ISSN 1998-1643

Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 4 (157). Июнь, 2016

Биологические науки

Главный редактор
А. В. Воронин, доктор технических наук, профессор

Зам. главного редактора
С. Г. Веригин, доктор исторических наук, профессор
Э. В. Ивантер, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН
В. С. Сюнёв, доктор технических наук, профессор

Ответственный секретарь журнала
Н. В. Ровенко, кандидат филологических наук

Перепечатка материалов, опубликованных в журнале, без разрешения редакции запрещена.
Статьи журнала рецензируются

Адрес редакции журнала
185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33.
Тел. (8142) 76-97-11
E-mail: uchzap@mail.ru

uchzap.petrsu.ru

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ)», 2016

Редакционный совет

В. Н. БОЛЬШАКОВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Екатеринбург)

И. П. ДУДАНОВ
доктор медицинских наук,
профессор, член-корреспондент РАН
(Петрозаводск)

В. Н. ЗАХАРОВ
доктор филологических наук,
профессор (Москва)

Ю. ИНОУЭ
профессор (Токио, Япония)

А. С. ИСАЕВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Москва)

М. ВОХОЗКА
доктор экономических наук
(Чешские Будейовицы, Чешская Республика)

В. М. ЛЕВИН
доктор физико-математических наук,
профессор (Мехико, Мексика)

Т. П. ЛЁННГРЕН
доктор философии (Тромсё, Норвегия)

В. И. МАЕВСКИЙ
доктор экономических наук, профессор,
академик РАН (Москва)

Н. Н. МЕЛЬНИКОВ
доктор технических наук,
профессор, академик РАН (Апатиты)

И. И. МУЛЛОНЕН
доктор филологических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. П. ОРФИНСКИЙ
доктор архитектуры, профессор,
действительный член Российской академии архитектуры
и строительных наук (Петрозаводск)

П. ПЕЛКОНЕН
доктор технических наук,
профессор (Йоэнсуу, Финляндия)

И. В. РОМАНОВСКИЙ
доктор физико-математических наук,
профессор (Санкт-Петербург)

Е. С. СЕНЯВСКАЯ
доктор исторических наук, профессор (Москва)

К. СКВАРСКА
доктор философии (Прага, Чешская Республика)

А. Ф. ТИТОВ
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск)

Р. М. ЮСУПОВ
доктор технических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Санкт-Петербург)

Редакционная коллегия

А. Е. БОЛГОВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Г. БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор
(Екатеринбург)

В. В. ВАПИРОВ
доктор химических наук, профессор
(Петрозаводск)

Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Мурманск)

Т. О. ВОЛКОВА
доктор биологических наук (Петрозаводск)

Е. Ф. МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Петрозаводск)

С. П. МАСЛОВА
доктор биологических наук (Сыктывкар)

А. Ю. МЕЙГАЛ
доктор медицинских наук, профессор
(Петрозаводск)

Н. Н. НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск)

Е. И. РАТЬКОВА
кандидат технических наук,
ответственный секретарь серии
(Петрозаводск)

А. А. РОГОВ
доктор технических наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Б. СТЕФАНОВИЧ
доктор физико-математических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. В. ЩИПЦОВ
доктор геолого-минералогических наук,
профессор (Петрозаводск)

ISSN 1998-1643

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal

PROCEEDINGS
OF PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY

(following up 1947–1975)

№ 4 (157). June, 2016

Biological Sciences

Chief Editor
Anatoly V. Voronin, Doctor of Technical Sciences, Professor

Chief Deputy Editor
Sergey G. Verigin, Doctor of Historical Sciences, Professor
Ernest V. Ivanter, Doctor of Biological Sciences, Professor,
The RAS Corresponding Member
Vladimir S. Syunev, Doctor of Technical Sciences, Professor

Executive Secretary
Nadezhda V. Rovenko, Candidate of Philological Sciences

All rights reserved. No part of this journal may be used
or reproduced in any manner whatsoever without written permission.
The articles are reviewed

The Editor's Office Address
185910, Lenin Avenue, 33. Tel. +7 (8142) 769711
Petrozavodsk, Republic of Karelia
E-mail: uchzap@mail.ru

uchzap.petrsu.ru

© FBSEI «Petrozavodsk State University (PetrSU)», 2016

Editorial Council

V. BOL'SHAKOV
Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Ekaterinburg)

I. DUDANOV
Doctor of Medical Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

V. ZAKHAROV
Doctor of Philological Sciences, Professor (Moscow)

Y. INOUE
Professor (Tokyo, Japan)

A. ISAYEV
Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Moscow)

M. VOCHOZKA
Doctor of Economic Sciences
(Ceske Budejovice, Czech Republic)

V. LEVIN
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Mexico, Mexica)

T. LÖNNGREN
Doctor of Philosophy (Tromsø, Norway)

V. MAEVSKIY
Doctor of Economic Sciences, Professor (Moscow)

N. MEL'NIKOV
Doctor of Technical Sciences,
Professor, the RAS Member (Apatity)

I. MULLONEN
Doctor of Philological Sciences, Professor (Petrozavodsk)

V. ORPHINSKIY
Doctor of Archtecture, Professor,
Full Member of Russian Academy of Architectural Sciences
(Petrozavodsk)

P. PELKONEN
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Joensuu, Finland)

I. ROMANOVSKIY
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (St. Petersburg)

E. SENYAVSKAYA
Doctor of Historical Sciences,
Professor (Moscow)

K. SKWARSKA
Doctor of Philosophy
(Praha, Czech Republic)

A. TITOV
Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

R. YUSUPOV
Doctor of Technical Sciences, Professor, the RAS
Corresponding Member (St. Petersburg)

Editorial Board

A. BOLGOV
Doctor of Agricultural Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

G. BORISOVA
Doctor of Geographical Sciences, Professor
(Ekaterinburg)

V. VAPIROV
Doctor of Chemistry, Professor
(Petrozavodsk)

N. VASILEVSKAYA
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Murmansk)

T. VOLKOVA
Doctor of Biological Sciences (Petrozavodsk)

E. MARKOVSKAYA
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

S. MASLOVA
Doctor of Biological Sciences (Syktyvkar)

A. MEYGAL
Doctor of Medical Sciences, Professor
Petrozavodsk)

N. NEMOVA
Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

E. RAT'KOVA
Candidate of Technical Sciences,
Series Executive Secretary
(Petrozavodsk)

A. ROGOV
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

G. STEFANOVICH
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

V. SHCHIPTSOV
Doctor of Geological-Mineralogical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Немова Н. Н., Крупнова М. Ю., Вдовиченко Е. А., Ефремов Д. А., Веселов А. Е.
Активность лизосомальных гидролаз у молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) из приполярной реки Ольховка **7**

Василевская Н. В., Домахина А. Д.
Полиморфизм пыльцы *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb. города Мурманска **13**

Гаврилова О. И., Гаврилов В. Н.
Рост и состояние сосновых молодняков искусственного происхождения на осушенном переходном болоте **21**

Горбач В. В.
Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Papilionoidea) Карельского региона: I. Аннотированный список Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae и Lycaenidae **26**

Дзюбук И. М., Шкляревич Г. А., Клюкина Е. А.
Питание и рост ерша (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) Лахтинской губы Онежского озера в зоне влияния садкового форелевого хозяйства **33**

Евстратова Л. П., Николаева Е. В.
Декапитация растений картофеля в условиях Карелии **38**

Ильмаст Н. В., Сендек Д. С., Титов С. Ф., Абрамов С. А., Зуйкова Е. И., Бочкарёв Н. А.
К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное **42**

Кислицина М. Н., Борисова Г. Г.
Ответные реакции *Lemna minor* L. на действие экзогенных фенольных соединений **54**

Онищенко Н. А., Онищенко И. Н., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Мамонтова О. В., Клюкина Е. А.
Особенности роста речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в зоне садков форелевого хозяйства (Республика Карелия) **59**

Сергиенко Л. А., Дьячкова Т. Ю., Андросова В. И., Марковская Е. Ф., Фокусов А. В.
Биоморфология и структура популяций *Plantago maritima* L. по градиенту заливания на побережьях Голарктических морей **64**

Мамонтова О. В.
Особенности паразитофауны форели (*Salmo trutta morpha lacustris* L.) в озерах Карелии **72**

Моисеева Т. А.
Показатели белой крови рыжих полевок, обитающих на территории Северного Приладожья **76**

Тарасова В. Н., Степанчикова И. С.
Новые виды лишайников для Республики Карелия. **78**

Толстогузова О. А., Лябзина С. Н.
Анализ рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого *Nicrophorus vespilloides* (Silphidae, Coleoptera) из трех районов Карелии **83**

Юркевич М. Г.
Мониторинг постантропогенных ландшафтов Южной Карелии **89**

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Мисюн Ф. А., Вапиров В. В., Гаврилюк И. О.
Микрохирургический комплекс Мисюна для воспроизведения металлоза роговицы глаза. III. Микрохирургические технологии внедрения микрочастиц в роговицу глаза и микрофотовидеофиксирующее устройство. **95**

Сергина С. Н., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Антонова Е. П.
Влияние селенита натрия на изоферментные спектры лактатдегидрогеназы и некоторые показатели антиоксидантной системы тканей хищных млекопитающих **100**

Тептина А. Ю., Пауков А. Г., Морозова М. В.
Аккумуляция Ni представителями семейства Brassicaceae на почвах ультраосновных пород Южного и Среднего Урала **110**

Contents **118**

Журнал «Ученые записки Петрозаводского государственного университета» включен в новый Перечень ведущих рецензируемых журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук, с 01.12.2015 года по отрасли «Биологические науки», специальности: «Общая биология» и «Физико-химическая биология»

Журнал включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ) с 2008 года

Журнал включен в Реферативный журнал и Базы данных ВИНИТИ РАН

Сведения о журнале публикуются в международной справочной системе по периодическим и продолжающимся изданиям «Ulrich's Periodicals Directory»

Сведения о журнале и его архиве передаются в ОАО «Агентство „Книга-Сервис“» и размещаются на базовом интернет-ресурсе www.rucont.ru

Журнал и его архив размещаются в «Университетской библиотеке онлайн» по адресу http://biblioclub.ru

Сведения о журнале и его архиве передаются в открытую научную электронную библиотеку «CYBERLENINKA» и размещаются по адресу: cyberleninka.ru

Требования к оформлению статей см.:
http://uchzap.petrsu.ru/files/reg.pdf

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик О. Л. Добрынина. Верстка С. П. Иванова

Дата выхода в свет 30.06.2016. Формат 60×90 1/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 80 экз.). Изд. № 109

Индекс 66093. Цена свободная.
Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77–37987
от 2 ноября 2009 г. выд. Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Отпечатано в типографии Издательства Петрозаводского государственного университета
Адрес редакции, издателя и типографии:
185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

№ 4 (157). С. 7–12 **Общая биология** **2016**

УДК 577.152.34.032:597.553.2_113.32

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nnnemova@gmail.com

МАРИНА ЮРЬЕВНА КРУПНОВА
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
mukrupnova@rambler.ru

ЕЛИЗАВЕТА АНДРЕЕВНА ВДОВИЧЕНКО
младший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
elizaveta.vdovichenko@gmail.com

ДЕНИС АЛЕКСАНДРОВИЧ ЕФРЕМОВ
кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии рыб, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
denisefremov@list.ru

АЛЕКСЕЙ ЕЛПИДИФОРОВИЧ ВЕСЕЛОВ
доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
veselov@krc.karelia.ru

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ГИДРОЛАЗ У МОЛОДИ КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.) ИЗ ПРИПОЛЯРНОЙ РЕКИ ОЛЬХОВКА*

Исследовали динамику активности лизосомальных ферментов (катепсинов B и D, ДНКазы и РНКазы) у молоди кумжи *Salmo trutta* L. возраста 0+, 1+, 2+, 3+ и 4+, отловленной в летний сезон (июнь 2015 года) в р. Ольховка, расположенной на Терском берегу Кольского полуострова (бассейн Белого моря). Показано, что динамика удельной активности лизосомальных гидролаз у молоди кумжи в речной период жизни коррелирует с интенсивностью роста молоди на разных этапах ее развития. Сравнительно высокие значения исследуемых ферментов обнаружены у сеголеток (личинок возраста 0+). У мальков кумжи возрастных групп 1+, 2+, 3+ и 4+ более высокие значения активности лизосомальных гидролаз (за исключением ДНКазы) обнаружены в печени в сравнении со скелетными мышцами. Эти результаты отражают участие лизосомальных ферментов нуклеинового и тесно связанного с ним белкового метаболизма в процессах роста и раннего развития лососевых рыб, особенно на этапе их выхода из нерестовых гнезд (0+).

Ключевые слова: молодь кумжи, раннее развитие, лизосомальные протеиназы, лизосомальные нуклеазы

ВВЕДЕНИЕ

Кумжа (*Salmo trutta* L., сем. Salmonidae) – пластичный вид со сложной популяционно-генетической структурой, представленный проходной, озерной и ручьевой формами, обитает в водоемах северного полушария (бассейн Атлантического океана) и является одним из ценнейших промысловых видов лососевых рыб [14]. Условия жизни в речной период чрезвычайно важны для пополнения популяции кумжи. Период раннего онтогенеза рыб характеризуется существенными морфологическими и функциональными преобразованиями, сопровождающимися кардинальными перестройками клеточного метаболизма [8]. Процессы роста и развития обеспечиваются деятельностью целого комплекса механизмов, среди которых особую роль играют биохимические механизмы обмена белковых и нуклеиновых компонентов клетки [22]. Лизосомы, содержащие комплекс гидролитических ферментов, способных расщеплять все органические компоненты клетки, выполняют важную реконструктивную и защитную функцию, обеспечивая метаболические превращения в организме, в том числе в периоды раннего развития и интенсивного роста [1], [3], [10]. Поэтому представлялось

© Немова Н. Н., Крупнова М. Ю., Вдовиченко Е. А., Ефремов Д. А., Веселов А. Е., 2016

интересным провести исследование динамики изменения активности лизосомальных ферментов в процессе роста молоди кумжи начиная с этапа выхода личинок из нерестовых гнезд и до возраста 4+.

В настоящей статье приводятся данные о динамике активности лизосомальных нуклеаз (РНКазы и ДНКазы) и протеиназ (катепсинов B и D) у кумжи разных возрастных групп (0+, 1+, 2+, 3+ и 4+), отловленной в одном биотопе – приполярной реке Ольховка (бассейн Белого моря).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе были использованы химические реагенты и субстраты протеиназ и нуклеаз, произведенные «Sigma-Aldrich» (США); приборы ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН: гомогенизатор Tissue Lyser LT (Qiagen, Германия), центрифуга Allegra 64R (Beckman Coulter, США), термостатирующая водяная баня UT-4334 (Россия), спектрофотометр СФ-2000 (ЗАО «ОКБ-Спектр», Россия).

Материал

Отлов молоди кумжи разных возрастов проводили на пороговых и перекатных участках реки Ольховка в середине июня (температура воды 11,5 °С) с помощью аппарата электролова Fa-2 («Фирма», Норвегия). Состав и объем кормовой базы для молоди кумжи, ведущей в речных условиях оседлый образ жизни на индивидуальных микростациях на порогах и перекатах, идентичен и содержит различные виды воздушных и наземных насекомых, а также водных организмов – личинок ручейников, нимф поденок и веснянок [14]. Основной прирост молоди происходит летом, при температуре воды 10–17 °С. После вылова молодь выдерживали около суток в садках, затем помещали в жидкий азот и транспортировали в лабораторию для дальнейших биохимических исследований.

Количественное содержание растворимого белка в тканях (мг/г ткани) определяли по методу М. Бредфорд [19], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

Определение активности лизосомальных ферментов

Активность лизосомальных протеиназ. Цистеиновая протеиназа, катепсин B (КФ 3.4.22.1), и аспартатная, катепсин D (КФ 3.4.23.5), – основные протеиназы лизосом [18]. После гомогенизации образцов в соотношении 1 : 10 (вес/об.) в растворе 0,25 М сахарозы с добавлением 0,01 % Тритона X-100 (Merck) (1200 об./мин, 60 с) и их центрифугирования (10 000 *g*, 30 мин), в супернатанте определяли активность катепсина B по расщеплению 0,065 М раствора этилового эфира гидрохлорида N-бензоил L-аргинина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 5,0) [24] и катепсина D по гидролизу 1 %-го бычьего гемоглобина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 3,6) согласно модифицированному методу Ансона [16]. Активность катепсинов B и D (ед. акт.) выражали в единицах изменения оптического поглощения при E_{525} и E_{280} соответственно, на 1 мг белка за 1 ч инкубации (37 °С).

Активность лизосомальных нуклеаз. Определение активности РНКазы (КФ 3.1.4.23) и ДНКазы (КФ 3.1.4.6) проводили по методам А. П. Левицкого с соавт. [4] и А. А. Покровского с соавт. [9]. В качестве субстратов использовали 0,1 % растворы РНК и ДНК в 0,2 М ацетатном буфере (pH 5,2 и 5,0 соответственно). Количество низкомолекулярных продуктов гидролиза нуклеиновых кислот определяли спектрофотометрически при 260 нм после осаждения нерасщепленных нуклеиновых кислот и их крупных фрагментов 0,5 М раствором хлорной кислоты или 0,25%-ным уранилацетатом в 0,5 М хлорной кислоте (для ДНК и РНК соответственно). Активность ферментов выражали в условных единицах (ед. акт.) изменения оптического поглощения при 260 нм в расчете на 1 мг белка за 1 ч инкубации (30 °С).

Полученные данные обработаны статистически с помощью Microsoft Office Excel 2007. Результаты представлены в виде средних и их ошибок (M ± m). Достоверность различий оценивалась по непараметрическому критерию *U* Вилкоксона – Манна – Уитни при уровне значимости $p \leq 0,05$ [2].

Экспериментальные работы выполнены с использованием оборудования ЦКП Института биологии КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 приведены данные, свидетельствующие о том, что в течение первого года жизни

Таблица 1

Размерно-весовые характеристики молоди кумжи *Salmo trutta* L., *n* = 5

Показатели	Возраст				
	0+	1+	2+	3+	4+
Длина тела, см	2,6 ± 0,10	5,4 ± 0,3	9,1 ± 0,4	13,3 ± 0,6	16,5 ± 0,2
Масса тела, г	0,11 ± 0,1	1,5 ± 0,1	7,28 ± 0,6	22,56 ± 0,4	46,4 ± 0,5
n	6	5	5	5	5

Таблица 2

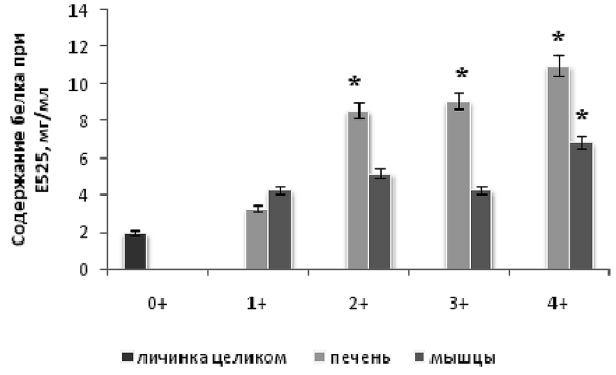
Активность лизосомальных гидролаз (катепсинов и нуклеаз) у молоди кумжи разных возрастов; $n = 5$

Орган	Возраст	Активность ферментов, ед. акт.			
		Катепсин B	Катепсин D	Кислая РНКаза	Кислая ДНКаза
Личинка целиком	0+	1,80 ± 0,10	2,00 ± 0,15	0,46 ± 0,06	0,16 ± 0,05
Печень	1+	0,60 ± 0,0	0,30 ± 0,0	0,31 ± 0,00	0,07 ± 0,00
	2+	0,50 ± 0,10	0,14 ± 0,03	0,20 ± 0,02	0,07 ± 0,02
	3+	0,50 ± 0,02	0,25 ± 0,04	0,18 ± 0,01	0,07 ± 0,02
	4+	0,55 ± 0,02	0,20 ± 0,06	0,14 ± 0,01	0,05 ± 0,00
Мышцы	1+	0,47 ± 0,06	0,07 ± 0,01	0,17 ± 0,02	0,07 ± 0,02
	2+	0,37 ± 0,06	0,04 ± 0,0	0,14 ± 0,03	0,07 ± 0,03
	3+	0,33 ± 0,08	0,02 ± 0,0	0,11 ± 0,03	0,06 ± 0,01
	4+	0,50 ± 0,07	0,003 ± 0,0	0,11 ± 0,01	0,05 ± 0,00

(от 0+ до 1+) масса тела молоди кумжи возрастает более чем в 10 раз. Затем масса исследуемой молоди увеличивается меньшими темпами: в возрасте 2+, 3+ и 4+ она выше по сравнению с сеголетками в 5, 3 и 2 раза соответственно. Длина молоди кумжи от стадии 0+ до 4+ увеличивается линейно примерно в 8 раз – от 2,6 до 16,5 см.

Результаты изучения динамики активности исследуемых лизосомальных гидролаз (катепсинов и нуклеаз) у молоди кумжи различных возрастов представлены в табл. 2.

Максимальная активность исследуемых ферментов обнаружена у молоди кумжи возраста 0+. В данной группе активность ферментов определяли в целом организме личинки, поскольку ее вес составлял всего 0,11 г (табл. 1), что не давало возможности препарировать ее органы. На последующих стадиях роста и развития молоди активность ферментов определяли в печени и скелетных мышцах, которые, как известно, составляют до 70 % веса тела личинки кумжи. Активность катепсинов B и D в печени и мышцах молоди кумжи по мере роста и развития от стадии 1+ до стадии 4+ изменялась незначительно с тенденцией к снижению и составляла от таковой на стадии 0+ (сразу после выхода из нерестовых гнезд) примерно 25 % для катепсина B, 2 и 11 % в печени и мышцах соответственно для катепсина D. Такие же возрастные тенденции были обнаружены в изменении активности лизосомальных нуклеаз: активность РНКазы и ДНКазы снижалась приблизительно на 43 и 28 % в печени и на 43 и 38 % в мышцах соответственно по отношению к таковой у личинок возраста 0+. При этом значения ДНКазной активности у молоди кумжи всех исследуемых возрастов были примерно втрое ниже РНКазной. В печени молоди всех возрастных групп была выявлена сравнительно более высокая активность изученных гидролаз, чем в мышцах. Эти изменения активности лизосомальных ферментов сопровождались увеличением содержания растворимого белка по мере роста и развития рыб (рисунок).



Содержание растворимого белка у молоди кумжи разных возрастов (0+, 1+, 2+, 3+, 4+), $n = 5$

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Показанное увеличение массы тела кумжи по мере развития от сеголеток до пестряток и смолтов (2+…5+) отражает интенсивность роста молоди, напрямую связанную с накоплением костной и мышечной тканей, причем последняя играет особенно важную роль в ростовых процессах у рыб [20]. В данном исследовании показано, что наиболее значительный прирост массы тела наблюдается на первом году жизни молоди. Анализ данных показал, что темп роста молоди кумжи в данном регионе значительно выше, чем молоди атлантического лосося. Например, сеголетки рыб, выловленные в одни и те же сроки (сентябрь 2004 года) из близко расположенных водоемов, значительно различались по длине и массе. Длина AB сеголетков кумжи из ручья Ольховка на 25 %, а вес на 133 % превышали аналогичные показатели сеголетков лосося из р. Ин-

деры. Сходная картина наблюдалась и для более старших возрастных групп лососевых рыб. Так, пестрятки кумжи (1+) из ручья Собачий были больше по длине и массе (на 49 и 190 % соответственно) пестряток лосося из близко расположенного ручья Пятка. Ранее было показано [15], что в возрасте 2+ у молоди кумжи показатели длины и массы также выше, чем у лосося (на 58 и 338 % соответственно).

Процесс роста – преобразования пищевых веществ и энергии – имеет у рыб свои особенности, связанные с его недетерминированностью, в основе которой лежит преобладание синтетических процессов над катаболическими на протяжении всего жизненного цикла [5], [21], [23], [25]. Интенсивность белковой деградации служит регуляторным фактором недетерминированного роста рыб, свойственного большинству представителей класса Костистых рыб (Teleostei), включая лососевых. Синтезированные белки используются не только для построения структур и тканей молоди рыб, но и выполняют каталитическую и регуляторную функции в организме. Уровень активности основных лизосомальных протеиназ рыб – катепсинов B и D – у сеголеток (0+) кумжи имеет сравнительно высокие значения, свидетельствующие о высокой интенсивности лизосомального протеолиза, связанной, скорее всего, с задачами обеспечения «строительными блоками» (аминокислотами и пептидами) биосинтетических процессов накопления белка, необходимого для последующих структурных преобразований растущей молоди в период, когда завершается эндогенное питание и начинается переход на смешанное питание (при повышении температуры воды выше 11 °С, июнь, 500 градусо-дней). Далее, по мере роста и развития молоди кумжи, активность катепсинов в исследуемых органах изменяется незначительно (вариабельность 15–20 %), оставаясь на более низком уровне по сравнению с таковой у личинок после выклева и выхода из нерестовых гнезд (возраста 0+). В печени молоди кумжи всех изученных возрастов активность лизосомальных протеиназ, особенно катепсина D (в 5 раз), выше, чем в мышцах, что связано, вероятнее всего, с более высокой метаболической и функциональной (прежде всего синтетической) активностью печени.

Кислые нуклеазы (РНКаза и ДНКаза), локализованные в лизосомах, участвуют в расщеплении межнуклеотидных фосфодиэфирных связей в молекулах нуклеиновых кислот, которые, как известно, отвечают за передачу и хранение наследственной информации, а также ее реализацию в процессе трансляции, то есть биосинтеза белка в организме [11], [12], [17], [26]. Кислые нуклеазы осуществляют деградацию выполнивших свои функции биополимеров, тем самым обеспечивая организм компонентами для синтеза новых нуклеиновых кислот, принимающих участие в биосинтезе необходимых на новом этапе белковых веществ. Максимальная активность нуклеаз, так же как и протеиназ, обнаружена у сеголеток (0+) кумжи после их выхода из нерестовых гнезд. Ранее для молоди лосося было показано, что наиболее активные метаболические изменения связаны именно с ростом личинок в первый год жизни [5], [6], [7], [8], [13]. Можно полагать, что изменения уровня активности лизосомальных протеиназ (катепсинов B и D) и нуклеаз (РНКазы и ДНКазы) у молоди кумжи связаны с различиями в соотношениях процессов синтеза и деградации на разных стадиях развития личинок. В ранний период развития у рыб, как уже указывалось выше, преобладают синтетические процессы. Продукты, образующиеся при действии лизосомальных гидролаз у сеголеток кумжи, используются для компенсации пластических и энергетических затрат растущего организма, необходимых для метаболической перестройки при переходе от одной стадии развития мальков к другой. Успешная трансформация парров кумжи ведет к формированию смолтов, способных к миграции в море для последующего нагула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленная динамика активности лизосомальных гидролаз у молоди кумжи в речной период жизни свидетельствует о наличии корреляции между активностью исследуемых ферментов и возрастом рыб, что указывает на участие лизосомальных ферментов в перестройках нуклеинового и тесно связанного с ним белкового обмена, сопровождающих процессы роста и раннего развития лососевых рыб, особенно на этапе выхода личинок из нерестовых гнезд.

* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект №14-24-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.
2. Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.

3. Дин Р. Процессы распада в клетке. М.: Мир, 1980. 120 с.
4. Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α-амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.
5. Лысенко Л. А., Канцерова Н. П., Крупнова М. Ю., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Внутриклеточная белковая деградация в процессе роста Атлантического лосося *Salmo salar* L. // Биоорганическая химия. 2015. Т. 41. № 6. С. 717–724.
6. Немова Н. Н, Крупнова М. Ю., Ефремов Д. А., Веселов А. Е. Активность лизосомальных протеиназ (катепсинов B и D) в мышцах молоди (0+, 1+, 2+) атлантического лосося из р. Варзуга // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2015. № 11. С. 85–92.
7. Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди Атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 1–6.
8. Озернюк Н. Д. Онтогенетические температурные адаптации ферментов пойкилотермных животных // Успехи современной биологии. 2004. № 6. С. 534–541.
9. Покровский А. А., Арчаков А. И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.
10. Покровский А. А., Тутельян В. А. Изменение ферментов лизосом при белковой недостаточности // Биохимия. 1968. Т. 33. № 4. С. 809–816.
11. Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы. М.: Наука, 1976. 351 с.
12. Спирин А. С. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестник Российской академии наук. 2001. Т. 71. № 4. С. 320–328.
13. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmo salar* L.), различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46. № 5. С. 304–312.
14. Шустов Ю. А., Веселов А. Е. Питание и рост молоди озерной кумжи (*Salmo trutta* L. morphalacustris) в водоемах национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2007. № 11. С. 142–146.
15. Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. Н. Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.
16. Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes // Dingle J. T. (ed.). Lysosomes. A laboratory handbook. Amsterdam, 1977. P. 19–27.
17. Bashan A., Yonath A. Correlating ribosome function with high-resolution structures // Trends in Microbiology. 2008. Vol. 16. № 7. P. 326–335.
18. Bohley P. Intracellular proteolysis // Hydrolytic enzymes. Biomedical division. 1987. P. 307–332.
19. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analit. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254.
20. Bureau D., Hua K., Cho C. Y. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) growing from 150 to 600 g. // Aquac. Res. 2006. Vol. 37. P. 1090–1098.
21. Hagen O., Vieira V. L. A., Solberg S., Johnston I. A. Myotube production in fast myotomal muscle is switched-off at shorter body lengths in male than female Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) resulting in a lower final fiber number // J. Fish Biol. 2008. Vol. 73. P. 139–152.
22. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation / mechanisms and process in physiological evolution. 2nd edition. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
23. Lepage S. E., Bruce A. E. Characterization and comparative expression of zebrafish calpain system genes during early development // Dev. Dyn. 2008. Vol. 237. P. 819–829.
24. Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms // J. Biochem. 1974. Vol. 76. № 3. P. 639–649.
25. Overturf K., Gaylor T. G. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) // Comp. Biochem. Physiol. 2009. Vol. 152B. P. 150–160.
26. Pizzo E., Varcamonti M., Maro A. D., Zanfardino A., Giancola C., D'Alessio G. Ribonucleases with angiogenic and bactericidal activities from the Atlantic salmon // FEBS Journal. 2008. Vol. 275. P. 1283–1295.

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Krupnova M. Yu., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Vdovichenko E. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Efremov D. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Veselov A. E., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ACTIVITY OF LYSOSOMAL HYDROLASES IN JUVENILE TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) FROM THE SUBPOLAR RIVER OL'HOVKA

The dynamics of the activity of lysosomal enzymes (cathepsins B and D, DNAse and RNAse) in young salmon trout *Salmo trutta* L. (0+, 1+, 2+, 3+ and 4+) collected during the summer (June, 2015) from the Ol'khovka River, located on the Tersky Coast of the Kola Peninsula (the White Sea basin) was studied. It is shown that the dynamics of the activity of lysosomal hydrolases in juvenile trout during the river period of life points to a correlation between the specific activity (per mg protein) and the growth and development stage of juveniles. Relatively high values of the studied enzymes were found in the young's-of-the-year (0+).The activity of lysosomal hydrolases was studied in the liver and muscles of trout juveniles (1+, 2+, 3+ and 4+) and the highest enzyme activity

values (except DNAse) were detected in the liver. These results indicate that the lysosomal enzymes are involved in compensatory transformations of the nucleic metabolism and in closely related protein metabolism during the growth and development processes of these salmonids, especially when leaving their spawning nests (0+).

Key words: juvenile salmon trout, early development, lysosomal proteases, lysosomal nucleases

REFERENCES

1. Vysotskaya R. U., Nemova N. N. *Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb* [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow, Nauka Publ., 2008. 284 p.
2. Gubler E. V., Genkin A. A. *Primenenie kriteriev neparametricheskoy statistiki dlya otsenki razlichiy dvukh grupp nablyudeniy v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh* [Application of nonparametric statistics criteria to assess the differences between two groups of observations in biomedical research]. Moscow, Meditsina Publ., 1969. 29 p.
3. Din R. *Protsessy raspada v kletke* [Decay processes in cells]. Moscow, Mir Publ., 1980. 120 p.
4. Levitskiy A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Seasonal characteristics of ribonuclease and α-amylase of saliva and salivary glands in Wistar rats [Sezonnye osobennosti aktivnosti ribonukleazy i α-amilazy slyuny i slyunnykh zhelez u krys linii Vistar]. *Biokhimicheskaya evolyutsiya*. Leningrad, Nauka Publ., 1973. P. 192–195.
5. Lysenko L. A., Kantserova N. P., Krupnova M. U., Veselov A. E., Nemova N. N. Intracellular protein degradation in the development of the atlantic salmon *Salmo salar* L. [Vnutrikletochnaya belkovaya degradatsiya v protsesse rosta Atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L.]. *Bioorganicheskaya khimiya*. 2015. Vol. 41. № 6. P. 717–724.
6. Nemova N. N., Krupnova M. Yu., Efremov D. A., Veselov A. E. Activity of lysosomal proteases (cathepsins B and D) in the muscles of juvenile (0+, 1+, 2+) Atlantic salmon from the Varzuga River) [Aktivnost' lizosomal'nykh proteinaz (katepsinov B i D) v myshtsakh molodi (0+, 1+, 2+) atlanticheskogo lososya iz r. Varzuga]. *Trudy KarNTs RAN. Ser. Eksperimental'naya biologiya*. 2015. № 11. P. 85–92.
7. Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [Vliyanie ekologicheskikh usloviy obitaniya na dinamiku zhirnykh kislot u molodi Atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.)]. *Ekologiya*. 2015. Vol. 46. № 3. P. 1–6.
8. Ozernyuk N. D. Ontogenetic temperature adaptations of enzymes in poikilothermal animals [Ontogeneticheskie temperaturnye adaptatsii fermentov poykilotermnykh zhivotnykh]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2004. № 6. P. 534–541.
9. Pokrovskiy A. A., Archakov A. I. Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions [Metody razdeleniya i fermentnoy identifikatsii subkletochnykh fraktsiy]. *Sovremennye metody v biokhimii*. Moscow, Meditsina Publ., 1968. P. 5–59.
10. Pokrovskiy A. A., Tutel'yan V. A. Changes of lysosomal enzymes under protein deficiency [Izmenenie fermentov lizosom pri belkovoy nedostatochnosti]. *Biokhimiya*. 1968. Vol. 33. № 4. P. 809–816.
11. Pokrovskiy A. A., Tutel'yan V. A. *Lizosomy* [Lyzosomes]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 351 p.
12. Spirin A. S. Protein biosynthesis, the RNA world and the origin of life [Biosintez belkov, mir RNK i proiskhozhdenie zhizni]. *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk*. 2001. Vol. 71. № 4. P. 320–328.
13. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Activity of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism and the level of some molecular-genetic characteristics in young salmons (*Salmo salar* L.) of different age and weight [Aktivnost' fermentov energeticheskogo i uglevodnogo obmena i uroven' nekotorykh molekulyarno-geneticheskikh pokazateley u molodi lososya (*Salmo salar* L.), razlichayushcheysya vozrastom i massoy]. *Ontogenez*. 2015. Vol. 46. № 5. P. 304–312.
14. Shustov Yu. A., Veselov A. E. Feeding and growth of young salmon trout Salmo trutta L. morphalacustris in the water bodies of Paanajarvi national park [Pitanie i rost molodi ozernoy kumzhi (*Salmo trutta* L. morphalacustris) v vodoemakh natsional'nogo parka "Paanayarvi"]. *Trudy KarNTs RAN. Ser. Eksperimental'naya biologiya*. 2007. № 11. P. 142–146.
15. Shustov Yu. A., Barышev I. A., Belyakova E. N. Nutrition habits of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (Kola Peninsula) [Osobennosti pitaniya molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkticheskoy reke Varzuga i ee malykh pritokakh (Kol'skiy poluostrov)]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2012. № 3. P. 66–70.
16. Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes // Dingle J. T. (ed.). Lysosomes. A laboratory handbook. Amsterdam, 1977. P. 19–27.
17. Bashan A., Yonath A. Correlating ribosome function with high-resolution structures // Trends in Microbiology. 2008. Vol. 16. № 7. P. 326–335.
18. Bohley P. Intracellular proteolysis // Hydrolytic enzymes. Biomedical division. 1987. P. 307–332.
19. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analit. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254.
20. Bureau D., Hua K., Cho C. Y. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) growing from 150 to 600 g. // Aquac. Res. 2006. Vol. 37. P. 1090–1098.
21. Hagen O., Vieira V. L. A., Solberg S., Johnston I. A. Myotube production in fast myotomal muscle is switched-off at shorter body lengths in male than female Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) resulting in a lower final fiber number // J. Fish Biol. 2008. Vol. 73. P. 139–152.
22. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation / mechanisms and process in physiological evolution. 2nd edition. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
23. Lepage S. E., Bruce A. E. Characterization and comparative expression of zebrafish calpain system genes during early development // Dev. Dyn. 2008. Vol. 237. P. 819–829.
24. Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms // J. Biochem. 1974. Vol. 76. № 3. P. 639–649.
25. Overturf K., Gaylor T. G. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) // Comp. Biochem. Physiol. 2009. Vol. 152B. P. 150–160.
26. Pizzo E., Varcamonti M., Maro A. D., Zanfardino A., Giancola C., D'Alessio G. Ribonucleases with angiogenic and bactericidal activities from the Atlantic salmon // FEBS Journal. 2008. Vol. 275. P. 1283–1295.

Поступила в редакцию 29.02.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 13–20 **Общая биология** **2016**

УДК 581.3

НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА ВАСИЛЕВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор кафедры естественных наук факультета естествознания, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский арктический государственный университет (Мурманск, Российская Федерация)
n.v.vasilevskaya@gmail.com

АННА ДМИТРИЕВНА ДОМАХИНА
магистр биологии, учитель биологии, основная общеобразовательная школа № 26 (Мурманск, Российская Федерация)
anna8774582@gmail.com

ПОЛИМОРФИЗМ ПЫЛЬЦЫ *PINUS SYLVESTRIS* L. И *LARIX SIBIRICA* LEDEB. ГОРОДА МУРМАНСКА

Представлены данные палинологических исследований *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* в г. Мурманске. Исследования пыльцы проводили ацетокарминовым методом. При палинологическом анализе *P. sylvestris* выделено 11 морфологических аномалий развития пыльцы: с редуцированным содержимым, без содержимого, без воздушных мешков, с редуцированными воздушными мешками, одномешковые, двухразномешковые, гипертрофированные с тремя воздушными мешками, карликовые с наростами на экзине, с разрывами экзины, гигантские и карликовые. В образцах контроля доля тератоморф составляет 15,6 %, на площадках города варьирует от 54,2 до 70,6 %. Наиболее высока доля пыльцы без содержимого (10,8–28 %) и с редуцированным содержимым (9–18,6 %). В протестированных образцах пыльцы *L. sibirica* выделено пять морфологических аномалий развития: без содержимого, с редуцированным содержимым, с нарушениями экзины, гигантские, карликовые. В г. Мурманске доля тератоморф варьирует от 76 до 80,7 %, что выше контрольных значений в 2,5–3 раза. Большая часть аномальных зерен представлена пыльцой с редуцированным содержимым (57,6–63,7 %) и без содержимого (11,4–18,2 %). Значительно реже встречаются гигантские, карликовые пыльцевые зерна и пыльца с нарушениями экзины. Согласно палинологической шкале экологического районирования территорий Н. А. Калашник, территория г. Мурманска является критически загрязненной.

Ключевые слова: палиноморфология, тератоморфизм, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, Мурманск

Экологическая палинология – одно из самых молодых направлений палинологической науки. В условиях экологического стресса полиморфизм пыльцы значительно усиливается: возрастает количество патологий пыльцевых зерен и общий процент тератоморфоза. Загрязнение городской среды по своей специфике представляет постоянно действующий геохимический фактор. Формирующиеся при этом геохимические аномалии обусловливают возникновение неспецифических ответных биологических реакций растений [22], в частности изменения в ходе микроспорогенеза. В последнее время на урбанизированных территориях Северо-Запада России активно проводятся эколого-палинологические исследования [5], [9], [10], [14], однако в городах Мурманской области они пока немногочисленны [2], [8].

Исследования выполнены в г. Мурманске – крупнейшем в мире городе за Полярным кругом (68°58′ с. ш., 33°05′ в. д.). Основные источники загрязнения атмосферы города: Мурманские ТЭЦ, Мурманский морской порт, завод по термической обработке твердых бытовых отходов, автотранспорт. Специфическими загрязнителями являются сажа, формальдегид, летучие органические соединения, углеводороды [4]. Экологическая ситуация в городе в последние годы стала ухудшаться за счет повышения объемов перевалки угля открытым способом Мурманским морским портом, использования мазута низкого качества местными ТЭЦ, увеличения автотранспортной нагрузки.

Pinus sylvestris L. (сосна обыкновенная) часто встречается в составе зеленых насаждений городов Мурманской области. В Мурманске она произрастает в составе сохранившихся естественных участков притундровых лесов. *P. sylvestris* высоко чувствительна к техногенному загрязнению, и ее часто используют в качестве тест-объекта состояния окружающей среды [2], [11]. [20]. В условиях экологического стресса у сосны увеличивается число аномалий развития и общий процент тератоморфоза пыльцы [10].

© Василевская Н. В., Домахина А. Д., 2016

Larix sibirica Ledeb. (лиственница сибирская) в Мурманской области является интродуцированным видом и достаточно широко используется для озеленения городов. В г. Мурманске доля посадок *L. sibirica* составляет 4–5 % от общего количества зеленых насаждений [3]. Для данного вида характерен высокий уровень полиморфизма пыльцевых зерен, даже при экологическом благополучии он превышает 47 % [7]. В условиях промышленного загрязнения увеличивается процент аномалий пыльцевых зерен [12], [13], [17].

Цель исследования – изучение полиморфизма пыльцы *P. sylvestris* и *L. sibirica* г. Мурманска и палиноиндикация качества среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования явились пыльцевые зерна *P. sylvestris* и *L. sibirica.*

Пыльцевые зерна *P. sylvestris* – типичные (нормально развитые) двумешковые, гетерополярные, билатерально-симметричные, дистально-однолептомные [19]. Воздушные мешки продолговато-эллиптической формы, резко отделены от пыльцевого зерна и смещены на дистальную сторону. Процесс микроспорогенеза у *P. sylvestris* взаимосвязан с температурой и влажностью воздуха [24]. Мейоз начинается и протекает весной. Перепады температур во время частых весенних заморозков являются причиной многочисленных нарушений мейоза и деградации пыльцы [23], влажная погода негативно воздействует на микроспорогенез, массовое пыление наступает при установлении сухой и теплой погоды [16]. Пыление *P. sylvestris* начинается в Мурманске в конце июня – начале июля.

Пыльца рода Larix отличается от пыльцевых зерен других представителей семейства Pinaceae отсутствием воздушных мешков и сфероидальной формой, с одним более или менее выраженным углублением. Экзина тонкая, легко сминающаяся в складки, гладкая, двухслойная [7]. Формирование пыльцы *L. sibirica* имеет свои особенности: мейоз начинается осенью, развитие микроспороцитов продолжается до стадии диплотены (профазы I) [16]. Завершение мейоза происходит весной следующего года. При неблагоприятной динамике температур воздуха (потепление перед началом пыления и вслед за ним резкое похолодание) мейотические деления идут с многочисленными нарушениями. В результате формируется большое количество аномальной пыльцы как в фоновых, так и в загрязненных районах [17]. Пыление *L. sibirica* в условиях Мурманской области начинается в конце мая.

Сбор образцов для палинологического анализа *P. sylvestris* проводился в г. Мурманске со 2 по 7 июля 2014 года. Пробные площадки заложены в районах города, где сохранились фрагменты тайги: ул. Шабалина, около больницы «Севрыба», ул. Маклакова, в окрестностях мусоросжигательного завода (ТО ТБО) и в районе Роста. Контрольные образцы собраны на 39-м км Серебрянского шоссе в северном направлении от города.

Сбор проб пыльцы *L. sibirica* осуществлялся 29 и 30 мая 2014 года. В качестве объектов исследования выбраны 40–50-летние экземпляры *L. sibirica*, высаженные на территории города в 60–70-е годы XX века. В разных районах города весной 2014 года заложено 5 пробных площадей: проспект Героев-североморцев, ул. Книповича, скверы у Драматического театра, кинотеатра «Родина», Мурманской клинической больницы им. Пирогова. В качестве контрольной площадки выбран сквер около церкви Благовещения Пресвятой Богородицы в г. Кола (68°52′59″ с. ш., 33°01′19″ в. д.), находящемся в 12 км от центра Мурманска, где уровень техногенного загрязнения значительно ниже [4].

На всех пробных площадках с 5 деревьев *P. sylvestris* и *L. sibirica* взяты пробы микростробил с созревшей пыльцой. Мужские шишки подсушивали и фиксировали в 50 % растворе спирта. Для анализа использовали микроспорофиллы из средней части микростробил, материал окрашивали в 1 % растворе ацетокармина. Исследование пыльцы проводилось с помощью светового микроскопа Apexlab 104/600 при 160-кратном увеличении. Микрофотосъемка выполнялась цифровой камерой DEM 35. При первичном анализе микропрепаратов на основе нарушений развития пыльцы *P. sylvestris* и *L. sibirica*, описанных в литературе [5], [16], выделены морфологические аномалии развития пыльцевых зерен. В поле зрения микроскопа фиксировалось наличие нормальной и деструктивной пыльцы, подсчитывалось их количество. С каждой пробной площади изучено не менее 400 пыльцевых зерен. Размеры пыльцы измеряли с помощью окулярмикрометра. Палиноиндикацию городской среды Мурманска проводили на основе содержания нормально развитой пыльцы сосны и лиственницы в образцах по классификации Н. А. Калашник [12]. Согласно данной шкале экологического районирования территорий, пробы пыльцы условно чистых территорий содержат более 90 % нормально развитой пыльцы, умеренно загрязненных – 89,4–82,9 %, сильно загрязненных – 82,3–75,2 %, критически загрязненных – 68,6–62 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате палинологических исследований *P. sylvestris* в г. Мурманске обнаружено, что

во всех протестированных пробах содержатся как нормальные, так и тератоморфные пыльцевые зерна. Наибольшее содержание нормальной пыльцы (84,4 %) выявлено в пробах контрольной площадки, расположенной на 39-м км Серебрянского шоссе, в образцах г. Мурманска ее доля в несколько раз ниже и варьирует в диапазоне от 29,4 до 45,8 % (табл. 1). При этом количество пыльцевых зерен *P. sylvestris* с нарушениями развития на всех пробных площадках города очень высоко, от 54,2 до 70,6 %. Наибольшее содержание деструктивной пыльцы обнаружено на ул. Маклакова и около больницы «Севрыба» (70 %), в районе Роста (65 %).

В образцах выделено 11 морфологических аномалий развития пыльцы: с редуцированным содержимым, без содержимого, без воздушных мешков, с редуцированными воздушными мешками, одномешковые, двухразномешковые, гипертрофированные с тремя воздушными мешками, с разрывами экзины, карликовые с наростами на экзине, гигантские и карликовые (рис. 1). Большая часть тератоморф представлена неравномерно окрашенной пыльцой с редуцированным содержимым (9–18,6 %) и без содержимого (10,8–28 %). В контроле их доля в несколько раз ниже (см. табл. 1).

Таблица 1

Нормальные и тератоморфные пыльцевые зерна *Pinus sylvestris* L. на территории г. Мурманска (доля, %)

Типы пыльцевых зерен	Места взятия проб (площадки)					
	Серебрянское шоссе (контроль)	Район Роста	Район завода ТО ТБО	Улица Маклакова	Больница «Севрыба»	Улица Шабалина
Нормальные	84,4	35,2	37,1	29,4	30,3	45,8
Тератоморфные пыльцевые зерна Из них:	15,6	64,8	62,9	70,6	69,7	54,2
Редуцированное содержимое	5,5	14,8	15,7	17,7	18,6	9,0
Без содержимого	3,4	10,8	16,9	23, 3	28,0	27,2
Двухразномешковые	0,6	6,0	9,2	4,1	3,9	2,9
Редуцированные пыльцевые мешки	2,2	15, 1	6,8	1,1	11,7	7,1
Одномешковые	0,0	1,2	1,5	2,0	0,7	1,3
Без пыльцевых мешков	0,9	1,5	3,0	3,8	1,3	0,6
Гипертрофированные с тремя воздушными мешками	0,0	1,2	0,9	0,6	0,3	0,0
Карликовые с наростами на экзине	0,0	4,8	0,0	0,0	0,0	0,0
С разрывами экзины	0,9	5,4	3,9	4,4	2,3	1,3
Карликовые	1,5	2,7	4,8	2,9	1,6	4,2
Гигантские	0,6	1,2	0,3	0,9	1,3	0,6

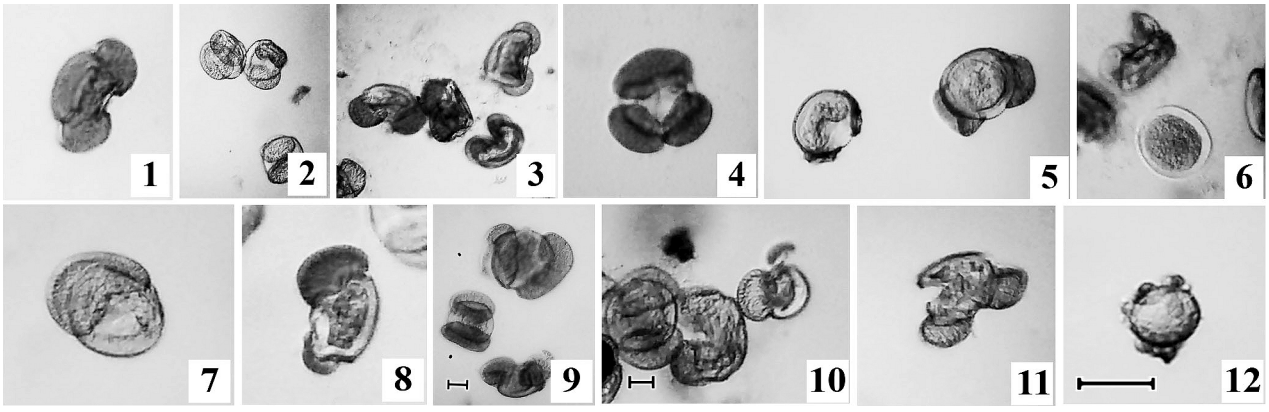


Рис. 1. Микрофотографии пыльцевых зерен сосны обыкновенной:
1 – нормальное, 2 – без содержимого, 3 – неравномерно окрашенные с редуцированным содержимым, 4 – гипертрофированное с тремя воздушными мешками, 5 – с редуцированными воздушными мешками, 6 – без воздушных мешков, 7 – с одним воздушным мешком, 8 – разномешковое, 9 – гигантское, 10 – карликовое, 11 – с разрывами экзины, 12 – карликовое с наростами на экзине. Масштабная линия на микрофотографиях соответствует 20 мкм

Во всех протестированных пробах обнаружены пыльцевые зерна *P. sylvestris* с аномалиями в развитии воздушных мешков (см. рис. 1, табл. 1). Часто встречается пыльца с их редукцией, в контроле ее доля составляет 2,2 %, на территории города варьирует от 7,1 до 15,2 %. Пыльцевые зерна с такими нарушениями развития обладают очень низкой парусностью, поскольку редуцированные воздушные мешки имеют незначительный объем. Максимальное содержание пыльцы с редукцией воздушных мешков выявлено в образцах района Роста (15,2 %) и пробной площади у больницы «Севрыба» (11,7 %).

Часть пыльцы (0,64–3,8 %) не имеет воздушных мешков, что практически исключает возможность ее участия в опылении. Во всех образцах выявлена двухразномешковая пыльца (2,9–9,2 %), в пробах из окрестностей мусоросжигательного завода ее доля составляет 9,2 %, из района Роста – 6 %. Содержание одномешковых зерен значительно меньше (0,7–2 %). Особенностью палинотератного комплекса *P. sylvestris* г. Мурманска является гипертрофированная пыльца с тремя воздушными мешками (см. рис. 1.4), небольшие количества которой (0,33–1,2 %) выявлены в пробах четырех площадок (см. табл. 1). В целом следует отметить, что выше всего встречаемость пыльцы *P. sylvestris* с аномалиями развития воздушных мешков в образцах пробных площадок в окрестностях мусоросжигательного завода (21,4 %) и района Роста (24,7 %), на территории которого находятся 35-й судоремонтный завод АО ЦС «Звездочка» и база РТП «Атомфлот», где осуществляется переработка и временное хранение жидких и твердых радиоактивных отходов.

Во всех пробах обнаружены карликовые пыльцевые зерна (1,6–4,8 %). Самая высокая встречаемость такой пыльцы выявлена вблизи мусоросжигательного завода (4,8 %) и на ул. Шабалина (4,2 %). На наш взгляд, присутствие карликовой пыльцы обусловлено техногенными нагрузками [5], [20]. В то же время Г. М. Левковская [15] отмечает, что максимум ультракарликовых зерен отмечается в северной части тундровой зоны, где максимален и нанизм самих растений. В образцах г. Мурманска выявлена пыльца с разрывами экзины (0,9–5,4 %), наибольшее ее содержание в пробах из района Роста (5,4 %), с улицы Маклакова (4,4 %) и окрестностей мусоросжигательного завода (3,9 %). Разрывы и расслоение экзины наблюдаются при неблагоприятной динамике температур воздуха (потепление перед началом пыления и вслед за ним резкое похолодание) [16]. В пробах, взятых в районе Роста, обнаружен особый тип патоморфоза – карликовая пыльца с симметричными наростами на экзине в области воздушных мешков (см. рис. 1.12), ее доля составляет 4,8 %. Схожие мутации описываются О. Ф. Дзюба [6] в образцах пыльцы *P. sylvestris* в г. Сосновый Бор и его окрестностях, где расположена Ленинградская атомная станция.

Сопоставление результатов палинологического анализа *P. sylvestris* г. Мурманска с данными проведенных ранее исследований в г. Мончегорске [2] показало, что в этих городах встречаются схожие тератоморфы пыльцы. Однако в г. Мурманске обнаружены и особые аномалии – гипертрофированная пыльца с тремя воздушными мешками, а также карликовая с наростами на экзине в области воздушных мешков (см. рис. 1). Содержание тератоморф в пробах г. Мурманска гораздо выше (54,2–70,6 %), чем в г. Мончегорске (24–55 %). Возможно, это связано не только с высоким уровнем техногенного загрязнения среды города, но и с тем, что в Мурманске *P. sylvestris* произрастает на северной границе своего ареала – в сохранившихся притундровых растительных сообществах. Г. Ф. Букреевой и Г. М. Левковской [1] в поверхностных пробах с северных пределов лесных формаций и северных границ ареалов отдельных древесных видов выявлено доминирование палинотератного комплекса с господством палиноморф с многообразными отклонениями от нормы. Г. М. Левковская [15] указывает, что максимум тератоморф с многообразием признаков, отклоняющихся от нормы, у каждого таксона встречается на северном пределе древесной растительности, где усиливаются процессы гибридизации.

В результате исследований пыльцы *L. sibirica* выявлено, что во всех пробах г. Мурманска содержатся как нормальные, так и тератоморфные пыльцевые зерна (табл. 2, рис. 2). На контрольной площадке г. Кола доля нормальной пыльцы лиственницы составляет 71,7 %, в пробах г. Мурманска она в несколько раз меньше и варьирует в диапазоне от 19,2 до 23,8 %. В образцах выделено 5 морфологических аномалий развития пыльцы *L. sibirica*: без содержимого (с признаками полной деградации ядра и цитоплазмы, неокрашенные), с редуцированным содержимым (неравномерно окрашенные, со «съежившимся» и отошедшим от стенок содержимым), с нарушениями экзины, гигантские, карликовые (нормальные или деформированные) (см. рис. 2).

В г. Мурманске доля тератоморф пыльцы *L. sibirica* выше контрольных значений в 2,5–3 раза и варьирует от 76 до 81 %. Исследование образцов из разных районов Санкт-Петербурга также показало, что уровень полиморфизма пыльцы

Таблица 2

Нормальные и тератоморфные пыльцевые зерна *Larix sibirica* Ledeb. на территории г. Мурманска (доля, %)

Типы пыльцевых зерен	Места взятия проб (площадки)					
	г. Кола контроль	Проспект Героев-североморцев	Драматический театр	Улица Книповича	Сквер у к/т «Родина»	МКК им. Пирогова
Нормальные	71,7	21,6	23,8	19,2	19,3	20,3
Тератоморфные пыльцевые зерна Из них:	28,3	78,4	76,2	80,8	80,7	79,7
Редуцированное содержимое	22,8	63,7	57,1	59,8	62,5	57,6
Без содержимого	3,5	11,4	13,4	14,5	13,6	18,2
Гигантские	0,8	0,9	1,3	1,5	0,9	0,9
Карликовые	0,5	1,5	2,3	2,1	1,1	1,5
С нарушениями экзины	0,5	0,9	2,0	3,0	2,6	1,5

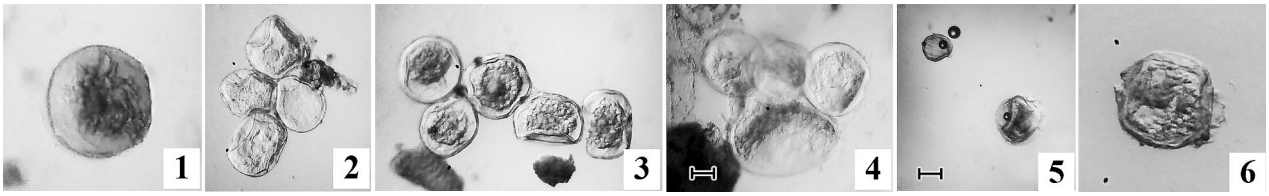


Рис. 2. Микрофотографии пыльцевых зерен лиственницы сибирской:
1 – нормальное, 2 – без содержимого, 3 – с редуцированным содержимым, 4 – гигантское, 5 – карликовое, 6 – с нарушениями зкзины. Масштабная линия на микрофотографиях соответствует 20 мкм

L. sibirica превышает 87 % [7]. Максимальное содержание тератоморф в г. Мурманске выявлено в пробах с улицы Книповича и сквера около кинотеатра «Родина» (ул. Ленинградская) – 81 %, сквера Мурманской клинической больницы им. Пирогова (79,7 %), проспекта Героев-североморцев (78,4 %). Большая часть нетипичных зерен представлена пыльцой с редуцированным содержимым, ее доля очень высока в образцах всех пробных площадок г. Мурманска (57,6–63,7 %). Также выявлено значительное содержание пыльцы без содержимого, с признаками деградации ядра и цитоплазмы (11,4–18,2 %), наибольшие ее количества обнаружены в пробах сквера Мурманской клинической больницы им. Пирогова (18,2 %), улицы Книповича (14,6 %), кинотеатра «Родина» и Драматического театра (14 %).

Образование пыльцевых зерен с редуцированным содержимым и признаками деградации, по данным ряда авторов [16], [20], происходит у представителей рода Larix при нарушении развития микроспороцитов зимой, когда во время оттепелей мейоз завершается и формируются пыльцевые зерна с тонкой оболочкой. Последующее понижение температуры приводит к массовой деградации молодых пыльцевых зерен. Такое же явление наблюдается и весной, когда в результате заморозков микроспоры оказываются неспособными формировать мужской гаметофит. Повышенная встречаемость пыльцы с редуцированным содержимым и без него отмечается Н. А. Калашник [12], [13] в пробах *Larix sukaczevii* на территории г. Уфы и Челябинской области. При этом, как и в наших исследованиях, эти аномалии развития более распространены в условиях техногенного загрязнения по сравнению с относительно чистыми, контрольными условиями. Однако содержание такой пыльцы в пробах г. Уфы в несколько раз меньше [13], чем в пробах г. Мурманска.

Значительно реже в протестированных пробах встречаются гигантские, карликовые пыльцевые зерна и пыльца с нарушениями экзины. В целом величина исследованной пыльцы *L. sibirica* варьирует в диапазоне от 25 до 175 мкм, средние размеры нормальной пыльцы – 82,18 ± 3,7 мкм. Карликовые пыльцевые зерна составляют небольшую долю тератоморф *L. sibirica* г. Мурманска (1,1–2,3 %), их средние размеры 38,81 ± 6,55 мкм. В других регионах России получены данные о частой встречаемости мелкой пыльцы лиственницы. Доля карликовых зерен *L. sibirica*, произрастающей на севере Архангельской области, – 1,7 % [16], у *L. sukaczevii* в г. Уфа, в районах с различным уровнем загрязнения, варьирует в диапазоне от 9,5 до 14 % [13]. Некоторые авторы считают, что образование мелких пыльцевых зерен у рода Larix в условиях высоких широт связано с адаптацией к низким температурам и избыточному увлажнению [21].

Средние размеры гигантской пыльцы *L. sibirica* в исследованных пробах – 120 ± 50,6 мкм.

Доля таких пыльцевых зерен в образцах составляет от 0,85 до 1,48 %, их формирование может объясняться воздействием как неблагоприятных климатических факторов, так и повышенным уровнем загрязняющих веществ. По данным М. В. Сурсо [18], у *L. sibirica* на севере Архангельской области доля гигантской пыльцы может составлять до 0,2 %, у *L. sukaczevii*, произрастающей в г. Уфа, варьирует от 3,0 до 6 % [13].

Содержание пыльцевых зерен *L. sibirica* с разрывами экзины составляет 0,54 % в контроле и от 0,9 до 3,0 % в пробах разных районов г. Мурманска. Разрывы экзины пыльцевого зерна обычно встречаются довольно редко – 0,02 % [16], однако в отдельные годы при неблагоприятной динамике температур воздуха (потепление перед началом пыления и вслед за ним резкое похолодание) количество пыльцевых зерен с разрывами экзины может быть довольно существенным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палинологический анализ *P. sylvestris* и *L. sibirica* г. Мурманска выявил высокий уровень полиморфизма пыльцы хвойных в условиях арктического климата и техногенного загрязнения, что проявляется в образовании 11 морфологических аномалий развития пыльцы сосны и 5 аномалий развития пыльцевых зерен лиственницы. Тератоморфизм пыльцы на территории города очень высок и составляет у *P. sylvestris* 54,2–70,6 %, у *L. sibirica* 76–80,7 %. Лиственница сибирская является достаточно сложным объектом для палиноэкологии, поскольку для данного вида характерен повышенный уровень естественного полиморфизма пыльцы. Однако, по мнению ряда авторов [7], пыльцевые зерна лиственницы могут использоваться для получения дополнительной региональной и экологической информации. Результаты, полученные в ходе исследований полиморфизма пыльцы *L. sibirica* и *P. sylvestris* в г. Мурманске, сопоставимы, что, на наш взгляд, позволяет сделать вывод о высоком уровне загрязнения среды города. Согласно палинологической шкале экологического районирования территорий Н. А. Калашник [12] (по содержанию нормальной пыльцы), территорию г. Мурманска можно отнести к критически загрязненной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Букреева Г. Ф., Левковская Г. М. Экологическая характеристика палинотератных комплексов – индикаторов стрессового состояния генеративной сферы древесных пород и кустарников на их северном пределе // Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции. СПб.: ВНИГРИ, 2001. С. 45–48.
2. Василевская Н. В., Петрова Н. В. Морфологическая изменчивость пыльцы *Pinus sylvestris* L. в условиях промышленного города (на примере г. Мончегорска) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 4 (141). С. 7–12.
3. Гонтарь О. Г., Святковская Е. А., Тростенюк Н. Н., Коробейникова Н. М., Шлапак Е. П., Носатенко О. Ю. Мониторинг состояния древесных насаждений на некоторых объектах озеленения в центральной части города Мурманска // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3 (2). С. 621–625.
4. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2013 г. Н. Новгород, 2014. 152 с.
5. Дзюба О. Ф. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб.: Недра, 2006. 197 с.
6. Дзюба О. Ф., Подойницына С. В. Качественный состав палинологических спектров Санкт-Петербурга во время пыления сосны обыкновенной на территории города-спутника ЛАЭС Сосновый Бор // Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Российской палинологической конф. с междунар. участием. Т. 2. Палинология кайнозоя. Прикладная палинология. Сыктывкар, 2011. С. 253–257.
7. Дзюба О. Ф., Кондакова О. В., Токарев П. И., Леунова В. М. Естественный полиморфизм пыльцевых зерен представителей рода Larix Hill и индикация качества окружающей среды // Палинология: стратиграфия и геоэкология. СПб.: ВНИГРИ, 2008. Т. 1. С. 237–246.
8. Домахина А. Д., Василевская Н. В. Палиноиндикация загрязнения среды г. Мурманска с использованием пыльцы *Pinus sylvestris* L. // Экологические проблемы промышленных городов: Материалы 7-й Всероссийской научно-практ. конф. с междунар. участием. Саратов, 2015. С. 65–67.
9. Елькина Н. А., Марковская Е. Ф. Опыт палинологических исследований воздушной среды городов таежной зоны // Труды КарНЦ РАН. Экология. Экспериментальная генетика и физиология. 2007. Вып. 11. С. 3–9.
10. Ерохина И. С., Елькина Н. А., Марковская Е. Ф. Палиноиндикация природной среды г. Костомукши // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 6 (119). С. 20–23.
11. Ибрагимова Э. Э. Индикация загрязнения окружающей среды в урбанизированных экосистемах с использованием пыльцы *Pinus sylvestris* L. // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология и химия». 2009. Т. 22 (61). № 4. С. 54–65.
12. Калашник Н. А., Ясовиева С. М., Преснухина Л. П. Аномалии пыльцы хвойных видов деревьев при промышленном загрязнении на Южном Урале // Лесоведение. 2008. № 2. С. 33–40.
13. Калашник Н. А. Аномалии пыльцы лиственницы Сукачева в различных экологических условиях // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 1 (4). С. 835–838.
14. Крутских Н. В., Лаврова Н. Б. Загрязнение почв г. Петрозаводска тяжелыми металлами и некоторые аспекты палиноиндикации // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск, 2010. Вып. 13. С. 153–157.

15. Левковская Г. М. Что такое природные и техногенные геоботанические катастрофы с точки зрения палинотератной статистики? // Палинология: теория и практика: Материалы XI Всерос. палинологической конф. М.: ПИН РАН, 2005. С. 129–132.
16. Носкова Н. Е., Романова Л. И., Третьякова И. Н. Особенности генеративных процессов у сибирских видов хвойных в связи с климатическими изменениями // Вестник ТГУ. 2004. № 10. С. 78–81.
17. Романова Л. И., Третьякова И. Н. Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенного стресса // Онтогенез. 2005. № 2. С. 128–133.
18. Сурсо М. В., Барабин А. И., Болотов И. Н., Филиппов Б. Ю. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской в северной подзоне тайги // Лесной журнал. 2012. № 6. С. 7–15.
19. Токарев П. И. Палинология древесных растений, произрастающих на территории России: Автореф. дис. … докт. биол. наук. М., 2004. 55 с.
20. Третьякова И. Н., Носкова Н. Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–34.
21. Тупицын С. С., Рябогина Н. С., Тупицына Л. С. Уровень тератогенеза как показатель состояния биообъекта в разных экологических условиях // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (3). С. 822–828.
22. Уфимцева М. Д., Терехина Н. В. Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистем Санкт-Петербурга. СПб.: Наука, 2005. 339 с.
23. Хлебова Л. П., Ерещенко О. В. Изменчивость признаков пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Барнаула // Известия Алтайского государственного университета. Сер.: Биол. науки. Науки о Земле. Химия. 2013. № 3/1. С. 103–107.
24. Черепанова О. Е., Мищихина Ю. Д. Влияние факторов среды (температуры и влажности воздуха) на качество пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Аграрный вестник Урала. 2012. № 7 (99). С. 72–73.

Vasilevskaya N. V., Murmansk Arctic State University (Murmansk, Russian Federation)
Domakhina A. D., The main secondary school № 26 (Murmansk, Russian Federation)

POLYMORPHISM OF POLLEN OF *PINUS SYLVESTRIS* L. AND *LARIX SIBIRICA* LEDEB. IN MURMANSK CITY

The article presents data of palynological research of *Pinus sylvestris* and *Larix sibirica* in Murmansk city. Pollen was studied by acetocarmine method. During palynological analysis of *P. sylvestris* 11 morphological anomalies of pollen grains development were determined: reduced, without contents, without pollen sacs, with reduced pollen sacs, with one pollen sac, with two various sacs, giant with three sacs, dwarf with outgrowths on exine, with damage of exine, giant and dwarf pollen grains. The part of teratomorphen pollen is 15,6 % in the control samples; it varied from 54,2 up 70,6 % on the test areas in the city. Pollens without content held the highest percentage (10,8–28 %) and these with reduced content (9–18,6 %). Five morphological anomalies of development were identified in tested samples of pollen of *L. sibirica*: with reduced content, without content, with damage of exine, giant and dwarf. In Murmansk the part of teratomorphen pollen grains varied from 76 to 80,7 %, that is 2,5–3 times above the control values. The most part of anomalous grains was represented by pollen with reduced content (57,6–63,7 %) and without content (11,4–18,2 %). Giant, dwarf and pollen grains with damage of exine occurred rarely. According to palynological scale of ecological zoning proposed by N.A. Kalashnik [12], the territory of Murmansk city is critically polluted.

Key words: palynomorphology, teratomorfizm, *Pinus sylvestris*, L*arix sibirica*, Murmansk

REFERENCES

1. Bukreeva G. F., Levkovskaya G. M. Environmental characteristics of palinoterate complexes as indicators of stress conditions of wood species and shrubs reproductive sphere on their northern range [Ekologicheskaya kharakteristika palinoteratnykh kompleksov – indikatorov stressovogo sostoyaniya generativnoy sfery drevesnykh porod i kustarnikov na ikh severnom predele]. *Trudy Mezhdunarodnogo seminara "Pyl'tsa kak indikator sostoyaniya okruzhayushchey sredy i paleoekologicheskie rekonstruktsii"*. St. Petersburg, 2001. P. 45–48.
2. Vasilevskaya N. V., Petrova N. V. Morphological variability of pollen of *Pinus sylvestris* L. in conditions of industrial city (Russia, Monchegorsk) [Morfologicheskaya izmenchivost' pyl'tsy *Pinus sylvestris* L. v usloviyakh promyshlennogo goroda (na primere Monchegorska)]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 4 (141). P. 7–12.
3. Gontar' O. G., Svyatkovskaya E. A., Trostenyuk N. N., Korobeynikova N. M., Shlapak E. P., Nosatenko O. Yu. Monitoring of tree plantations conditions on some objects of urban greening in the central part of Murmansk city [Monitoring sostoyania drevesnykh nasazhdeniy na nekotorykh ob'ektakh ozeleneniya v tsentral'noy chasti goroda Murmanska]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2013. Vol. 15. № 3 (2). P. 621–625.
4. *Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Murmanskoy oblasti v 2013 godu* [Report on condition and protection of the environment of Murmansk region in 2013]. Nizhniy Novgorod, 2014. 152 p.
5. Dzyuba O. F. *Palinoindikatsiya kachestva okruzhayushchey sredy* [Palynoindication of the environment quality]. St. Petersburg, 2006. 197 p.
6. Dzyuba O. F., Podoynitsyna S. V. Qualitative composition of palynological spectra of St. Petersburg during pollen dispersion of Scotch pine on the territory of satellite city LAES Sosnovyy bor [Kachestvennyy sostav palinologicheskikh spektrov Sankt-Peterburga vo vremya pyleniya sosny obyknovennoy na territorii goroda-sputnika LAES Sosnovyy bor]. *Ma-*

terialy XIII Rossiyskoy palinologicheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. "Problemy sovremennoy palinologii". T. 2. Palinologiya khvoynykh. Prikladnaya palinologiya. Syktyvkar, 2011. P. 253–257.

7. Dzyuba O. F., Kondakova O. V., Tokarev P. I., Leunova V. M. Natural polymorphism of pollen grains of race Larix Hill representatives and indication of the environment quality [Estestvennyy polimorfizm pyl'tsevykh zeren predstaviteley roda Larix Hill i indikatsiya kachestva okruzhayushchey sredy]. *Palinologiya: stratigrafiya i geoekologiya*. St. Petersburg, 2008. Vol. 1. P. 237–246.
8. Domakhina A. D., Vasilevskaya N. V. Palynoindication of environmental pollution of Murmansk city by using *Pinus sylvestris* L. pollen [Palinoindikatsiya zagryazneniya sredy goroda Murmanska s ispol'zovaniem pyl'tsy *Pinus sylvestris* L.]. *Ecologicheskie problemy promyshlennykh gorodov*: *Materialy VII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii c mezhdunarodnym uchastiem*. Saratov, 2015. P. 65–67.
9. El'kina N. A., Markovskaya E. F. Experience of palynology research of air in taiga cities [Opyt palinologicheskikh issledovaniy vozdushnoy sredy gorodov taezhnoy zony]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Labours of Karelian Scientific Center]. 2007. Issue 11. P. 3–9.
10. Erokhina I. S., El'kina N. A., Markovskaya E. F. Environmental palynoindication of Kostomuksha [Palinoindikatsiya prirodnoy sredy goroda Kostomuksha]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2011. № 6 (119). P. 20–23.
11. Ibragimova E. E. Indication of environment pollution in urban ecosystems by using *Pinus sylvestris* L. pollen [Indikatsiya zagryazneniya sredy v urbanizirovannykh ekosistemakh s ispol'zovaniem pyl'tsy *Pinus sylvestris* L.]. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta. im. V. I. Vernadskogo. Ser. Biologiya i chimiya* [Proceedings of Tavrichesky National University. Ser. Biology and chemistry]. 2009. Vol. 22 (61). № 4. P. 54–65.
12. Kalashnik N. A., Yasovieva S. M., Presnukhina L. P. Anomalies of coniferous species pollen caused by industrial pollution in the South Urals [Anomalii pyl'tsy khvoynykh vidov derev'ev pri promyshlennom zagryaznenii na Yuzhnom Urale]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2008. № 2. P. 33–40.
13. Kalashnik N. A. Anomalies of larch Sukacheva pollen in various environmental conditions [Anomalii pyl'tsy listvennitsy Sukacheva v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2011. Vol. 13. № 1 (4). P. 835–838.
14. Krutskikh N. V., Lavrova N. B. Pollution of soils in Petrozavodsk by heavy metals and some aspects of palynoindication [Zagryaznenie pochv goroda Petrozavodska tyazhelymi metallami i nekotorye aspekty palinoindikatsii]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii*. 2010. Vol. 13. P. 153–157.
15. Levkovskaya G. M. What are natural and technogenic geobotanical catastrophes from the point of view of palinoterate statistics? [Chto takoe prirodnye i tekhnogennye geobotanicheskie katastrofy s tochki zreniya palinoteratnoy statistiki?]. *Palinologiya: teoriya i praktika: Materialy XI Vserossiyskoy konferentsii*. Moscow, 2005. P. 129–132.
16. Noskova N. E., Romanova L. I., Tret'yakova I. N. Features of reproductive processes of Siberian coniferous species due to the climate changes [Osobennosti generativnykh protsessov u sibirskikh vidov khvoynykh v svyazi s klimaticheskimi izmeneniyami]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seria "Biologiya i ekologiya"* [Proceedings of Tverskoy State University. Ser. Biology and ecology]. 2004. № 10. P. 78–81.
17. Romanova L. I., Tret'yakova I. N. Features of microsporogenezis of Siberian larch, growing in conditions of technogenic stress [Osobennosti mikrosporogeneza u listvennitsy sibirskoy, rastushchey v usloviyakh tekhnogennogo stressa]. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology]. 2005. № 2. P. 128–133.
18. Surso M. V., Barabin A. I., Bolotov I. N., Filipov B. Yu. Spring development of the Siberian larch pollen in the north subzone of taiga [Vesennee razvitie pyl'tsy u listvennitsy sibirskoy v severnoy podzone taygi]. *Lesnoy zhurnal* [Forest journal]. 2012. № 6. P. 7–15.
19. Tokarev P. I. *Palinologiya drevesnykh rasteniy, proizrastayushchikh na territorii Rossii: Dis. ... doct. biol. nauk* [Palynology of trees, vegetated on the territory of Russia. Doct. biol. sci. diss.]. Moscow, 2004. 55 p.
20. Tret'yakova I. N., Noskova N. E. Scotch pine pollen in conditions of ecological stress [Pyl'tsa sosny obyknovennoy v usloviyakh ekologicheskogo stressa]. *Ekologiya* [Ecology]. 2004. № 1. P. 26–34.
21. Tupitsyn S. S., Ryabogina N. S., Tupitsyna L. S. Level of teratogenesis as index of state of biological object in various environmental conditions [Uroven' teratogeneza kak pokazatel' sostoyaniya bioob''ekta v raznykh ekologicheskikh usloviyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2012. Vol. 14. № 1 (3). P. 822–828.
22. Ufimtseva M. D., Terekhina N. V. *Fitoindikatsiya ekologicheskogo sostoyaniya urbogeosistem Sankt-Peterburga* [Phytoindication of ecological state of St. Petersburg urbogeosystem]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2005. 339 p.
23. Khlebova L. P., Ereshchenko O. V. Variability of features of Scotch pine pollen (*Pinus sylvestris* L.) in the conditions of Barnaul [Izmenchivost' priznakov pyl'tsy sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) v usloviyakh Barnaula]. *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologicheskie nauki, Nauki o zemle. Khimiya* [Proceedings of Altayskiy State University. Ser. Biological science. Earth science. Chemistry]. 2013. № 3/1. C. 103–107.
24. Cherepanova O. E., Mishchikhina Yu. D. Influence of environmental factors (temperature and humidity) on the quality of Scotch pine pollen (*Pinus sylvestris* L.) [Vliyanie faktorov sredy (temperatury i vlazhnosti vozdukha) na kachestvo pyl'tsy sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.)]. *Agrarnyy vestnik Urala*. 2012. № 7 (99). P. 72–73.

Поступила в редакцию 05.02.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 21–25 **Общая биология** **2016**

УДК 630*385.1:630*228.7

ОЛЬГА ИВАНОВНА ГАВРИЛОВА
доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры лесного хозяйства и ландшафтной архитектуры Института лесных, инженерных и строительных наук, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ogavril@mail.ru

ВИКТОР НИКОЛАЕВИЧ ГАВРИЛОВ
кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
gavrilov@krc.karelia.ru

РОСТ И СОСТОЯНИЕ СОСНОВЫХ МОЛОДНЯКОВ ИСКУССТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ НА ОСУШЕННОМ ПЕРЕХОДНОМ БОЛОТЕ*

Приведены данные по росту сосновых молодняков искусственного происхождения, созданных по осушенному переходному болоту в условиях среднетаежной подзоны. Культуры созданы в 1972 году. Использованы двухлетние сеянцы сосны обыкновенной. К возрасту 20 лет сформировался древостой составом $9С_{иск}1С(40)$. Были проведены рубки ухода разной интенсивности и выборки. В возрасте от 28 до 42 лет проводились исследования культур по стандартным методам, принятым в таксации. Выращивание сосновых культур на осушаемых бедных переходных болотах оказалось высокоэффективным мероприятием с лесохозяйственной точки зрения. На участках лесных культур сформировались высокополнотные молодняки продуктивностью не ниже третьего класса бонитета. Несмотря на естественный отпад в молодняках и проведенные рубки различной интенсивности выборки при первоначальной густоте посадки 5,5 тысячи экземпляров на гектаре, к концу второго класса возраста остается достаточное число стволов для образования в будущем полноценного высокополнотного древостоя. По категориям крупности в сорокалетнем возрасте деревья отнесены к группам мелких (56−78 %) и средних (22−45 %). Таким образом, сформировавшийся на участке лесных культур древостой характеризуется не только высокой продуктивностью, но и хорошим качеством.

Ключевые слова: среднетаежная подзона, осушенное болото, культуры сосны обыкновенной, рост, сохранность, качество

Несмотря на изменение в России в конце прошлого столетия отношения к гидролесомелиорации как к лесохозяйственному мероприятию, когда работы по осушению в лесном фонде были практически прекращены, многие исследователи по-прежнему считают, что в условиях Северо-Запада альтернативы данному мероприятию, способному в относительно короткие сроки повысить продуктивность древостоев, увеличить лесистость территории, нет [1], [6], [8].

Отличительной особенностью гидролесомелиорации в Карелии является высокая доля открытых болот, охваченных осушением (почти половина мелиорированных площадей). Вопросам изучения особенностей формирования и роста молодняков ценных древесных пород на осушенных болотах уделялось большое внимание в различных регионах с целью повышения лесоводственной эффективности проводимых мероприятий. Несмотря на накопленный опыт, эта проблема остается актуальной и в последние годы. Особенно это касается молодняков, сформировавшихся при искусственном облесении осушаемых площадей, как первоочередных объектов лесохозяйственной деятельности при планировании мероприятий по ведению хозяйства [3], [5].

Исследования проводились в южной части Карелии (среднетаежная подзона) на территории участкового Киндасовского лесничества Прямжинского центрального лесничества (61°50′ с. ш., 33°30′ в. д.). Гидролесомелиорация в лесничестве проведена в период 1969−1971 годов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опытные участки заложены в 1999 году в чистом сосновом древостое в возрасте культур 28 лет с целью изучения их роста и проведения экспериментального разреживания. Мелиоративные работы выполнены в 1969 году открытыми каналами. Расстояние между осушителями 200 метров. В момент закладки пробных площадей состояние осушителей оценивалось как удовлетворительное.

Торфяная залежь мощностью 0,7−1,0 м переходного типа сложена осоково-сфагновым и осоковым торфами. Анализ образцов торфа в 1999 году дал следующие результаты. Степень разложения с глубиной возрастает с 5 до 20 %. Корнеобитаемый слой почвы (0−30 см) характе-

© Гаврилова О. И., Гаврилов В. Н., 2016

ризуется следующими показателями: зольность торфа – 3,9–4,3 %, кислотность (pH в KCL) – 3,5, содержание общего азота 1,4–1,9 %, калия 32–119 мг, фосфора 7–10 мг на 100 г почвы. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса – 60 %, в составе доминируют пушица влагалищная и болотные кустарнички – кассандра, подбел, береза карликовая, единично – папоротник, седмичник, по заросшим лесокультурным бороздам – осоки. Существенных различий в развитии напочвенного покрова на разном удалении от осушителей не отмечено. Общее проективное покрытие мхами составляет 100 %. По всей межканальной полосе доминируют сфагновые мхи (Sph. angustifolium, Sph. magellanicum), на микроповышениях (пласты, кочки) – зеленые мхи (Dicranum).

Обработка почвы проведена в 1971 году способом бороздования поверхности двухотвальным плугом ПКЛН-500А перпендикулярно осушителям с образованием микроповышений (пластов). В следующем году работниками местного лесхоза под руководством сотрудников Института леса КарНЦ РАН (тогда Карельского филиала (АН СССР)) вручную были высажены двухлетние сеянцы сосны обыкновенной. Первоначальная густота посадки довольно высокая, около 5,5 тысячи экземпляров на гектаре, при шаге посадки 0,6 м. К настоящему времени состояние борозд удовлетворительное. До осушения на болотном массиве древесная растительность практически отсутствовала за исключением редкой сосны и небольшого количества подроста этой породы. В итоге к концу первого класса возраста культур сформировался молодняк составом по запасу $9С_{иск}1С(40)$.

Для выявления последствий проведенного разреживания в рядах культур на участке заложено три пробные площади. Рубка высокой интенсивности – выборка 34 % по запасу (1); рубка по состоянию – 17 % (2); контрольный вариант – 3. Площадь пробных площадей, где проведены рубки, 0,1 га, контроль – 0,2 га. В обоих случаях рубка производилась в основном по низовому методу. Выбирались деревья поврежденные, отставшие в росте, с кривизной ствола, наклонные, все сухостойные. Кроме этого, в варианте 1 деревья также выбирались таким образом, чтобы расстояние между оставшимися составляло около 1,5 м. Сосна естественного происхождения, произрастающая в междурядьях, не вырубалась.

В исследованиях использованы общепринятые широко распространенные методы из практики лесной таксации. Измерения в древостоях на постоянных пробных площадях ведутся путем сплошного перечета, как по двухсантиметровым ступеням толщины, так и с измерением диаметров с точностью до 0,1 см. В последнем случае при камеральной обработке измеренные диаметры группировались по двухсантиметровым ступеням толщины. Средние высоты определялись по графикам высот. При обработке данных использовались местные лесотаксационные таблицы [4]. При оценке качества древостоев и невозможности использования обычных товарных таблиц из-за малых размеров деревьев при выборе категорий крупности использовались ранговые коэффициенты: менее $0,8d_{ср}$ – отставшие в росте; $1,2d_{ср}$ и более – лидеры. При перечете отдельно учитываются деловые, полуделовые и дровяные деревья и сухостой. Обработка данных натурных измерений производилась с использованием компьютерных пользовательских программ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты многолетних исследований по изучению особенностей формирования и роста молодняков при искусственном облесении осушаемых осоково-кустарничково-сфагновых болот в южной Карелии показывают, что при соблюдении агротехники создания и выращивания сосновых культур в этих условиях местопроизрастания образуются чистые хвойные или смешанные с преобладанием хвойных в составе высокопродуктивные древостои.

Отпад в лесных культурах происходит, как и в естественных молодняках. Изреживание, обусловленное различиями в темпах роста различных деревьев, начинается в посадках с раннего возраста (табл. 1).

Однако, как показывают полученные результаты, в течение первого класса возраста оно идет замедленными темпами. Сохранность культур к тридцати годам достигает 60 %, к сорока – 43 %. Отпад в древостое идет, как видно из табл. 2, за счет отставших в росте деревьев низших ступеней толщины. Даже максимальный диаметр сухостоя ниже величины среднего диаметра нормально растущих деревьев. Закономерно снижаются темпы отпада на объектах, где проведены рубки ухода, в основном по низовому способу. Доля сухостойных деревьев в вариантах рубки через 15 лет после проведения разреживания не превышает 6 %, в контроле она увеличилась за тот же период почти в 10 раз, до 20 % от растущих (см. табл. 2). Несмотря на снижение, сохранность культур на объектах остается благодаря высокой первоначальной густоте, здесь достаточно стволов сосны для образования в будущем полноценного хвойного древостоя.

Как уже отмечалось выше, на участках лесных культур сосны продуктивность молодняков в условиях осушаемых бедных переходных болот в южной Карелии высокая. Это видно и по данным, представленным в табл. 3. Ежегодное текущее среднепериодическое накопление запаса за весь период наблюдений (15 лет) колеблется от 4,3 до 7,9 $м^3$/га. При этом на собственно лесные культу-

Таблица 1

Показатели роста сосновых молодняков на участке лесных культур на осушаемом осоково-кустарничково-сфагновом болоте

Состав по запасу	Возраст, лет	Число стволов, экз./га	Средние		Сумма площадей сечения, $м^2$/га	Запас, $м^3$/га	Относит. полнота	Бонитет
			диаметр, см	высота, м				
1-й вариант, 5–60 м от осушителя; 30 лет после осушения								
$4,2С_{иск}$	28	1592	9,4	9,1	10,95	55	0,5	II,2
1,6С		414	10,4	9,1	3,66	18,3		
Итого		2040			14,61	73,3	0,7	
1-й вариант, 5–60 м от осушителя; 45 лет после осушения								
$8,4С_{иск}$	42	1402	13,8	14,2	21,92	155,7	0,8	II,0
1,8С		287	13,1	14,1	4,91	28,7		
Итого		1689			26,83	184,4	0,9	
2-й вариант, 5–60 м от осушителя; 30 лет после осушения								
$4,5С_{иск}$	28	1785	9,1	8,9	11,72	58	0,6	II,0
2.8С		575	11,2	9,2	6,39	27,9		
Итого		2360			18,11	85,9	0,9	
2-й вариант, 5–60 м от осушителя; 45 лет после осушения								
$5.7С_{иск}$	42	1515	13,2	14,1	21,09	148,5	0,8	II,0
2,8С		475	14,4	14,4	7,76	56,1		
Итого		1990			28,85	204,6	1,0	
3-й вариант, 5–60 м от осушителя; 30 лет после осушения								
$8,6С_{иск}$	28	3322	8,0	8,3	16,91	81,5	0,7	II,7
1,4С		402	9,2	8,5	2,67	12,9		
Итого		3724			19,58	94,4	0,8	
3-й вариант, 5–60 м от осушителя; 45 лет после осушения								
$8,6С_{иск}$	42	2339	11,7	13,7	25,31	176,7	0,9	II
1,4С		306	12,4	14,0	3,96	28,4		
		2650			29,27	194,4	1,1	

Таблица 2

Количество сухостоя в культурах сосны обыкновенной на осушенном переходном болоте

Возраст культур, лет	Выборка по запасу 34 %, 1-й вариант			Выборка по запасу 17 %, 2-й вариант			Контроль, 3-й вариант		
	Количество сухостоя, %	Средний диаметр, см		Количество сухостоя, %	Средний диаметр, см		Количество сухостоя, %	Средний диаметр, см	
		растущие	сухостой		растущие	сухостой		растущие	сухостой
34	1,5	11,5	6,0	4,3	11,2	5,2	16,2	9,8	5,3
37	6,0	12,5	7,2	4,4	11,9	6,6	20,8	10,5	5,7

Таблица 3

Годовое накопление запаса стволовой древесины на участках лесных культур

Показатели	Вариант					
	1-й вариант, выборка 34 %		2-й вариант, выборка 17 %		3-й вариант, контроль	
	за последние лет		за последние лет		за последние лет	
	15	3	15	3	15	3
Возраст культур, лет	42		42		42	
Δ, $м^3$/ га в год	4,4		4,9		4,9	
Z, $м^3$/ га в год,	7,4	6,2	7,9	4,9	6,7	3,5
в т. ч. культуры	6,7	5,4	6,0	4,4	6,3	2,8

ры приходится 75–90 %. На всех пробных площадях текущее накопление запаса к сорокалетнему возрасту культур выше среднего, за исключением контрольного варианта.

В последние годы при оценке успешности лесообразовательного процесса при искусственном заселении осушаемых болот нами больше внимания уделялось качеству формирующихся древостоев. Это в основном касалось главной породы, то есть непосредственно лесных культур. Товарная структура приспевающих, спелых и перестойных древостоев определяется по доле деловой древесины и ее крупности. При измерениях на пробных площадях, несмотря на то что древостои еще не достигли возраста этих категорий, деревья также подразделялись на деловые, полуделовые и дрова. Оценка производилась на основе наличия повреждений стволов, развития ассимиляционного аппарата. К деловым относились особи, не имеющие видимых повреждений стволов, прямостойные, с хорошо развитой кроной, очищением от сучьев, наличием апи-

кального прироста. К повреждениям относились: сильный изгиб ствола, наличие пасынков, двухвершинность, поражение раком-серянкой. Все деревья, имеющие повреждения, отнесены к полуделовым, сильно угнетенные, отстающие в росте и сухостойные – к дровяным. При учетах выявилось, что количество поврежденных деревьев незначительно – 2–3 %. Ежегодный отпад за последние три года составляет в вариантах рубки 22–28 экз./га, в контроле – 26 экз./га. Тем самым при учетах к категории «деловые» было отнесено 93–95 % из общего числа растущих деревьев. По требованиям технических условий [2] к первому классу товарности относят древостои, в которых доля деловых стволов составляет 91 % и выше. Безусловно, полученные результаты нужно рассматривать как прогноз, до достижения возраста главной рубки ситуация может измениться. По накоплению запаса в возрасте 40 лет на деловую часть древостоев приходится 95–98 %.

По категориям крупности в возрасте культур 40 лет составляющие насаждения деревья в вариантах, где проведено разреживание, можно отнести к группам мелких (56–62 %) и средних (38–44 %) лесоматериалов. В контрольном варианте соответственно – 78 и 22 %.

Дифференциация деревьев в культурах сосны по темпам роста проявляется уже в раннем возрасте. Это дает возможность подразделения деревьев на категории: лидирующие, средние и отстающие. Основу будущего древостоя составят особи из первых двух категорий. По мнению Е. Л. Маслакова [7], деревья, составившие группу лидеров в первые годы роста, не теряют своего преимущества и в дальнейшем. Кроме того, результаты такого деления применимы при организации рубок ухода в молодняках. Статистическая обработка данных измерений показала, что распределение деревьев по диаметру близко к нормальному. По теории нормального распределения в пределах стандартного отклонения в ту и другую сторону от среднего значения ($M \pm \sigma$, где M – среднее значение, σ – стандартное отклонение) расположено 68,3 % всех единиц совокупности. В нашем случае в контрольном варианте (пробная площадь 3) к концу второго класса возраста этот показатель достигает 69 %. В то же время при статистической обработке данных измерений выявлена умеренная положительная (правосторонняя) асимметрия со значениями менее 0,5. Также кривые распределения деревьев по диаметрам обладают слабым эксцессом (значения менее 0,5).

Это позволяет при подразделении деревьев по группам роста применять ранговые коэффициенты. При этом в основу были положены значения диаметров, которые были измерены с точностью до 0,1 см, с применением ранговых коэффициентов распределения по диаметрам: менее $0{,}8d_{ср}$ – отставшие в росте; $1{,}2d_{ср}$ и более – лидеры.

Таблица 4

Доля по числу стволов и запасу различных категорий по темпам роста (%) в сорокалетних культурах сосны на осоково-кустарничково-сфагновых болотах в южной Карелии

Номер пробной площади	Средний диаметр, см	Доля (%) по	Отставшие, 0,8 d и менее	Средние, $> 0{,}8\ d_{ср}$ и $< 1{,}2\ d_{ср}$	Лидеры, $1{,}2\ d_{ср}$ и более
1	12,6	числу стволов	17	65	18
		запасу	12	55	33
2	12,2	числу стволов	22	58	20
		запасу	19	44	37
3	10,6	числу стволов	26	52	22
		запасу	12	48	40

Если по числу стволов, как показано в табл. 4, в процентном отношении величины у лидеров и отставших в росте отличаются незначительно, то доля запаса от общего по культурам закономерно выше в группе лидеров – 35–40 %. Все деревья-лидеры можно отнести к категории средние по крупности в 40 лет. Тем самым к возрасту главной рубки класс товарности в выращиваемых древостоях может быть высоким.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выращивание сосновых культур на осушаемых бедных переходных болотах оказалось высокоэффективным мероприятием с лесохозяйственной точки зрения. На участках лесных культур сформировались высокополнотные молодняки продуктивностью не ниже третьего класса бонитета с запасом стволовой древесины к концу второго класса возраста 180–190 $м^3$/га. Сохранность культур довольно высокая. В возрасте 20–25 лет этот показатель составляет 65–75 %. В дальнейшем с увеличением высоты культур отпад усиливается и к 40 годам сохранность снижается до 35–45 %. При первоначальной густоте посадки 5,5 тысячи экземпляров на гектаре на площади остается достаточное число стволов для образования в будущем полноценного древостоя. Благоприятные условия для роста культур сосны складываются на площадях, где предпосадочная обработка почвы произведена способом нарезки борозд перпендикулярно осушителям. Имеются сведения [1], что при параллельном расположении борозд по отношению к осушителям разница в продуктивности молодняков через 40 лет после посадок в приканальной и срединной зонах (при расстоянии между осушителями 150 м и более) может достигать класса бонитета.

В процессе последних учетных работ в чистом сосновом древостое к категории «деловые» отнесено 93–95 % деревьев от общего числа. При этом по накоплению запаса стволовой древесины на деловую часть древостоев приходится 95–98 %. Ежегодный отпад не превышает 30 экземпляров на гектаре даже в контрольном варианте, где лесоводственного ухода не проводилось. По категориям крупности в сорокалетнем возрасте деревья отнесены к группам мелких (56–78 %) и средних (22–45 %). Таким образом, сформировавшийся на участке лесных культур древостой характеризуется не только высокой продуктивностью, но и качеством. Осушение с последующим созданием лесных культур по переходным типам болот явилось эффективным мероприятием по повышению интенсивности ведения лесного хозяйства.

* Работа выполнена в рамках Государственного задания Института леса КарНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гаврилов В. Н. Зональные особенности растительных ресурсов осушенных болот Карелии при их искусственном облесении // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2009. № 11 (105). С. 35–40.
2. ГОСТ 9463-88. Лесоматериалы круглые хвойных пород. Технические условия. М.: ИПК Издательство стандартов, 1997.
3. Исаченко Г. А. Многолетние последствия осушения болот в ландшафтах Северо-запада Европейской России // Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 37–38.
4. Казимиров Н. И., Кабанов В. В. Лесотаксационные таблицы. Петрозаводск, 1976. 33 с.
5. Константинов В. К., Выродова С. А., Фролов Ю., Корольчук В. Ф., Стекольщиков С. А. О лесоводственной эффективности осушения и лесокультурного освоения болот и их окраек // Лесное хозяйство и комплексное природопользование: Труды СПбНИИЛХ. Вып. 2 (22). СПб., 2010. С. 133–138.
6. Константинов В. К., Порошин А. А. Состояние гидромелиоративных систем и их реконструкция. СПб., 2007. 135 с.
7. Маслаков Е. Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 68 с.
8. Тараканов Н. М. Эффективность гидролесомелиорации, основные условия и требования к ведению лесного хозяйства на осушаемых землях // Проблемы использования лесов с избыточным увлажнением и пути повышения их продуктивности: Материалы междунар. семинара. Архангельск: Правда Севера, 2013. С. 14–24.

Gavrilova O. I., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Gavrilov V. N., Forestry Research Institute, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

GROWTH AND STATUS OF YOUNG PLANTED PINE STANDS ON A DRAINED TRANSITIONAL MIRE

Data on growth of young pine stands planted on a drained transitional mire in the middle taiga subzone are reported. The crops were established in 1972 using 2-year-old Scots pine seedlings. Twenty years after planting the stand composition included 90 % planted pines and 10 % natural 40-year-old pines. Thinning of varying intensity and selective harvests were carried out. Between the age of 28 and 42 years the crops were monitored using standard valuation survey methods. Pine cultivation on pre-drained poor transitional mires proved to be a highly efficient practice in forestry. High density young stands of quality class 3 or better have formed in the managed sites. With the original stocking density of 5 500 plants per hectare, and in spite of the natural young stand die-back and thinning of varying intensity, the site by the second age class retained a sufficient number of trees to form a full-fledged high-density stand in the future. In terms of size, trees at 40 years of age were classified as small (56–78 %) and medium-sized (22–45 %). Thus, the managed stand that has formed in the planted site boasts not only high productivity, but also high quality.

Key words: middle taiga, drained mire, Scots pine crops, growth, survival rate, quality

REFERENCES

1. Gavrilov V. N. Zonal peculiarity of the vegetation resources of the artificially afforestated drained mires in Karelia [Zonal'nye osobennosti rastitel'nykh resursov osushennykh bolot Karelii pri ikh iskusstvennom oblesenii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2009. № 11 (105). P. 35–40.
2. GOST 9463-88. *Lesomaterialy kruglye khvoynykh porod. Tekhnicheskie usloviya* [9463-88. Round wood of coniferous species. Technical rules]. Moscow, 1997.
3. Isachenko G. A. Long-term consequences of peatlands drainage in landscapes of the North West of European Russia [Mnogoletnie posledstviya osusheniya bolot v landshaftakh Severo-zapada Evropeyskoy Rossii]. *Bolota Severnoy Evropy: raznoobrazie, dinamika i ratsional'noe ispol'zovanie* (*Petrozavodsk, 2–5 sentyabrya 2015*). Petrozavodsk, 2015. P. 37–38.
4. Kazimirov N. I., Kabanov V. V. *Lesotaksatsionnye tablitsy* [Forest taxation tables]. Petrozavodsk, 1976. 33 p.
5. Konstantinov V. K., Vyrodova S. A., Frolov Yu. A., Korol'chuk V. F., Stekol'shchikov S. A. On silvicultural efficiency of drainage and silvicultural development of wetlands and their peripherals [O lesovodstvennoy effektivnosti osusheniya i lesokul'turnogo osvoeniya bolot i ikh okraek]. *Lesnoe khozyaystvo i kompleksnoe prirodopol'zovanie: Trudy SPbNIILKh*. Issue 2 (22). St. Petersburg, 2010. P. 133–138.
6. Konstantinov V. K., Poroshin A. A. *Sostoyanie gidromeliorativnykh sistem i ikh rekonstruktsiya* [Status of irrigation systems and their reconstruction]. St. Petersburg, 2007. 135 p.
7. Maslakov E. L. *Formirovanie sosnovykh molodnyakov* [Formation of pine young growths]. Moscow, 1984. 68 p.
8. Tarakanov N. M. The effectiveness of reclamation, the basic conditions and requirements for forest management on drained lands [Effektivnost' gidrolesomelioratsii, osnovnye usloviya i trebovaniya k vedeniyu lesnogo khozyaystva na osushaemykh zemlyakh]. *Problemy ispol'zovaniya lesov s izbytochnym uvlazhneniem i puti povysheniya ikh produktivnosti*: *Materualy mezhdunar. seminara*. Arhangelsk, Pravda Severa Publ., 2013. P. 14–24.

Поступила в редакцию 25.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 26–32 **Общая биология** **2016**

УДК 595.789(470.22)

ВЯЧЕСЛАВ ВАСИЛЬЕВИЧ ГОРБАЧ
доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
gorbach@psu.karelia.ru

БУЛАВОУСЫЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) КАРЕЛЬСКОГО РЕГИОНА:
I. Аннотированный список Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae и Lycaenidae

Впервые обобщены данные о фауне булавоусых чешуекрылых Республики Карелия и сопредельных территорий Восточной Фенноскандии. Всего в список по Республике Карелия включено 89 видов, еще 19 видов известны для карельских районов Финляндии и Ленинградской области. Первое сообщение посвящено толстоголовкам, парусникам, белянкам и голубянкам. Дана краткая характеристика распространения каждого вида в рассматриваемом регионе.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, видовой состав, распространение видов, Восточная Фенноскандия

В 2008 году под редакцией С. Ю. Синёва опубликована фундаментальная сводка по чешуекрылым [8], в которой обобщены результаты инвентаризации фауны огромной территории нашей страны, в том числе и карельского региона. Этот регион рассматривается в границах Республики Карелия, однако, как природная область Восточной Фенноскандии, Карелия охватывает еще и окраины соседних регионов – Финляндии, Ленинградской, Вологодской, Архангельской и Мурманской областей Российской Федерации (рисунок). Эта двойственность географических определений в фаунистических работах, по-видимому, и стала основной причиной ошибочных указаний: виды, известные из карельских районов Финляндии и Ленинградской области, попали в списки по Республике Карелия. В одной из последних статей [11] существующий список был уточнен и дополнен. В настоящей работе мы приводим полный список булавоусых чешуекрылых и даем краткую характеристику распространения каждого вида в карельском регионе.

К настоящему времени для Республики Карелия отмечено 89 видов булавоусых чешуекрылых, 19 видов известны из карельских биогеографических районов за ее пределами – в Ленинградской области и Финляндии, еще 2 вида найдены близ их границ. Перечень видов четырех семейств – толстоголовок, парусников, белянок и голубянок – дан в помещенном ниже списке. Все виды, неизвестные для Республики Карелия, не имеют порядковых номеров (–), виды, найденные за пределами карельских биогеографических районов, кроме того, помечены звездочкой (*). В скобках даны порядковые номера для всех видов по каталогу чешуекрылых России [8]. Номенклатура соответствует каталогу, с той лишь разницей, что все таксоны отнесены к единственному надсемейству Papilionoidea Latreille [1802].

Семейство **Hesperiidae** Latreille, 1809 – ТОЛСТОГОЛОВКИ

1. (10861) *Pyrgus alveus* (Hübner, [1803])

Встречается локально по суходольным лугам в южных районах и Заонежье.

2. (10865) *P. centaureae* (Rambur, [1839])

В настоящее время достоверно известен лишь из Прибеломорья [6: *Kk*, Картеш, 12–19.VII.1993]. В Финляндии вид распространен локально, – популяции приурочены к немногим болотным массивам, относительно равномерно распределенным по всей территории за исключением самых южных районов [28], [32]. Указание на *P. andromedae* для Карельского перешейка [9], по-видимому, относится к этому виду.

3. (10869) *P. malvae* (Linnaeus, 1758)

Встречается по всей территории, населяет полузатененные и открытые стации в лесах, скальные выходы, лесные луга, сфагновые болота.

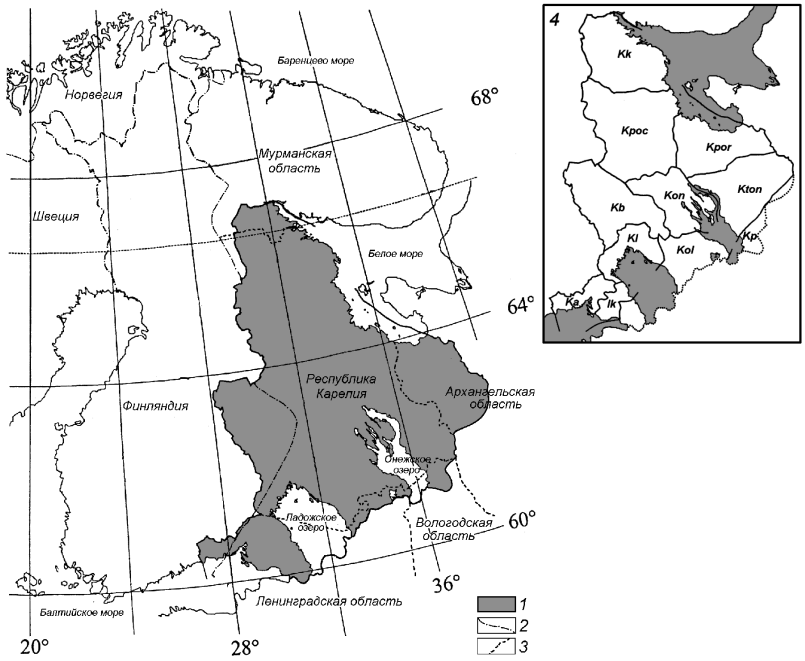
– (10877) *Heteropterus morpheus* (Pallas, 1771)*

Вид известен по единичным находкам из сопредельных с карельскими районов Ленинградской области и Финляндии [24], [29]. На юге Ленинградской области вид встречается локально, приурочен к влажным лесным и пойменным лугам.

4. (10883) *Carterocephalus palaemon* (Pallas, 1771)

Встречается по всей территории, но, как правило, единично. Более характерен для северотаежных лесных ландшафтов. Населяет полузатененные стации в лесах, сырые тенистые опушки и луговины.

© Горбач В. В., 2016



Географическое положение и деление исследуемой территории. *1* – исследуемая территория, *2* – государственные границы, *3* – административные границы субъектов Российской Федерации, *4* – биогеографические районы: *Kk* – Karelia keretina, *Kpoc* – K. pomorica occidentalis, *Kpor* – K. pomorica orientalis, *Kb* – K. borealis, *Kon* – K. onegensis, *Kton* – K. transonegensis, *Kp* – K. pudogensis, *Kl* – K. ladogensis, *Kol* – K. olonetsensis, *Ka* – K. australis, *Ik* – Istmus karelicus; точками показана граница Фенноскандии с Русской равниной

5. (10884) *C. silvicola* (Meigen, 1829)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., населяет опушки, поляны, лесные луга и другие полузатененные и открытые стации в лесных ландшафтах.

6. (10893) *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer, 1808)

Один из наиболее многочисленных видов в среднетаежных культурных ландшафтах. На севере доходит до 65° с. ш., населяет различные сухие и мезофильные открытые биотопы лугового типа.

– (10895) *T. sylvestris* (Poda, 1761)

Вид известен по единственной находке с Карельского перешейка [17: *Ik*, Верхнее Кузьмолово, 2005]. Южнее встречается по лугам, локально.

7. (10899) *Ochlodes sylvanus* (Esper, 1777)

Один из наиболее многочисленных видов в среднетаежных культурных ландшафтах. Распространен к северу до 65° с. ш., населяет мезофильные открытые и лесные луга, вырубки.

8. (10902) *Hesperia comma* (Linnaeus, 1758)

Вид известен по локальным популяциям из Заонежья, отмечен для нескольких пунктов в Прионежье и Присвирье [25]. В Ленинградской области регулярно встречается на Карельском перешейке [17]. Населяет сухие луга, в том числе на скальных обнажениях.

Семейство **Papilionidae** Latreille, [1802] – ПАРУСНИКИ

9. (10935) *P. mnemosyne* (Linnaeus, 1758)

Вид встречается локально в Приладожье и Прионежье. Большая часть известных ныне популяций приурочена к прибрежным районам Заонежского п-ова [16: *Kon*, Толвуя, Великая Нива] и островам архипелага Кижские шхеры [4], [23]. Отмечен для территорий, расположенных к юго-востоку от Онежского озера на границе с Архангельской областью [14: *Kp*, Колода]. В Приладожье часто попадается в Лахденпохском районе на границе с Ленинградской областью [16: *Kl*, Кильпола], известен для окрестностей Импилахти и Карельского перешейка [17], [18]. В прибрежных районах между Сортавалой и Лахденпохьей, по-видимому, отсутствует. Ранее мнемозину неоднократно находили на восточном побережье Ладожского озера – в окрестностях Салми и Олонца [25]. Населяет суходольные и влажноразнотравные лесные луга.

10. (10943) *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758)

Вид известен по многочисленным находкам из прибрежных районов и островов Финского залива Балтийского моря и Ладожского озера, сделанным до середины прошлого века [5]. Современный статус неясен из-за слабой изученности этих территорий в энтомологическом отношении. Подтверждено нахождение вида на балтийском

о-ве Гогланд (Ленинградская обл., *Ka*) [26]. Имеется указание и на Северное Приладожье [18: *Kl*, Кирьявалахти]. В Восточной Фенноскандии вид встречается по прибрежным скальным обнажениям и полянам в сухих сосняках. Поскольку в регионе сохранилось множество биотопов, подходящих для развития гусениц, вполне возможно, что бабочки не задерживаются долго в местах своего появления и ведут себя подобно махаону, патрулируя обширные территории. Такое поведение кажется неизбежным, учитывая почти повсеместную низкую плотность кормового растения [2].

– (10950) *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758)

Вид известен по единственному экземпляру из Юго-Восточной Финляндии [32: *Kb*, Kesälahdelle, 2003]. В Фенноскандии представлен расселяющимися бабочками.

11. (10954) *Papilio machaon* Linnaeus, 1758

Встречается в разнообразных биотопах по всей территории.

Семейство **Pieridae** Duponchel, [1835] – БЕЛЯНКИ

12. (10971) *Leptidea sinapis* (Linnaeus, 1758)

Вид доходит на севере до 65° с. ш., населяет опушки, поляны, лесные луга и другие, преимущественно полузатененные, стации в лесных ландшафтах.

13. (–) *L. juvernica* Williams, 1946

(10970) *L. reali* Reissinger 1989

Являются видами-двойниками *L. sinapis*, от которого отличаются строением гениталий и более ранним (на 1–2 недели) вылетом имаго. Идентификация *L. reali* и *L. juvernica* возможна лишь генетическими методами [19]. Поэтому распространение этих форм до сих пор остается неясным. До самого последнего времени считали, что в Фенноскандии и сопредельных областях обитает *L. reali* [20], [21]. В Восточной Фенноскандии первая особь была отмечена на Аландских о-вах в 2003 году. В конце мая – начале июня 2012 года наблюдали массовое появление бабочек, в том числе и в Прионежье (Петрозаводск), где они держались в хорошо прогреваемых сухих биотопах с луговым разнотравьем. Все собранные финляндские экземпляры после анализа генома были отнесены к *L. juvernica* [32], точно так же, как это было сделано ранее и в отношении экземпляров из Санкт-Петербурга [19].

14. (10976) *Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен по всей территории, населяет открытые влажные и заболоченные стации в лесах, разнообразные сырые и мезофильные луга.

15. (10992) *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758)

Один из самых обычных видов в среднетаежных ландшафтах, на севере доходит до 65° с. ш. В последнее десятилетие граница ареала сдвинулась на 350 км к северу [32]. В Прионежье и Приладожье нередко вылетает в большом числе, в такие годы скопления около луж на дорогах достигают нескольких сотен особей. Населяет опушки мелколиственных и смешанных лесов, лесные и суходольные луга.

16. (10996) *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758)

Встречается по всей территории, но на севере, по-видимому, вид представлен расселяющимися особями. Бывает обычным только в сельскохозяйственных районах с кормовыми растениями в культуре.

17. (11003) *P. napi* (Linnaeus, 1758)

Один из наиболее многочисленных видов. Распространен по всей территории, характерен для открытых местообитаний лугового типа.

18. (11005) *P. rapae* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен по всей территории, на севере, по-видимому, представлен расселяющимися особями, чаще встречается в среднетаежных культурных ландшафтах.

– (11009) *Pontia chloridice* (Hübner, [1803])

Вид известен по нескольким находкам, сделанным в 1970 году в приграничных районах Финляндии [32: *Ka*, Virolahti; *Kb*, Tohmajärvi]. К северу от Прикаспия представлен расселяющимися бабочками [12].

19. (11011) *P. edusa* (Fabricius, 1777)

Первое поколение, появляющееся в Фенноскандии, представлено расселяющимися особями; в теплые годы дает второе, более многочисленное местное поколение. Встречается по югу рассматриваемой территории, проникая на севере до Заонежья. Населяет хорошо прогреваемые антропогенные стации. За последнюю четверть века наиболее благоприятными для вида стали сезоны 1995, 1999, 2000, 2010 и 2011 годов [32].

20. (11021) *Colias croceus* (Fourcroy, 1785)

Известен по единственному экземпляру из Петрозаводска [1: *Kon*, Соломенное, 29.VIII.1881]. В таежных ландшафтах представлен расселяющимися бабочками.

21. (11026) *C. hyale* (Linnaeus, 1758)

Первое поколение представлено расселяющимися особями; иногда дает второе, местное поколение. Зимующие стадии (гусеница или куколка) в местных условиях, по-видимому, вымерзают. Встречается по югу рассматриваемой территории (до Заонежья) в хорошо прогреваемых антропогенных стациях. За последнюю четверть века наиболее благоприятным для вида был сезон 1995 года [32].

22. (11030) *C. palaeno* (Linnaeus, 1761)

Вид распространен по всей территории, населяет сфагновые болота, иногда встречается на сырых лугах.

23. (11038) *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758)

Один из самых многочисленных видов в среднетаежных ландшафтах. По Прибеломорью доходит до северной границы Карелии, на северо-западе распространен до 65° с. ш. Населяет открытые стации в лесных местообитаниях.

Семейство **Lycaenidae** [Leach], [1815] – ГОЛУБЯНКИ

24. (11058) *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758)

По современным данным, вид известен из Заонежья [16: *Kol*, Шуньга, 22.VIII.2012], ранее отмечен для ряда пунктов в Восточном Приладожье и Присвирье [25]. Распространен по югу Финляндии и в Ленинградской области [7], [17], [28]. Населяет полузатененные стации в лиственных лесах, мелколесье.

– (11083) *Quercusia qercus* (Linnaeus, 1758)

Встречается только на сопредельных территориях – в прибрежных районах Финского залива Балтийского моря [17], [28]. Населяет полузатененные стации в лиственных лесах.

25. (11095) *Nordmannia pruni* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен по югу исследуемой территории, на севере доходит до Заонежья, где населяет зарастающие кустарником опушки, поляны, лесные луга.

– (11098) *Nordmannia w-album* (Knoch, 1782)

Отмечен для северо-западных районов Ленинградской области [17]. Населяет полузатененные стации в лиственных лесах.

26. (11107) *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758)

Один из наиболее многочисленных видов в лесных ландшафтах. Распространен по всей территории, населяет сфагновые болота, полузатененные и открытые лесные стации.

27. (11122) *Lycaena dispar* (Haworth, 1802)

До середины 2000-х годов вид был известен лишь с побережья Финского залива [28]. За последнее время ареал сильно сместился к северу, и теперь бабочки попадаются в Северном Приладожье и Прионежье [11], [15]. По единственному самцу известен из северотаежной подзоны [13], [31: *Kpoc*, Костомукша, 10.VIII.2007]. Населяет различные луга – преимущественно сырые и влажные.

28. (11123) *L. helle* ([Denis&Schiffermüller], 1775)

По современным данным, вид известен из Восточного Прионежья, Костомукшского и Кандалакшского заповедников [14], [27]. Ранее отмечен для многих пунктов к северу от линии Деревянное – Салми [25], [30]. В Финляндии места находок вида приурочены к северному побережью Ботнического залива Балтийского моря и небольшому району на границе с Карелией в районе г. Костомукша. Информация о более широком распространении вида [28] не подтверждается современными данными [29].

29. (11124) *L. hippothoe* (Linnaeus, 1761)

Вид распространен по всей территории, населяет мезофильные и влажные луга.

30. (11125) *L. phlaeas* (Linnaeus, 1761)

Вид широко распространен в Приладожье и Присвирье, где населяет сухие луга, поляны, вырубки, скальные выходы. Из Северо-Западного Прионежья известен по встречам имаго в населенных пунктах.

31. (11127) *L. tityrus* (Poda, 1761)

Из Восточной Фенноскандии вид известен по двум экземплярам [13], [31: *Kpoc*, Костомукша, 22.VIII.2007]; [32: *Ka*, Hamina, 2009]. Северная граница ареала вида проходит к югу от тайги. Предпочитает открытые песчаные стации в сосняках и сухие луга.

32. (11129) *L. virgaurea* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен в среднетаежных ландшафтах, проникая к северу до 65° с. ш. Населяет разнообразные луга, чаще мезофильные.

– (11145) *Cupido minimus* (Fuessly, 1775)

Известен по нескольким локальным популяциям из карельских районов Южной Финляндии [28], [29], населяет сухие луга и биотопы с ксерофильной растительностью.

– (11148) *C. alcetas* (Hoffmannsegg, 1804)*

Вид найден на юго-востоке Финляндии вблизи исследуемой территории [29: Imatra, 1974]. Северо-западная граница ареала вида проходит восточнее, по Архангельской и Ленинградской областям [3]. Везде представлен локальными популяциями.

– (11149) *C. argiades* (Pallas, 1771)

Встречается в карельских районах Финляндии и Ленинградской области [17], [28] по антропогенным биотопам, сухим и мезофильным лугам. Активная экспансия вида в Восточную Фенноскандию началась в 1999 году, наиболее благоприятными стали сезоны 2000, 2003 и 2011 годов [32].

33. (11154) *Celastrina argyolus* (Linnaeus, 1758)

Распространен к северу до 65° с. ш. Населяет разнообразные полузатененные и открытые стации в лесах, сфагновые болота.

34. (11164) *Scolitantides orion* (Pallas, 1771)

Вид отмечен по единичной находке для Северного Приладожья [18: *Kl*, Кирьяволахти]. Локальные популяции известны из Южной Финляндии

[28]. Встречается по скальным обнажениям на побережьях крупных озер.

35. (11167) *Pseudophilotes vicrama* (Moore, 1865)

Для Карелии вид отмечен по находке гусеницы в Восточном Приладожье [25: *Kol*, Видлица, на тимьяне (*Thymus* sp.), 20.VI.1942]. В Восточной Фенноскандии известна по единственной довольно многочисленной популяции из Юго-Западной Финляндии [33]. Все популяции на юго-востоке страны к настоящему времени исчезли. Последняя из них, на побережье оз. Сайма (Ruokolahti), просуществовала до 1984 года. В 1994 году была предпринята попытка восстановить вид, переместив в прежнее местообитание 10 самок из юго-западной популяции. После нескольких лет успешного размножения реинтродуцированная популяция вымерла. Последняя бабочка была найдена здесь в 1999 году (K. Saarinen, личное сообщение). Встречается на юге Ленинградской области [17]. В местах обитания населяет открытые песчаные стации в сосняках.

36. (11171) *Glaucopsyche alexis* (Poda, 1761)

Регулярно встречается на самом юге – в Приладожье и Присвирье. Из Прионежья до 2000-х годов был известен по 4 экземплярам ([25: Медвежьегорск, 1943]; заповедник «Кивач», 1969 (Н. Н. Кутенкова); Кончезеро, 1990 и 1991). В настоящее время единичные особи стали попадаться более часто. Найдено несколько небольших колоний этой бабочки на о-вах архипелага Кижские шхеры. Населяет суходольные луга и различные антропогенные биотопы.

37. (11179) *Maculinea arion* (Linnaeus, 1758)

В российской части Восточной Фенноскандии вид отмечен для Восточного Приладожья, Присвирья [25: *Kol*, Олонец, Важины] и Карельского перешейка [24: *Ik*, Горьковское, Цвелодубово, Овсяное, оз. Красное]. На юго-востоке Финляндии осталось всего две популяции вида [28]. Населяет открытые песчаные стации в сосняках.

38. (11190) *Plebeius argus* (Linnaeus, 1758)

Распространен по всей территории. Населяет сфагновые болота и открытые стации в сухих сосняках, реже встречается на лугах.

39. (11192) *P. idas* (Linnaeus, 1761)

Вид распространен по всей территории, один из обычнейших обитателей сфагновых болот и открытых стаций в сухих сосняках.

40. (11206) *P. optilete* (Knoch, 1781)

Вид распространен по всей территории, один из обычнейших обитателей сфагновых болот, встречается по открытым местам в сухих сосняках и на лесных лугах.

41. (11220) *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793)

Встречается по всей территории, населяет суходольные и влажноразнотравные луга.

42. (11222) *A. eumedon* (Esper, [1780])

Встречается по всей территории, населяет влажноразнотравные и осоково-разнотравные луга.

43. (11223) *A. nicias* (Meigen, 1830)

В Фенноскандии распространен в среднекарельских районах, откуда проникает к западу до Ботнического залива Балтийского моря. Везде представлен локальными популяциями. Указан для ряда пунктов Северного Прионежья [25]. В настоящее время достоверно известен из района Кончезеро – Малая Гомсельга (*Kon*) и из Восточного Прионежья (*Kton,* о-в Великостров, оз. Ведлозеро). Населяет вырубки. По нашим наблюдениям, колонии появляются здесь на 3–4-й год, бабочки обычно летают на участках с луговым разнотравьем. После зарастания вырубок мелколесьем, обычно через 4–5 лет, вид исчезает. Популяции, существующие длительное время, известны только с финляндских территорий. Там они приурочены к сухим лугам и придорожным биотопам лугового типа.

44. (11227) *Polyommatus amandus* (Schneider, 1792)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., населяет разнообразные луга.

45. (11234) *P. icarus* (Rottemburg, 1775)

Вид распространен по всей территории, населяет разнообразные луга.

46. (11253) *P. semiargus* (Rottemburg, 1775)

Распространен по всей территории, населяет разнообразные луга и открытые стации в лесах.

Таким образом, к настоящему времени с территории РК известно 8 видов толстоголовок, 3 вида парусников, 12 видов белянок и 23 вида голубянок. 7 видов этих семейств встречаются в карельских биогеографических районах за ее пределами. Список нимфалид и общий анализ фауны будут представлены во втором сообщении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блекер Г. Ф. Ревизия фауны Macrolepidoptera Олонецкой губернии // Русское энтомологическое обозрение. 1909. Т. 9. № 1–2. С. 3–13.
2. Горбач В. В. К фауне булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Карелии. Karelia ladogensis: Валаам // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 2 (115). С. 11–13.
3. Горбач В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 254 с.

4. Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 12. С. 1493–1505.
5. Горбач В. В., Полевой А. В., Сааринен К. О статусе популяций аполлона (Parnassius apollo, Lepidoptera, Papilionidae) в Восточной Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 4. С. 103–109.
6. Горбач В. В., Резниченко Е. С. Видовой состав и распространение дневных бабочек (Lepidoptera, Diurna) в Юго-Восточной Фенноскандии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2009. № 7 (101). С. 31–39.
7. Державец Ю. А., Иванов А. И., Миронов В. Г., Мищенко О. А., Прасолов В. Н., Синёв С. Ю. Список чешуекрылых (Macrolepidoptera) Ленинградской области // Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) СССР. Тр. ВЭО. Т. 67. Л.: Наука, 1986. С. 186–270.
8. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под ред. С. Ю. Синёва. СПб.; М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 424 с.
9. Кожанчиков И. В. Новое в изучении фауны и экологии чешуекрылых Карельского перешейка // Труды ЗИН АН СССР. 1958. Т. 24. С. 3–88.
10. Кутенкова Н. Н. Чешуекрылые (Lepidoptera) заповедника «Кивач». М., 1989. 59 с.
11. Кутенкова Н. Н., Горбач В. В., Полевой А. В., Хумала А. Э. Дополнения к каталогу чешуекрылых (Lepidoptera) России для Карельского региона // Евразиатский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. № 4. С. 299–308.
12. Львовский А. Л., Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М., 2007. 443 с.
13. Резниченко Е. С., Горбач В. В. Биотопические группировки булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в экосистемах северной тайги Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 2 (123). С. 19–25.
14. Хумала А. Э., Полевой А. В. К фауне насекомых юго-востока Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2009. № 4. С. 53–75.
15. Хумала А. Э., Полевой А. В. Находки новых и интересных видов насекомых (insecta) в Северном Приладожье // Труды КарНЦ РАН. 2011. № 2. С. 142–144.
16. Хумала А. Э., Полевой А. В. Находки редких и примечательных видов насекомых (Insecta) на территории Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 6. Р. 19–46.
17. Цветков Е. В. Булавоусые чешуекрылые Санкт-Петербурга и Ленинградской области. СПб., 2005 [Электронный ресурс]. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).
18. Aarnio H., Ojalainen P. Niityt kirjovat Karjalaa // Suomen Luonto. 1995. № 9. P. 22–25.
19. Dincă V., Lukhtanov V. A., Talavera G., Vila R. Unexpected layers of cryptic diversity in wood white Leptidea butterflies // Nature Communication. 2011. Vol. 2. Art. № 324. Available at: http://www.nature.com/ncomms/archive/date/2011/05/index.html (accessed 05.07.2012).
20. Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperiidae – Nymphalidae. Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. 407 p.
21. Haahtela T., Saarinen K., Ojalainen P., Aarnio H. Butterflies of Britain and Europe. London, 2011. 383 p.
22. Higgins L. G., Riley N. D. Euroopan päiväperhoset. Helsinki: Tammi, 1980. 386 p.
23. Humala A. E. New findings of Parnassius mnemosyne Linnaeus (Lepidoptera, Papilionidae) in Russian Karelia // Entomol. Fenn. 1998. Vol. 8. № 4. P. 224.
24. Ivanov A. I., Matov A. Y., Khramov B. A., Grigorev G. A., Mironov V. G., Mishchenko O. A. Artenverzeichnis der Macrolepidoptera von Sankt-Petersburg und des Sankt-Petersburger Gebietes nach Aufsammlungen in den Jahren 1960–1998 // Atalanta. 1999. Bd. 30. № 1–4. S. 293–356.
25. Kaisila J. Die Macrolepidopteren Fauna des Aunns – Gebietes // Acta Entomol. Fenn. 1947. Bd. 1. № 1. S. 1–112.
26. Khramov B. A., Yakovlev R. V. Butterflies (Lepidoptera: Papilonoidea) of Gogland Island (Leningrad region, Russia) // Amurian zoological journal. 2012. Vol. 4. № 4. P. 387–389.
27. Leinonen R., Itämies J., Kutenkova N. Lepidoptera of the Nature Reserve Friendship // Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. Helsinki: The Finnish Environment, 1997. P. 235–256.
28. Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 1991. 362 p.
29. Päiväperhosseuranta. Available at: http://www.luomus.fi/nafi/nafi_stat.php (accessed 24.02.2016).
30. Peltonen O. Vienan perhosfaunasta // Ann. Entomol. Fenn. 1947. Vol. 13. № 3. S. 131–144.
31. Saarinen K., Gorbach V. V. Erikoisia kultasiipiä itärajan tuntumassa // Baptria. 2007. Vol. 32. № 1. P. 15.
32. Saarinen K., Jantunen J. Päiväperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia päiväperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 c.
33. Väisänen R., Kuussaari M., Nieminen M., Somerma P. Biology and conservation of Pseudophilotes baton in Finland (Lepidoptera, Lycaenidae) // Ann. Zool. Fenn. 1994. Vol. 31. № 1. P. 145–147.

Gorbach V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) OF KARELIA: I. AN ANNOTATED SPECIES LIST OF HESPERIIDAE, PAPILIONIDAE, PIERIDAE AND LYCAENIDAE

The data on the butterfly fauna of the Republic of Karelia and adjacent areas of East Fennoscandia are summarized. The list for the Republic of Karelia includes 89 species, another 19 species are known for the Karelian districts of Finland and the Leningrad region. The first report is devoted to four families of the butterflies. The distribution of each species in the region is brieflycharacterized.

Key words: butterflies, species composition, distribution of the species, Eastern Fennoscandia

REFERENCES

1. Bleker G. F. Revision of Macrolepidoptera fauna of Olonets region [Reviziya fauny Macrolepidoptera Olonetskoy gubernii]. *Russkoe entomologicheskoe obozrenie*. 1909. Vol. 9. № 1–2. P. 3–13.

2. Gorbach V. V. To the fauna of Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea in Karelia [K faune bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Karelii. Karelia ladogensis: Valaam]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2011. № 2 (115). P. 11–13.
3. Gorbach V. V. *Fauna i ekologiya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Karelii* [Fauna end ecology of the butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) of Karelia]. Petrozavodsk, PetrSU Publ., 2013. 254 p.
4. Gorbach V. V., Kabanen D. N. Spatial organization of the clouded Apollo population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega like basin. *Entomol. Review.* 2010. Vol. 90. № 1. C. 11–22.
5. Gorbach V. V., Polevoy A. V., Saarinen K. On the status of Apollo butterfly populations (Parnassius apollo, Lepidoptera, Papilionidae) in Eastern Fennoskandia [O statuse populyatsiy apollona (Parnassius apollo, Lepidoptera, Papilionidae) v Vostochnoy Fennoskandii]. *Trudy KarNTs RAN* [Proc. KarRC RAS]. 2015. № 4. P. 103–109.
6. Gorbach V. V., Reznichenko E. S. Species composition and distribution of butterflies (Lepidoptera, Diurna) in the South-East Fennoscandia [Vidovoy sostav i rasprostranenie dnevnykh babochek (Lepidoptera, Diurna) v Yugo-Vostochnoy Fennoskandii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2009. № 7 (101). P. 31–39.
7. Derzhavets Yu. A., Ivanov A. I., Mironov V. G., Mishchenko O. A., Prasolov V. N., Sinev S. Yu. List of Macrolepidoptera of Leningrad region [Spisok cheshuekrylykh (Macrolepidoptera) Leningradskoy oblasti]. *Fauna cheshuekrylykh (Lepidoptera) SSSR. Trudy VEO.* Vol. 67. Leningrad, Nauka Publ., 1986. P. 186–270.
8. *Katalog cheshuekrylykh Rossii* [Catalogue of Lepidopterans (Lepidoptera) of Russia] / S. Yu. Sinev (red.). St. Petersburg, Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK Publ., 2008. 424 p.
9. Kozhanchikov I. V. New facts in the study of fauna and ecology of the Lepidoptera in Karelian Isthmus [Novoe v izuchenii fauny i ekologii cheshuekrylykh Karel'skogo peresheyka]. *Trudy ZIN AN SSSR* [Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR]. 1958. Vol. 24. P. 3–88.
10. Kutenkova N. N. *Cheshuekrylye (Lepidoptera) zapovednika "Kivach"* [Lepidoptera of Kivach Natural Reserve]. Moscow, 1989. 59 p.
11. Kutenkova N. N., Gorbach V. V., Polevoy A. V., Khumala A. E. New data from Karelia for the Catalogue of Lepidoptera of Russia [Dopolneniya k katalogu cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii dlya Karel'skogo regiona]. *Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal* [Euroasian Entomological Journal]. 2015. Vol. 14. № 4. P. 299–308.
12. L'vovskiy A. L., Morgun D. V. *Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoy Evropy* [Lepidoptera, Rhopalocera of Eastern Europe]. Moscow, 2007. 443 p.
13. Reznichenko E. S., Gorbach V. V. The butterfly assemblages (Lepidoptera, Diurna) in ecosystems of northern taiga of Karelia [Biotopicheskie gruppirovki bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Diurna) v ekosystemakh severnoy taygi Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2012. № 2 (123). P. 19–25.
14. Khumala A. E., Polevoy A. V. On the insect fauna of the SouthEast of Karelia [K faune nasekomykh yugo-vostoka Karelii]. *Trudy KarNTs RAN* [Proc. KarRC RAS]. 2009. № 4. P. 53–75.
15. Khumala A. E., Polevoy A. V. Records of new and remarkable insect species (Insecta) in the Northern Ladoga area [Nakhodki novykh i interesnykh vidov nasekomykh (Insecta) v Severnom Priladozh'e]. *Trudy KarNTs RAN* [Proc. KarRC RAS]. 2011. № 2. P. 142–144.
16. Khumala A. E., Polevoy A. V. Records of rare and noteworthy insect species (Insecta) in the Republic of Karelia [Nakhodki redkikh i primechatel'nykh vidov nasekomykh (Insecta) na territorii Karelii]. *Trudy KarNTs RAN* [Proc. KarRC RAS]. 2015. № 6. P. 19–46.
17. Tsvetkov E. V. *Bulavousye cheshuekrylye Sankt-Peterburga i Leningradskoy oblasti* [Lepidoptera, Rhopalocera of St. Petersburg and Leningrad region]. St. Petersburg, 2005. CD-ROM.
18. Aarnio H., Ojalainen P. Niityt kirjovat Karjalaa // Suomen Luonto. 1995. № 9. P. 22–25.
19. Dincă V., Lukhtanov V. A., Talavera G., Vila R. Unexpected layers of cryptic diversity in wood white Leptidea butterflies // Nature Communication. 2011. Vol. 2. Art. № 324. Available at: http://www.nature.com/ncomms/archive/date/2011/05/index.html (accessed 05.07.2012).
20. Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperiidae – Nymphalidae. Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. 407 p.
21. Haahtela T., Saarinen K., Ojalainen P., Aarnio H. Butterflies of Britain and Europe. London, 2011. 383 p.
22. Higgins L. G., Riley N. D. Euroopan päiväperhoset. Helsinki: Tammi, 1980. 386 p.
23. Humala A. E. New findings of Parnassius mnemosyne Linnaeus (Lepidoptera, Papilionidae) in Russian Karelia // Entomol. Fenn. 1998. Vol. 8. № 4. P. 224.
24. Ivanov A. I., Matov A. Y., Khramov B. A., Grigorev G. A., Mironov V. G., Mishchenko O. A. Artenverzeichnis der Macrolepidoptera von Sankt-Petersburg und des Sankt-Petersburger Gebietes nach Aufsammlungen in den Jahren 1960–1998 // Atalanta. 1999. Bd. 30. № 1–4. S. 293–356.
25. Kaisila J. Die Macrolepidopteren Fauna des Aunns – Gebietes // Acta Entomol. Fenn. 1947. Bd. 1. № 1. S. 1–112.
26. Khramov B. A., Yakovlev R. V. Butterflies (Lepidoptera: Papilonoidea) of Gogland Island (Leningrad region, Russia) // Amurian zoological journal. 2012. Vol. 4. № 4. P. 387–389.
27. Leinonen R., Itämies J., Kutenkova N. Lepidoptera of the Nature Reserve Friendship // Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. Helsinki: The Finnish Environment, 1997. P. 235–256.
28. Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 1991. 362 p.
29. Päiväperhosseuranta. Available at: http://www.luomus.fi/nafi/nafi_stat.php (accessed 24.02.2016).
30. Peltonen O. Vienan perhosfaunasta // Ann. Entomol. Fenn. 1947. Vol. 13. № 3. S. 131–144.
31. Saarinen K., Gorbach V. V. Erikoisia kultasiipiä itärajan tuntumassa // Baptria. 2007. Vol. 32. № 1. P. 15.
32. Saarinen K., Jantunen J. Päiväperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia päiväperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 c.
33. Väisänen R., Kuussaari M., Nieminen M., Somerma P. Biology and conservation of Pseudophilotes baton in Finland (Lepidoptera, Lycaenidae) // Ann. Zool. Fenn. 1994. Vol. 31. № 1. P. 145–147.

Поступила в редакцию 07.04.2016

№ 4 (157). С. 33–37 **Общая биология** **2016**

УДК 57.084.2

ИРИНА МИХАЙЛОВНА ДЗЮБУК
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ikrup@petrsu.ru

ГАЛИНА АНДРЕЕВНА ШКЛЯРЕВИЧ
доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
aglanthae.mail.ru

ЕЛЕНА АЛЕКСАНДРОВНА КЛЮКИНА
кандидат технических наук, доцент кафедры теории вероятностей и анализа данных факультета математики и информационных технологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
elena_k_79@mail.ru

ПИТАНИЕ И РОСТ ЕРША (*GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (L.)) ЛАХТИНСКОЙ ГУБЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ САДКОВОГО ФОРЕЛЕВОГО ХОЗЯЙСТВА*

Приведены результаты исследования питания и роста ерша (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) Лахтинской губы Онежского озера в районе функционирования форелевого садкового хозяйства. Выявлено, что у садков форелевого хозяйства обитает ерш возраста 2+…8+. Размеры ерша были в пределах 12,0–19,2 см, масса – от 15,3 до 71,3 г. Количественно преобладают самки над самцами в соотношении 3 : 1. Кормовые условия для ерша в районе форелевого садкового хозяйства в Лахтинской губе изменяются по годам. В этом районе Онежского озера ерш предпочитает амфипод и мизид, которые составляли до 50 % от общей массы пищевого комка в желудке. До периода полового созревания ерш предпочитает амфипод, в старшем возрасте – мизид, что, вероятно, связано с размерами кормовых организмов. Выявлено, что в желудках ерша присутствовали гранулы форелевых кормов, вымываемых из садков. В районе садков форелевого хозяйства в олиготрофной Лахтинской губе Онежского озера скорость роста ерша меньше, чем в условиях мезотрофной Кондопожской губы этого озера. Появление в районе форелевого садкового хозяйства особей ерша с избыточным весом доказывает его влияние на кормовой режим ерша в Лахтинской губе.

Ключевые слова: ерш, Лахтинская губа, Онежское озеро, садковое форелевое хозяйство, рост, питание, линейная регрессия

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время представляют интерес работы по изучению процессов распределения, роста, питания аборигенных озерных рыб в зоне расположения садковых форелевых хозяйств на озерах Карелии. Известно, что наличие вымываемых остатков форелевых кормов из садков привлекает таких массовых рыб, как окунь (*Perca fluviatilis* (L.)), плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), ерш (*Gymnocephalus cernuus* (L.)), уклейка (*Alburnus alburnis* (L.)) и лещ (*Abramis brama* (L.)). У них обнаружена высокая приспособляемость к режиму кормления выращиваемой форели. Деятельность форелевого хозяйства также существенно влияет на размерно-весовые параметры, возрастные соотношения групп этих видов рыб [3], [9], [11], [12]. Однако изучению экологии озерных рыб в зоне рыбоводных ферм уделяется недостаточно внимания, и литературные сведения по росту пресноводных рыб в водоемах с садковыми форелевыми хозяйствами практически отсутствуют.

Лахтинская губа Онежского озера и прилегающий к ней район открытого озера являются местом нагула лососевых и сиговых видов рыб, также здесь осуществляется нерест щуки, плотвы, леща и других видов. В Лахтинской губе в больших количествах вылавливается ерш. С 1996 года в губе работает садковое форелевое хозяйство, которое стало оказывать влияние на состояние аборигенных видов рыб, в том числе и ерша.

В то же время ерш может оказывать влияние на рыбопродуктивность водоемов. Как типичный бентофаг, он может составлять конкуренцию в питании молоди и взрослых представителей таких видов, как лещ, сиг и палия. Ерш относится к медленно растущим рыбам, хотя отличается высокой интенсивностью питания в течение года. Разовое потребление пищи на 1 кг массы ерша

© Дзюбук И. М., Шкляревич Г. А., Клюкина Е. А., 2016

составляет 14,1 г бентоса (из них 7,7 г личинок хирономид). Он обладает высокой поисковой способностью и избирательностью в питании. Всего в пище ерша присутствует до 40 компонентов. В возрасте от 1+ до 3+ ерш активно потребляет хирономид. Из личинок хирономид предпочитает *Tendipes*, *Limnocyironomns*, *Prodiamesa bathyphilina*, *Procladius*, наиболее часто встречается в желудке *Tendipes*. Большое значение в питании ерша имеют мелкие моллюски, личинки поденок, ручейников, веснянок, а также амфиподы и мизиды. В возрасте 3+ ерш переходит к хищничеству, поедая молодь и мелких представителей различных видов. На нерестилищах сиговых он поедает икру корюшки (*Osmerus eperlanus* (L.)), европейской ряпушки (*Coregonus albula* (L.)), плотвы (*Rutilus rutilus* (L.)) и др. [1], [4], [5], [7].

Целью работы было исследование питания и роста ерша Лахтинской губы Онежского озера в районе функционирования форелевого садкового хозяйства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования был ерш (*Gymnocephalus cernuus* (L.)), массовый вид Онежского озера. Отлов ерша проводили летом 2004–2005 годов в Лахтинской губе Онежского озера, в непосредственной близости от садков форелевого садкового хозяйства, с помощью сетей (размер ячеи 20, 25, 30, 35 и 40 мм, высота 180 см) и на удочку. Всего был исследован 501 экземпляров рыб (в том числе по питанию 300 экземпляров, по росту – 201 экземпляр). Взвешивание и измерение рыб, определение их возраста проводили по стандартным методикам [8], [10]. После вскрытия ерша извлекали желудки с содержимым и фиксировали их в 4 % растворе формалина. При разборе содержимого желудков отбирали мизид и амфипод, проводили их измерение, взвешивание и расчет их доли в пищевом комке.

Весь фактический материал обработан статистически с применением стандартных методов вариационной статистики [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастной состав ерша в уловах в Лахтинской губе Онежского озера в районе садкового форелевого хозяйства был от 2+ до 8+, максимальное количество рыб – возраста 3+…4+. Отсутствовали рыбы младших возрастов (0+…1+) (рис. 1). Соотношение полов в целом составляло 3 : 1 в пользу самок. Было выявлено, что в младших возрастных группах ерша (2+…3+) преобладали самцы, в старших (4+…6+) – самки (рис. 2).

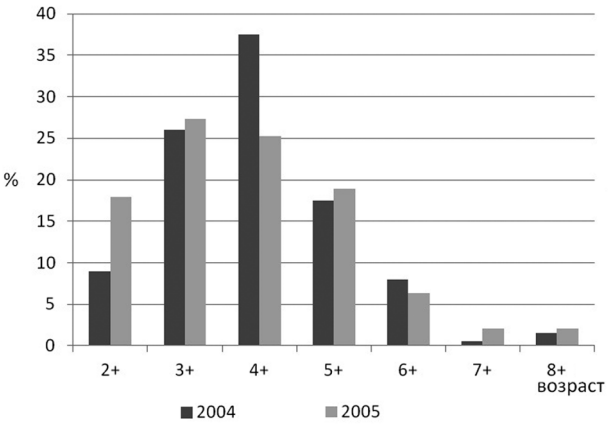


Рис. 1. Возрастной состав ерша Лахтинской губы Онежского озера, 2004–2005 годы

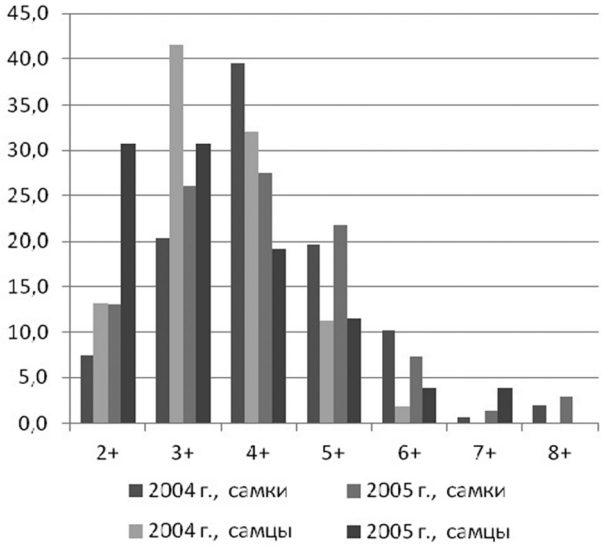


Рис. 2. Половой состав ерша Лахтинской губы Онежского озера, 2004–2005 годы

Линейно-весовые размеры ерша Лахтинской губы были в пределах 12,0–19,2 см и 15,3–71,3 г.

В результате исследований содержимого желудков ершей, обитающих у садков в Лахтинской губе, были отмечены следующие объекты их питания: амфиподы *Gmelinoides fasciatus*, личинки двукрылых, нематоды, личинки и куколки хирономид, моллюски, личинки двукрылых стрекоз, водная растительность, мелкий песок, икра рыб и гранулы непереваренного форелевого корма.

Амфиподы и мизиды являются одними из основных объектов в питании ерша Лахтинской губы Онежского озера. По своим размерам они значительно крупнее других представителей донной фауны карельских озер, обладают высокими пищевыми качествами и перевариваются значительно быстрее, чем хирономиды и поденки [2]. За период исследования доля ершей Лахтинской губы, у которых были обнаружены амфиподы в

пищевых комках в желудках, составила 33 % (у 99 особей из 300) из общей выборки. Полное отсутствие их наблюдали в 29 % (у 87 особей из 300). Встречаемость мизид составила 70 % (у 70 особей из 100) и полное отсутствие их у 27 % (у 27 особей из 100) рыб. Амфиподы по массе составляли 25–40 % от массы содержимого желудка ершей, а мизиды – 40–50 %.

В целом наполняемость (в количественном отношении) желудков ершей амфиподами и мизидами в 2005 году, по сравнению с 2004 годом, была меньше на 70 и 54 % соответственно. Наблюдалось уменьшение количества амфипод и мизид в одном желудке. Если в 2004 году количество амфипод достигало 96 особей, а мизид – 6 особей в одном желудке, то в 2005 году амфипод было не более 5, а мизид – не более 3 в одном желудке. Таким образом, интенсивность питания данными видами донной фауны значительно колеблется по годам. Ерш в сложившихся кормовых условиях губы имеет возможность переходить на питание другими организмами и на использование форелевых кормов, вымываемых из садков.

Выявлена зависимость содержания амфипод и мизид в желудках ерша от его возраста (рис. 3). Так, в младших возрастных группах (2+…4+) ерша количественно преобладают амфиподы, а в старших возрастах (5+…7+) – мизиды. Это может быть связано с размерами кормовых объектов, по мере роста ерш предпочитает наиболее крупные организмы. Зависимости содержания этих представителей бентоса в желудках от пола ерша не обнаружено. У самок и самцов наполняемость желудков амфиподами и мизидами достоверно не различалась.

В ходе исследования роста ерша в районе функционирования форелевого садкового хозяйства было получено уравнение роста ($W = 0{,}035 \cdot Lt^{2,7}$, где W – масса тела в граммах, Lt – длина АД в сантиметрах) (рис. 4), которое объясняет 72 % ($R^2 = 0{,}72$) изменчивости в массе тела ершей. Однако данный степенной тренд был получен после исключения 14 выпадов, у которых либо линейный показатель (длина тела АД), либо весовой показатель (масса тела), либо сразу оба этих показателя не удовлетворяли критерию выпада t [11]. Отметим, что все выпады были характерны для ерша из уловов 2004 года, при этом у 10 из них (5 % от выборочного материала) масса тела превышала верхнюю границу нормального интервала, равную 61,76 г. Вероятно, избыточный вес этих десяти ершей связан с возможностью легко получать дополнительное питание, а именно, потреблять форелевый корм.

Для сравнительного анализа также по собственным материалам (44 экземпляра) была построена линия регрессии для ерша из Кондопожской губы Онежского озера (см. рис. 4). Линия регрессии (степенной тренд $W = 0{,}035 \cdot Lt^{2,6}$) объясняет 86 % изменчивости в массе тела ерша Кондопожской губы при вариации длины тела АД и построена после исключения 4 выпадов, причем у 3 из 4 выпадов (молодь возраста 1+…2+) масса тела оказалась ниже границы нормального интервала, равной 14,7 г (см. рис. 4). Отметим, что, поскольку из выборочных данных по Лахтинской губе были исключены 14 выпадов (данные по ершам с высокими линейно-весовыми показателями), линия регрессии для ерша (40 экз.) из Кондопожской губы оказалась выше линии регрессии ерша (287 экз.) из Лахтинской губы, обитающего в районе форелевого хозяйства (см. рис. 4). Таким

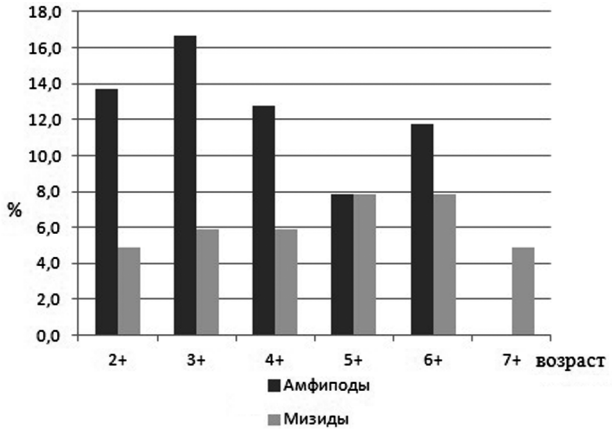


Рис. 3. Количественное распределение амфипод и мизид в содержимом желудков ершей Лахтинской губы Онежского озера в зависимости от возраста

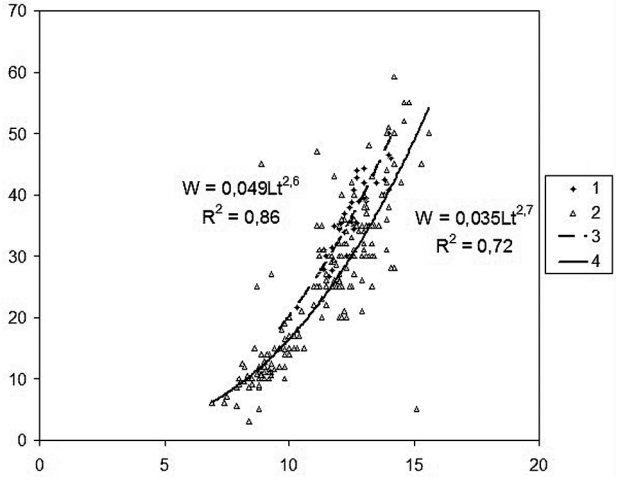


Рис. 4. Соотношение массы (W, г) и длины тела (Lt, см) ершей Онежского озера: 1 – исходные данные по ершам Кондопожской губы, 2 – исходные данные по ершам Лахтинской губы, обитающим около форелевого хозяйства, 3 – линия регрессии для ершей Кондопожской губы, 4 – линия регрессии для ершей Лахтинской губы

образом, рост ерша в мезотрофной Кондопожской губе более быстрый, чем в олиготрофной Лахтинской губе у форелевого хозяйства, что закономерно. Однако если учесть особей ерша с большой массой (выпады) из Лахтинской губы, то можно утверждать, что садковое форелевое хозяйство оказало влияние на ерша, что проявилось в появлении особей с избыточным весом, нехарактерным для общей выборки ерша в Лахтинской губе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований (2004–2005 годы) было выявлено, что в районе форелевого хозяйства в Лахтинской губе Онежского озера обитает ерш возраста 2+…8+ и отсутствуют рыбы возраста младше 2+. Что, вероятно, связано с подходом в район садковых линий старших и более крупных особей различных видов рыб (лещ, окунь и др.). Также отмечено, что в большинстве у садков концентрируются самки ерша, почти в 3 раза превышая количество самцов.

Кормовые условия для ерша в районе форелевого садкового хозяйства в Лахтинской губе изменяются по годам. В этом районе Онежского озера ерш предпочитает амфипод и мизид. По массе они составляли до 50 % от общей массы пищевого комка в желудке. Ерш до периода полового созревания предпочитает амфипод, а в старшем возрасте – мизид, что, вероятно, связано с размерами кормовых организмов. Также в желудках ерша присутствовали гранулы форелевых кормов, вымываемых из садков.

Сравнительный анализ роста ерша в разных районах Онежского озера показал, что в районе садков форелевого хозяйства в Лахтинской губе Онежского озера скорость роста меньше, чем в условиях Кондопожской губы озера. Построенный степенной тренд для выборочных данных (без выпадов) по ершам, обитающим в районе садков форелевого хозяйства в Лахтинской губе, оказался ниже степенного тренда для ершей Кондопожской губы. Лахтинская губа является мелководной олиготрофной, характеризуется хорошими условиями для размножения ерша, что, в свою очередь, приводит к высокой численности вида, а это ограничивает скорость роста рыб. Появление в районе форелевого садкового хозяйства особей ерша с избыточным весом доказывает его влияние на кормовой режим ерша в Лахтинской губе.

* Работа выполнена в рамках реализации Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука, 2002. С. 62–64.
2. Герд С. В. Биотопы и биономия озер Карелии // Фауна озер Карелии. М.; Л., 1965. С. 42–47.
3. Дзюбук И. М. Рыбная часть сообщества гидробионтов в районе садкового форелевого хозяйства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 8 (129). Т. 2. С. 14–17.
4. Дзюбук И. М., Клюкина Е. А. Морфофизиологические исследования ерша Лахтинской губы Онежского озера // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы III междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов. 22–26 июня 2010 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 46–48.
5. Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. С. 225–233.
6. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. С. 81–85.
7. Крупень (Дзюбук) И. М. Морфофизиологические особенности ерша *Gymnocephalus cernuus* L. из различных условий обитания: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1999. 190 с.
8. Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
9. Онищенко И. Н. Особенности распределения, роста и питания озерных рыб в зоне форелевых хозяйств (Республика Карелия): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2015. 20 с.
10. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
11. Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
12. Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2 (139). С. 23–29.

Dzyubuk I. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Schklyarevich G. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Klyukina E. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

FOOD AND GROWTH OF THE RUFF (*GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (L.)) OF THE LAKHTINSKY BAY IN ONEGA LAKE

The results of the study of ruff (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) nutrition and growth in the Lakhtinsky Bay of Onega lake in the vicinity of cage trout farms are presented in the article. It has been revealed that ruffs aged 2+ to 8+ years inhabited nearby trout

farming ponds. The size of the ruff was in the range of 12,0–19,2 cm and the mass of 15,3 g. to 71,3 g. Females predominated over males in a ratio of 2,8 : 1. Forage conditions for ruffs near cage trout farms in the Lakhtinsky Bay have changed over the years. In the area of cage trout farms in the oligotrophic Lakhtinsky Bay of lake Onega the growth rate of a ruff is smaller than in the mesotrophic conditions of the Kondopoga Bay of the lake. The occurrence of overweight ruffs near a cage trout farm proves its impact on ruff's feeding regime in the Lakhtinsky Bay.

Key words: ruff, Lakhtinsky Bay, Onega Lake, growth, power, linear regression

REFERENCES

1. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish of Russia]. Vol. 2. Moscow, Nauka Publ., 2002. P. 62–64.
2. G e r d S. V. Biotopes and bionomiya of the lakes of Karelia [Biotopy i bionomiya ozer Karelii]. *Fauna ozer Karelii*. Moscow, Leningrad, 1965. P. 42–47.
3. D z y u b u k I. M. Fish community aquatic life in the region of cage trout farms [Rybnaya chyast' soobshchestva gidrobiontov v rayone sadkovogo forelevogo khozyaystva]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2012. № 8 (129). Vol. 2. P. 14–17.
4. D z y u b u k I. M., K l y u k i n a E. A. Morphophysiological studies of the ruff in the Lakhtinsky Bay of Onega lake [Morfofiziologicheskie issledovaniya ersha Lakhtinskoy guby Onezhskogo ozera]. *Sovremennye problemy fiziologii i biokhimii vodnykh organizmov: Materialy III mezhdunar. konf. s elementami shkoly dlya molodykh uchenykh, aspirantov i studentov. 22–26 iyunya 2010 g.* Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2010. P. 46–48.
5. D y a t l o v M. A. *Ryby Ladozhskogo ozera* [Fish of Ladoga lake]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2002. P. 225–233.
6. I v a n t e r E. V., K o r o s o v A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Study Guide]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrSU, 2003. P. 81–85.
7. K r u p e n' (D z y u b u k) I. M. *Morfofiziologicheskie osobennosti ersha Gymnocephalus cernuus L. iz razlichnykh usloviy obitaniya: Dis. ... kand. biol. nauk* [Morphophysiological features of the ruff *Gymnocephalus cernuus* L. in different habitat conditions]. Petrozavodsk, 1999. 190 p.
8. *Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh vzaimootnosheniy v estestvennykh usloviyakh* [Methodical guide on food and food relationships studying under natural conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p.
9. O n i s h c h e n k o I. N. *Osobennosti raspredeleniya, rosta i pitaniya ozernykh ryb v zone forelevykh khozyaystv (Respublika Kareliya): Avtoref. dis. ... kand. boil. nauk* [Distribution, growth and nutrition of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia)]. Petrozavodsk, 2015. 20 p.
10. P r a v d i n I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual on fish study]. Moscow, 1966. 376 p.
11. R y z h k o v L. P., D z y u b u k I. M. *Ekologicheskaya bezopasnost' sadkovogo rybovodstva* [Environmental safety of cage fish breeding]. Petrozavodsk, PetrSU Publ, 2014. 98 p.
12. R y z h k o v L. P., O n i s h c h e n k o I. N., O n i s h c h e n k o N. A., S h u s t o v Yu . A. Distribution of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia) [Osobennosti raspredeleniya aborigennykh ozernykh ryb v zone vliyaniya forelevykh khozyaystv]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 2 (139). P. 23–29.

Поступила в редакцию 21.04.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 38–41 **Общая биология** **2016**

УДК 582.94

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой агрономии, землеустройства и кадастров агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НИКОЛАЕВА
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры агрономии, землеустройства и кадастров агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ln21@mail.ru

ДЕКАПИТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

В условиях Карелии изучена эффективность декапитации растений сортов картофеля Невский (среднеранний) и Нида (среднеспелый) в критический период их развития (бутонизация – массовое цветение) на протяжении трех полевых сезонов, различающихся по метеорологическим факторам. Варианты с удалением верхушечной части стеблей (на 5 см) сравнивали с соответствующими контролями – интактными растениями. По результатам исследований установлено, что в северных условиях с коротким вегетационным периодом (в среднем 70 дней) декапитация растений изученных сортов вызвала увеличение их ассимиляционной поверхности, а также снижение урожайности картофеля до 18,0 %. При этом установлено достоверное уменьшение поражаемости клубней ризоктониозом и паршой серебристой, что, вероятно, связано с изменением уровня фитоалексинов в вариантах с механическим удалением верхушечной части стеблей.

Ключевые слова: картофель, декапитация, урожайность, ризоктониоз, парша серебристая

В отдельных регионах Российской Федерации (Московская область, Республика Марий Эл) одним из способов повышения урожайности картофеля и улучшения его качества является декапитация, или механическое удаление верхушечной почки побега растений [2], [6]. В отсутствие апикального доминирования этот прием стимулирует развитие пазушных почек и дальнейшее формирование боковых побегов, а также увеличивает фотосинтетическую поверхность растений, снижает интенсивность их цветения, продлевает вегетационный период, уменьшает поражаемость картофеля вирусными болезнями [9], [11].

По мнению Р. А. Борзенковой [1], любое нарушение морфофизиологической целостности растения приводит к изменению уровня и соотношения фитогормонов в листьях, так как в них происходит основной синтез гиббереллинов и абцизовой кислоты, образуются ауксины и фенольные ингибиторы. Как считает В. Г. Скопичев [10], гормоны, относящиеся к группе ауксинов, обеспечивают коррелятивный рост органов растения. Ауксины, образовавшиеся в верхушечной почке, передвигаясь вниз, тормозят рост боковых побегов. Удаление верхушечной почки приводит к уменьшению концентрации ауксинов в боковых почках, в результате чего они трогаются в рост.

В отличие от результатов опытов, проведенных в вышеуказанных регионах Российской Федерации, в северных условиях с коротким полевым сезоном декапитация может явиться одной из причин снижения урожайности картофеля, так как способствует удлинению вегетационного периода культуры и доминирующему развитию надземной вегетативной массы, на формирование которой затрачивается дополнительная энергия и пластические вещества растений. В этой связи поставлена цель – изучить реакцию различных по скороспелости сортов картофеля на удаление верхушечной части побегов растений в условиях Карелии.

Работу проводили на коллекционном участке кафедры агрономии, землеустройства и кадастров Петрозаводского государственного университета в течение трех полевых сезонов, различающихся по метеорологическим показателям. Вегетационные периоды первых двух лет исследований характеризовались неравномерным распределением ресурсов тепла и влаги по месяцам. Однако во время клубнеобразования картофеля повышенная теплообеспеченность растений в сочетании с избыточным или оптимальным увлажнением (относительно среднемноголетних данных) благоприятно отразилась на накоплении урожая культуры. Жаркие и засушливые усло-

© Евстратова Л. П., Николаева Е. В., 2016

вия третьего полевого сезона негативно повлияли на урожайность, а также способствовали более сильному поражению картофеля паршой серебристой.

Почвы коллекционного участка дерново-подзолистые, хорошо окультуренные, по гранулометрическому составу – легкосуглинистые. Величина пахотного горизонта – 29 см. Содержание гумуса составляет 4,9 % (среднее), кислотность – 5,9 (слабокислая), содержание подвижного фосфора – 24,5 мг / 100 г почвы (высокое), обменного калия – 46 мг / 100 г почвы (очень высокое). В целом почвы участка пригодны для возделывания картофеля.

Объектом исследований явились рекомендованные для Северной (I) зоны [3] сорта картофеля двух групп спелости: Невский (среднеранний) и Нида (среднеспелый). Технология их выращивания – общепринятая для условий Карелии.

В течение периода вегетации картофеля, продолжительность которого в среднем за годы исследований составила 70 дней, в опытных вариантах удаляли верхушечную часть (на 5 см) стеблей вместе с соцветиями на разных этапах развития растений: бутонизации, начала и массового цветения. Контролем для отдельного сорта явились интактные растения. Опыт закладывали в четырехкратной повторности. Урожай учитывали весовым способом. После зимнего хранения клубней проводили анализ их поражаемости ризоктониозом и паршой серебристой по 6-балльной шкале НИИКХ [7], модифицированной Л. П. Назаровой [8]. Математическую обработку экспериментальных данных осуществляли с привлечением элементарной статистики и однофакторного дисперсионного анализа [4].

Результаты исследований показали, что у изученных сортов картофеля декапитация способствовала увеличению ассимиляционной поверхности. Визуально опытные растения выглядели более «молодыми» по сравнению с контрольными вариантами.

При анализе данных урожая выявлена неодинаковая реакция растений сортов на колебания метеорологических факторов (таблица). Во всех вариантах опыта среднеранний сорт Невский, в отличие от среднеспелого сорта Нида (с более стабильными показателями урожая по годам), характеризовался максимальными значениями урожайности только в относительно благоприятных условиях первых двух полевых сезонов.

В вариантах с декапитацией в основном выявлена тенденция снижения урожайности клубней. Достоверные отклонения от контроля получены лишь у сорта Невский при выращивании в условиях повышенной тепло- и влагообеспеченности растений. В среднем за три года удаление верхушечной зоны стеблей в разные фазы развития картофеля вызвало недобор урожая сорта Невский на 13,8–18,0 %, а Нида – 5,7–15,7 %. По-видимому, под действием декапитации растения расходовали пластические вещества на формирование дополнительной надземной вегетативной массы в ущерб накоплению урожая клубней.

В отсутствие апикального доминирования нарушение функциональных связей в системе надземная – подземная части растений обусловило неодинаковую восприимчивость дочерних клубней к отдельным почвообитающим патоге-

Влияние декапитации растений на урожайность картофеля, т/га

Вариант	Урожайность клубней в полевой сезон			Среднее значение за три года	Отклонение от контроля
	первый	второй	третий		
Сорт Невский					
1) Контроль – без декапитации	45,1	46,3	18,0	36,5	–
Декапитация в фазе: 2) бутонизации	34,9*	40,0	19,5	31,5	–5,0
3) начала цветения	33,6*	41,0	19,4	31,3	–5,2
4) массового цветения	30,9*	39,7	19,2	29,9	–6,6
$F_ф$	13,5	0,4	0,1		
$НСР_{05}$	6,7	–	–		
Сорт Нида					
1) Контроль – без декапитации	27,3	33,8	27,3	29,5	–
Декапитация в фазе: 2) бутонизации	22,9	27,3	26,4	25,5	–4,0
3) начала цветения	19,0	30,0	25,5	24,8	–4,7
4) массового цветения	22,5	34,2	26,7	27,8	–1,7
$F_ф$	0,8	1,4	0,9		

Примечание. * – достоверные отклонения от контроля на 5%-м уровне значимости ($F_{табл.}$ = 3,86).

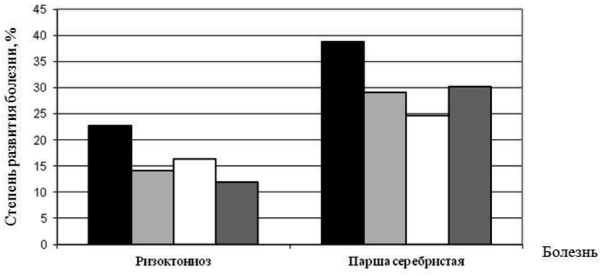


Рис. 1. Поражаемость болезнями сорта Невский при декапитации растений в разные фазы развития картофеля: бутонизации – □; начала цветения – □; массового цветения – ■. Контроль (без декапитации) – ■

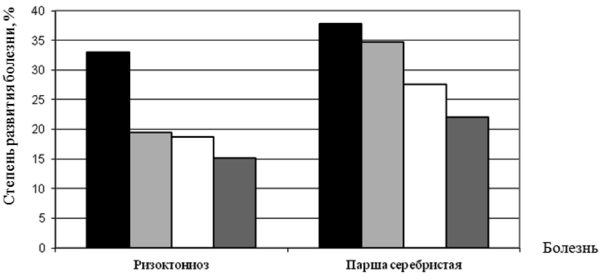


Рис. 2. Поражаемость болезнями сорта Нида при декапитации растений в разные фазы развития картофеля: бутонизации – □; начала цветения – □; массового цветения – ■. Контроль (без декапитации) – ■

нам. У изученных сортов картофеля (рис. 1, 2) во всех вариантах с декапитацией (относительно контролей) в среднем за три года выявлено уменьшение степени развития ризоктониоза и парши серебристой, возбудители которых относятся к отделу грибов *Deuteromycota*. Вероятно, это снижение связано с фитоалексинами, которые синтезируются и накапливаются живыми клетками растения-хозяина в ответ на его механическое повреждение [5].

Таким образом, в условиях Республики Карелия декапитация растений картофеля в критический период их развития (бутонизация – массовое цветение) вызывает снижение урожайности культуры до 18,0 %. Меньшую поражаемость клубней нового урожая ризоктониозом и паршой серебристой, возможно, обуславливает дополнительный синтез фитоалексинов, вызванный стрессом от нарушения апикального роста. Увеличение сопротивляемости растений к грибным инфекциям на фоне декапитации может рассматриваться как перспективный прием в защите семенного материала картофеля в элитном и репродукционном семеноводстве культуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борзенкова Р. А. Динамика эндогенных фитогормонов и их роль в формировании и функционировании фотосинтетического аппарата картофеля // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 16–35.
2. Гаспарян И. Н., Бицоев Б. А. Декапитация как технологический прием повышения продуктивности картофеля // Вестник ФГОУ ВПО «Московский государственный агроинженерный университет им. В. П. Горячкина». 2015. № 5 (69). С. 15–21.
3. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. РФ. Т. 1. Сорта растений. М., 2015. 468 с.
4. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
5. Защита растений в устойчивых системах землепользования (в 4 книгах) / Под общ. ред. д. с.-х. н., проф., иностранного члена РАСХН Д. Шпаара. Торжок: ООО «Вариант», 2003. Кн. 1. 392 с.
6. Кутсаманова И. Н. Совершенствование приемов защиты картофеля от вирусных болезней: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1999. 16 с.
7. Методические указания по оценке селекционного материала картофеля на устойчивость к фитофторозу, ризоктониозу, бактериальным болезням и механическим повреждениям. М.: ВАСХНИЛ, 1980. 52 с.
8. Назарова Л. П. Иммунологический анализ генофонда картофеля по устойчивости к ризоктониозу для целей селекции: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Л., 1986. 18 с.
9. Попкова К. В., Кутсаманова И. Н. Приемы оздоровления картофеля от вирусных болезней // Сборник трудов научной конференции молодых ученых и специалистов. М.: Изд-во МСХА, 1999. С. 49–54.
10. Скопичев В. Г. Физиология растений и животных: Учеб. пособие. СПб., 2013. 368 с.
11. Шмыгля В. А., Кинякин Н. Ф., Кутсаманова И. Н. Защита картофеля от вирусной инфекции и ускоренное размножение оздоровленного материала // Известия ТСХА. 1997. Вып. 4. С. 133–145.

Evstratova L. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Nikolaeva E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

DECAPITATION OF POTATO PLANTS IN CONDITIONS OF KARELIA

The effectiveness of plants decapitation of potato varieties Nevsky and Nida was examined at a critical period of their development (budding – mass flowering) during three field seasons distinguished by different weather factors in the conditions of Karelia. The plants with removed apical part of the stems (5 cm) were compared with control samples of intact plants. The research results showed that in the North with a short growing season (average 70 days) the decapitation of plants of the studied species caused an

increase in their assimilation surface, as well as the decrease of potato yield by 18,0 %. Significant decrease of tubers susceptibility to black scurf and silver scurf has been established, probably due to the change in the level of phytoalexins in plants with a mechanical destruction of the stems apical part.

Key words: potato, decapitation, yield, black scurf, silver scurf

REFERENCES

1. B o r z e n k o v a R. A. Dynamics of endogenous phytohormones and their role in the formation and functioning of photosynthetic apparatus of potato [Dinamika endogennykh fitogormonov i ikh rol' v formirovanii i funktsionirovanii fotosinteticheskogo apparata kartofelya]. *Fiziologiya kartofelya.* Sverdlovsk, 1985. P. 16–35.
2. G a s p a r y a n I. N., B i t s o e v B. A. Decapitation as a Potato Yield Increase Method [Dekapitatsiya kak tekhnologicheskiy priem povysheniya produktivnosti kartofelya]. *Vestnik FGOU VPO "Moskovskiy gosudarstvennyy agroinzhenernyy universitet im. V. P. Goryachkina"* [Vestnik of Federal State Educational Institution of Higher Professional Education "Moscow State Agroengineering University named after V. P. Goryachkin"]. 2015. № 5 (69). P. 15–21.
3. *Gosudarstvennyy reestr selektsionnykh dostizheniy, dopushchennykh k ispol'zovaniyu. RF. T. 1. Sorta rasteniy* [The state register of selection achievements, admitted to use. Vol. 1. Plant varieties]. Moscow, 2015. 468 p.
4. D o s p e k h o v B. A. *Metodika polevogo opyta* [Methods of field experiment]. Moscow, Kolos Publ., 1979. 416 p.
5. *Zashchita rasteniy v ustoychivykh sistemakh zemlepol'zovaniya (v 4 knigakh)* [Plant protection in sustainable systems of land use (in 4 volumes)]. Torzhok, OOO "Variant" Publ., 2003. Book 1. 392 p.
6. K u t s a m a n o v a I. N. *Sovershenstvovanie priemov zashchity kartofelya ot virusnykh bolezney: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Improved methods of protection of crops from viral diseases. Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Moscow, 1999. 16 p.
7. *Metodicheskie ukazaniya po otsenke selektsionnogo materiala kartofelya na ustoychivost' k fitoftorozu, rizoktoniozu, bakterial'nym boleznyam i mekhanicheskim povrezhdeniyam* [Guidelines for the evaluation of breeding material of potato for resistance to late blight, Rhizoctonia, bacterial diseases and mechanical damage]. Moscow, VASKHNIL Publ., 1980. 52 p.
8. N a z a r o v a L. P. *Immunologicheskiy analiz genofonda kartofelya po ustoychivosti k rizoktoniozu dlya tseley selektsii: Avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk* [Immunological analysis of the potato gene pool for resistance to Rhizoctonia for the purposes of selection. Author's abst. PhD. agr. sci. diss]. Leningrad, 1986. 18 p.
9. P o p k o v a K. V., K u t s a m a n o v a I. N. Methods of potato sanitation from virus diseases [Priemy ozdorovleniya kartofelya ot virusnykh bolezney]. *Sbornik trudov nauchnoy konferentsii molodykh uchenykh i spetsialistov.* Moscow, MSKHA Publ., 1999. P. 49–54.
10. S k o p i c h e v V. G. *Fiziologiya rasteniy i zhivotnykh* [The Physiology of plants and animals]. St. Petersburg, 2013. 368 p.
11. S h m y g l y a V. A., K i n y a k i n N. F., K u t s a m a n o v a I. N. Protection of potatoes from virus infection and rapid multiplication of improved material [Zashchita kartofelya ot virusnoy infektsii i uskorennoe razmnozhenie ozdorovlennogo materiala]. *Izvestiya TSKHA* [MTAA News]. 1997. Issue 4. P. 133–145.

Поступила в редакцию 04.04.2016

№ 4 (157). С. 42–53 **Общая биология** **2016**

УДК 597.2/.5

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ
доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
ilmast@karelia.ru

ДМИТРИЙ СЕРГЕЕВИЧ СЕНДЕК
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории мониторинга популяций лососевых рыб, Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ФГБНУ «ГосНИОРХ») (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
sendek@mail.ru

СЕРГЕЙ ФЕДОРОВИЧ ТИТОВ
кандидат биологических наук, заведующий лабораторией мониторинга популяций лососевых рыб, Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ФГБНУ «ГосНИОРХ») (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
monitory.fish@gmail.com

СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ АБРАМОВ
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)
ih@eco.nsc.ru

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ЗУЙКОВА
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)
ih@eco.nsc.ru

НИКОЛАЙ АНАТОЛЬЕВИЧ БОЧКАРЁВ
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)
ih@eco.nsc.ru

К ВОПРОСУ О ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ/ПОДВИДОВ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* ОЗЕРА КАМЕННОЕ*

Представлены данные по морфологии и молекулярной генетике двух экологических форм/подвидов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus sensu lato* из озера Каменное (бассейн р. Кемь Белого моря). Показано, что подвиды сигов *C. lavaretus lavaretus* и *C. lavaretus mediospinatus* в основном сохранили свои морфологические и биологические характеристики со времени их последнего описания, а подвид *C. lavaretus pallasi* в настоящее время в водоеме не встречается. Анализ изменчивости гена ND1 мтДНК показал, что преобладающие гаплотипы обеих экологических форм/подвидов сигов озера Каменное достаточно хорошо дифференцированы как друг от друга, так и от Альпийской гаплогруппы сигов, к которой они изначально относятся. В еще большей степени подвиды сигов оз. Каменное генетически обособлены от сигов из западной части Балтийского моря. На основании полученных генетических данных высказывается предположение о том, что три подвида сигов бассейна р. Кемь образовались посредством гибридизации двух филогенетических линий сигов, проникших в данный регион из материковых рефугиумов после отступления последнего ледника.

Ключевые слова: *Coregonus lavaretus* complex, оз. Каменное, Белое море, Финский залив Балтийского моря, оз. Халштатерзее (Hallstättersee), оз. Траунзее (Traunsee), интрогрессия, вторичная интерградация

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus sensu lato* имеет циркумполярное распространение и на протяжении своего ареала образует множество разнообразных морфоэкологических форм/подвидов. В настоящее время морфологическая дифференциация сигов с точки зрения их внутривидовой систематики основывается в основном на различиях по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Признак считается

© Ильмаст Н. В., Сендек Д. С., Титов С. Ф., Абрамов С. А., Зуйкова Е. И., Бочкарёв Н. А., 2016

генетически детерминированным и стабильным во времени [16]. Количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сигов имеет широкий диапазон изменчивости, и, согласно представлениям И. Ф. Правдина [14], сигов подразделяют на мало-, средне- и многотычинковые экологические формы или группы. В водоемах Европейской России каждому члену вышеперечисленных групп в соответствии с таксономией И. Ф. Правдина был присвоен подвидовой статус.

Ряд специалистов считает, что классификация сигов, основанная на среднем числе жаберных тычинок, не удовлетворяет описанию и систематике всего спектра морфологического и экологического многообразия сигов даже в пределах тех крупных водоемов, где симпатрично обитает несколько дискретных форм. Кроме того, предполагается, что в пределах выделенных подвидов могут находиться гибридные по своей природе таксоны [3], [4], [5], [12], [13], [25], [36].

Известно, что в период последнего ледникового максимума, когда современные акватории Балтийского и Белого морей находились под толщей покровных ледников, существовали пресноводные приледниковые водоемы [6], [28], [37], в которых сохранялись некоторые виды рыб, и в том числе различные филетические линии/формы/подвиды сигов. В постледниковую эпоху вместе со значительным перераспределением гидрографической сети на территории, ранее занимаемой ледниками, вдоль их кромок происходило расселение и обширная гибридизация этих форм/подвидов. На основе аллозимного анализа было показано, что в бассейне Белого моря обитают потомки по крайней мере двух филогенетических линий, одна из которых имеет западноевропейское происхождение, а вторая относится к расе сигов приледникового оз. Коми, существовавшего к западу от Урала [18], [33], [34], [35]. Две предковые линии сигов были также идентифицированы при анализе современных популяций Европейского Севера методом анализа фрагмента мтДНК [1], [2].

По классификации И. Ф. Правдина, в р. Каменной, расположенной в бассейне Белого моря вблизи водораздела с Балтийским морем, обыкновенный сиг ранее был представлен тремя симпатрическими подвидами: малотычинковым, среднетычинковым и многотычинковым [12], [13]. Молекулярно-генетических исследований сигов бассейна р. Каменной для изучения их родственных связей с другими популяциями вида до последнего времени не проводилось. Поэтому целью данной работы является выявление филогенетических отношений сигов из оз. Каменное с различными формами/популяциями сигов из бассейна Балтийского моря и возможными предковыми популяциями сигов из Альпийских озер.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бассейн озера Каменное является частью водосбора реки Кемь, которая впадает в Онежский залив Белого моря. Система озера включает в себя четыре озера: Каменное, Лувозеро, Кимасозеро и Нюк (рис. 1).

Озера соединены между собой короткими порожистыми протоками. Озеро Каменное олиготрофное, достаточно глубокое (до 28 м), при средней глубине 8 м. Все озера системы имеют ледниково-тектоническое происхождение [9], [10]. В озере обитают следующие виды рыб: лосось (*Salmo salar*), ряпушка (*Coregonus albula*), сиг (*C. Lavaretus*), хариус (*Thymallus thymallus*), щука (*Esox lucius*), плотва (*Rutilus rutilus*), язь (*Leuciscus idus*), гольян (*Phoxinus phoxinus*), уклейка (*Alburnus alburnus*), налим (*Lota lota*), девятииглая колюшка (*Pungitus pungitus*), окунь (*Perca fluviatilis*), ерш (*Gymnocephalus cernuus*), подкаменщик (*Cottus gobio*) [8]. В настоящее время обыкновенный сиг представлен в водоеме двумя подвидами: малотычинковым сигом *C. lavaretus lavaretus* (*Sp. br* = 25,16 ± 0,47; *ll* = 89,87 ± 1,27) и редко встречающимся среднетычинковым сигом *C. lavaretus mediospinatus* (*Sp. br* = 31,80 ± 0,46; *ll* = 87,40 ± 0,77). Ранее описанный И. Ф. Правдиным многотычинковый сиг *C. lavaretus pallasi* (*Sp. br* = 54,38 ± 0,47; *ll* = 94,57 ± 1,15) в озере Каменное и реке Каменке уже с конца прошлого века не отмечался [13].

Исследования сигов оз. Каменное проводили в июле – начале августа 2014 года. Сигов отлавливали ставными сетями с ячеей от 10 до 45 мм на глубинах от 2 до 18 м. Выборки сигов состояли как из неполовозрелых, так и половозрелых особей. В морфологическом анализе, определении возраста и скорости роста использовали 36 экземпляров рыб. Подсчет числа жаберных тычинок осуществляли сразу после лова. В процессе обработки материала были отобраны спиртовые пробы печени сигов для последующего генетического анализа.

Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96 % этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом и хранили при 4 °С [32]. Амплификация фрагмента гена ND1 митохондриальной ДНК проведена с помощью полимеразной цепной реакции с использованием внешних праймеров *Fr* **5'**-GGCCTAAGCCCTTTTTCTCA-**3'** и *Rv* **5'**-GAGGGGACTTGAACCCCTAT-**3'** в реакционной смеси объемом 20 мкл. Для наработки ампликона использовали термопрофиль, опуб-

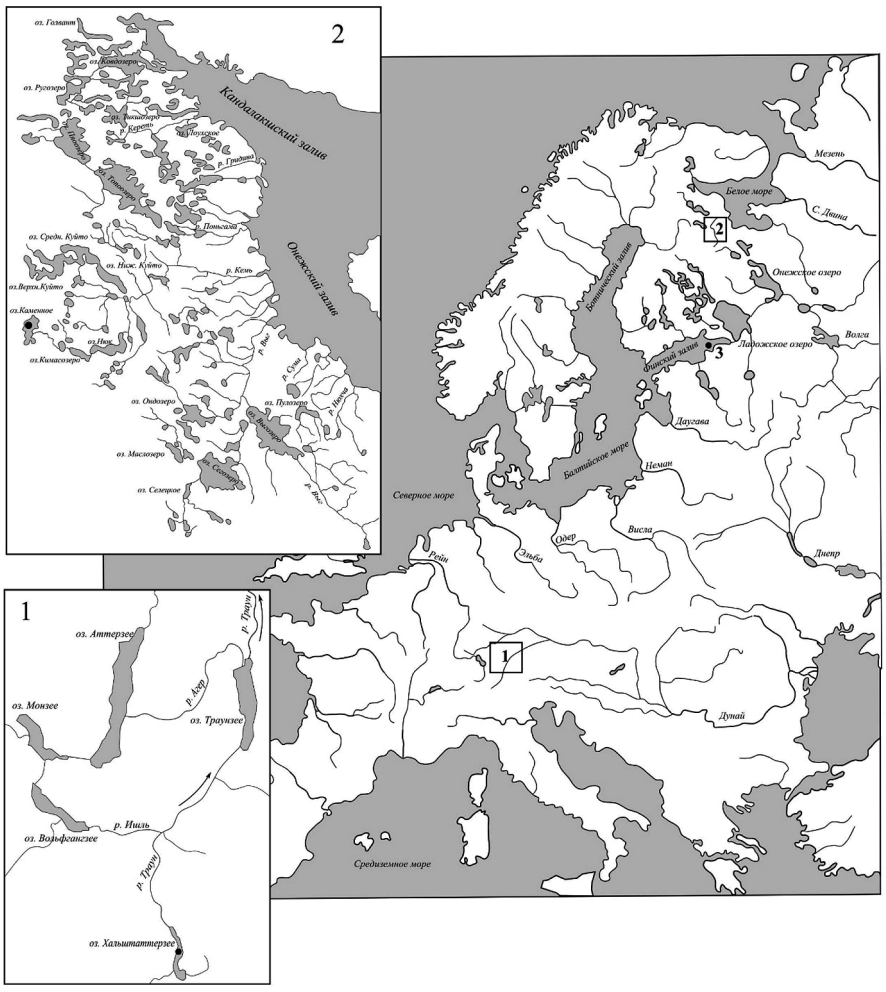


Рис. 1. Карта-схема водоемов, из которых были взяты проанализированные выборки сигов:
1. Альпийский регион; 2. Карельский берег Белого моря; 3. Финский залив Балтийского моря и Ладожское озеро

ликованный ранее [23], [31], в котором была изменена температура отжига (58 °С). ПЦР-продукты очищали с помощью набора реактивов «БИОСИЛИКА» (Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) в центре «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия. http: // sequest. niboch.nsc.ru), используя Big Dye терминатор (Applied Biosystems). Длина анализируемой последовательности мтДНК составила 1091 нуклеотидное основание. В работе использовали только кодирующий ген ND1 длинной 965 п. н. Последовательности сначала выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и затем редактировали вручную. Все полученные последовательности мтДНК депонированы в базу данных GenBank.

Для построения схемы филогенетических взаимоотношений сиговых рыб использовали 4 выборки различных популяций/форм сигов (табл. 1). Для анализа полиморфизма выборок гаплотипов различных форм/видов сигов вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), разнообразие гаплотипов (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10 [27]. Медианную сеть (Median Joining Network) выявленных в ходе анализа вариантов первичных последовательностей строили в программе Network 4.6.1.3. [21]. Генетическую дивергенцию между различными популяциями сигов (в виде индексов PhiPT, аналогичных по смыслу индексам фиксации F_{ST}) вычисляли с помощью программы GenAlEx 6.5 [30]. Эта же программа использовалась для анализа молекулярного разнообразия (AMOVA) на разных уровнях популяционной иерархии. Все вычисления велись в программе DnaSP v. 5.10 [27].

Выборка сигов из оз. Каменное, проанализированная генетически, состояла из 16 особей разнотычинковых форм. Все выявленные нами

Таблица 1

Полиморфизм последовательностей фрагментов генов ND1 мтДНК для популяций сигов бассейнов Балтийского и Белого морей и озер Халштатерзее и Траунзее бассейна р. Дунай

Виды и популяции	*n*	*S*	*h*	*Hd*	π	*k*
1. Балтийское море, Финский залив	24	17	12	0,866	0,00528	5,145
2. Оз. Ладога	4	3	4	1,000	0,00171	1,667
3. Оз. Каменное	16	4	4	0,642	0,00172	1,675
4. Альпийские озера	19	16	8	0,673	0,00299	2,912

Примечание. *n* – число образцов. *S* – число полиморфных (сегрегирующих сайтов). *h* – число гаплотипов. H_d – разнообразие гаплотипов. π – разнообразие нуклеотидов. *k* – среднее число нуклеотидных различий (на сайт).

последовательности сигов из оз. Каменное депонированы в GenBank (NCBI) под номерами KX010456 – KX010459. Кроме полученных гаплотипов, в работе использовали гаплотипы сигов, депонированные нами в GenBank ранее. Это 14 гаплотипов сигов из Финского залива Балтийского моря (KP123646 – KP123648, KP123652, KP123653, KP123658 – KP123666), 4 гаплотипа из Ладожского озера (KP123667, KP123668, KX010454, KX010455) и 4 гаплотипа из австрийского озера Халштатерзее (Hallstättersee) (KP123674 – KP123677) (см. рис. 1). Кроме того, были использованы 6 гаплотипов из альпийских озер Халштатерзее (1), Траунзее (Traunsee) (5) и один образец из р. Копентраун (FM211036-FM211042), взятые нами из GenBank [29].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология сигов, возраст и рост

Анализ числа жаберных тычинок показал, что в полученной выборке сигов из оз. Каменное присутствуют малотычинковые и среднетычинковые сиги (рис. 2). Большинство из них оказались малотычинковыми. Используя определение И. Ф. Правдина, к среднетычинковым сигам однозначно была отнесена только одна особь с 33 жаберными тычинками. С некоторыми допущениями к этой категории сигов также могут принадлежать еще две особи, имеющие 28 и 29 жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Среднее число жаберных тычинок у малотычинковых сигов (без особи с 33 жаберными тычинками) составило 23,45 ± 0,41, при среднеквадратичном отклонении 2,43. Без трех особей, которые предварительно были отнесены к среднетычинковым рыбам, среднее число жаберных тычинок у малотычинковых сигов оказалось равным 23,12 ± 0,37, при среднеквадратичном отклонении 2,13.

Согласно данным В. Я. Первозванского [13], число прободенных чешуй в боковой линии у сигов оз. Каменное, по данным анализа 19 рыб, изменяется от 78 до 100 при средней величине 89,87 ± 1,27. Среднеквадратичное отклонение равно 5,40. Согласно нашим исследованиям, число прободенных чешуй в боковой линии у 36 экземпляров сигов изменяется от 87 до 97, при средней величине 92,83 ± 0,44. Среднеквадратичное отклонение равно 2,68.

Возрастной ряд исследованных нами малотычинковых сигов оказался достаточно широк: наиболее старшие особи имели возраст 14+. Скорость линейного роста у сига, по нашим исследованиям, несколько меньше аналогичного показателя, приведенного в работе П. Я. Первозванского [13]. Младшие возрастные группы, по нашим и по литературным данным, имеют примерно одинаковую скорость линейного роста (рис. 3). Некоторые различия между выборками малотычинковых сигов (1, 3) обнаруживаются начиная с 4-летнего возраста.

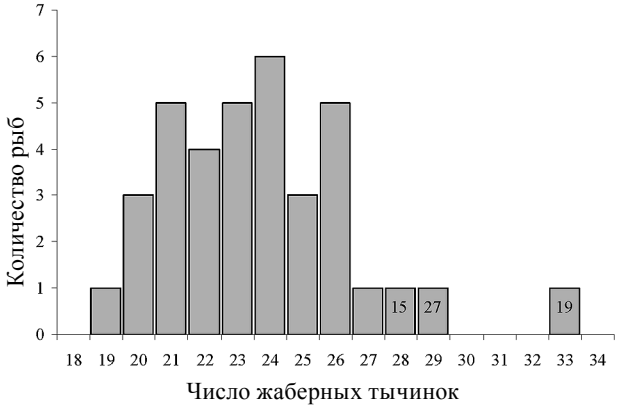


Рис. 2. Распределение числа жаберных тычинок у обыкновенного сига из оз. Каменное бассейна р. Кемь. 15, 27, 19 – порядковые номера объектов

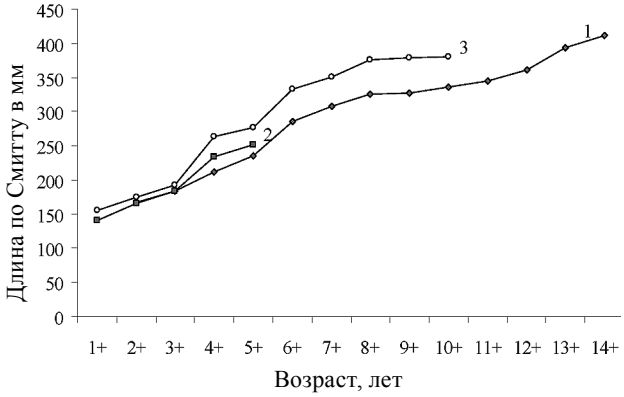


Рис. 3. Линейный рост сигов из оз. Каменное. 1 – малотычинковый сиг (наши данные), 2 – среднетычинковый сиг, 3 – малотычинковый сиг [13]

Генетический полиморфизм

Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей показал, что популяция сигов из оз. Каменное характеризуется относительно низким разнообразием гаплотипов (H_d = 0,642), тогда как популяции сигов из Финского залива Балтийского моря и Ладожского озера имеют более высокое разнообразие гаплотипов (H_d = 0,866 и 1,000). Наименьшее разнообразие нуклеотидов (π) обнаружено у сигов Ладожского озера и оз. Каменное (0,00171 и 0,0072). Наибольшая величина данного индекса отмечена для сигов из Финского залива Балтийского моря (0,00528). Наибольшее среднее число нуклеотидных различий (k) найдено у сигов Финского залива (5,145). Сиги из австрийских горных озер, принадлежащих к единой водной системе бассейна р. Дунай, имеют средние показатели по данному параметру (2,912), из оз. Ладога и Каменное – самое низкое число нуклеотидных различий (1,667 и 1,675).

Для оценки генеалогических взаимоотношений между гаплотипами были сконструированы медианные сети (рис. 4). Данный анализ показал, что все образцы распределены в двух гаплогруппах. В гаплогруппу I входят сиги оз. Каменное, гаплотипы сигов Ладожского озера, часть гаплотипов сигов из Финского залива Балтийского моря и основная часть образцов из альпийских озер Халштатерзее и Траунзее. В гаплогруппу II вошли часть гаплотипов сигов из Финского залива и три гаплотипа из альпийских озер. Первая гаплогруппа состоит из, по крайней мере, трех доминирующих звездообразных структур, связанных друг с другом через один – три мутационных шага (H_1, H_2 и H_7). Сиги из оз. Каменное присутствуют в звездообразных структурах H_1 и H_2, причем гаплотипы особей с 28–33 жаберными тычинками, относящиеся к *C. lavaretus mediospinatus*, оказались включенными в H_1.

Вторая гаплогруппа не имеет выраженных звездообразных структур и представлена одиночными гаплотипами. К данной гаплогруппе относятся по два гаплотипа сигов Балтийского моря (H_6, H_12) и альпийских озер (H_17 и H_19).

Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) показал, что при условном разделении проанализированных образцов на три региона – 1. Восточная Балтика (гаплотипы сигов Финского залива и Ладожского озера); 2. Белое море (оз. Каменное); 3. Альпы (оз. Халштатерзее и оз. Траунзее) – значимых различий по генетическому разнообразию между ними обнаружено не было (6 % от общего разнообразия), зато внутрипопуляционные различия составляли 90 % от всей генетической

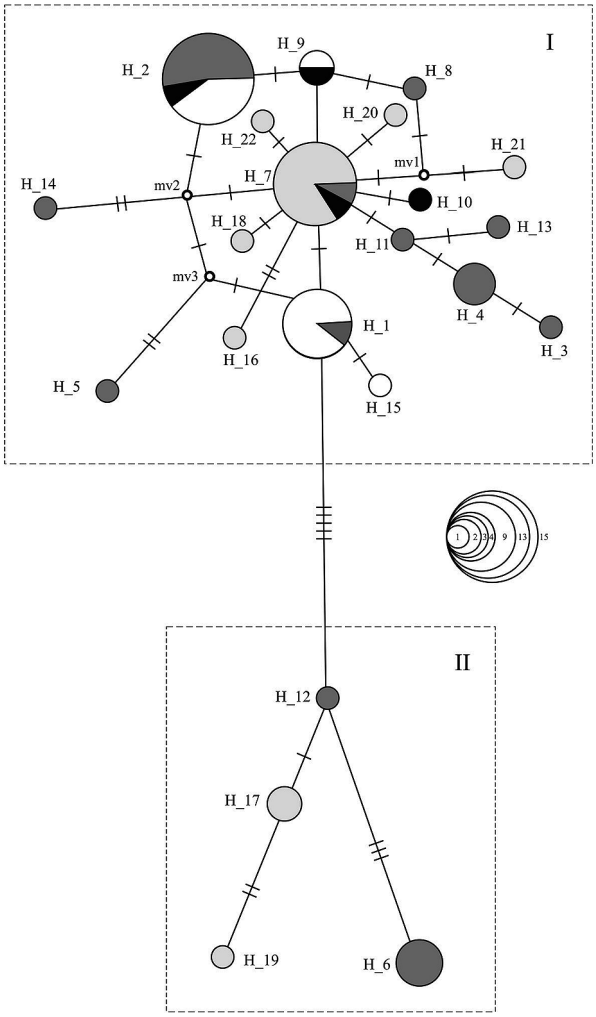


Рис. 4. Медианные сети гаплотипов сигов оз. Каменное (белые), Ладожского озера (черные), оз. Халштатерзее и оз. Траунзее (светло-серые), Балтика (темно-серые). Число поперечных полос отражает число замен между гаплотипами. Длина линий между гаплотипами в целом отражает число замен между ними. Кольца 1, 2, 3, 4, 9, 13, 15 – число гаплотипов в различных гаплогруппах. Маленькие точки обозначают необнаруженные или вымершие гаплотипы

изменчивости, отмеченной для исследованных образцов (табл. 2).

После введения в анализ «виртуальной» популяции (представлявшей отдельный регион – 4. Южная Балтика), которая была образована 3 гаплотипами сигов из альпийских озер и 5 гаплотипами из Финского залива (гаплогруппа II) и альтернативного разделения исследованных популяций по регионам, анализ AMOVA выявил проявление генетического разнообразия на других уровнях популяционной иерархии: доля генетического разнообразия, приходящаяся на межрегиональную компоненту, выросла до 43 %, а внутрипопуляционная составляющая снизилась до 57 % от общей вариабельности (табл. 3).

Таблица 2

Оценки AMOVA и значения Ф-статистики для 3 регионов и 4 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥ data
Между регионами	2	10,862	5,431	0,118	6	PhiRT	0,063	0,220
Между популяциями	1	2,190	2,190	0,071	4	PhiPR	0,040	0,214
Внутри популяций	59	100,440	1,702	1,702	90	PhiPT	0,100	0,009
Всего	62	113,492		1,892	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Ладога, оз. Каменное, альпийские озера.

Таблица 3

Оценки AMOVA и значения Ф-статистики для 4 регионов и 5 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥data
Между регионами	3	43,334	14,445	0,884	43	PhiRT	0,428	**0,001**
Между популяциями	1	1,125	1,125	0,000	0	PhiPR	0	0,385
Внутри популяций	58	69,033	1,190	1,190	57	PhiPT	0,423	**0,001**
Всего	62	113,492		2,074	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Балтика, Ладога, оз. Каменное, альпийские озера.

Таблица 4

Оценки AMOVA и значения Ф-статистики для 4 регионов и 6 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥data
Между регионами	2	14,971	7,486	0,000	0	PhiRT	0	1,000
Между популяциями	3	55,522	18,507	2,098	62	PhiPR	0,622	**0,001**
Внутри популяций	57	72,539	1,273	1,273	38	PhiPT	0,458	**0,001**
Всего	62	143,032		3,370	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Балтика, Ладога, оз. Каменное 1, оз. Каменное 2, альпийские озера.

После разделения гаплотипов сигов оз. Каменное на две популяции согласно выделившимся на медиальной сети звездчатым структурам H_1 и H_2, анализ генетического разнообразия AMOVA показал, что межрегиональная компонента в общем разнообразии упала до 0 %, а межпопуляционная составляющая выросла до 62 % (табл. 4).

При попарном сравнении всех исследованных выборок по индексу PhiPT максимальное сходство было обнаружено при сопоставлении сигов из восточной части Финского залива с сигами из Ладожского озера, а также с одной из гаплогрупп сигов оз. Каменное. Низкие различия были также отмечены между сигами из альпийских озер и сигами Ладожского озера. Наибольшие различия обнаружились между двумя филогенетическими линиями сигов оз. Каменное, а также между сигами альпийских озер и второй линией сигов оз. Каменное (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные морфологического анализа показывают, что наибольшую численность в озере имеет малотычинковый сиг *C. lavaretus lavaretus* (92–97 % от всех исследованных рыб). Среднетычинковый сиг *C. lavaretus mediospinatus* встречается достаточно редко. Многотычинковый сиг *C. lavaretus pallasi* в озере не обнаружен. Исследованная выборка малотычинковых сигов относится к группе многочешуйчатых сигов, широко распространенных в бассейне Балтийского и Белого морей. Исследования скорости роста сигов оз. Каменное показало, что малотычинковый сиг из оз. Каменное растет в настоящее время несколько медленнее, чем в конце 1970-х годов, при этом возрастной ряд расширился за счет появления рыб с большей продолжительностью жизни.

Сиги из восточной части Финского залива Балтийского моря отличаются от всех других

Таблица 5

Попарные значения PhiPT для всех исследованных популяций сигов

Популяции	1	2	3	4	5	6
1. Финский залив	0,000					
2. Балтика	**0,583**	0,000				
3. Оз. Ладога	0,000	0,430	0,000			
4. Оз. Каменное 1	0,134	0,574	0,417	0,000		
5. Оз. Каменное 2	0,417	0,534	**0,674**	**0,916**	0,000	
6. Альпийские озера	0,258	**0,628**	0,196	**0,705**	**0,903**	0,000

исследованных выборок сигов максимальными значениями разнообразных индексов генетической вариабельности. Данный факт, по-видимому, связан как с историей заселения Балтики дискретными эволюционными линиями сигов из разных позднечетвертичных убежищ с их вероятной последующей гибридизацией, так и с возможным обогащением генетического разнообразия сигов Финского залива в постледниковое время за счет мигрантов из бассейна Ладожского озера и многочисленных рек бассейна Балтийского моря (благодаря высокой миграционной активности этих рыб).

Высокое значение разнообразия гаплотипов сигов Ладожского озера, по-видимому, обусловлено потенциальной генетической неоднородностью сигов, которые до недавнего времени были представлены в озере семью экологическими формами в статусе подвидов [15]. Кроме того, в бассейнах Ладожского и Онежского озер могли пересекаться миграционные пути многих форм/видов европейских сигов при их расселении. Достаточно высокие показатели по ряду генетических характеристик были обнаружены и у сигов из альпийских озер, что, вероятнее всего, связано с: 1) длительным существованием географически изолированной линии сигов в системе р. Траун бассейна р. Дунай и 2) вселением в данное озеро сигов подвида *C. l. maraena* из западной Балтики [29].

У сигов оз. Каменное все генетические характеристики невысокие, из чего можно сделать предположение о сравнительно недавнем его вселении в данную озерно-речную систему и недавнем прохождении обоих филогенетических линий через бутылочное горлышко.

Возникновение разнотычинковых форм у сигов традиционно объясняется одной из двух основных схем формо/видообразования. Согласно одной из гипотез, наличие разнотычинковых форм в оз. Каменное можно объяснить дифференциацией предковой формы посредством действия отбора в гетерогенных экологических условиях водоема (симпатрия). Альтернативный сценарий подразумевает вселение в освободившуюся от льда котловину оз. Каменное двух генетически дискретных форм сигов (аллопатрия), которые впоследствии гибридизовались с появлением среднетычинковой формы. Реализация сценария формо/видообразования сигов оз. Каменное по типу аллопатрии описана в работе П. Я. Первозванского [12], что, с учетом полученных нами генетических данных, представляется вполне вероятным событием.

Из анализа медианной сети гаплотипов очевидно, что сиги из водоемов бассейнов Белого моря, Балтийского моря, Ладожского озера и альпийских озер перемешаны друг с другом в значительной степени. В первой гаплогруппе основное место занимает звездообразная структура с центральным гаплотипом H_7, включающим в себя сигов из альпийских озер (11), Ладожского озера (1) и Финского залива (1). Минорные гаплотипы принадлежат в основном сигам альпийских озер и восточной части Финского залива. Преобладание центрального гаплотипа в звездообразной структуре, которая имеет множество собственных минорных гаплотипов, предполагает, что он с высокой вероятностью является предковым. Отчетливая «звездообразная» структура сети характерна для популяций, прошедших в прошлом через бутылочное горлышко с последующей быстрой экспансией [20]. Таким образом, присутствие в медианной сети звездообразной структуры с центральным гаплотипом H_7 и доминирование в нем австрийских сигов с высокой долей вероятности указывает на существование в Альпах древнего рефугиума, откуда шло расселение сигов, совпадавшее по времени с отступанием ледника последнего ледникового максимума, в том числе из региона, занятого нынешним Балтийским морем.

Наиболее часто встречающиеся гаплотипы H_1 и H_2 сигов из оз. Каменное удалены друг от друга на 5 или 6 замен, что в данной системе позволяет говорить об их относительной удаленности как друг от друга, так и от центрального гаплотипа H_7. Притом связь гаплотипа H_1 с центральным гаплотипом H_7 является прямой, а гаплотипа H_2 с H_7 опосредованной.

Гаплотип H_1 в звездообразной структуре составлен сигами оз. Каменное (8) и Финского залива (1). Данная звездообразная структура имеет только один минорный гаплотип, принадлежащий сигу оз. Каменное. В звездообразную структуру с центральным гаплотипом H_2 входят сиги из Финского залива (8), Ладожского озера (1) и оз. Каменное (6). Отсутствие или малое количество минорных гаплотипов у гаплотипов H_1 и H_2 может подразумевать ранние этапы развития данных структур и значительное сокращение численности популяций – их носителей в недалеком прошлом.

Таким образом, характер построения медианной сети гаплотипов для исследованных популяций скорее подтверждает предположение о том, что в основе выделяемых экологических форм/подвидов в оз. Каменное лежат две филогенетические линии сигов, гибридизовавшиеся после

попадания в данный водоем. Косвенным образом справедливость этой гипотезы подтверждается при анализе генетических расстояний между исследованными популяциями: наибольшая удаленность наблюдается между основными гаплотипами сигов оз. Каменное (PhiPT = 0,916), в то время как связь обоих гаплотипов с центральным гаплотипом (H_7) несколько выше.

К гаплотипу H_1 относятся как малотычинковые сиги из оз. Каменное, так и среднетычинковый (*Sp. br* = 33) и условно среднетычинковые сиги (*Sp. br* = 28, 29) из того же озера. Данный факт позволяет предположить отсутствие генетических различий на исследованном уровне мтДНК между мало- и среднетычинковыми сигами из оз. Каменное в настоящее время.

В целом гаплогруппа I характеризуется сложной структурой гаплотипической сети, наличием большого числа звездообразных структур и альтернативных связей разной длины, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций, что приводит к образованию замкнутых циклов. Такая структура свидетельствует о длительной эволюции объединенных в нее популяций сигов в достаточно изменчивых условиях при частых изменениях численности и/или при наличии множества смежных рефугиумов, существовавших одновременно. Характерно, что в пределах данной группы упорядоченность гаплотипов сигов из различных водоемов отсутствует, наблюдается их значительная перемешенность [22].

Гаплогруппа (II) состоит из акклиматизантов из Альпийских озер и сигов западной части Балтики. По всей видимости, эта гаплогруппа сигов представляет собой филетическую ветвь, альтернативную нативным сигам из Альп и Сибирским сигам [26]. Согласно проведенным ранее исследованиям, гаплотипы H_17 и H_19 из данной гаплогруппы принадлежат малотычинковому европейскому подвиду сига *Coregonus l. maraena* Bloch, акклиматизированному в австрийских озерах [29]. Популяция сигов западной Балтики из условного Атлантического рефугиума в ходе своего эволюционного развития, возможно, прошла через несколько фаз низкой численности, что привело в конечном итоге к фиксации одного-двух доминирующих гаплотипов. Данный факт подтверждается небольшим числом минорных гаплотипов и незначительной глубиной их дивергенции.

Как показали тесты AMOWA, объединение популяций в региональные группы, основанное исключительно на географическом признаке, необоснованно, поскольку в пределах одного водного бассейна рецентные популяции неоднородны и представляют собой смесь сигов – дериватов разных эволюционных линий. Анализ общего генетического разнообразия по уровням популяционной иерархии, подразделенным на основании полученной ранее медианной сети гаплотипов, показал, что внутрипопуляционное разнообразие (57 %) несколько выше, чем разнообразие между регионами (43 %). Это позволяет предполагать вторичную интерградацию сигов, которая имела место в исследованном регионе в прошлом. Данное предположение подтверждается изменением значений генетического разнообразия по уровням иерархии при введении виртуальных популяций.

Несмотря на существенную интрогрессивную гибридизацию потомков смежных приледниковых рас, происходившую преимущественно при переходе к голоцену, проведенное ранее генотипирование рецентных популяций по набору изоферментных локусов позволило определить приблизительные границы расселения сигов, происходящих из наиболее значительных приледниковых рефугиумов на территории от Финского залива Балтийского моря на западе до р. Печоры на востоке [18]. Так, существенный вклад в становление популяций сигов, обитающих в водоемах бассейнов юго-восточных частей Белого и Баренцева моря, внесла эволюционная линия, изначально происходящая из приледникового озера Коми, возраст которого по геохронологической шкале датируется 80–90 т. л., что соответствует стадии зырянского оледенения. Влияние этой эволюционной линии, в наиболее мощном виде представленной в рецентных популяциях Зимнего, Летнего и Мезенского берегов Белого моря, постепенно угасает при продвижении к периферии: на востоке в районе р. Печоры происходит ее смешение с западно-сибирской линией сига, проникновение которой из-за Урала могло произойти по осушенным шельфовым районам юго-восточной части Баренцева моря уже в стадию каргинского оледенения (около 60 т. л. н.), на западе в районе Кандалакшского залива Белого моря влияние приледниковой расы древнего озера Коми минимально, а в популяциях Карельского берега Белого моря эта раса замещается потомками сигов, расселившихся на эти территории из Ботнического залива Балтийского моря во второй половине пребореала (9,5–9,2 т. л. н.) [18]. К югу от Белого моря – в Онежском озере, сток из которого в разные этапы перехода плейстоцена в голоцен последовательно открывался в древний Ладожско-Балтийский бассейн (12,4–12,3 т. л. н.), затем через

Сегозеро и Выгозеро в Белое море (11,3 т. л. н.) и снова в Ладогу через р. Свирь (10,2–9,5 т. л. н.) [7], также не обнаруживается связь ныне обитающих в озере сигов с предковыми сигами из приледникового озера Коми [34]. Две качественно различающиеся по происхождению группы сига в водоемах Севера России были ранее выделены и на основании анализа фрагмента мтДНК [2], причем территориальные границы их расселения в значительной степени повторяют контуры регионов, намеченные по данным аллозимного анализа.

Сравнительно быстрое расселение дискретных филогенетических линий сигов из приледниковых рефугиумов в конце четвертичного периода привело к симпатрическому сосуществованию в водоемах Северной Европы большого количества экологических форм, хорошо различающихся по числу жаберных тычинок. Если в крупных водоемах (например, озера Ладожское, Онежское, Венерн) данные экологические формы смогли закрепиться и сохраняться на протяжении сравнительно длительного времени, то в малых водоемах их число сокращалось, пока не пришло в соответствие с числом экологических ниш, предоставляемых конкретным водоемом. В настоящее время данный процесс приобрел новое ускорение, что связано главным образом с утратой определенных экологических ниш водоемов в результате хозяйственной деятельности человека.

Таким образом, с учетом результатов настоящего исследования и данных предыдущих генетических работ с большой долей вероятности можно предполагать, что сиги из оз. Каменное при своем становлении не испытали прямого влияния со стороны альпийской приледниковой расы сига в последнюю волну расселения, хотя и имеют с ней общее происхождение. Наиболее вероятный источник появления сигов в озерно-речной системе оз. Каменное – дериваты двух приледниковых рас сига, обитавших на территории, занимаемой современным Балтийским морем и в смежных областях. Для выяснения степени родства сигов оз. Каменное с расположенными к востоку популяциями – дериватами приледниковой расы из оз. Коми потребуется привлечение дополнительного материала по сигам из водоемов Белого и юго-восточной части Баренцева морей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в системе оз. Каменное обитают мало- и среднетычинковые сиги. Малотычинковая форма численно преобладает над среднетычинковой.

Результаты филогеографического исследования сигов оз. Каменное и ряда популяций бассейна Балтики и Центральной Европы с применением анализа белоккодирующего гена ND1 мтДНК показали, что в процессе расселения сигов по акваториям Белого и Балтийского морей в постледниковую эпоху происходила значительная гибридизация между ними. В результате этого процесса гаплотипы, первоначально принадлежавшие дискретным, географически обособленным формам/видам, оказались сильно перемешаны.

Появление сигов в озерно-речной системе оз. Каменное, по всей вероятности, связано с колонизацией водоема потомками, по крайней мере, двух приледниковых рас, обитавших в бассейне современного Балтийского моря (возможно, и Белого моря) и отличных от центрально-европейской расы сига из района Альп. В период заселения оз. Каменное это были сиги, несущие гаплотипы H_1 и H_2. Данные гаплотипы могли происходить из двух смежных приледниковых рефугиумов или сосуществовать в одном водоеме еще до начала отступления последнего ледника. В случае реализации данного сценария отсутствие или низкое число минорных гаплотипов в H_1 и H_2, равно как и низкие значения генетических параметров у сигов оз. Каменное, могут свидетельствовать о недавнем существенном сокращении численности (бутылочное горлышко) обеих филогенетических линий сигов. Против симпатрического сценария видообразования сигов в оз. Каменное могут выступать и такие аргументы, как сравнительная молодость данного водоема, наличие у сигов из системы оз. Каменное двух центральных гаплотипов, генетически достаточно удаленных друг от друга, отсутствие или небольшое количество минорных гаплотипов. Таким образом, разнотычинковые сиги оз. Каменное представляют собой частный случай образования экологических форм/подвидов сиговых рыб в результате встречного расселения [11], что было подтверждено ранее исследованиями других видов сиговых рыб из водоемов Европы и Сибири с применением генетических методов [24], [17], [19], [33].

* Финансовое обеспечение исследований частично осуществлялось за счет средств грантов РФФИ № 16-04-01708 «Видовой состав и дифференциация Coregonus lavaretus sensu lato в водоемах Сибири. Современная морфо-генетическая дифференциация и филогения сиговых рыб как результат вторичной интерградации», № 16-04-00650 «Морфофункциональная организация мезонефроса лососеобразных», программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0221-2015-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Боровикова Е. А., Гордон Н. Ю., Политов Д. В. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 62–66.
2. Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 1. С. 58–66.
3. Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоологический журнал. 2006. № 8. С. 950–958.
4. Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 1. С. 47–60.
5. Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины // Сибирский экологический журнал. 2010. № 1. С. 41–55.
6. Величко А. А., Фаустова М. А. Реконструкции последнего позднеплейстоценового оледенения северного полушария (18–20 тыс. лет назад) // Доклады Академии наук СССР. 1989. Т. 309. № 6. С. 1465–1468.
7. Веселов А. Е., Демидов И. Н., Пример К. Р., Лумме Я. И. Формирование в приледниковых водоемах восточной Фенноскандии путей расселения атлантического лосося // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 1. М.: АКВАРОС, 2011. С. 113–117.
8. Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Рыбное население // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 21–26.
9. Лазаревская Н. М., Попенко Л. К. Озера бассейна р. Каменной – Каменное, Лувозеро, Кимасозеро и Нюк // Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. XVIII. Материалы по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР, 1958. С. 66–113.
10. Литинская К. Д. Режим уровней воды озер и водохранилищ Карелии. Л.: Наука, 1976. 146 с.
11. Мамонтов А. М. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсоведения, ресурсоиспользования, экологии и охраны. Ч. 5. Якутск: Якутский гос. ун-т, 2000. С. 127–146.
12. Первозванский В. Я. Сиги *Coregonus lavaretus* (L) водоемов системы р. Каменной // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 42–74.
13. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов Костомукшского железнорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
14. Правдин И. Ф. Сиги озерной области СССР // Изв. ВНИОРХ. 1931. Т. 12. Вып. 1. С. 166–235.
15. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
16. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
17. Сендек Д. С. Внутривидовые родственные связи обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* L. и европейской ряпушки *Coregonus albula* L. из российской части Финского залива и крупнейших озер бассейна восточной Балтики // Океанология. 2012. Т. 52. № 6. С. 857–863.
18. Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 135–147.
19. Сендек Д. С., Иванов Е. В. Генетическая дифференциация ледовитоморского пыжьяна из крупных рек Якутии // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Материалы восьмого международного научно-производственного совещания. Тюмень: Госрыбцентр, 2013. С. 194–199.
20. Avise J. C. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge, Massachusetts, 2000. 447 p.
21. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
22. Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogenetic relationships among palearctic and nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 240–251.
23. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Katokhin A. V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572.
24. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
25. Himberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some Noth European Coregonids // Biology of Coregonid fishes. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 1970. P. 219–250.
26. Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L., Bekkevold D., Bernatchez L., Willerslev E., Gilbert T. P. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.
27. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
28. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.
29. Pamminger-Lahnsteiner B., Weiß S., Winkler K. A., Wanzenboeck J. Composition of native and introduced mtDNA lineages in Coregonus sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? // Hydrobiologia. 2009. Vol. 632 (1). P. 167–175.
30. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 28(19). P. 2537–2539.

31. Politov D. V., Bickham J. W., Patton J. C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 10. P. 13−23.
32. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular cloning a laboratory manual. 2nd end. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. P. 1–2344.
33. Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Biology and Management of Coregonid Fishes–1999 // Adv. Limn. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
34. Sendek D. S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 25–39.
35. Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurichev P. A. The origin of coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Proceedings of the 10-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes – 2008 // Adv. Limn. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
36. Svärdson G. Posglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.
37. Svendsen J. I., Alexanderson H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Funder S., et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quatern. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1229–1271.

Il'mast N. V., Institute of Biology Karelian Research Centre of the RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sendek D. S., State Research Institute on Lake and River Fisheries (St. Petersburg, Russian Federation)
Titov S. F., State Research Institute on Lake and River Fisheries (St. Petersburg, Russian Federation)
Abramov S. A., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)
Zuykova E. I., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)
Bochkarev N. A., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)

ON THE DIFFERENTIATION OF THE ECOLOGICAL FORMS/SUBSPECIES OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* FROM LAKE KAMENNOYE

Morphological and molecular genetic data on two ecological forms/subspecies of the whitefish *Coregonus lavaretus sensu lato* from Lake Kamennoye (Kem River basin of the White Sea) are reported. It is shown that the whitefish subspecies C. lavaretus lavaretus and *C. lavaretus mediospinatus* have dominantly retained their morphological and biological characteristics since the time they were first described and that the subspecies *C. lavaretus pallasi* does not occur in the lake at present. Analysis of the variability of the gene ND1 mtDNA has shown that the dominant haplotypes of both ecological forms/subspecies of the whitefish from Lake Kamennoye are fairly well-differentiated from each other and from the Alpine haplogroup of whitefish to which they originally belonged. Whitefish subspecies from Lake Kamennoye are even more isolated genetically from western Baltic Sea whitefish. The genetic data obtained suggest that three whitefish subspecies from the Kem River basin were formed by hybridization of two phylogenetic lines of whitefish which penetrated into the region from continental refugia after the last glacier retreat.

Key words: *Coregonus lavaretus* complex, Lake Kamennoye, White Sea, Gulf of Finland of the Baltic Sea, Lake Hallstättersee, Lake Traunsee introgression, secondary intergradation

REFERENCES

1. Borovikova E. A., Gordon N. Yu., Politov D. V. Genetic differentiation of whitefish populations of the White Sea basin [Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiy sigov basseyna Belogo morya]. *Problemy izucheniya*, *ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov Belogo morya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2005. P. 62–66.
2. Borovikova E. A., Makhrov A. A. Systematic position and origin of the whitefish (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) in Europe. The genetic approach [Sistematicheskoe polozhenie i proiskhozdenie sigov (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Evropy. Geneticheskiy podkhod]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2009. Vol. 129. № 1. P. 58–66.
3. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Morphological and ecological differentiation of sympatric whitefish of *Coregonus* species in Lake Teletskoe [Morfobiologicheskaya i ekologicheskaya differentsiatsiya simpatricheskikh sigov roda *Coregonus* iz Teletskogo ozera]. *Zoologicheskiy zurnal* [Russian Journal of Zoology]. 2006. № 8. P. 950–958.
4. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Population structure of pidschian whitefish (Coregonus lavaretus pidschian, Coregonidae) in the Todzha lakes basin and in the upper part of the Big Yenisei river (Republic of Tuva) [Populyatsionnaya struktura siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) v ozerakh Todzhinskoy kotloviny i v verkhnem techenii reki Bol'shoy Enisey (Respublika Tyva)]. *Zoologicheskiy zurnal* [Russian Journal of Zoology]. 2009. Vol. 88. № 1. P. 47–60.
5. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Population structure and possible differentiation of pidschian whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Soregonidae) in the Dodotskinskie lakes of the Todzha basin [Populatsionnaya struktura i vozmozhnye puti differentsiatsii siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) v Dodotskikh ozerakh Todzhinskoy kotloviny]. *Sibirskiy ekologicheskiy zurnal* [Contemporary Problems of Ecology]. 2010. № 1. P. 41–55.
6. Velichko A. A., Faustova M. A. Reconstruction after the last Pleistocene glaciation of the northern hemisphere (18–20 thous. years ago) [Rekonstruktsii poslednego pozdnepleystotsenovogo oledeneniya severnogo polushariya (18–20 tysyach let nazad)]. *Doklady Akademii nauk SSSR*. 1989. Vol. 309. № 6. P. 1465–1468.
7. Veselov A. E., Demidov I. N., Primer K. R., Lumme Ya. I. Formation of Atlantic salmon resettlement pathways in the glacial water bodies of the eastern Fennoscandia [Formirovanie v prilednikovykh vodoemakh vostochnoy Fennoskandii putey rasseleliya atlanticheskogo lososya]. *Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennikh vodoemov.* Vol. 1. Moscow, AKVAROS Publ., 2011. P. 113–117.
8. Il'mast N. V., Sterligova O. P. Ichthyofauna [Rybnoe naselenie]. *Biota severnykh ozer v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2012. P. 21–26.

9. Lazarevskaya N. M., Popenko L. K. Lakes of the Kamennaya river basin – Kamennoe, Luvozero, Kimasozero and Nyuk [Ozera basseyna reki Kamennoy – Kamennoe, Luvozero, Kimasozero i Nyuk]. *Trudy Karel'skogo filiala AN SSSR*. Issue XVIII. Petrozavodsk, Gos. izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 1958. P. 66–113.
10. Litinskaya K. D. *Rezhim urovney vody ozer i vodokhranilishch Karelii* [Water level regime of lakes and reservoirs of Karelia]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 146 p.
11. Mamontov A. M. Glacial periods and morphogenesis in relict whitefish in the waters of south Siberia [Lednikovye periody i formoobrazovaniya u reliktovykh sigovykh ryb v vodoemakh yuga Sibiri]. *Voprosy resursovedeniya*, *resursoispol'zovaniya*, *ekologii i okhrany*. Part 5. Yakutsk, Yakutskiy gos. un-t Publ., 2000. P. 127–146.
12. Pervozvanskiy V. Ya. Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) of the water bodies of the Kamennaya river system [Sigi *Coregonus lavaretus* (L.) vodoemov sistemy reki Kamennaya]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii*. Petrozavodsk, Karel'skiy filial AN SSSR Publ., 1983. P. 42–74.
13. Pervozvanskiy V. Ya. *Ryby vodoyemov rayona Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya (ekologiya*, *vosproizvodstvo*, *ispol'zovaniye)* [Fish of water bodies of the area of Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use)]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1986. 216 p.
14. Pravdin I. F. Whitefish in lake regions of the USSR [Sigi ozernoy oblasti SSSR]. *Izvestiya VNIORH*. 1931. Vol. 12. Issue 1. P. 166–235.
15. Pravdin I. F. *Sigi vodoemov Karelo-Finskoy SSR* [Whitefish in waterbodies of Karelo-Finnish SSR]. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1954. 324 p.
16. Reshetnikov Yu. S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and systematics of whitefish]. Moscow, 1980. 301 p.
17. Sendek D. S. Intraspecific relations of whitefish *Coregonus lavaretus* L. and European vendace *Coregonus albula* L. from the Russian part of the Gulf of Finland and the largest lakes in the eastern Baltic Basin [Vnutrividovye rodstvennye svyazi obyknovennogo siga *Coregonus lavaretus* L. i evropeyskoy ryapushki *Coregonus albula* L. iz rossiyskoy chasti Finskogo zaliva i krupneyshikh ozer basseyna vostochnoy Baltiki]. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2012. Vol. 52. № 6. P. 857–863.
18. Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurichev P. A. Phylogenetic relationships of populations of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from the waterbodies of the White Sea basin [Filogeneticheskie svyazi populyatsiy obyknovennogo siga (*Coregonus lavaretus* L.) iz vodoemov basseyna Belogo morya]. *Lososevidnye ryby Vostochnoy Fennoskandii*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2005. P. 135–147.
19. Sendek D. S., Ivanov E. V. Genetic differentiation of Arctic Ocean pidschian whitefish from the major rivers of Yakutia [Geneticheskaya differentsiatsiya ledovitomorskogo pyzh'yana iz krupnykh rek Yakutii]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniya i sostoyanie zapasov sigovykh ryb*. Tyumen, Gosrybtsentr Publ., 2013. P. 194–199.
20. Avise J. C. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge, Massachusetts, 2000. 447 p.
21. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
22. Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogenetic relationships among palearctic and nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 240–251.
23. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Katokhin A. V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572.
24. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
25. Himberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // Biology of Coregonid fishes. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 1970. P. 219–250.
26. Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L., Bekkevold D., Bernatchez L., Willerslev E., Gilbert T. P. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.
27. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
28. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.
29. Pamminger-Lahnsteiner B., Weiß S., Winkler K. A., Wanzenboeck J. Composition of native and introduced mtDNA lineages in Coregonus sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? // Hydrobiologia. 2009. Vol. 632 (1). P. 167–175.
30. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 28(19). P. 2537–2539.
31. Politov D. V., Bickham J. W., Patton J. C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 10. P. 13–23.
32. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular cloning (a laboratory manual). 2nd ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. P. 1–2344.
33. Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Biology and Management of Coregonid Fishes–1999 // Adv. Limn. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
34. Sendek D. S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 25–39.
35. Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurichev P. A. The origin of coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Proceedings of the 10-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes – 2008 // Adv. Limn. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
36. Svärdson G. Posglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.
37. Svendsen J. I., Alexanderson H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Funder S. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quatern. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1229–1271.

Поступила в редакцию 08.04.2016

№ 4 (157). С. 54–58 **Общая биология** **2016**

УДК 574.64

МАРИЯ НИКОЛАЕВНА КИСЛИЦИНА
инженер кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
mariyakislitsina@yandex.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ *LEMNA MINOR* L. НА ДЕЙСТВИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

В модельных системах изучены морфофизиологические реакции плавающего макрофита *Lemna minor* L. (ряска малая) на действие экзогенных фенольных соединений. Растения культивировали в течение 20 суток на водопроводной воде при естественном освещении и комнатной температуре. В опытные сосуды добавляли гидрохинон и резорцин (1 и 10 мг/л). Контролем служили растения, инкубированные в воде без добавления поллютантов. Ответные реакции ряски на действие фенолов изучали путем оценки степени депигментации листецов (в динамике) и измерения площади проекции клеток мезофилла и эпидермиса, а также хлоропластов (по окончании инкубирования). Показано, что степень депигментации листецов *L. minor* зависела от вида поллютанта, его концентрации и времени экспозиции с фенолами. Гидрохинон вызывал более значительную степень повреждения листецов по сравнению с контролем и резорцином. Клетки мезофилла у *L. minor*, инкубированной в среде с резорцином, отличались меньшими размерами по сравнению с контрольным вариантом. Гидрохинон существенного влияния на площадь проекции клеток мезофилла не оказал. Размеры эпидермальных клеток в присутствии резорцина (10 мг/л) уменьшались по сравнению с контролем, а их количество возрастало (по сравнению с гидрохиноном). В присутствии гидрохинона (1 и 10 мг/л) размеры клеток увеличивались (в среднем на 20 % по сравнению с контролем). Площадь проекции хлоропластов под действием гидрохинона и резорцина уменьшалась, причем в наибольшей степени – при концентрации 10 мг/л. На основе полученных результатов сделан вывод о возможности использования ряски малой в качестве тест-объекта при оценке токсичности загрязненных фенольными соединениями сточных вод.

Ключевые слова: гидрохинон, резорцин, токсичность, *Lemna minor* L., депигментация, размеры клеток и хлоропластов, биотестирование сточных вод

В числе компонентов сточных вод и твердых отходов различных производств особую опасность из-за широкой распространенности, токсичности и трудности очистки представляют фенолы [9]. Фенольные соединения (ФС) обладают ярко выраженной биологической активностью, характер которой определяется особенностями химической структуры фенолов и продуктов их окисления, большинство из которых токсично. В условиях существенного роста антропогенных нагрузок на гидроэкосистемы все большую актуальность получают исследования, направленные на оценку влияния наиболее часто встречающихся токсикантов, в том числе фенольных соединений, на водные организмы.

К настоящему времени доказано, что в присутствии экзогенных фенолов нарушается рост растений, в клетках растений происходят изменения морфологических и физиолого-биохимических показателей [1], [4], [12], [13], [14], [15]. Однако влияние ФС на мезоструктуру фотосинтетического аппарата водных макрофитов изучено слабо. Между тем именно ассимиляционный аппарат обеспечивает жизнедеятельность растений в различных экологических условиях и в значительной степени определяет биологическую продуктивность гидроценозов.

В связи с этим цель данной работы – оценка влияния экзогенных дифенолов (на примере гидрохинона и резорцина) на морфофизиологические характеристики *Lemna minor*, обеспечивающие осуществление ассимиляционного процесса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – свободно плавающий макрофит *Lemna minor* L. (ряска малая). Растения

© Кислицина М. Н., Борисова Г. Г., 2016

культивировали в течение 20 суток в модельных системах при естественном освещении и комнатной температуре на водопроводной воде. В опытные сосуды добавляли гидрохинон и резорцин (1 и 10 мг/л). Контролем служили растения, инкубированные в воде без добавления поллютантов. Для каждого варианта опыта использовали по 30 листецов (фрондов) ряски.

Определение показателей мезоструктуры проводили на растительном материале, фиксированном в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH 7,2) согласно методике А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой [8]. Для подсчета размеров клеток и хлоропластов проводили мацерацию листецов ряски.

Определение площади депигментации листецов осуществляли с помощью компьютерной программы обработки изображений «Контур-Шейд» [7]. Для этого анализировали фотографии, сделанные с одного и того же расстояния. На каждой фотографии присутствовал эталон с известной площадью, по которой можно определить площадь другого объекта. Измерение площади проекции хлоропластов осуществляли с помощью программного обеспечения Siams Mesoplant. Число повторностей для измерения каждого показателя было не менее 30.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Excel 2007 и Statistica 8,0. Для оценки достоверности различий использовали непараметрический критерий Манна – Уитни при уровне значимости $p < 0,05$. На рисунках представлены средние арифметические значения показателей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что для фотосинтетического аппарата растений характерна достаточно высокая чувствительность к воздействию неблагоприятных факторов [2]. Для оценки влияния фенолов на состояние пигментного комплекса ряски малой была изучена динамика изменения площади депигментации листецов при инкубировании в модельных системах с добавлением ФС (рис. 1 и 2). Показано, что степень депигментации листецов *L. minor* зависела от вида поллютанта, его концентрации и времени экспозиции.

Добавление резорцина (1 и 10 мг/л) не приводило к значительному увеличению площади депигментации листецов по сравнению с контролем. На 20-й день экспозиции были отмечены сопоставимые признаки хлороза в контрольном и опытных вариантах с резорцином. Хлороз выражался в появлении желтых и белых пятен, что, вероятно, связано с естественным старением отдельных материнских листецов. Гидрохинон вызывал более значительное изменение окраски листецов ряски, особенно при концентрации 10 мг/л: степень депигментации при данной концентрации была в 2,6 раза выше по сравнению с контролем. По-видимому, уменьшение количества фотосинтетических пигментов у ряски в присутствии ФС можно объяснить как их деградацией, так и ингибированием синтеза в результате активации процессов свободнорадикального окисления.

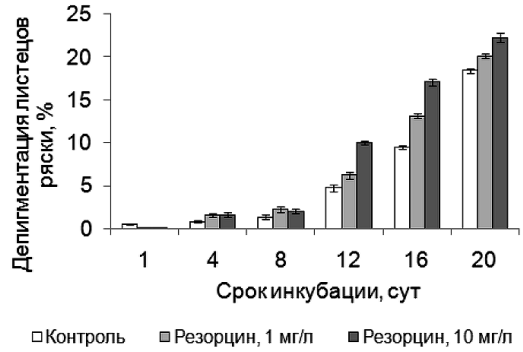


Рис. 1. Площадь депигментации листецов *L. minor* при инкубировании с резорцином

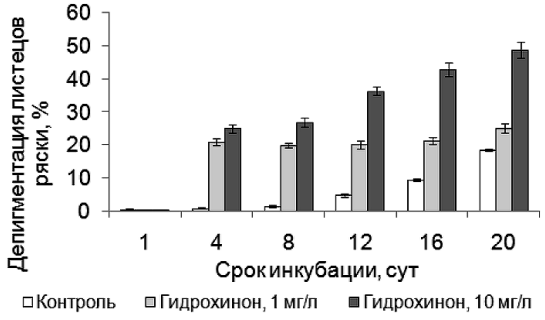


Рис. 2. Площадь депигментации листецов *L. minor* при инкубировании с гидрохиноном

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что среди двухатомных фенолов именно гидрохинон, а также пирокатехин являются наиболее токсичными для высших водных растений [5], [6], [9]. Механизм высокой токсичности гидрохинона и пирокатехина связан с окислением данных соединений с образованием высокореакционных промежуточных продуктов, в частности бензохинонов [9], [14]. Резорцин не способен образовывать хиноны, а его окисление приводит к сложной смеси продуктов с образованием ацетатов и производных пировиноградной кислоты [5]. Вероятно, резорцин не оказал существенного влияния на степень депигментации листецов ряски по сравнению с контролем в силу особенностей его биохимического окисления.

Для оценки влияния ФС на клеточный аппарат ряски малой были проведены измерения площади проекции клеток мезофилла и эпидермиса. Показано, что клетки мезофилла у *L. minor*, инкубированной в среде с резорцином, отличались меньшими размерами (на 17–22 %) по сравнению с контрольным вариантом (рис. 3). Достоверных отличий от контроля в вариантах с гидрохиноном обнаружено не было. Однако при исследовании площади проекции эпидермальных клеток *L. minor* выявлено, что в присутствии гидрохинона (1 и 10 мг/л) размеры клеток увеличивались по сравнению с контролем на 17 и 23 % соответственно (рис. 4).

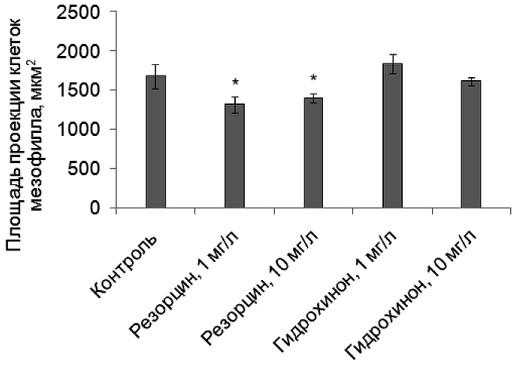


Рис. 3. Площадь проекции клеток мезофилла *L. minor* при инкубировании с гидрохиноном и резорцином.
* – различия с контролем достоверны при уровне значимости $p < 0,05$

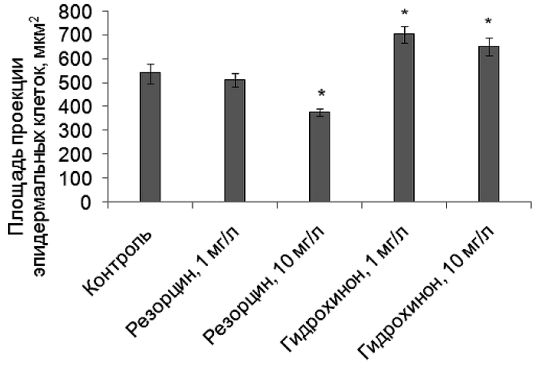


Рис. 4. Площадь проекции клеток эпидермиса *L. minor* при инкубировании с гидрохиноном и резорцином.
* – различия с контролем достоверны при уровне значимости $p < 0,05$

Эффект увеличения размеров клеток растений в ответ на загрязнение окружающей среды был обнаружен во многих исследованиях [1], [3], [10]. Вероятно, это является неспецифической реакцией, характерной как для водных, так и для наземных растений. Увеличение размеров эпидермальных клеток в присутствии гидрохинона, по-видимому, связано с интенсификацией процесса вакуолизации. Известно, что воздействие некоторых экзогенных ФС индуцирует в клетках растений защитные механизмы, связанные со слиянием вакуолей малых размеров и образованием из них более крупных органелл, которые занимают большое внутриклеточное пространство [4]. Возрастание объема вакуоли приводит к растяжению и самой клетки. Процесс депонирования трансформированных экзогенных фенолов в вакуолях позволяет клетке существенно уменьшить их токсический эффект.

Под действием резорцина (10 мг/л) площадь проекции эпидермальных клеток уменьшалась на 30 %, в то время как его пониженная концентрация (1 мг/л) влияния на размеры клеток эпидермиса не оказала (см. рис. 4).

Таким образом, однонаправленных тенденций в отношении влияния исследованных ФС на параметры клеток мезофилла и эпидермиса ряски не выявлено. Более отчетливо выраженные различия между вариантами по размерам эпидермальных клеток, вероятно, можно объяснить тем, что клетки эпидермиса, находясь в непосредственном контакте с фенолами, испытывали большее воздействие по сравнению с клетками мезофилла.

Несмотря на общее снижение площади проекции эпидермальных клеток под действием резорцина (10 мг/л), число клеток на единицу площади листецов было больше в среднем на 60 % по сравнению с вариантами, в которых ряска подвергалась действию гидрохинона. Очевидно, что в вариантах с резорцином увеличение поверхности листецов ряски происходило преимущественно за счет деления клеток, а в вариантах с гидрохиноном – за счет их растяжения.

Для оценки влияния ФС на размеры хлоропластов у ряски малой была определена площадь их проекции (рис. 5). Из полученных данных видно, что гидрохинон и резорцин оказывали

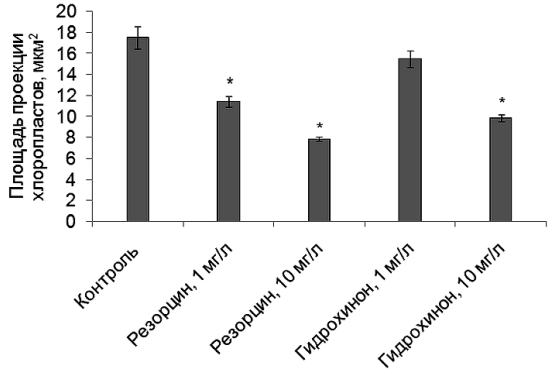


Рис. 5. Площадь проекции хлоропластов *L. minor* при инкубировании с гидрохиноном и резорцином.
* – различия с контролем достоверны при уровне значимости $p < 0,05$

отрицательное влияние на фотосинтетический аппарат: в их присутствии площадь проекции хлоропластов уменьшалась на 11–55 %. Наиболее отчетливо этот эффект наблюдался в присутствии ФС при концентрации 10 мг/л.

Анализ морфофизиологических показателей ряски малой продемонстрировал, что реакция растений на присутствие ФС была отчетливо выраженной и заключалась в изменении показателей роста, жизнеспособности, окраски листецов, размеров клеток и хлоропластов. Это позволяет рекомендовать использование ряски малой для решения задач биологического мониторинга. Ранее было предложено использовать данный вид для тестирования воды на загрязнение тяжелыми металлами и пестицидами [11]. На наш взгляд, ряска может использоваться как удобный тест-объект при оценке токсичности загрязненных фенолами сточных вод, поскольку при действии ФС, особенно гидрохинона, происходили видимые нарушения в процессах жизнедеятельности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют об отчетливо выраженном влиянии экзогенных фенольных соединений на пигментный аппарат и мезоструктуру фотосинтетического аппарата ряски малой, что отражалось на степени депигментации листецов и размерах клеток и хлоропластов. Изменения в структурно-функциональной организации водных растений можно рассматривать как защитно-приспособительную реакцию, направленную на повышение устойчивости к действию фенолов.

Различные проявления действия дифенолов на морфофизиологические характеристики растений в значительной степени определяются типом поллютанта и могут варьироваться на фоне разных концентраций фенолов. Для изученных макрофитов гидрохинон оказался более токсичным по сравнению с резорцином, что проявилось в максимальной степени повреждения листецов ряски.

Полученные данные свидетельствуют о возможности использования ряски малой при биотестировании загрязненных фенолами сточных вод. При оценке токсичности сточных вод наиболее информативным и наименее трудоемким в исполнении следует считать метод учета депигментации листецов ряски.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисова Г. Г., Кислицина М. Н., Чукина Н. В. Исследование токсического действия фенольных соединений на водные растения // Водное хозяйство России. 2010. № 4. С. 94–103.
2. Гетко Н. В. Растения в техногенной среде: структура и функции ассимиляционного аппарата. Минск: Наука и техника, 1989. 208 с.
3. Капитонова О. А. Особенности анатомического строения вегетативных органов некоторых видов макрофитов в условиях промышленного загрязнения среды // Экология. 2002. № 1. С. 64–66.
4. Квеситадзе Г. И., Хатисашвили Г. А., Садунишвили Т. А., Евстигнеева З. Г. Метаболизм антропогенных токсикантов в высших растениях. М.: Наука, 2005. 198 с.
5. Кирсо У. Э., Стом Д. И., Белых Л. И., Ирха Н. И. Превращение канцерогенных и токсических веществ в гидросфере. Таллин: Валгус, 1988. 271 с.
6. Кислицина М. Н., Борисова Г. Г. Влияние гидрохинона и резорцина на морфометрические характеристики *Elodea canadensis* Michx. и *Potamogeton perfoliatus* L. // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: Сб. материалов IX Международного симпозиума. М.: ИФР РАН, 2015. С. 292–295.
7. Кислицина М. Н., Еремеев М. С. Программа расчета площади объектов на плоскости «Контур-Шейд». Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015662124. Заявка № 2015618128 от 01.09.2015. Зарег. 17.11.2015.
8. Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. С. 119–133.
9. Стом Д. И. Фитотоксичность и механизм детоксикации фенолов водными растениями: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Киев, 1982. 48 с.
10. Чукина Н. В., Борисова Г. Г. Структурно-функциональные показатели высших водных растений из местообитаний с разным уровнем антропогенного воздействия // Биология внутренних вод. 2010. № 1. С. 49–56.
11. Цаценко Л. В., Малюга Н. Г. Чувствительность различных тестов на загрязнение вод тяжелыми металлами и пестицидами с использованием ряски малой *Lemna minor* L. // Экология. 1998. № 5. С. 407–409.
12. Park J. S., Brown M. T., Han T. Phenol toxicity to the aquatic macrophyte *Lemna paucicostata* // Aquatic Toxicology. 2012. Vol. 106–107. P. 182–188.
13. Scragg A. H. The effect of phenol on the growth of *Chlorella vulgaris* and Chlorella VT-1 // Enzyme and Microbial Technology. 2006. Vol. 39. P. 796–799.
14. Stom D. I. Influence of polyphenols and quinones on aqueous plants and their blocking of SH-groups // J. Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1977. Vol. 5. P. 291–298.
15. Stom D. I., Roth R. Some effects of polyphenols on aquatic plants. I. Toxicity of phenols in aquatic plants // Bull Environ. Contam. Toxicol. 1981. Vol. 27. P. 332–337.

Kislitsina M. N., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

RESPONCES OF *LEMNA MINOR* L. TO THE EXOGENOUS PHENOLIC COMPOUNDS ACTION

The study tested the morphological and physiological reactions of floating macrophyte *Lemna minor* L. under the exogenous phenolic compounds action. Plants were grown for 20 days in model systems under natural light at room temperature. Hydroquinone and resorcinol (1 and 10 mg L^{-1}) were added in experimental vessels with water. Control plants were incubated in water without the addition of pollutants. Responses of *L. minor* to phenols action were studied by evaluating the degree of fronds depigmentation (in dynamics) and measuring the projected area of the epidermis and mesophyll cells and chloroplasts (after incubation). The degree of depigmentation of *L. minor* fronds depended on the type of pollutant and its concentration and exposure time. Hydroquinone caused a significant degree of fronds damage compared to the control plants and to plants under effect of resorcinol. Mesophyll cells of *L. minor* incubated with resorcinol were smaller in comparison with the control ones. Hydroquinone did not have significant impact on the projected area of the mesophyll cell. The size of epidermal cells in the presence of resorcinol (10 mg L^{-1}) decreased compared to the control ones, but their number increased (compared with the hydroquinone). In the presence of hydroquinone (1 and 10 mg L^{-1}) epidermal cell size increased (on average 20 % compared to control). The chloroplasts projection area decreased under the hydroquinone and resorcinol action, and to the greatest extent – at a concentration of 10 mg L^{-1}. The research results lead to the conclusion about the possibility of using *L. minor* as a test-object for the bioassay of wastewater polluted by phenolic compounds.

Key words: hydroquinone, resorcinol, toxicity, *Lemna minor* L., depigmentation, size of cells and chloroplasts, biotesting wastewater

REFERENCES

1. Borisova G. G., Kislitsina M. N., Chukina N. V. Study of the phenolic compounds toxic effect on aquatic plants [Issledovanie toksicheskogo deystviya fenol'nykh soedineniy na vodnye rasteniya]. *Vodnoe khozyaystvo Rossii*. 2010. № 4. P. 94–103.
2. Getko N. V. *Rasteniya v tekhnogennoy srede: struktura i funktsii assimilyatsionnogo apparata* [Plants in the man-made environment: structure and function of the assimilation apparatus]. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1989. 208 p.
3. Kapitonova O. A. Specific anatomical features of vegetative organs in some macrophyte species under conditions of industrial pollution. *Russian Journal of Ecology*. 2002. Vol. 33. № 1. P. 59–61.
4. Kvesitadze G. I., Khatisashvili G. A., Sadunishvili T. A., Evstigneeva Z. G. *Metabolizm antropogennykh toksikantov v vysshikh rasteniyakh* [Metabolism of anthropogenic toxicants in higher plants]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 198 p.
5. Kirso U. E., Stom D. I., Belykh L. I., Irkha N. I. *Prevrashchenie kantserogennykh i toksicheskikh veshchestv v gidrosfere* [The transformation of the carcinogenic and toxic substances in the hydrosphere]. Tallin, Valgus Publ., 1988. 271 p.
6. Kislitsina M. N., Borisova G. G. Hydroquinone and resorcinol effect on morphometric parameters of *Elodea canadensis* michx. and *Potamogeton perfoliatus* L. [Vliyanie gidrokhinona i rezortsina na morfometricheskie kharakteristiki *Elodea canadensis* Michh. i *Potamogeton perfoliatus* L.]. *Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty: Sbornik materialov IX Mezhdunarodnogo simpoziuma*. Moscow, 2015. P. 292–295.
7. Kislitsina M. N., Eremeev M. S. *Programma rascheta ploshchadi ob''ektov na ploskosti* "*Kontur-Shey"* [The program for calculating the objects area on the plane "Contour-Shade"]. Certificate of computer programs of state registration no 2015662124. Request № 2015618128 from 01.09.2015. Reg. date 17.11.2015.
8. Mokronosov A. T., Borzenkova R. A. Methods of quantitative evaluation of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs [Metodika kolichestvennoy otsenki struktury i funktsional'noy aktivnosti fotosinteziruyushchikh tkaney i organov]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* [Transactions of applied botany, genetics and breeding]. 1978. Vol. 61. P. 119–133.
9. Stom D. I. *Fitotoksichnost' i mekhanizm detoksikatsii fenolov vodnymi rasteniyami: Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Phytotoxicity and detoxification of phenols by the aquatic plants. Dr. biol. sci. diss.]. Kiev, 1982. 48 p.
10. Chukina N. V., Borisova G. G. Structural and functional induces of higher aquatic plants from habitats differing in levels of anthropogenic impact. *Inland Water Biology*. 2010. № 3 (1). P. 44–50.
11. Tsatsenko L. V., Malyuga N. G. Sensitivity of different tests for water pollution with heavy metals and pesticides based on the use of common duckweed. *Russian Journal of Ecology*. 1998. Vol. 29. № 5. P. 360–362.
12. Park J. S., Brown M. T., Han T. Phenol toxicity to the aquatic macrophyte *Lemna paucicostata* // Aquatic Toxicology. 2012. Vol. 106–107. P. 182–188.
13. Scragg A. H. The effect of phenol on the growth of *Chlorella vulgaris* and Chlorella VT-1 // Enzyme and Microbial Technology. 2006. Vol. 39. P. 796–799.
14. Stom D. I. Influence of polyphenols and quinones on aqueous plants and their blocking of SH-groups // J. Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1977. Vol. 5. P. 291–298.
15. Stom D. I., Roth R. Some effects of polyphenols on aquatic plants. I. Toxicity of phenols in aquatic plants // Bull Environ. Contam. Toxicol. 1981. Vol. 27. P. 332–337.

Поступила в редакцию 19.05.2016

№ 4 (157). С. 59–63 **Общая биология** **2016**
УДК 57.084.2

НИКИТА АЛЕКСАНДРОВИЧ ОНИЩЕНКО
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоотехнии, рыбоводства и товароведения, декан агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
nao@sampo.ru

ИЛЬЯ НИКИТИЧ ОНИЩЕНКО
кандидат биологических наук, главный специалист управления рыбного хозяйства, Министерство сельского, рыбного и охотничьего хозяйства РК (Петрозаводск, Российская Федерация)
mazik-t@yandex.ru

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШУСТОВ
доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
shustov@petrsu.ru

ИРИНА МИХАЙЛОВНА ДЗЮБУК
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ikrup@petrsu.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МАМОНТОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
mamontova@petrsu.ru

ЕЛЕНА АЛЕКСАНДРОВНА КЛЮКИНА
кандидат технических наук, доцент кафедры теории вероятностей и анализа данных факультета математики и информационных технологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
elena_k_79@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ РОСТА РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L.) В ЗОНЕ САДКОВ ФОРЕЛЕВОГО ХОЗЯЙСТВА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)*

Представлен анализ результатов исследований окуня (*Perca fluviatilis* L.) озера Вохтозеро (бассейн Ладожского озера, Карелия) в районе форелевого садкового хозяйства (ФСХ). Выявлено, что в озере Вохтозеро в зоне садков форелевого хозяйства линейный и весовой рост окуня, по сравнению с ростом рыб в естественных условиях обитания карельских озер, с возрастом существенно возрастает. Получено уравнение роста упитанных окуней $W = 0{,}065 \cdot Lt^{2{,}6}$, где W – масса тела, г, Lt – длина АД, см, обитающих в зоне садков (до 200 м). Установлено, что крупные окуни, обитающие у садков (до 200 м), активно потребляют форелевый корм и, как результат, имеют большие запасы полостного жира. Вследствие этого они достоверно отличаются по весовым показателям от окуня из отдаленных от ФСХ участков водоема.

Ключевые слова: озеро, Вохтозеро, Карелия, форелевая ферма, садки, окунь, кормление, линейные размеры, вес, рост

ВВЕДЕНИЕ

В процессе исследований распределения, роста и питания озерных рыб в зоне расположения садков форелевых хозяйств на озерах Карелии нам удалось выявить следующие особенности экологии аборигенных рыб [3], [7], [8], [9], [11], [12]. Во-первых, наличие остатков корма возле садков привлекает, прежде всего, таких массовых рыб, как окунь, плотва, ерш, уклея и лещ [12]. Однако происходят эти массовые подходы обычно в период летнего нагула рыб. Причем у озерных рыб визуальными наблюдениями обнаружена высокая приспособляемость к режиму кормления выращиваемых рыб: примерно за 30–40 мин до начала кормления форели местные рыбы сотнями скапливаются у садков, а затем, после завершения подачи корма, через 30–50 мин., опять рассредоточиваются по акватории водоема [7], [12].

© Онищенко Н. А., Онищенко И. Н., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Мамонтова О. В., Клюкина Е. А., 2016

Деятельность форелевого хозяйства также существенно влияет на весовые и возрастные соотношения групп этих видов рыб. В зоне непосредственной близости к садкам, как к источнику дополнительного питания, скапливаются более взрослые крупные рыбы, имеющие, вероятно, преимущества в конкурентной борьбе за пищу перед более молодыми и, следовательно, более мелкими особями [7].

В мировой литературе, посвященной аквакультуре, имеется много сведений о том, что садковые линии, установленные в водоемах для выращивания различных видов рыб, привлекают внимание аборигенных видов [13], [14], [15]. В то же время в отечественной литературе изучению экологии озерных рыб в зоне рыбоводных ферм уделяется мало внимания. Имеются лишь некоторые сведения о том, что нерест сигов может быть нарушен из-за загрязнения нерестилищ отходами жизнедеятельности от рыб, выращиваемых в садках [1]. А по росту пресноводных рыб в водоемах с форелевыми фермами литературные сведения практически отсутствуют.

Целью работы было исследовать весовой рост окуня в озере Вохтозеро в зоне расположения садков форелевого хозяйства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследований был речной окунь (*Perca fluviatilis* L.), один из массовых аборигенных видов рыб в озере Вохтозеро. Отлов рыб проводили с мая по октябрь ежегодно с 2011 по 2015 год.

Озеро Вохтозеро расположено на юге Карелии, где уже восемь лет успешно выращивается форель в садках [9]. Принадлежит к бассейну Ладожского озера, акватория около 9 км^2, наибольшая длина – 7,8 км, ширина – 2 км, средняя глубина – 11 м, максимальная – 35 м. Отличается высокой прозрачностью – до 5 м. В конце мая озеро освобождается от ледяного покрова, а в конце октября начинается процесс льдообразования. В составе местной ихтиофауны обнаружено 10 видов рыб: ряпушка, сиг, пелядь, форель, щука, налим, ерш, окунь, плотва и язь, причем наиболее многочисленные из аборигенных видов – плотва, ряпушка и окунь.

Отлов окуня проводили в непосредственной близости у садков (станция 1), в 100–200 м юго-западнее садков (станция 2) и в наиболее удаленной точке – заливе «карьер» (станция 3), расположенном в 4,5 км от форелевого хозяйства (рис. 1).

Сбор и обработка полевого материала проводились по стандартным методикам [4]. Вылов рыбы осуществлялся с помощью сетей с размером ячеи 20, 25, 30, 35 и 40 мм высотой 180 см, а также крючковой снастью – бортовыми удочками с подсадкой дождевых червей и гранул корма. Пойманная рыба измерялась и взвешивалась. Возраст рыбы в дальнейшем определялся в камеральных условиях по чешуе с помощью бинокулярной лупы. Статистическую обработку данных, построение таблиц и графиков производили с использованием стандартного программного пакета Excel. За период многолетних исследований были получены данные по длине (АД) и массе тела 434 окуней, причем рядом с садками были пойманы 184 окуня, в 100–200 м от садков – 250 окуней, из которых 40 были наполнены жиром (обнаружено при вскрытии).

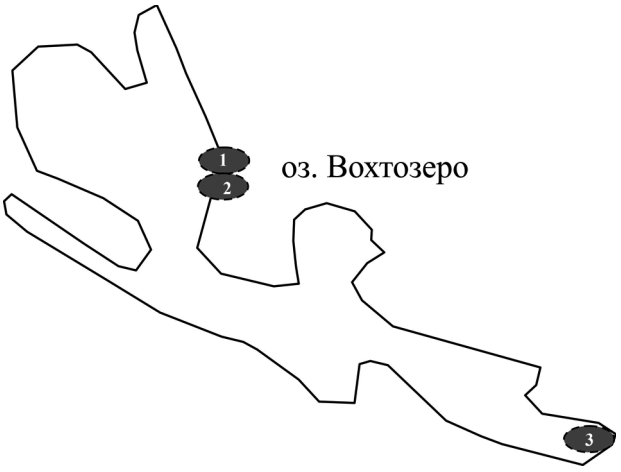


Рис. 1. Карта-схема отбора проб

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный нами анализ роста окуня в зоне расположения садков форелевого хозяйства (до 200 м) и в самой удаленной точке от садков – в 4,5 км позволил достоверно установить, что как линейный, так и весовой темп роста окуня возраста 3+…6+ у садков значительно выше [7]. Особенно впечатляет вес окуней возраста 5+, отловленных в зоне 100–200 м от садков (выборочное среднее равно 106,5 г), которые почти в два раза больше по весу «карьерных» окуней (выборочное среднее равно 62,7 г).

Безусловно, высокий темп роста окуней в озере Вохтозеро связан с дополнительным питанием окуня остатками форелевого корма и мелкой рыбой. Так, например, наши исследования питания 60 окуней в зоне 100–200 м от садков в 2013–2015 годах показали, что форелевый корм составляет по массе около 30 % от веса пищевого комка, а рыба – более 40 % от веса пищевого комка. Зообентос (традиционный корм окуней) на этом участке составлял всего 15 % от веса пищевого комка окуня, в то время как в самой отдаленной

точке от садков (4,5 км) – 70 % от веса пищевого комка, а рыбы – менее 15 % от веса пищевого комка [7].

Многолетний отлов окуней в озере Вохтозеро показал, что в этом водоеме обитают окуни весом около 1,3 кг, длиной 37 см и максимальным возрастом 15+. Однако в результате наших исследований было установлено, что крупные окуни обитают только в зоне расположения форелевых садков, а в самой дальней точке от садков (в 4,5 км) были отловлены рыбы, средние размеры которых – в пределах 120 г и 19 см (максимальный возраст 7+). Поэтому для сравнительного анализа линейно-весовых показателей окуней, обитающих в карельских водоемах в естественных условиях (рис. 2), и окуней в зоне форелевых садков озера Вохтозеро (рис. 3) мы воспользовались данными по росту окуней водоемов Карелии из монографии В. Я. Первозванского [5] (табл. 82, стр. 176). Мы также добавили данные по весу и длине окуней из водоемов района Костомукшского месторождения [5] и наши материалы по окуню из водоемов национального парка «Паанаярви» [6].

Для сравнительного анализа линейно-весовых показателей окуней из карельских водоемов (см. рис. 2) с аналогичными показателями окуней, обитающих в озере Вохтозеро в зоне садков форелевой фермы (рис. 3), были построены линии регрессии (степенные тренды), объясняющие изменчивость в массе тела окуней с увеличением (или уменьшением) длины тела. Отметим, что поскольку из выборочных данных по озеру Вохтозеро были исключены данные по окуням с высоким содержанием полостного жира, степенные тренды для окуней (149 экз.) из карельских озер (см. рис. 2) и окуней (394 экз.) из озера Вохтозеро, обитающих на расстоянии до 200 м от садков (см. рис. 3), получились близкими.

Однако в озере Вохтозеро мы неоднократно отлавливали крупных окуней и окуней с высоким содержанием полостного жира (рис. 4). Особенно много их было поймано нами не у садков, а на расстоянии 100–200 м от садков. Уравнение роста этих окуней $W = 0{,}065 \cdot Lt^{2{,}6}$, где W – масса тела в граммах, Lt – длина АД в сантиметрах) (рис. 5), которое было получено после исключения выпада (окуня с длиной тела АД, равной 34,2 см, и массой тела, равной 227 г) с помощью критерия выпада t [2], указывает на то, что масса тела упитанных (с высоким содержанием полостного жира) окуней растет быстрее, чем масса тела «обыкновенных» окуней (см. рис. 3).

Исследования питания 10 окуней с высоким содержанием полостного жира с июля по август 2015 года в зоне 100–200 м от садков показали,

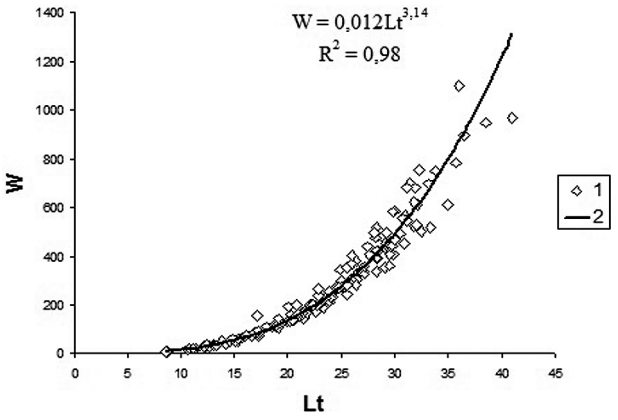


Рис. 2. Линейно-весовые показатели окуня в карельских озерах (по [5] с дополнениями). По оси абсцисс – Lt (длина АД), см; по оси ординат – W (масса тела), г; n = 149

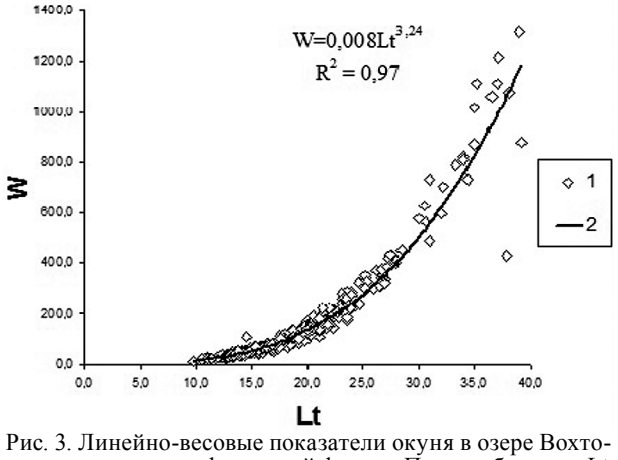


Рис. 3. Линейно-весовые показатели окуня в озере Вохтозеро в зоне садков форелевой фермы. По оси абсцисс – Lt (длина АД), см; по оси ординат – W (масса тела), г; n = 394

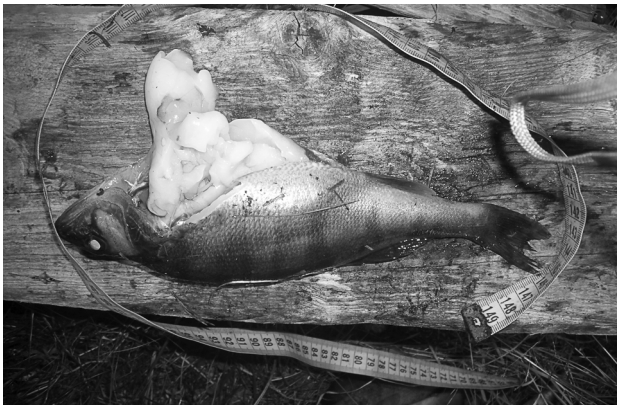


Рис. 4. Окунь озера Вохтозеро с высоким содержанием полостного жира (фото Н. А. Онищенко)

что эти окуни наиболее активно потребляли форелевый корм [7]. Так, в четырех желудках нами были обнаружены только гранулы корма, в четырех – только переваренные остатки корма и два желудка были пустыми. Никаких других традиционных пищевых объектов (бентос, зоопланктон, рыба) в желудках не было обнаружено.

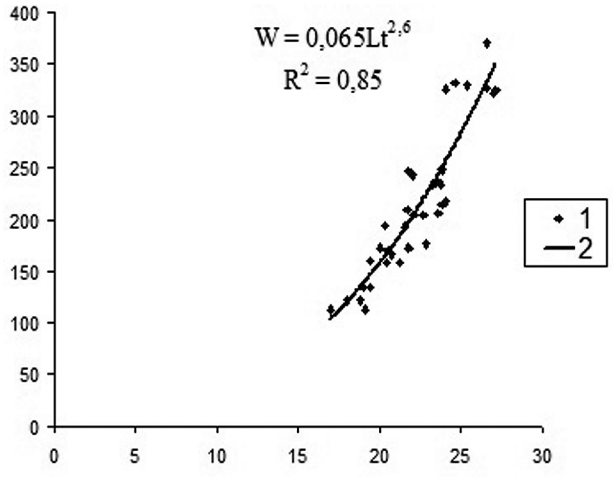


Рис. 5. Линейно-весовые показатели окуней с высоким содержанием полостного жира в озере Вохтозеро в зоне садков форелевой фермы. По оси абсцисс – Lt (длина АД), см; по оси ординат – W (масса тела), г; n = 40

Таким образом, наши многолетние исследования экологии одной из массовых карельских озерных рыб в зоне расположения форелевых садков – речного окуня – свидетельствуют о том, что многие экологические характеристики рыб (поведение и распределение, питание, а также рост) имеют существенные отличия от экологии рыб в естественных водоемах.

ВЫВОДЫ

В озере Вохтозеро (бассейн Ладожского озера) в зоне садков форелевого хозяйства линейный и весовой рост окуня *Perca fluviatilis* L., по сравнению с ростом рыб в карельских озерах с естественными условиями обитания, с возрастом существенно возрастает. Особенно по весовым показателям отличаются крупные окуни, активно потребляющие форелевый корм, в результате чего имеют большие запасы полостного жира.

* Работа выполнена в рамках реализации Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ильмаст Н. В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 2012. 44 с.
2. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. С. 81–85.
3. Дзюбук И. М. Рыбная часть сообщества гидробионтов в районе садкового форелевого хозяйства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 8 (129). Т. 2. С. 14–17.
4. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. 376 с.
5. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
6. Первозванский В. Я., Шустов Ю. А., Куусела К. Окунь *Perca fluviatilis* L. как объект спортивного рыболовства в озерах национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Б: «Биология». Вып. 3. Петрозаводск, 2003. С. 148–153.
7. Онищенко И. Н. Особенности распределения, роста и питания озерных рыб в зоне форелевых хозяйств (Республика Карелия): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2015. 20 с.
8. Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Рыжков Л. П., Шустов Ю. А. Поведение и распределение озерных рыб в зоне садков форелевого хозяйства (Республика Карелия) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГОСНИОРХ. СПб., 2014. С. 191.
9. Онищенко И. А., Рыжков Л. П., Онищенко Н. А. Вохтозеро – водоем садкового рыбоводства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. № 2 (131). С. 23–26.
10. Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А., Тыркин И. А. Особенности распределения, роста и питания озерных рыб в зоне форелевых хозяйств (Республика Карелия) // Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических и антропогенных воздействий: Материалы 5-й междунар. конф. СПб., 12–17 октября 2015. СПб., 2015. С. 1059–1062.
11. Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2 (139). С. 23–29.
12. Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
13. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (Trachurus mediterraneus, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // Marine Environmental Research. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
14. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavala-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez JimenezJ., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish // Marine Environmental Research. 2009. Vol. 68. P. 89–96.
15. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area // Hydrobiologia. 2001. Vol. 118. P. 187–197.

Onishchenko N. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Onishchenko I. N., The Ministry of Agriculture, Fish and Wildlife Service of the Republic of Karelia (Petrozavodsk, Russian Federation)
Shustov Yu. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Dzyubuk I. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Mamontova O. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Klyukina E. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

GROWTH CHARACTERISTICS OF RIVER PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* L.) IN THE PROXIMITY OF TROUT FARM CAGES (REPUBLIC OF KARELIA)

The article presents the analysis of perch studies results (*Perca fluviatilis* L.) of lake Vohtozero (Ladoga basin, Karelia) in the proximity of trout cage farms (TCF). It is revealed, that linear and weight growth of perch in the region of Vohtozero TCF significantly increases with age, compared with fish growth in its natural habitat of Karelian lakes. A growth equation for well-fed perch inhabiting near cages (up to 200 m) was developed $W = 0{,}065 \cdot Lt^{2{,}6}$, where W is body weight, g, Lt is body length — AD, cm), It was found that large perch actively consume trout feed and, as a result, have large reserves of abdominal fat. Consequently, such perch significantly differ in weight from the ones inhabiting in distant from TCF parts of the lake.

Key words: lake, Vohtozero, Karelia, trout farm, cages, perch, feeding, linear dimensions, weight, growth

REFERENCES

1. Il'mast N. V. *Rybnoe naselenie presnovodnykh ekosistem Karelii v usloviyakh ikh khozyaystvennogo osvoeniya: Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Fish population of Karelia freshwater ecosystems under conditions of its economic exploitation]. Moscow, 2012. 44 p.
2. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Study Guide]. Petrozavodsk, PetrSU Publ., 2003. P. 81–85.
3. Dzyubuk I. M. Fish community aquatic life in the region of cage trout farms [Rybnaya chast' soobshchestva gidrobiontov v rayone sadkovogo forelevogo khozyaystva]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2012. № 8 (129). Vol. 2. P. 14–17.
4. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual on fish study]. Moscow, 1966. 376 p.
5. Pervozvanskiy V. Ya. *Ryby vodoemov Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie)* [Fish of Kostomuksha iron ore deposit ponds (ecology, reproduction, use)]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1986. 216 p.
6. Pervozvanskiy V. Ya., Shustov Yu. A., Kuusela K. Perch *Perca fluviatilis* L. as an object of sport fishing in the lakes of "Paanajarvi" national park [Okun' *Perka fluviatilis* L. kak ob''ekt sportivnogo rybolovstva v ozerakh national'nogo parka "Paanayarvi"]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya B: "Biologiya"*. Issue 3. Petrozavodsk, 2003. P. 148–153.
7. Onishchenko I. N. *Osobennosti raspredeleniya, rosta i pitaniya ozernykh ryb v zone forelevykh khozyaystv (Respublika Kareliya): Avtoref. dis. … kand. boil. nauk* [Distribution, growth and nutrition of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia)]. Petrozavodsk, 2015. 20 p.
8. Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Ryzhkov L. P., Shustov Yu. A. Behavior and distribution of lake fishes in the area of trout farm ponds (Republic of Karelia) [Povedenie i raspredelenie ozernykh ryb v zone sadkov forelevogo khozyaystva (Respublika Kareliya)]. *Rybokhozyaystvennye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 100-letiyu GOSNIORKh.* St. Petersburg, 2014. P. 191.
9. Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Ryzhkov L. P. Vohtozero: a fishery water body [Vokhtozero – vodoem sadkovogo rybovodstva]. Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013. № 2 (131). P. 23–26.
10. Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A., Tyrkin I. A. Distribution, growth and nutrition of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia) [Osobennosti raspredeleniya, rosta i pitaniya ozernykh ryb v zone forelevykh khozyaystv (Respublika Kareliya)]. *Funktsionirovanie i dinamika vodnykh ekosistem v usloviyakh klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviy: Materialy 5-y mezhdunar. konf.* St. Petersburg, 12–17 oktyabrya 2015. St. Petersburg, 2015. P. 1059–1062.
11. Ryzhkov L. P., Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A. Distribution of native lake fish in the zone of trout farm influence [Osobennosti raspredileniya aborigennykh ozernykh ryb v zone vliyaniya forelevoy fermy]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 2 (139). P. 23–29.
12. Ryzhkov L. P., Dzyubuk I. M. *Ekologicheskaya bezopasnost' sadkovogo rybovodstva* [Environmental safety of cage fish breeding]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2014. 98 p.
13. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (Trachurus mediterraneus, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // Marine Environmental Research. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
14. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavala-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez Jimenez J., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish // Marine Environmental Research. 2009. Vol. 68. P. 89–96.
15. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area // Hydrobiologia. 2001. Vol. 118. P. 187–197.

Поступила в редакцию 07.04.2016

№ 4 (157). С. 64–71 **Общая биология** **2016**

УДК 582.933:574.3

ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО
доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
saltmarsh@mail.ru

ТАМАРА ЮРЬЕВНА ДЬЯЧКОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
tdyachkova@mail.ru

ВЕРА ИВАНОВНА АНДРОСОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vera.androsova28@gmail.com

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
volev10@mail.ru

АНДРЕЙ ВИКТОРОВИЧ ФОКУСОВ
аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
fandrej1711@mail.ru

БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *PLANTAGO MARITIMA* L. ПО ГРАДИЕНТУ ЗАЛИВАНИЯ НА ПОБЕРЕЖЬЯХ ГОЛАРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ*

Представлены результаты изучения популяции доминирующего вида приморских местообитаний *Plantago maritima* L. (семейство *Plantaginaceae*) в приливно-отливной зоне на западном побережье Белого моря, выбранного в качестве эталона побережий Голарктических морей. Показано, что на популяционном уровне происходит изменение структурных параметров по градиенту заливания, меняется виталитетно-онтогенетическая структура популяции, биоморфологические показатели и репродуктивное усилие генеративных особей.

Ключевые слова: *Plantago maritima* L., популяция, приливно-отливная зона, Голарктические моря, Белое море

ВВЕДЕНИЕ

Территория побережья Поморского берега Онежской губы Белого моря в последнее время оказалась в фокусе ряда проблем, возникших в регионе в связи с необходимостью предотвращения загрязнений акваторий Белого моря, восстановления рыбных запасов, рациональной эксплуатации ресурсов, развития туризма [1], [2]. Одной из наиболее чувствительных систем является приливно-отливная зона, в структурном формировании которой участвуют высшие сосудистые растения, которые реагируют на негативные воздействия различной природы [21]. Сообщества высших растений, произрастающих на морских побережьях, являются продуцентами органического вещества и началом пищевых трофических цепей для многочисленных обитателей этих экотопов. Приливно-отливная зона (марши) относится к азональным приморским структурам [11], и закономерности ее структурно-функциональной организации в Голарктической и Палеоарктической биогеографических областях привлекают внимание исследователей разных стран [2], [7], [21]. Эти особенности, а также многофакторность природных условий на ее территории создают множество вариантов организации популяционной структуры высших растений. Популяционная биология видов растений, обитающих в приморских экотопах в зоне маршей на приморском побережье Белого моря, практически не исследована.

© Сергиенко Л. А., Дьячкова Т. Ю., Андросова В. И., Марковская Е. Ф., Фокусов А. В., 2016

Изучение особенностей пространственного размещения популяций, накопления биомассы и особенностей биоморфологии особей доминантных видов приморских сообществ (например, *Plantago maritima*) может лежать в основе разработки системы биомониторинга на разных уровнях организации живого для оценки состояния прибрежных экосистем с целью прогнозирования и минимизации рисков их нарушения.

Объектом данного исследования является *Plantago maritima* L. – подорожник морской (сем. *Plantaginaceae* – Подорожниковые) – доминирующий вид приморских местообитаний, суккулентный эвгалофит, произрастающий в приливно-отливной зоне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы легли полевые исследования, проводившиеся на западном побережье Белого моря (64°22’81”N 35°93’14”E). Для этого района исследования характерен континентальный климат с прохладным коротким летом и продолжительными зимами [7].

Поморский берег Онежской губы Белого моря сильно изрезан и образует бухты и губы с многочисленными мелкими скалистыми островками. Под воздействием приливов контур этих берегов постоянно изменяется, для них характерна интенсивная расчлененность береговой линии. Особенностью таких берегов является обилие луд, мелких скалистых островков, являющихся беломорскими аналогами шхер. Как, например, на полуострове Лопский, на западном побережье которого и было выполнено исследование.

Собственно берег представляет собой навалы глыб и валунов, обрамленные со стороны моря глинистыми или песчаными приливными осушками, ширина которых местами достигает 1–1,5 км. Поверхность осушки нередко перекрыта слоем ила, который имеет толщину порядка 10 см.

P. maritima – гемикриптофит высотой 10–60 см с мощным стержневым корнем, имеет разветвленный каудекс 2–7 см длиной, который в основании одет остатками отмерших листьев. Листья собраны в прикорневой розетке, мясистые, узколанцетные, у основания влагалищные, 10–20 см длиной и 2–6 мм шириной. Цветки собраны в верхушечный колос длиной 10–40 мм, имеют пленчатый венчик из 4 сросшихся лепестков и 4 тычинок. Плод – коробочка 3–5 мм длиной и 2–3 мм шириной [14].

По некоторым экологическим показателям, составленным на основе шкал Д. Н. Цыганова [16], вид по отношению к климатическим показателям имеет экологическую валентность 0,63 как гемиэврибионт, по отношению к почвенным показателям – 0,62 как гемистенобионт и по отношению к освещенности – затенению 0,44 как мезобионт [8]. В литературе данные о структуре его ценопопуляций единичны [6], [12] и в основном касаются изучения биоморфологии вида [8].

Для определения структурно-функциональных характеристик *P. maritima* по градиенту изменения факторов в условиях литоральной зоны западного побережья Белого моря была заложена пробная площадь на однородных участках приморской растительности с доминированием *P. maritima* шириной 10 м и длиной от берега до линии уреза малой воды в максимальный отлив. Верхней границей пробной площади была линия максимальных штормовых выбросов (супралитораль), нижняя граница совпадала с максимальным отливом (нижняя литораль).

В пределах пробной площади визуально были выделены три зоны, отличающиеся по длительности заливания, типу субстрата и растительности. Берег представляет собой гравийно-песчаную гряду, перекрытую илами, в зависимости от длительности заливания и типа субстрата.

Зона I начинается от нижней границы плакорной растительности, распространенной на слабо дерновых почвах заросшей приморской террасы (общее проективное покрытие растений местами доходило до 40–60 %), и четко отделяется от нее линией штормовых выбросов. Основной субстрат этой зоны – легкий песок с гравием (камни + гравий – 25 %, песок – 30 %), микрорельеф не выражен, дренаж слабый, застойного переувлажнения нет, наблюдается периодическое переувлажнение в результате таяния снегов и выпадения дождей, разливов рек и морских приливов. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона I занимает импульверизационную супралитораль.

Зона II находится ниже зоны I на 3 м, субстрат – задернованный суглинок с гравием (гравий – 10 %, песок – 10 %), микрорельеф в виде приподнимающихся до 15 см над грунтом небольших кочек *P. maritima*, дренаж довольно слабый, застойное переувлажнение сохраняется значительную часть вегетационного периода, удержание влаги происходит за счет органического/торфяного горизонта. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона занимает среднюю литораль.

Зона III расположена ниже зоны I на 6 м, основной субстрат – средний суглинок с илистыми пятнами на поверхности (гравий – 2 %, песок – 20 %), микрорельеф не выражен, дренаж очень слабый, местообитания с застойным переувлажнением в течение всего вегетационного периода

и во влажные годы – в течение всего года. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона занимает нижнюю литораль.

P. maritima изучали по общепринятым в популяционной биологии методам [8], [15]. Тип популяции определяли, используя классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой [13].

Сбор материала для определения биоморфологических параметров особей проводили случайным методом на учетных площадках размером 1 × 1 м, на которых проводили геоботанические описания растительности с применением классических методов [3], [15]. Для характеристики пространственной структуры популяции *P. maritima* все особи в пределах пробной площади были учтены и закартированы с оценкой их возрастного состояния: виргинильные, генеративные зрелые и стареющие. Отнесение особи к той или иной возрастной группе проводили визуально по размерам клонов и партикул (вегетативно образовавшихся побегов), наличию соцветий и количеству отмирающих партикул.

При определении численности учитывали особи двух биоморф – моноцентрической и неявно полицентрической, когда наблюдалось разрастание материнской особи с образованием вегетативным путем многих дочерних побегов (партикул), при этом наблюдалось отмирание центрального участка партикулирующей особи. Каждая особь представляла собой сложную систему побегов вегетативных и генеративных.

С использованием метода полной раскопки [15] определяли общую биомассу особей, отдельно надземной и подземной частей, биомассу вегетативных и генеративных побегов, проводили измерение основных морфологических показателей (высоту надземных побегов, длину корней, длину и ширину наибольшего листа, длину цветочной стрелки, длину соцветия), определяли объем корневой системы.

Объем корней определяли в полевых условиях сразу же на месте после отмывки [15], у генеративных особей рассчитывали онтогенетическое репродуктивное усилие [6], [15], а также индекс SLA (SLA – specific leaf area), отражающий площадь единицы массы листьев [19]. Репродуктивное усилие у генеративных особей определяли как соотношение веса органов генеративной сферы к общей массе особи [20]. В работе анализируются результаты 120 описаний растительного покрова. Все биометрические измерения были выполнены на 10 растениях в десятикратной повторности в каждой зоне.

Объем и название таксонов даются в основном в соответствии со сводкой А. В. Кравченко [5].

Анализ полученных данных осуществлялся методом математической статистики с применением регрессионного и однофакторного дисперсионного анализа при использовании пакета программ «Microsoft Excel 7» и «Statistica for Windows».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные характеристики растительного покрова изученных растительных сообществ прибрежной полосы западного побережья Белого моря приведены в табл. 1.

Как видно из таблицы, общее проективное покрытие всех видов в пределах выделенных зон варьировало в среднем от 40 % (I зона) до 10 % (III зона). Четко прослеживается уменьшение проективного покрытия видов растений от супралиторали до нижней литорали, что связано с общим уменьшением числа видов растений по градиенту заливания. При этом доминантным видом в пределах пробной площади во всех зонах является *P. maritima*. Согласно полученным данным, покрытие отдельных видов отличается в разных зонах (см. табл. 1). Проективное покрытие таких содоминирующих видов, как *Salicornia europaea*, *Festuca rubra*, *Conioselinum tataricum*, уменьшается по градиенту удаления от линии уреза малой воды от экотонной зоны к воде в пределах изученной пробной площади. Другие содоминирующие виды – *Glaux maritima*, *Phragmites australis*, *Heleocharis uniglumis*, *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritima* – формируют максимальное покрытие в зоне II. Некоторые виды с незначительным проективным покрытием были встречены только в зоне I: *Tripolium vulgare*, *Sonchus humilis*, *Potentilla egedei*, *Peucedanum palustre*, *Agrostis stolonifera*, *Leymus arenarius.*

Проективное покрытие доминирующего вида *P. maritima* уменьшается по градиенту от берега до линии уреза малой воды в пределах изученной пробной площади от 26 до 6 % (рис. 1).

В табл. 2 представлены средние значения плотности особей, морфологических количественных, линейных и весовых показателей зрелых генеративных особей *P. maritima.* В пределах пробной площади плотность особей в выделенных зонах варьировала в среднем от 11,5 (I зона) до 4,4 (III зона). Число же партикул (надземных побегов вегетативного происхождения) в одной особи заметно меньше у растений I зоны, как общее, так и отдельно вегетативных и генеративных (рис. 2).

Согласно представленным в табл. 2 данным, наибольший коэффициент вариации наблюдает-

Таблица 1

Характеристика растительного покрова прибрежной полосы западного побережья Белого моря

Параметры	Вся выборка	I зона	II зона	III зона
Общее проективное покрытие видов, %	**25,4 ± 20,5**	39,8 ± 7,2	35,8 ± 6,5	10,4 ± 1,3
Число видов в описании на учетной площадке, шт.	**2,3 ± 1,5**	3,4 ± 0,6	2,9 ± 0,5	1,2 ± 0,2
Среднее значение проективного покрытия отдельных видов, %				
Plantago maritima	**14,9 ± 10,9**	22,1 ± 10,7	18,5 ± 7,4	9,15 ± 8,8
Triglochin maritima	**0,2 ± 0,9**	0,2 ± 0,7	0,4 ± 1,5	0,2 ± 0,7
Salicornia europaea	**0,06 ± 0,2**	0,1 ± 0,01	0	0,04 ± 0,01
Agrostis stolonifera	**0,12 ± 0,7**	0,4 ± 0,07	0	0
Puccinellia maritima	**0,5 ± 1,8**	0,01 ± 0,003	1,4 ± 0,2	0,15 ± 0,02
Glaux maritima	**1,7 ± 3,6**	0,5 ± 0,1	4,25 ± 0,7	0,9 ± 0,1
Juncus gerardii ssp.atrofuscus	**5,3 ± 12,6**	9,1 ± 1,6	9,3 ± 1,7	0
Leymus arenarius	**0,1 ± 0,4**	0,2 ± 0,04	0	0
Phragmites australis	**0,3 ± 1,3**	0,03 ± 0,06	0,9 ± 0,2	0
Festuca rubra	**0,8 ± 3,2**	2,2 ± 0,4	0,5 ± 0,09	0
Carex subspathacea	**0,04 ± 0,4**	0	0,1 ± 0,03	0
Peucedanum palustre	**0,04 ± 0,4**	0,1 ± 0,02	0	0
Potentilla egedei	**0,00 ± 0,05**	0,02 ± 0,003	0	0
Sonhus humilis	**0,3 ± 3,1**	1,1 ± 0,02	0	0
Heleocharis uniglumis	**0,02 ± 0,1**	0	0,06 ± 0,01	0
Tripolium vulgare	**0,01 ± 0,1**	0,03 ± 0,006	0	0
Conioselinum tataricum	**0,7 ± 2,7**	2,2 ± 0,4	0,2 ± 0,04	0

ся у таких признаков, как общая биомасса надземной части (CV = 91) и масса отдельно взятых побегов вегетативных (CV = 81) и генеративных (CV = 127), а также высота генеративного побега (CV = 74) и длина колоса (CV = 72). Наименее вариабельные показатели – число листьев на одном побеге (CV = 32) и число побегов в одной особи (CV = 49).

Для оценки стратегии жизни вида значимым показателем является репродуктивное усилие растений (РУ). В пределах пробной площади по градиенту фактора заливания (см. табл. 2) репродуктивное усилие растений одной популяции, произрастающих в разных зонах, варьировало от 34 % (I зона) до 14 % (III зона). Большая вариабельность РУ популяции *P. maritima* отражает внутрипопуляционную дифференциацию особей по жизненному состоянию. Снижение РУ при движении к урезу воды, вероятно, отражает уменьшение формирования ассимиляционного аппарата растения и снижение общей мощности особей, что подтверждается нашими данными (см. табл. 2).

Оценка биометрических параметров растений одной популяции, произрастающих в разных нестабильных экотопических условиях, показала, что морфологические показатели вегетативных и генеративных побегов особей *P. maritima* в трех выделенных экотопических зонах отличаются. По значению большинства параметров отличия

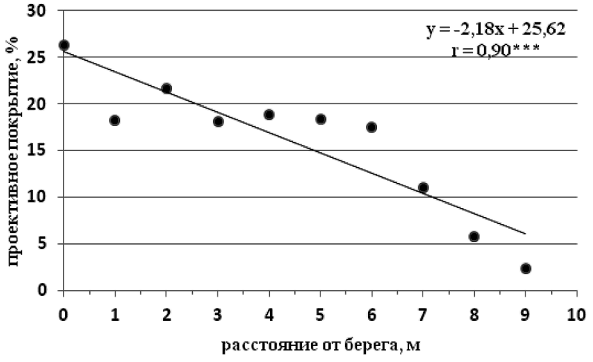


Рис. 1. Проективное покрытие *Plantago maritima* на разном удалении от верхней границы пробной площади

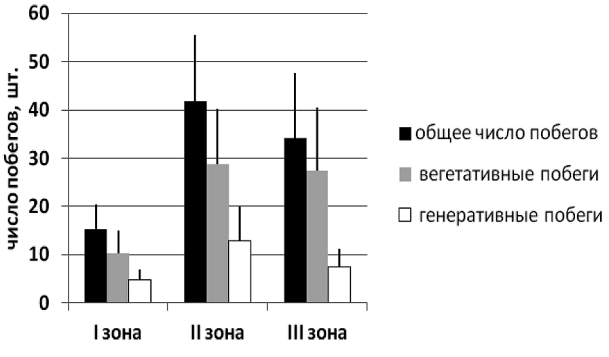


Рис. 2. Число побегов *Plantago maritima* в одной особи в разных зонах заливания

Таблица 2

Биометрические параметры растений зрелых генеративных особей *Plantago maritima*

Параметры	CV, %	I зона	II зона	III зона
Общее число побегов в одной особи, шт.	49	15,2 ± 5,2	41,8 ± 13,8	34,2 ± 13,4
Число вегетативных побегов, шт.	56	10,4 ± 4,7	28,8 ± 11,4	27,4 ± 12,9
Число генеративных побегов, шт.	66	4,8 ± 2,2	13,0 ± 7,1	7,6 ± 3,5
Число листьев на побеге, шт.	32	6,8 ± 1,4	4,3 ± 0,9	3,9 ± 0,7
Длина листа, см	57	24,9 ± 4,2	9,8 ± 2,4	8,6 ± 2,0
Ширина листа, см	88	0,7 ± 0,8	0,3 ± 0,09	0,3 ± 0,09
Длина цветоноса, см	58	26,7 ± 5,1	13,9 ± 9,2	9,4 ± 2,2
Длина колоса, см	72	4,9 ± 1,9	1,8 ± 0,6	1,5 ± 0,8
Высота надземных вегетативных побегов, см	54	26,5 ± 4,7	10,8 ± 2,0	10,2 ± 2,4
Высота надземных генеративных побегов, см	74	30,4 ± 4,5	14,5 ± 3,3	11,3 ± 1,8
Длина корней, см	84	38,7 ± 4,3	28,5 ± 10,2	26,2 ± 11,6
Объем корней, мл	72	72,5 ± 52,6	70,0 ± 27,8	32,5 ± 16,2
Сухая масса корней, г	59	12,2 ± 6,5	15,9 ± 4,1	5,9 ± 2,2
Сухая масса надземных вегетативных побегов, г	70	6,1 ± 3,6	3,1 ± 1,0	2,7 ± 0,9
Сухая масса надземных генеративных побегов, г	58	9,3 ± 5,2	3,9 ± 2,4	1,7 ± 0,9
Общая сухая масса особи, г	62	27,6 ± 12,1	22,9 ± 5,9	9,7 ± 2,5
Индекс SLA		5,2	4,6	4,9
Репродуктивное усилие (РУ), %	61	34 ± 13	16 ± 9	14 ± 11
Число особей на пробной площади, шт.	–	167	134	133
Плотность особей, шт./м^2		11,5 ± 5,1	8,4 ± 7,5	4,4 ± 6,5

выявлены для растений зоны I, находящихся под влиянием импульверизации, а не ежедневного затопления, тогда как показатели растений *P. maritima* из II и III зон, испытывающих ежедневное влияние приливов, имели схожие значения. Как видно из представленных на рис. 3 данных, растения I зоны отличались наибольшей высотой надземных побегов почти в два раза и большей длиной корней.

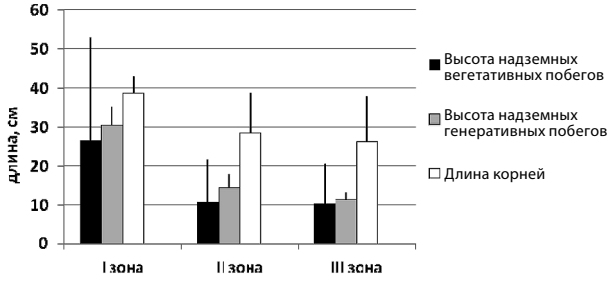


Рис. 3. Морфологические показатели побегов *Plantago maritima* в разных зонах заливания

При этом такой показатель, как объем корней, у растений I и II зон имеет почти равные значения, тогда как у растений III зоны он был намного меньше, при незначительной разнице в числе листьев на одном побеге у растений на всей площади исследования (см. табл. 2). Обращает на себя внимание тот факт, что растения I зоны отличались большей длиной листа, наибольшими размерами генеративных органов – длиной цветоноса и длиной соцветия. Иными словами, по мере приближения к урезу воды (зона III) наблюдается уменьшение размеров растений: высоты побегов, линейных размеров листьев, длины корней. Кроме количественных морфологических показателей растений *P. maritima*, произрастающих на разных участках пробной площади, были определены весовые характеристики: биомасса надземных побегов и масса корней. При сопоставлении полученных результатов было отмечено, что общая масса надземных побегов и масса отдельно вегетативных и генеративных побегов в I зоне превышают эти показатели у растений во II и III зонах, при этом сухая масса корней у растений II зоны больше, чем у растений I и III зон (см. табл. 2).

Результаты анализа значений индекса SLA, отражающего площадь единицы массы листьев, показали, что наибольшие значения этого показателя наблюдаются у растений, произрастающих в зоне I (см. табл. 2). Различия по этому индексу, по-видимому, связаны с адаптацией растений *P. maritima* к местообитаниям разного почвенного богатства и, как следствие, разной биологической продуктивности. Более высокая относительная скорость роста, связанная с высокой интенсивностью и высокой удельной листовой поверхностью, опосредованно индицирует более структурированные и более продуктивные примитивные маршевые почвы, что увеличивает

валовую первичную продукцию, ее более быстрое разложение, превращение в детрит и его поступление в биогеохимический круговорот. В зоне I отмечена наибольшая плотность особей *P. maritima* (см. табл. 2).

Наиболее важным признаком популяций является их возрастная структура. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость [6]. В популяции *P. maritima* визуально были выделены три группы особей по размерам, наличию молодых и старых отмирающих побегов, наличию цветоносов: вегетативные (виргинильные, V), зрелые генеративные (G_1) и стареющие генеративные (G_2).

Для каждой разновозрастной особи был определен ряд количественных и весовых характеристик, некоторые из них представлены в табл. 3. Как видно из таблицы, наибольшей мощностью характеризуются зрелые генеративные особи. У них больше общая биомасса (доходящая до 40–50 г), число партикул (вегетативных – до 30, генеративных – до 20 шт.), длина цветоноса (до 30 см) и колоса (до 5 см).

Особенностью жизненной стратегии растений *P. maritima* является то, что стареющие особи формируют клоны, которые из-за разрастания и увеличения числа партикул приподнимаются над субстратом, что позволяет им находиться под водой во время заливания меньше времени, чем молодым особям, создавая благоприятные условия для осуществления ассимиляционных процессов [6]. Нами же отмечено, что такое явление «выпирания» клона, возможно, приводит к усиленному образованию мелких листьев на каудальной части стебля в зоне образования почек возобновления, тем самым защищая эту часть растений от стирающего действия весеннего льда и сохраняя жизнеспособность особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе исследования популяции доминантного вида приморских сообществ *Plantago maritima* результаты свидетельствуют об изменениях их структурных параметров по градиенту заливания от нижней супралиторали до нижней литорали. Наибольшие отличия между исследуемыми растениями внутри популяции показали растения, произрастающие на супралиторали, то есть находящиеся вне суточной динамики заливания. Практически по всем показателям они оказались выше: проективному покрытию, репродуктивному усилию и другим биоморфологическим показателям (см. табл. 2). Для этих растений отмечались более высокие значения SLA, свидетельствующие об их более высокой фотосинтетической активности и, соответственно, о более высокой биологической и восстановительной продуктивности. Растения, произрастающие на приморской территории, имеют более низкие показатели структурно-функциональной активности, что напрямую связано с наличием комплекса постоянно меняющихся факторов среды – периодическое затопление (смена агрессивной наземно-воздушной среды на гомогенную водную), периодические изменения температуры и освещенности, наличие механического волнового и ледового воздействия.

В ответную реакцию особей *P. maritima* входит уменьшение биомассы и количественных биоморфологических показателей. Так, резко отличается соотношение между биомассой надземных и подземных органов: если в зоне I оно составляет 1,3, то на литорали – 0,4 (зона II) и 0,75 (зона III), что свидетельствует об увеличении биомассы подземных органов, которое связано, прежде всего, с более продолжительным и сильным волновым воздействием у линии уреза воды во время отлива [6]. Несмотря на то что *P. maritima* является облигатным галофитом [6], [11], широко распространен в сообществах литорали и высоко специализирован для существования в этих условиях, его жизнедеятельность лимитируется постоянным неспецифичным воздействием различных факторов среды. Об этом свиде-

Таблица 3

Биометрические параметры особей *Plantago maritima* разных возрастных групп

Параметры	Вегетативные особи (V)	Генеративные особи зрелые (G_1)	Генеративные особи стареющие (G_2)
Число листьев на побеге, шт.	5,5 ± 1,1	5,9 ± 0,9	5,3 ± 0,6
Длина листа, см	15,55 ± 1,0	20,5 ± 2,2	12,7 ± 1,9
Ширина листа, см	0,47 ± 0,08	0,5 ± 0,06	0,4 ± 0,05
Длина цветоноса, см	–	27,8 ± 3,8	12,8 ± 1,4
Длина колоса, см	–	4,3 ± 1,0	2,5 ± 0,6
Высота надземных вегетативных побегов, см	15,6 ± 1,1	21,3 ± 1,6	11,9 ± 3,0
Высота надземных генеративных побегов, см	–	28,5 ± 3,2	13,5 ± 1,3
Длина корней, см	27,9 ± 8,6	27,7 ± 7,2	41,2 ± 6,9

тельствуют данные, полученные нами на особях *P. maritima* вне зоны заливания, – их биологическая и генеративная продуктивность выше, чем у растений зоны II и III, а это означает, что растения *P. maritima* в зоне заливания больше энергии тратят на адаптацию к нестабильным условиям существования. Причем у линии уреза малой воды в отлив отмечено как резкое снижение биомассы генеративных побегов, так и относительное увеличение биомассы подземных побегов, связанное с преобладанием вегетативного возобновления над генеративным в зонах литорали. Данное обстоятельство может быть косвенным доказательством того, что растения *P. maritima* имеют определенную «организменную емкость» в отношении реакции на диапазон изменения ведущих абиотических факторов. Ближе к линии уреза малой воды в отлив в зоне III отмечается диффузное и единичное размещение особей с меньшей плотностью на учетных площадках и вследствие этого уменьшается внутривидовая конкуренция. При приближении к коренному берегу (зоны II и I) возрастает плотность особей и их биомасса, размещение на учетных площадках становится групповым, увеличивается контактность особей друг с другом, что свидетельствует об условиях, наиболее оптимальных для произрастания растений. Вопрос о том, какое условие из этого многофакторного воздействия прилива является лимитирующим для растений, остается открытым.

Таким образом, проведенное исследование популяции *P. maritima* на приливно-отливной зоне Голарктических морей (на примере западного побережья Белого моря) показало, что евроазиатский бореальный облигатный галофит *P. maritima*, пришедший из Средней Азии на побережья Белого и Баренцева морей только в позднекайнозойское время [17], [18], является хорошо адаптированным и широко распространенным видом на новых территориях и в эволюционно «новых» для него условиях обитания. Проведенное исследование поддерживает вывод М. Г. Попова [10] о том, что «адаптивная эволюция является, прежде всего, соматической, затрагивая в первую очередь именно вегетативные органы» [10: 13]. Высокий уровень варьирования всех биометрических и популяционных показателей у особей *P. maritima* свидетельствует о том, что этот пул адаптационных возможностей вида реализуется на территории приливно-отливной зоны в широком диапазоне градиента заливания.

* Работа выполнена в рамках проекта Государственного задания Минобрнауки России (№ 6.724.2014/К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря. СПб.: ЗИН РАН, 2007. 292 с.
2. Житний Б. Г. Биологические ресурсы Белого моря и их промысловое использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 270 с.
3. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: КГУ, 1989. 146 с.
4. Кафанов А. И., Иванова М. Б., Колтыпин М. В. Состояние изученности литорали российских дальневосточных морей // Биология моря. 2004. Т. 30. № 4. С. 320–330.
5. Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.
6. Марков М. В., Ботова И. В., Плещинская Е. Н. Структура популяции подорожника приморского на литорали Белого моря // Экология. 1982. № 2. С. 83–85.
7. Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шкляревич Г. А., Сонина А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. Природный комплекс побережий Белого моря: Учеб. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 85 с.
8. Османова Г. О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода Plantago Juss // Вестник ОГУ. 2009. № 5. С. 127–131.
9. Подходы к изучению популяций и консорций: Метод. разработки для студ. биол. спец. / Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова. М.: МГПИ, 1987. 78 с.
10. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
11. Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
12. Сергиенко Л. А., Фокусов А. В. Ценопопуляционная структура *Plantago maritima* L (Подорожник морской, сем. Plantaginaceae Подорожниковые) в приморских экосистемах западного побережья Белого моря // Проблемы современной науки и образования. 2015. № 31. С. 12–14.
13. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV. Вып. 1. С. 119–134.
14. Флора Мурманской области. Вып. 5 / Под. ред. А. И. Поярковой. М.; Л.: АН СССР, 1966. 279 с.
15. Ценопопуляции растений: Учеб. пособие / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. М.: Наука, 1988. 184 с.
16. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
17. Чернов Ю. И. Экология и биогеография. М.: КМК, 2008. 582 с.
18. Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
19. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.

20. Newell S. J., Framer E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities daring succession // Ecology. 1978. № 2. P. 228–234.
21. Ralph P. J., Short F. T. Impact of the wasting disease pathogen, Labyrinthula zosterae, on the photobiology of eelgrass Zostera marina // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 226. P. 265–271.

Sergienko L. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
D'yachkova T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Androsova V. I., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Fokusov A. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

BIOMORPHOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF *PLANTAGO MARITIMA* L. IN INTERTIDAL ZONE ON THE HOLARCTIC SEAS COASTS

The results of the research on the *Plantago maritima* L. population (fam. Plantaginaceae) that is dominant species of salt marsh communities in the intertidal zone on the Western coast of the White Sea near the village Kolezhma (North Karelia) are presented. This coast has been chosen as a reference one because it is characteristic for all coasts of the Holarctic Seas. It is shown that at the population level the structural parameters change per the flood gradient; vitality-ontogenetic structure of the population, biomorphological structure and reproductive effort of generative individuals also vary.

Key words: *Plantago maritima* L., population, intertidal zone, Holarctic Seas, White Sea

REFERENCES

1. Berger V. Ya. *Produktsionnyy potentsial Belogo morya* [The potential productivity of the White Sea]. St. Petersburg, ZIN RAN Publ., 2007. 292 p.
2. Zhitniy B. G. *Biologicheskie resursy Belogo morya i ikh promyslovoe ispol'zovanie* [Biological resources of the White Sea and their industrial use]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 270 p.
3. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy* [Principles and methods for the study of cenopopulations of plants]. Kazan, KGU Publ., 1989. 146 p.
4. Kafanov A. I., Ivanova M. B., Koltypin M. V. State of knowledge about the littoral of Russian Far Eastern seas [Sostoyanie izuchennosti litorali rossiyskikh dal'nevostochnykh morey]. *Biologiya morya* [Marine biology]. 2004. Vol. 30. № 4. P. 320–330.
5. Kravchenko A. V. *Konspekt flory Karelii* [Checklist of flora of Karelia]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 403 p.
6. Markov M. V., Botova I. V., Pleshchinskaya E. N. Population structure of *Plantago maritima* on the littoral of the White Sea [Struktura populyatsii podorozhnika primorskogo na litorali Belogo morya]. *Ekologiya* [Ecology]. 1982. № 2. P. 83–85.
7. Markovskaya E. F., Sergienko L. A., Shklyarevich G. A., Sonina A. V., Starodubtseva A. A., Smol'kova O. V. *Prirodnyy kompleks poberezhiy Belogo morya: Uchebnoe posobie* [The natural complex of the White Sea coasts: A handbook]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2010. 85 p.
8. Osmanova G. O. *Morfologicheskie osobennosti osobey i struktura tsenopopulyatsiy Plantago lanceolata L.* [The morphological features of individuals and structure of populations *Plantago lanceolata* L.]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. 184 p.
9. *Podkhody k izucheniyu populyatsiy i konsortsiy: Metod. razrabotki dlya stud. biol. spets.* [Approaches to the study of populations and the consortium: a handbook for students of. biol. spec]. Moscow, MGPI Publ., 1987. 78 p.
10. Popov M. G. *Osnovy florogenetiki* [Basics of florogenetic]. Moscow, AN SSSR Publ., 1963. 135 p.
11. Sergienko L. A. *Flora i rastitel'nost' poberezhiy Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Flora and vegetation of the Arctic coasts of Russia and adjacent territories]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2008. 225 p.
12. Sergienko L. A., Fokusov A. V. Cenopopulation structure of Plantago maritima L. (Plantago maritima, Plantaginaceae) in the coastal ecosystems of the western coast of the White Sea [Tsenopopulyatsionnaya struktura *Plantago maritima* L. (Podorozhnik morskoy, sem. Plantaginaceae – Podorozhnikovye) v primorskikh ekosistemakh zapadnogo poberezh'ya Belogo morya]. *Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya* [Problems of modern science and education]. 2015. № 31. P. 12–14.
13. Uranov A. A., Smirnova O. V. Classification and main features of perennial plant populations [Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy]. *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1969. Vol. LXXIV. Issue 1. P. 119–134.
14. *Flora Murmanskoy oblasti. Vyp. 5* [Flora of the Murmansk region]. Moscow, Lenungrad, AN SSSR Publ., 1966. 279 p.
15. *Tsenopopulyatsii rasteniy: Uchebnoe posobie* [Cenopopulations of plants: a handbook]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p.
16. Tsyganov D. N. *Fitoindikatsiya rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 198 p.
17. Chernov Yu. I. *Ekologiya i biogeografiya* [Ecology and Biogeography]. Moscow, KMK Publ., 2008. 582 p.
18. Yurtsev B. A., Tolmachev A. I., Rebristaya O. V. Floral limitation and division of the Arctic [Floristicheskoe ogranichenie i razdelenie Arktiki]. *Arkticheskaya floristicheskaya oblast'*. Leningrad, Nauka Publ., 1978. P. 9–104.
19. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
20. Newell S. J., Framer E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities daring succession // Ecology. 1978. № 2. P. 228–234.
21. Ralph P. J., Short F. T. Impact of the wasting disease pathogen, Labyrinthula zosterae, on the photobiology of eelgrass Zostera marina // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 226. P. 265–271.

Поступила в редакцию 30.05.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 72–75 **Общая биология** **2016**

УДК 582.5/.9

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МАМОНТОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olga.mamontova.73@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОФАУНЫ ФОРЕЛИ (*SALMO TRUTTA MORPHA LACUSTRIS* L.) В ОЗЕРАХ КАРЕЛИИ

Кумжа, или лосось-таймень (*Salmo trutta mopha lacustris* L.), распространена в водоемах Северной Европы вдоль побережья Чешской губы на севере и до Черного моря на юге. В статье представлены результаты изучения паразитофауны озерной и ручьевой форели в Ладожском озере, Онежском озере и озере Пяозеро. Проведен сравнительный анализ паразитофауны этих озер, выявлены специфичные виды паразитов, отмечены массовые виды. Определена экстенсивность и интенсивность инвазии, отмечены различия в паразитофауне форели. По опубликованным и оригинальным данным составлен полный список паразитов, обнаруженных в настоящее время у кумжи в исследованных водоемах, паразитофауна которой насчитывает 42 вида. Полученные данные показали большое разнообразие выявленного видового состава паразитов. Общность типологии Ладожского и Онежского озер и большое сходство их фаун вовсе не означает их идентичности. В паразитофауне форели Ладожского озера присутствует несколько бореальных равнинных видов с широкой специфичностью. В целом паразитофауна форели Ладожского и Онежского озер очень сходна. Набор доминирующих паразитов почти не отличается. Исключением является обнаружение скребней Corinosoma semerme у форели из Ладоги. Это свидетельствует о том, что данные виды рыб близки не только в систематическом, но и экологическом отношении.

Ключевые слова: лососевые рыбы, кумжа *Salmo trutta morpha lacustris* L., паразитофауна, сравнительный анализ

ВВЕДЕНИЕ

Озерная форель (*Salmo trutta morpha lacustris* L.) – пресноводная форма морской кумжи. Ей она обязана своим происхождением. Процесс этот не исключен и сейчас: молодь морской форели, попадая во время речных миграций в озера, может остаться там жить и превратиться в озерную форель [1].

В крупных северных озерах республики, Пяозере и Топозере, озерная форель – единственный представитель рода благородных лососей. По внешнему виду озерная форель сходна с морской. Тело озерной форели как выше, так и ниже боковой линии покрыто многочисленными черными пятнышками, нередко имеющими буквы Х. На боках головы и спинном плавнике пятнышки крупные. Брачный наряд выражен слабее, чем у семги: челюсти искривляются и вытягиваются не так сильно, у самцов на теле появляются розоватые округлые пятна. Озерная форель для размножения заходит в реки. Часто форель можно встретить в таких притоках, где лосося нет. Это многочисленные небольшие речки и ручьи, типичные для ландшафта Карелии [1]. Вообще в отношении выбора мест нереста форель более неприхотлива и может размножаться даже в ручьях с сильно заболоченной (гумифицированной) водой. Более или менее четких сроков нерестовой миграции форели выделить не удается. В крупных реках (Шуя, Водла) ее ход может иметь место с конца мая до сентября, то есть в течение всего летнего периода. В небольших речках и ручьях начало хода отодвигается на вторую половину лета, а основной ход приходится уже на осень.

На онтогенез и структуру популяции оказывает влияние среда обитания. По степени зарегулированности и порожистости реки, используемые форелью для нереста, можно разделить на два типа: не зарегулированные озерами и зарегулированные. Тип реки во многом определяет и особенности воспроизведения рыб [3].

Основную часть жизни в реке молодь форели проводит на перекатах мелководных участков, где и происходит ее интенсивный откорм. В водной системе Ладожского озера озерная форель использует для нереста многочисленные протоки – реки Сясь, Свирь, Видлица, Вуокса и др.

Наиболее детальные исследования мы выполняли на р. Хийтола, куда на нерест регулярно заходит стадо форели численностью до 30 производителей. Пик нерестового хода (до 60 % производителей) приурочен к последним числам августа – середине сентября. Соотношение самцов и самок в стаде составляет приблизительно 1:3.

© Мамонтова О. В., 2016

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор и обработка материала по паразитам рыб проводилась методом полного паразитологического вскрытия [2]. Учитывались модификации, предложенные для изучения миксоспоридий, дактилогирид и гиродактилид, метацеркарий трематод [5]. Для количественной характеристики зараженности рыб использовались такие показатели, как экстенсивность зараженности, интенсивность инвазии и индекс обилия. Учитывались все группы паразитов, кроме паразитов крови [4].

При обычных паразитолого-фаунистических исследованиях водоема принято обследовать методом полного вскрытия живую или только что «уснувшую» рыбу по 15 экземпляров каждого вида. Исследование проводилось в весенне-летний период, когда фауна паразитов наиболее богата.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Паразитофауна форели Ладожского озера характеризуется большим разнообразием видового состава (таблица) [6].

Полученные данные показали большое разнообразие выявленного видового состава паразитов. В паразитофауне форели Ладожского озера присутствует несколько бореальных равнинных видов с широкой специфичностью [9]. К ним относятся инфузории родов Apiosoma и Trichodina, рачки Ergasilus sieboldi и Argulus faliaceus. Это подтверждает предположение о том, что озерная форель Ладожского озера издавна обитает в сравнительно мелководных и более прогреваемых акваториях южной части озера, где и заражается этими теплолюбивыми паразитами.

В целом паразитофауна форели Ладожского и Онежского озер очень сходна. Набор доминирующих паразитов почти не отличается. Количественные показатели зараженности ими (экстенсивность и интенсивность) хотя и имеют ряд различий, в то же время обнаруживают большое сходство. Все это является отражением того, что данные виды рыб близки не только в систематическом, но и в экологическом отношении [8].

Паразитофауна ручьевой форели Пяозера насчитывает 12 видов паразитов. Эктопаразиты, представленные преимущественно инфузориями, характеризуются полным отсутствием ряда озерных форм, таких как Cystidicola farionis и Echinorhinchus salmonis. Это связано с тем, что в их местообитаниях нет таких промежуточных хозяев, как реликтовые раки. Выпадают также некоторые виды миксоспоридий. Объясняется это тем, что форель не мигрирует в озеро. Уменьшение здесь общего числа паразитов форели можно объяснить более узким спектром ее питания, в котором большой удельный вес занимают воздушные насекомые. Невысокая же зараженность нематодами Cystidicoloides tennuissima, Raphidascaris acus говорит о том, что форель мало потребляет дрифт, в состав которого обычно входят промежуточные хозяева этих круглых червей, в частности олигохеты, хирономиды и другие личинки насекомых. Ручьевая форель слабо заражена метацеркариями Diplostomum и Tylodelphys. Это легко объяснить тем, что форель тяготеет к местам с быстрым течением, где вероятность нахождения брюхоногих моллюсков мала и происходит интенсивный снос церкариев. В то же время зоопланктон не играет заметной роли в питании рыб. Исключение составляет лишь Eubotrium crassum, которого форель может получить, питаясь рыбой [7].

Паразитофауна озерно-речной формы форели Пяозера насчитывает 23 вида паразитов. Среди них наиболее часто встречаются инфузории Capriniana piscium, Trichodina truttae. Отмеченная зараженность паразитами со сложным циклом развития (цестоды Eubotrium crassum и скребень Echinorhinchus salmonis) обусловлена прежде всего хищничеством форели (ряпушка и корюшка, которыми она питается, служат промежуточными хозяевами этих паразитов) [7]. Скребня Echinorhinchus salmonis и нематоду Cystidicola farionis форель получает при питании рачком понтопореей, особенно в молодом возрасте после ската в озеро. Затем она переходит к хищничеству и роль реликтовых рачков в ее питании заметно уменьшается. Среди трематод обнаружены лишь представители Diplostomum. Заражение ими происходит в основном в речной период жизни, так как в период после нагула рыбы держатся вдали от основных мест обитания брюхоногих моллюсков – промежуточных хозяев этих трематод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что разные экологические формы озерной форели имеют значительные различия в паразитофауне.

Можно с большой уверенностью полагать, что исследованная нами озерная форель в Ладожском озере значительное время обитает в сравнительно мелководных и более прогреваемых акваториях южной части озера, где и заражается теплолюбивыми паразитами. Паразитофауна форели Пяозера обусловлена прежде всего ее хищничеством, а роль реликтовых рачков в ее питании заметно уменьшается [10].

Что касается паразитофауны ручьевой форели, то она заметно обеднена. Это легко объяснить

Паразитофауна озерной и ручьевой форели

Вид паразита	Ладожское озеро (озерная форель) (наши данные)	Онежское озеро (озерная форель) (Румянцев)	Пяозеро (ручьевая форель) (Румянцев, Пермяков)	Пяозеро (озерно-речная форма) (Румянцев, Пермяков)
Hexamita truttae				13/+
Chloromyxum truttae	27/+			20/+
Myxobolus sp.	7/+			
Sphaerospora sp.	13/+			
Capriniana piscium	67/1,0	64/0,6	50/2,8	80/1,4
Apiosoma sp.	20/+			
Apiosoma piscicolum var.minor			50/0,4	13/0,1
Apiosoma megamicronucleatum			34/0,03	7/0,02
Trichodina truttae			67/0,03	47/0,02
Trichodina pediculus				13/0,1
Trichodina acuta	13/+			
Tripartiella copiosa	27/+			20/0,04
Ichthyophthirius multifiliis				7/0,01
Discocotyle sagittata		9/0,1		7/0,01
Triaenophorus crassus		82/9,0		
Eubotrium crassum	100/35,0	100/52,0	67/1,3	100/98,0
Diphyllobothrium ditremum	20/0,5			13/0,1
Diphyllobothrium dendriticum	40/0,9	82/6,0		20/0,2
Cyathocephalus truncatus		9/0,1		
Proteocephalus longicollis	20/0,3			
Crepidostomum farionis			50/0,6	
Phyllodistomum conostomum	7/0,1		17/0,7	
Azygia lucii		36/1,0		
Diplostomum spathaceum		36/1,0		13/2,3
Diplostomum pseudobaeri			34/1,2	40/8,8
Ichtyocotylurus erraticus	13/0,1			
Capillaria salvelini			50/0,2	33/0,7
Cystidicoloides tennuissima			17/0,8	27/0,5
Cystidicola farionis		9/0,1		60/0,8
Desmidocercella numidica		82/5,0		7/0,1
Camallanus lacustris	13/0,3	18/0,3		
Camallanus truncatus	13/31,0			
Cucullanus truttae	13/0,6			
Raphidascaris acus	20/0,2	9/0,1	67/4,0	33/0,4
Echinorhinchus salmonis	67/5,6	64/1,5		87/21,7
Corinosoma semerme	13/0,3			
Caligus lacustris	47/7,0	9/0,2		
Salmincola salmonis				
Ergasilus sieboldi	13/0,6			
Argulus faliaceus	7/0,1			
Piscicola geometra				7/0,1
Saprolegnia sp.				7/+
Всего видов	22	15	12	23
Вскрыто рыб, экз.	15	15	6	15

Примечание. Первая цифра – %, вторая – индекс обилия (экз.).

тем, что форель тяготеет к местам с быстрым течением, где вероятность нахождения брюхоногих моллюсков, которые являются промежуточными хозяевами большинства паразитов, мала. Следует отметить, что зоопланктон не играет заметной роли в питании ручьевой форели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Румянцев Е. А., Мамонтова О. В. Паразиты пресноводных рыб: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 176 с.
2. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л., 1985. 124 с.
3. Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск, 2007. 250 с.
4. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР / Под ред. Б. Е. Быховского. М.; Л., 1962. 776 с.
5. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 432 с.; 1985. Т. 2. 428 с.; 1987. Т. 3. 584 с.
6. Румянцев Е. А. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (черты сходства и различия) // Паразитология. СПб., 2002. Т. 36. Вып. 4. С. 310–315.
7. Румянцев Е. А., Пермяков Е. А. Паразиты рыб Пяозера // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 53–78.
8. Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск, 1997. 120 с.
9. Румянцев Е. А. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах // Паразитология. СПб., Т. 38. Вып. 2. С. 180–190.
10. Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии: Учеб. пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 168 с.

Mamontova O. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

CHARACTERISTICS OF THE PARASITE FAUNA OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA MORPHA LACUSTRIS* L.) IN LAKES OF KARELIA

Brown trout (*S. trutta* L.) occurs widely in northern Europe coastal waters from Cheshskaya Bay in the north to the Black Sea in the south. The paper relates the results of studies on the parasite fauna of brown trout (*S. trutta morpha fario*) and lake trout (*S. trutta morpha lacustris*) in Lake Ladoga, Lake Onega and Lake Pyaozero. Comparative analysis of the parasite faunas in these lakes was carried out, specific parasite species were identified, the most common species were distinguished. Infection intensity and prevalence were determined, distinctions between the parasite faunas were specified. Relying on published and original data, a complete list of parasites currently observed in trout from the lakes in question was compiled, the parasite fauna now comprising 42 species. The parasite species composition was found to be highly diverse. The typological likeness of lakes Ladoga and Onego, and the high similarity of their faunas by no means imply that they are identical. The parasite fauna of trout in Lake Ladoga includes generalist species pertinent to boreal plains. Generally speaking, the highest similarity is demonstrated by the trout parasite faunas of lakes Ladoga and Onego. They have near identical sets of dominant parasite species. The only exception was the acanthocephalan Corynosoma semerme found in trout from Ladoga. This fact indicates that the fish are related not only taxonomically, but also ecologically.

Key words: Salmonids, brown trout Salmo teutta morpha lacustris L., parasitofauna, comparative analysis.

REFERENCES

1. Rumyantsev E. A., Mamontova O. V. *Parazity presnovodnykh ryb: Uchebnoe posobie* [Freshwater fish parasites (a study guide)]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2008. 176 p.
2. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb: Rukovodstvo po izucheniyu* [Fish parasite studies handbook]. Leningrad,1985. 124 p.
3. Rumyantsev E. A. *Parazity ryb v ozerakh Evropeyskogo Severa* [Fish parasites in the lakes of European north]. Petrozavodsk, 2007. 250 p.
4. *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb SSSR* [Manual for the identification of USSR freshwater fish parasites] / Ed. by B. E. Bykhovskiy. Moscow, Leningrad, 1962. 776 p.
5. *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR* [Manual for the identification of USSR freshwater fish parasites] / Ed. by O. N. Bauer. Leningrad, Nauka Publ., 1984. Vol. 1. 432 p., 1985. Vol. 2. 428 p. 1987. Vol. 3. 584 p.
6. Rumyantsev E. A. Fish parasitofauna of Onego and Ladoga lakes (similarities and differences) [Fauna parazitov ryb Onezhskogo i Ladozhskogo ozer (cherty skhodstva i razlichiya)]. *Parazitologiya*. St. Petersburg, 2002. Vol. 36. Issue 4. P. 310–315.
7. Rumyantsev E. A., Permyakov E. A. Parasites of Pyozero lake fish [Parazity ryb Pyaozera]. *Ekologicheskaya parazitologiya*. Petrozavodsk, 1994. P. 53–78.
8. Rumyantsev E. A., Ieshko E. P. *Parazity ryb vodoemov Karelii* [Fish parasites in Karelian water bodies]. Petrozavodsk, 1997. 120 p.
9. Rumyantsev E. A. Ecological succession of fish parasite fauna in lakes [Ekologicheskaya suktsessiya fauny parazitov ryb v ozerakh]. *Parazitologiya.* St. Petersburg, 2004. Vol. 38. Issue 2. P. 180–190.
10. Barskaya Yu. Yu., Ieshko E. P., Lebedeva D. I. *Parazity lososevidnykh ryb Fennoskandii: Uchebnoe posobie* [Parasites of Salmonidae fish of Fennoscandia]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr Publ., 2008. 168 p.

Поступила в редакцию 01.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 76–77 **Общая биология** **2016**

УДК 57.042

ТАТЬЯНА АЛЕКСЕЕВНА МОИСЕЕВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
tima3909@rambler.ru

ПОКАЗАТЕЛИ БЕЛОЙ КРОВИ РЫЖИХ ПОЛЕВОК, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

Проводится исследование лейкоцитарной формулы крови рыжих полевок, обитающих на территории Северного Приладожья (Питкярантский район Карелии). Дается сравнительная характеристика полученных данных с имеющимися данными по количеству лейкоцитов крови рыжих полевок из других районов Карелии – Кондопожского и Калевальского. Рассматривается зависимость иммунного статуса рыжих полевок от пола, географического и биотопического размещения их популяций. Показано, что выявленный половой диморфизм в уровне неспецифической защиты у рыжих полевок зависит от размещения их популяций.

Ключевые слова: показатели белой крови, рыжая полевка, Северное Приладожье

Широко распространенный в Карелии вид мелких лесных грызунов – Европейская рыжая полевка (Glethrionomys glareolus Schrber) – достаточно хорошо изучен в различных частях своего ареала [1], однако данные о количественно-морфологических показателях системы крови, в особенности белой ее части, обрывочны. Между тем система крови является наиболее лабильной системой организма, обеспечивающей его целостность и адекватные реакции в динамичной природной среде. В связи с этим целью нашего исследования было определение лейкоцитарной формулы крови рыжих полевок, обитающих на территории Северного Приладожья на площадках Приладожского териологического стационара (Питкярантский район Карелии, окрестности д. Карку), а также сравнительный анализ полученных данных с имеющимися данными по характеристикам системы крови рыжих полевок из других районов Карелии – Кондопожского и Калевальского.

Отлов животных (n = 43) проводился в летнее время с помощью живоловок, начиненных стандартной приманкой (черный хлеб, обжаренный в растительном масле). После декапитации в крови животных определяли общее количество лейкоцитов и лейкоцитарную формулу.

В результате проведенных исследований нами установлено, что абсолютное содержание лейкоцитов в крови рыжих полевок, обитающих на территории Северного Приладожья, составляет 12,86 ± 0,45 тыс. в 1 куб. мм (таблица). Диапазон варьирования данного параметра достаточно большой и составляет 10,4 тыс. – от 6,3 до 19,00 тыс. в 1 куб. мм.

Лейкоцитарная формула рыжей полевки, по нашим данным, представлена следующими формами лейкоцитов: базофилами, эозинофилами, палочкоядерными, сегментоядерными нейтрофилами, лимфоцитами, моноцитами [2]. В процентном соотношении в крови рыжей полевки преобладают лимфоциты (72,00 %), велика доля сегментоядерных нейтрофилов (22,32 %), на долю палочкоядерных нейтрофилов приходится 2,08 %. В целом процентное содержание нейтрофилов в крови рыжей полевки составило 24,40 %. Небольшой процент приходится на содержание следующих типов лейкоцитов: эозинофилов – 2,12 %, базофилов –1,04 % и моноцитов – 0,44 %.

Содержание лейкоцитов у самцов и самок представлено в таблице. Нами не выявлена статистически достоверная зависимость содержания лейкоцитов от пола животных. При этом зафиксировано статистически достоверное ($p < 0,05$) различие процентного содержания лимфоцитов в крови самцов и самок. В крови самцов процентное содержание лимфоцитов меньше (66,11 ± 3,61 %), чем в крови самок (75,31 ± 1,67 %). Коэффициент вариации данного показателя невелик и составляет 16,40 % у самцов и 8,89 % у самок.

Проведенный сравнительный анализ полученных результатов с нашими данными по крови животных изучаемого вида, обитающих в других районах Карелии – Кондопожском и Калевальском, показал, что изучаемые гематологические показатели рыжей полевки, обитающей на территории Северного Приладожья (Питкярантский район Карелии), схожи с показателями крови рыжих полевок, обитающих в других районах таежного Северо-Запада России,

© Моисеева Т. А., 2016

Общее содержание лейкоцитов крови у рыжих полевок (тыс. в 1 мм^3)

Питкярантский район Карелии		Кондопожский район Карелии		Калевальский район Карелии	
Выборка	M ± m	Выборка	M ± m	Выборка	M ± m
Общее	12,86 ± 0,45	Общее	10,49 ± 0,38	Общее	10,76 ± 0,45
Самцы	11,45 ± 0,56	Самцы	9,60 ± 0,83	Самцы	10,04 ± 0,61
Самки	13,47 ± 0,67	Самки	11,68 ± 0,36	Самки	11,26 ± 0,61
Ельник зеленомошный		Смешанный лес		Ельник зеленомошный	
Общее	12,14 ± 1,05	Общее	10,11 ± 0,91	Общее	9,78 ± 0,81
Самцы	10,16 ± 1,15	Самцы	8,14 ± 1,15	Самцы	10,26 ± 1,32
Самки	13,16 ± 0,13	Самки	11,65 ± 0,70	Самки	9,18 ± 0,91
Сосняк		Лиственный лес		Сосняк	
Общее	12,10 ± 0,85	Общее	10,86 ± 0,77	Общее	11,11 ± 0,52
Самцы	10,12 ± 0,90	Самцы	8,10 ± 0,99	Самцы	9,92 ± 0,68
Самки	11,81 ± 0,82	Самки	9,79 ± 0,90	Самки	11,79 ± 0,67

особенно с показателями крови рыжих полевок, обитающих в Кондопожском районе Карелии [3]. При этом установлена определенная зависимость показателей крови рыжей полевки от географического размещения популяций изучаемых животных, связанная, по-видимому, с особенностями экологии данного вида. В частности, нами установлено статистически достоверное различие количества лейкоцитов в крови рыжих полевок, обитающих на севере Карелии, в заповеднике «Костомукшский», с величиной данного показателя у рыжих полевок, обитающих в Питкярантском районе (юг Карелии). Эти результаты аналогичны литературным данным, свидетельствующим об изменчивости количественно морфологических показателей периферической крови в зависимости от местообитания животных. Так, согласно результатам [4], число лейкоцитов крови выше у животных из южных популяций, чем из северных.

Вышеперечисленные факты мы склонны рассматривать как биологические особенности изучаемого вида животных, придающие их популяциям необходимую устойчивость в существующих условиях окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ивантер Э. В. Млекопитающие. Петрозаводск, 1986. 224 с.
2. Моисеева Т. А. Иммунологические механизмы устойчивости мелких млекопитающих Карелии: Дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2000. 185 с.
3. Моисеева Т. А. Иммунологические показатели мелких млекопитающих Карелии как ценного элемента кормовой базы охотничьих животных // Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 2. С. 349–352.
4. Тарахтий Э. А., Дружинина А. Ю., Князев И. А. Эколого-физиологические особенности показателей кроветворной системы рыжей полевки (Glethrionomys glareolus) // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125. № 2. С. 206–213.

Moiseeva T. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

WHITE BLOOD INDICATORS RED VOLES, INHABITING THE NORTHERN LADOGA REGION

A study leukocyte blood bank voles inhabiting in the North Ladoga area. We give a comparative description of the data with the available data on the number of white blood cells bank voles from other regions of Karelia – Kondopoga and Kalevala. The dependence of red voles immune status of gender, geographical and biotopic placing their populations. It is shown that the revealed sexual dimorphism in the level of non-specific protection in red voles depends on the placement of their populations.

Key words: indicators white blood, bank vole, northern Ladoga region

REFERENCES

1. Ivanter E. V. *Mlekopitayushchie* [Mammals]. Petrozavodsk, 1986. 224 p.
2. Moiseeva T. A. *Immunologicheskie mekhanizmy ustoychivosti melkikh mlekopitayushchikh Karelii: Dis. ... kand. biol. nauk* [Immunological mechanisms of small mammals stability of Karelia. Dis. … cand. biol. Sciences]. Petrozavodsk, 2000. 185 p.
3. Moiseeva T. A. Immunological parameters of small mammals of Karelia as a valuable element of the fodder base of hunting animals [Immunologicheskie pokazateli melkikh mlekopitayushchikh Karelii kak tsennogo elementa kormovoy bazy okhotnich'ikh zhivotnykh]. *Vestnik okhotovedeniya* [Herald of game management]. 2010. Vol. 7. № 2. P. 349–352.
4. Tarakhtiy E. A., Druzhinina A. Yu., Knyazeva I. A. Ecological and physiological features of the indicators of the hematopoietic system Redhead voles (Glethrionomys glareolus) [Ekologo-fiziologicheskie osobennosti pokazateley krovetvornoy sistemy ryzhey polevki (Glethrionomys glareolus)]. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Successes of modern biology]. 2005. Vol. 125. № 2. P. 206–213.

Поступила в редакцию 22.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 78–82 **Общая биология** **2016**

УДК 582.29(470.22)

ВИКТОРИЯ НИКОЛАЕВНА ТАРАСОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vika18@sampo.ru

ИРИНА СЕРГЕЕВНА СТЕПАНЧИКОВА
младший научный сотрудник, Санкт-Петербургский государственный университет (СПбГУ), научный сотрудник, Ботанический институт им В. Л. Комарова (БИН РАН) (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
stepa_ir@mail.ru

НОВЫЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ*

Приводятся сведения о 6 видах лишайников, впервые обнаруженных на территории Республики Карелия: *Arctomia fascicularis, Bacidia laurocerasi, Catinaria neuschildii, Lecanora norvegica*, *Ochrolechia bahusiensis, Palicella filamentosa*.

Ключевые слова: Республика Карелия, средняя тайга, лишайники, *Arctomia fascicularis, Bacidia laurocerasi, Catinaria neuschildii, Lecanora norvegica*, *Ochrolechia bahusiensis, Palicella filamentosa*

ВВЕДЕНИЕ

В 2007 году опубликован конспект лихенофлоры Республики Карелия, в котором содержатся сведения о 1256 видах лишайников и систематически близких к ним грибах [9]. С тех пор список неоднократно пополнялся как за счет новых исследований флоры [11], [10], [25], [26], так и за счет опубликования систематических работ с новым пониманием объемов таксонов и описанием новых видов, в том числе с использованием гербарных образцов, собранных на территории Карелии [14], [19]. На территории южной Карелии в течение полевых сезонов 2013–2015 годов было выполнено исследование, цель которого – изучение восстановительной динамики лишайникового покрова после пожаров, а также видового состава лишайников, ассоциированных с лобарией легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.), в растительных сообществах с разной давностью нарушений. В ходе экспедиций был собран обширный материал, при обработке которого выявлено 6 видов, новых для лихенофлоры Республики Карелия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился первым автором в летние периоды 2013–2015 годов в растительных сообществах на четырех особо охраняемых природных территориях (ООПТ): Государственный природный заповедник (далее – ЗП) «Кивач» (2013–2015 годы), Национальный парк (далее – НП) «Водлозерский» (2014–2015 годы), Государственный историко-архитектурный и этнографический музей-заповедник «Кижи» и Государственный природный заказник федерального подчинения (далее – ЗК) «Кижский» (2015 год). Лишайники изучались на сериях пробных площадей, заложенных в разных типах леса в сообществах, различающихся давностью нарушения.

Определение видов выполнено с применением стандартных реактивов, определителей и микроскопической техники на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ, в гербарии университета г. Хельсинки, а также в лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН. Определение накипных стерильных образцов выполнено при помощи метода тонкослойной хроматографии (HPTLC, TLC) с использованием систем растворителей A, B, C, G в лабораториях лихенологии и бриологии БИН РАН и экспериментальной ботаники кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ. Всего проанализировано 3511 образцов лишайников, из них 142 – методом TLC. Образцы хранятся в гербарии кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (PZV).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводится аннотированный список видов лишайников, новых для Республики Карелия, с указанием точного местонахождения (административный район, флористический район, ООПТ, географические координаты), местообитания (тип сообщества, субстрат) и даты сбора для каждой находки. Для всех видов дана краткая характеристика с указанием основных диагностических признаков, указано распространение на Северо-Западе России и в странах Фенноскандии, для наиболее редких видов приведена информа-

© Тарасова В. Н., Степанчикова И. С., 2016

ция о находках в других регионах России. Названия видов даны в соответствии с последними сводками [16]. В списке используются следующие общепринятые сокращения названий флористических районов: *Kon* – *Karelia onegensis*, *Kton* – *Karelia transonegensis* [4].

Arctomia fascicularis (L.) Otálora et Wedin [syn. *Collema fasciculare* (L.) F. H. Wigg.] – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: участок лесного массива между деревней Кивач и автомобильной дорогой, 62°16’65’’ с. ш., 33°59’21’’ в. д., смешанный елово-осиновый лес, на гладкой коре молодой рябины, 13.09.2014; там же, 62°16’60’’ с. ш., 33°59’71’’ в. д., средневозрастный березняк с осиной и молодой елью, на ветви свежего валежа осины, 28.09.2015. Пудожский район. *Kton*, НП «Водлозерский»: Вамская Плотина, в ~100 м от оз. Водлозеро, 62°13’08’’ с. ш., 37°03’45’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе старой осины, 17.06.2015. Мелколистоватый эпифитный цианолишайник, с тенденцией к океаническому распространению, встречающийся во влажных местообитаниях на замшелой коре старых деревьев лиственных пород, очень редко на камнях [13]. Возможно, пропускается исследователями ввиду относительно мелких размеров, малозаметен в сухом состоянии. На Северо-Западе России обнаружен впервые; известен в других регионах России, в частности, широко распространен на юге Дальнего Востока [12], на Кавказе [28], в южной Сибири [1], [7], опубликован для Западной Сибири [8]. Распространение в Фенноскандии: Швеция, Норвегия [16].

Bacidia laurocerasi (Delise ex Duby) Zahlbr. – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: участок лесного массива между деревней Кивач и автомобильной дорогой, 62°16’65’’ с. ш., 33°59’21’’ в. д., смешанный елово-осиновый лес, на стволах осины и ольхи, 13.09.2014; там же, 62°16’60’’ с. ш., 33°59’71’’ в. д., средневозрастный березняк с осиной и молодой елью, на стволе рябины, 28.09.2015; правый берег р. Суна, ниже водопада, в ~50 м от реки, 62°15’79’’ с. ш., 33°58’79’’ в. д., молодой осинник, на стволе осины, 20.09.2015; левый берег р. Суна, понижение рельефа между Вороновским бором и рекой, 62°15’11’’ с. ш., 33°59’80’’ в. д., ельник черничный свежий, на ветви ели и на гладкой коре рябины, 15.09.2014. Медвежьегорский район. *Kon*, ЗК «Кижский»: западный берег Онежского озера, верхняя часть (плато) сельги, в ~4 км от Онежского озера, 62°07’10’’ с. ш., 35°07’28’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе осины, 25.05.2015; ЗП «Кижи»: западный берег Онежского озера, в ~700 м от Онежского озера, 62°06’71’’ с. ш., 35°09’35’’ в. д., смешанный осиново-еловый лес, на стволе осины, 30.05.2015. Пудожский район. *Kton*, НП «Водлозерский»: Рандручей, 62°13’51’’ с. ш., 36°45’21’’ в. д., малонарушенный приручейный ельник черничный свежий, на стволе рябины, 16.06.2014; Бостилово, в ~100 м от оз. Водлозеро, 62°11’98’’ с. ш., 36°51’05’’ в. д., ельник разнотравно-черничный, на стволе рябины, 12.06.2015; Вамская Плотина, в ~70 м от оз. Водлозеро, 62°13’66’’ с. ш., 37°04’79’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе старой осины, 15.06.2015. Подтв. Д. Е. Гимельбрант. Накипной лишайник, обитающий на коре лиственных пород; апотеции светло-коричневые до черных, молодые с краем, старые выпуклые, без края; эксципул фиолетово-бурый, фиолетовый оттенок наружного края эксципула интенсифицируется в KOH; гипотеций светлый, желтоватый; эпигимений светлый серо-коричневый (KOH–) или темно-коричневый (KOH + фиолетовый), споры 34–70 (–86) × 2,5–4 мкм, 8–17-клеточные, игловидные [18], часто спирально изогнутые [5]. Возможно, вид не редкий на территории республики. Обитает на стволах и ветвях лиственных деревьев в различных типах леса. На Северо-Западе России известен из Санкт-Петербурга [30], Ленинградской [15] и Псковской [3] областей. Широко распространен на территории России, однако данные о распространении вида находятся на стадии ревизии и, вероятно, будут уточнены (Ю. В. Герасимова, устное сообщение). Распространение в Фенноскандии: Финляндия, Швеция, Норвегия [16].

Catinaria neuschildii (Körb.) P. James. – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: правый берег р. Суна у пешеходного моста, в ~100 м от реки, 62°17’04’’ с. ш., 33°58’17’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе старой осины, 26.09.2015; правый берег р. Суна ниже водопада, в ~300 м от реки, ельник черничный свежий, на стволе двух деревьев осины, 19.09.2015. Медвежьегорский район. *Kon*, ЗП «Кижи»: западный берег Онежского озера, в ~700 м от Онежского озера, 62°06’71’’ с. ш., 35°09’35’’ в. д., смешанный осиново-еловый лес, на стволе осины, 30.05.2015. Накипной эпифитный лишайник, отличающийся от близкого вида *C. atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt наличием 12–16 спор в сумках [5]. Возможно, пропускается при описаниях. На Северо-Западе России известен из Ленинградской [15], Мурманской [27] областей и Республики Коми [6]; в России отмечен также в Красноярском крае [31] и на Камчатке [2]. Распространение в Фенноскандии: Финляндия, Швеция, Норвегия [16].

Lecanora norvegica Tønsberg – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: 62°16’78’’ с. ш.,

34°00’69’’ в. д., 20.06.2013; 62°15’21’’ с. ш., 34°00’93’’ в. д., 21.06.2013; 62°17’43’’ с. ш., 34°00’82’’ в. д., 27.05.2014; 62°15’08’’ с. ш., 33°59’92’’ в. д., 28.05.2014; 62°16’83’’ с. ш., 34°00’51’’ в. д., 29.05.2014; 62°16’96’’ с. ш., 34°00’60’’ в. д., 29.05.2014; 62°15’08’’ с. ш., 34°00’02’’ в. д., 02.06.2014, – сосняки зеленомошные (брусничные, черничные, лишайниково-зеленомошные), на стволах сосны. Все перечисленные образцы содержат атранорин и протоцетраровую кислоту, отдельные экземпляры также содержат жирные кислоты. Накипной стерильный эпифитный лишайник с очень тонким, паутинистым белым талломом и крупными желтоватыми соралиями, иногда сливающимися в сплошную соредиозную массу, дающими окрашивание с КОН (желтый) и Pd (красный). Образцы данного вида ранее были определены как *Loxospora elatina* (Ach.) A. Massal. По-видимому, не редкий вид на территории республики. Вид обитает на коре сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в сосновых лесах разных типов, но чаще встречается во влажных заболоченных местообитаниях. На Северо-Западе России известен из Санкт-Петербурга, Ленинградской [22] и Новгородской областей [20]. Распространение в Фенноскандии: Швеция, Норвегия [16].

Ochrolechia bahusiensis H. Magn. – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: 62°16’96’’ с. ш., 34°00’60’’ в. д., сосняк черничный зеленомошный, на стволе сосны, 29.05.2014; 62°16’55’’ с. ш., 34°59’74’’ в. д., осинник разнотравно-черничный, на стволе осины, 14.09.2014. Пудожский район. *Kton*, НП «Водлозерский»: Бостилово, в ~150 м от оз. Водлозеро, ~400 м от деревни, 62°12’13’’ с. ш., 36°50’22’’ в. д., ельник черничный свежий, на стволе ели, 12.06.2015; Вамская Плотина, в ~70 м от оз. Водлозеро, 62°13’66’’ с. ш., 37°04’79’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе старой осины, 15.06.2015. Медвежьегорский район. *Kon*, ЗК «Кижский»: западный берег Онежского озера, верхняя часть (плато) сельги, в ~4 км от Онежского озера, 62°07’10’’ с. ш., 35°07’28’’ в. д., малонарушенный ельник черничный свежий, на стволе осины, 25.05.2015; ЗП «Кижи»: западный берег Онежского озера, в ~700 м от Онежского озера, 62°06’71’’ с. ш., 35°09’35’’ в. д., смешанный осиново-еловый лес, на стволе черной ольхи, 30.05.2015; западный берег Онежского озера, д. Подъельники, в ~200 м от Онежского озера, 62°06’55’’ с. ш., 35°09’75’’ в. д., молодой осинник, на стволе осины, 27.05.2015. Все перечисленные образцы содержат гирофоровую, леканоровую кислоты и комплекс муроловых кислот, что соответствует описанию вида в его современном понимании (Kukwa, 2011). Накипной соредиозный, нередко стерильный эпифитный лишайник, относящийся к группе *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold s. lat.; от близких видов отличается наличием жирных кислот из комплекса муроловой кислоты [14]. Вероятно, на территории республики широко распространен, но объективно сложен для идентификации. На Северо-Западе России известен из Санкт-Петербурга [22], Ленинградской [23] и Новгородской [24] областей. В России вид известен из Калининградской области [14], опубликован также для Республики Адыгея [29]. Распространение в Фенноскандии: Финляндия, Швеция [16].

Palicella filamentosa (Stirt.) Rodr. Flakus et Printzen [syn. *Lecanora ramulicola* (H. Magn.) Printzen et P. May, *Lecanora filamentosa* (Stirt.) Elix et Palice] – Кондопожский район. *Kon*, ЗП «Кивач»: 62°17’27’’ с. ш., 34°00’91’’ в. д., сосняк брусничный зеленомошный, на коре ствола молодой сосны послепожарного поколения, 24.05.2014; 62°17’43’’ с. ш., 34°00’82’’ в. д., сосняк брусничный зеленомошный, на коре ветви молодой сосны послепожарного поколения, 27.05.2014. Накипной эпифитный лишайник, морфологически близкий к виду *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. и отличающийся от последнего более светлым, беловатым талломом, реагирующим с КОН (желтый), и темной (зеленоватой, сероватой), неравномерной окраской апотециев [17]. Вероятно, пропускается при исследованиях. На Северо-Западе России известен из Ленинградской области [15] и Санкт-Петербурга [25]; данные о находках в других регионах России отсутствуют. Распространение в Фенноскандии: Финляндия, Швеция [16].

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Д. Е. Гимельбранту за помощь в определении вида *Bacidia laurocerasi*, Г. П. Урбанавичюсу за консультации в области фитогеографии, а также администрации ФГБУ «Национальный парк “Водлозерский”», ФГБУ «Заповедник “Кивач”», ФГБУ «Государственный историко-архитектурный и этнографический музей-заповедник “Кижи”», ФГБУ «Государственный природный заказник федерального подчинения “Кижский”» и лично А. Ю. Гудым, В. В. Мальбергу, О. В. Фоминой, А. П. Кутенкову, Р. С. Мартьянову за помощь в организации экспедиций.

* Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/к). Исследования в БИН РАН были поддержаны грантами РФФИ 14–04–01411 и СПбГУ 1.37.151.2014 и выполнялись в рамках плановой темы лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН № 01201255601.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Давыдов Е. А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 140–161.
2. Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Кузнецова Е. С. Лишайники // Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки / Ред. В. Ю. Нешатаева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 121–164.
3. Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Предварительный список лишайников Псковской области // Новости систематики низших растений. 2010. Т. 44. С. 171–199.
4. Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Встречаемость охраняемых в Карелии видов сосудистых растений во флористических районах // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. Сер. «Биогеография». 2009. Вып. 8. С. 21–28.
5. Определитель лишайников России. Вып. 8. Бацидиевые, Катиляриевые, Леканоровые, Мегалариевые, Микобилимбиевые, Ризокарповые, Трапелиевые. СПб.: Наука, 2003. 277 с.
6. Пыстина Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 239 с.
7. Седельникова Н. В. Видовое разнообразие лихенобиоты Алтае-Саянского экорегиона // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 12–54.
8. Седельникова Н. В. Экологические особенности лихенофлоры Ханты-Мансийского автономного округа – Югры // Сибирский экологический журнал. 2011. № 2. С. 203–214.
9. Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 194 с.
10. Фадеева М. А. Лишайники // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 114–121.
11. Фадеева М. А., Кравченко А. В. Новые виды лишайников для Вологодской области и Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. Сер. «Биогеография». 2012. Вып. 13. С. 138–140.
12. Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2002. 232 с.
13. Jørgensen P. M. Collemataceae // Nordic Lichen Flora. Vol. 3. Cyanolichens. Nordic Lichen Society, 2007. P. 14–42.
14. Kukwa M. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdańsk: Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego, 2011. 309 p.
15. Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D. Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region // Norrlinia. 2007. Vol. 16. P. 1–62.
16. Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. Santesson's Checklist of Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. 2011. Version 29. April 2011. Available at: http://130.238.83.220/santesson/home.php (accessed 14.02.2016).
17. Palice Z., Printzen C., Spribille T., Elix J. A. Notes on the synonyms of *Lecanora filamentosa* // Graphis Scripta. 2011. Vol. 23. P. 1–7.
18. Smith C. W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletcher A., Gilbert O. L., James P. W., Wolseley P. A. (eds). The lichens of Great Britain and Ireland. The British Lichen Society, London, 2009. 1046 p.
19. Spribille T., Resl P., Ahti, T., Pérez-Ortega S., Mayrhofer H., Lumbsch H. T. Molecular systematics of the wood-inhabiting, lichen-forming genus *Xylographa* (Baeomycetales, Ostropomycetidae) with eight new species // Symbolae Botanicae Upsalienses. 2014. Vol. 37 (1). P. 1–87.
20. Stepanchikova I. S., Gagarina L. V., Kataeva O. A. New and rare lichens and allied fungi from the Novgorod Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2013. Vol. 50. P. 49–55.
21. Stepanchikova I. S., Himelbrant D. E., Konoreva L. A. The lichens and allied fungi of the Gladyshevsky protected area (Saint Petersburg) // Novitates systematicae plantarum non vascularium. 2014. Vol. 48. P. 291–314.
22. Stepanchikova I. S., Kukwa M., Kuznetsova E. S., Motiejūnaitė J., Himelbrant D. E. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2010. Vol. 47. P. 77–84.
23. Stepanchikova I. S., Tagirdzhanova G. M., Himelbrant D. E. The lichens and allied fungi of the Smorodinka River valley (Leningrad Region) // Novitates systematicae plantarum non vascularium. 2013. Vol. 47. P. 262–278.
24. Tagirdzhanova G. M., Kataeva O. A., Stepanchikova I. S. New lichen records from the Novgorod Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2014. Fasc. 51. P. 103–107.
25. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The present lichen flora of the city of Petrozavodsk // Folia Cryptogamica Estonica. 2013. Vol. 50. P. 57–66.
26. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The lichens from the City of Petrozavodsk in the Herbarium of the Botanical Museum, University of Helsinki (H) // Folia Cryptogamica Estonica. 2015. Vol. 52. P. 41–50.
27. Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia // Norrlinia. 2008. Vol. 17. P. 1–80.
28. Urbanavichus G., Ismailov A. The lichen flora of Gunib plateau, inner-mountain Dagestan (North-East Caucasus, Russia) // Turkish Journal of Botany. 2013. Vol. 37. P. 753–768.
29. Urbanavichus G., Urbanavichene I. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia) // Herzogia. 2014. Vol. 27 (2). P. 285–319.
30. Vainio E. A. Lichenographia Fennica II. Baeomyceae et Lecidiales // Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica. 1922. Vol. 53 (1). 343 p.
31. Zhdanov I. New and rare lichen records from the Central Siberian Biosphere Reserve (Krasnoyarsk Krai, Russia) // Folia Cryptogamica Estonica. 2010. Vol. 47. P. 101–104.

Tarasova V. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Stepanchikova I. S., Saint Petersburg State University, Komarov Botanical Institute (BIN RAS) (St. Petersburg, Russian Federation)

NEW LICHENS IN THE REPUBLIC OF KARELIA

Information is provided on six lichen species, which are new for the Republic of Karelia: *Arctomia fascicularis, Bacidia laurocerasi, Catinaria neuschildii, Lecanora norvegica*, *Ochrolechia bahusiensis, Palicella filamentosa*.

Key words: Republic of Karelia, middle boreal forest, lichens, *Arctomia fascicularis, Bacidia laurocerasi, Catinaria neuschildii, Lecanora norvegica*, *Ochrolechia bahusiensis, Palicella filamentosa*

REFERENCES

1. Davydov E. A. Annotated list of lichens of Western part of Altai (Russia) [Annotirovannyy spisok lishaynikov zapadnoy chasti Altaya (Rossiya)]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2001. Vol. 35. P. 140–161.
2. Gimel'brant D. E., Stepanchikova I. S., Kuznetsova E. S. Lichens [Lishayniki]. *Rastitel'nyy pokrov vulkanicheskikh plato tsentral'noy Kamchatki*. Ed. V. Yu. Neshataeva. Moscow, KMK Publ., 2014. P. 121–164.
3. Istomina N. B., Likhacheva O. V. The preliminary list of lichens of the Pskov Region [Predvaritel'nyy spisok lishaynikov Pskovskoy oblasti]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2010. Vol. 44. P. 171–199.
4. Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Distribution of Vascular Plants Red-Listed in Karelia by Floristic Districts [Vstrechaemost' okhranyaemykh v Karelii vidov sosudistykh rasteniy vo floristicheskikh rayonakh]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. № 1. Ser. "Biogeografiya"* [Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. № 1. Biogeography]. 2009. Issue 8. P. 21–28.
5. *Opredelitel' lishaynikov Rossii. Vyp. 8. Batsidievye, Katilyarievye, Lekanorovye, Megalarievye, Mikobilimbievye, Rizokarpovye, Trapelievye* [Handbook of the lichens of Russia. 8. Bacidiaceae, Catillariaceae, Lecanoraceae, Megalariaceae, Mycobilimbiaceae, Rhizocarpaceae, Trapeliaceae]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2003. 277 p.
6. Pystina T. N. *Lishayniki taezhnykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka* (*podzony yuzhnoy i sredney taygi*) [Lichens of the taiga forests of the European North-East (southern and middle taiga subzones)]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2003. 239 p.
7. Sedel'nikova N. V. Species diversity of lichen biota of the Altay-Sayan ecological region [Vidovoe raznoobrazie likhenobioty Altae-Sayanskogo ekoregiona]. *Rastitel'nyy mir aziatskoy Rossii*. 2013. № 2 (12). P. 12–54.
8. Sedel'nikova N. V. Ecological Peculiarities of Lichenflora of Khanty-Mansy Autonomous Okrug – Yugra [Ekologicheskie osobennosti likhenoflory Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga – Yugry]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian journal of ecology]. 2011. № 2. P. 203–214.
9. Fadeeva M. A., Golubkova N. S., Vitikaynen O., Akhti T. *Konspekt lishaynikov i likhenofil'nykh gribov Respubliki Kareliya* [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 194 p.
10. Fadeeva M. A. Lichens [Lishayniki]. *Sel'govye landshafty Zaonezhskogo poluostrova: prirodnye osobennosti, istoriya osvoeniya i sokhranenie*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2013. P. 114–121.
11. Fadeeva M. A., Kravchenko A. V. Lichen species new for the Vologda region and republic of Karelia [Novye vidy lishaynikov dlya Vologodskoy oblasti i Respubliki Kareliya]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. № 1. Biogeografiya* [Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. № 1. Biogeography]. 2012. Issue 13. P. 138–140.
12. Chabanenko S. I. *Konspekt flory lishaynikov yuga rossiyskogo Dal'nego Vostoka* [Conspectus of lichen flora of the southern part of Russian Far East]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2002. 232 p.
13. Jørgensen P. M. Collemataceae // Nordic Lichen Flora. Vol. 3. Cyanolichens. Nordic Lichen Society, 2007. P. 14–42.
14. Kukwa M. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdańsk: Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego, 2011. 309 p.
15. Kuznetsova E., Ahti T., Himelbrant D. Lichens and allied fungi of the Eastern Leningrad Region // Norrlinia. 2007. Vol. 16. P. 1–62.
16. Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. Santesson's Checklist of Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. 2011. Version 29. April 2011. Available at: http://130.238.83.220/santesson/home.php (accessed 14.02.2016).
17. Palice Z., Printzen C., Spribille T., Elix J. A. Notes on the synonyms of *Lecanora filamentosa* // Graphis Scripta. 2011. Vol. 23. P. 1–7.
18. Smith C. W., Aptroot A., Coppins B. J., Fletcher A., Gilbert O. L., James P. W., Wolseley P. A. (eds). The lichens of Great Britain and Ireland. The British Lichen Society, London, 2009. 1046 p.
19. Spribille T., Resl P., Ahti, T., Pérez-Ortega S., Mayrhofer H., Lumbsch H. T. Molecular systematics of the wood-inhabiting, lichen-forming genus *Xylographa* (Baeomycetales, Ostropomycetidae) with eight new species // Symbolae Botanicae Upsalienses. 2014. Vol. 37 (1). P. 1–87.
20. Stepanchikova I. S., Gagarina L. V., Kataeva O. A. New and rare lichens and allied fungi from the Novgorod Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2013. Vol. 50. P. 49–55.
21. Stepanchikova I. S., Himelbrant D. E., Konoreva L. A. The lichens and allied fungi of the Gladyshevsky protected area (Saint Petersburg) // Novitates systematicae plantarum non vascularium. 2014. Vol. 48. P. 291–314.
22. Stepanchikova I. S., Kukwa M., Kuznetsova E. S., Motiejūnaitė J., Himelbrant D. E. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2010. Vol. 47. P. 77–84.
23. Stepanchikova I. S., Tagirdzhanova G. M., Himelbrant D. E. The lichens and allied fungi of the Smorodinka River valley (Leningrad Region) // Novitates systematicae plantarum non vascularium. 2013. Vol. 47. P. 262–278.
24. Tagirdzhanova G. M., Kataeva O. A., Stepanchikova I. S. New lichen records from the Novgorod Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2014. Fasc. 51. P. 103–107.
25. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The present lichen flora of the city of Petrozavodsk // Folia Cryptogamica Estonica. 2013. Vol. 50. P. 57–66.
26. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The lichens from the City of Petrozavodsk in the Herbarium of the Botanical Museum, University of Helsinki (H) // Folia Cryptogamica Estonica. 2015. Vol. 52. P. 41–50.
27. Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia // Norrlinia. 2008. Vol. 17. P. 1–80.
28. Urbanavichus G., Ismailov A. The lichen flora of Gunib plateau, inner-mountain Dagestan (North-East Caucasus, Russia) // Turkish Journal of Botany. 2013. Vol. 37. P. 753–768.
29. Urbanavichus G., Urbanavichene I. An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia) // Herzogia. 2014. Vol. 27 (2). P. 285–319.
30. Vainio E. A. Lichenographia Fennica II. Baeomyceae et Lecidiales // Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica. 1922. Vol. 53 (1). 343 p.
31. Zhdanov I. New and rare lichen records from the Central Siberian Biosphere Reserve (Krasnoyarsk Krai, Russia) // Folia Cryptogamica Estonica. 2010. Vol. 47. P. 101–104.

Поступила в редакцию 14.03.2015

№ 4 (157). С. 83–88 **Общая биология** **2016**

УДК 595.76

ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА ТОЛСТОГУЗОВА
аспирант кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olga.tukacheva.91@mail.ru

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА
кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
slyabzina@petrsu.ru

АНАЛИЗ РИСУНКА НАДКРЫЛЬЕВ МОГИЛЬЩИКА ЧЕРНОБУЛАВОГО *NICROPHORUS VESPILLOIDES* (SILPHIDAE, COLEOPTERA) ИЗ ТРЕХ РАЙОНОВ КАРЕЛИИ*

Дается анализ рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого *Nicrophorus vespilloides* из трех районов Карелии. Фотографии с изображением правого надкрылья жука обрабатывали с помощью программы Quantum GIS. Привязка снимков осуществлялась к единому контуру надкрыльев. Была найдена общая площадь надкрылья, рассчитаны площадь и доля темных участков надкрылья. Для оценки сходства выборок был проведен дисперсионный анализ полученных значений. Установлено достоверное сходство выборок из г. Петрозаводска и пгт Пряжа. Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, от более светлого к почти полностью темному, доля темных участков часто встречаемой вариации – 58–60 %. Сходство рисунков объясняется близким расположением районов и перемещением особей. В выборке из пгт Пряжа обнаружен редкий, очень темный рисунок, с долей темных участков – 74–76 %. Особи из с. Кончезеро отличаются более темной частой вариацией рисунка – 61–63 %, при этом среди остальных вариаций преобладают более светлые. Выявлена неодинаковая изменчивость элементов рисунка. Размеры пятен варьируют сильнее, чем перемычек, что может быть связано с порядком заполнения пигментом элементов рисунка.

Ключевые слова: *Nicrophorus vespilloides*, жук-могильщик, рисунок надкрыльев, вариации рисунка, аберрация, непрерывная изменчивость

ВВЕДЕНИЕ

Могильщик чернобулавый (*Nicrophorus vespilloides* (Hbst, 1807)) – обычный вид для Республики Карелия, встречающийся в течение всего вегетационного периода и многочисленный в лесных биоценозах [5]. Рисунок надкрыльев у этого вида характеризуется яркой окраской – три черные параллельные перевязи на оранжевом фоне, соединенные между собой темными перемычками вдоль шва надкрыльев. Перевязи имеют многочисленные зазубрины, число которых изменчиво.

На сегодняшний день визуальный метод является основным в фенотипических исследованиях. Метод включает выделение и анализ фенов – отдельных наследственно обусловленных признаков индивида, и формирование атласов возможных вариаций рисунка [12]. Примером служит каталог вариаций Е. Н. Хорольской (2006), составленный при изучении меланизированного рисунка переднеспинки клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus* (L., 1758).

Морфологическая изменчивость проявляется в выраженности элементов и цветовой гамме рисунка. Морфологическую изменчивость покровов у жуков исследуют по окраске элитр или переднеспинки [7], [8]. Известна работа, доказывающая взаимосвязь между рисунком надкрыльев и переднеспинки. У самок *Harmonia axyridis* (Pall., 1773) выявлена прямая зависимость размеров темных участков переднеспинки от интенсивности пятен надкрыльев [14].

Целью работы является изучение морфологической изменчивости рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого из трех районов Карелии с помощью программы Quantum GIS 2.2.0-Valmiera.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в трех районах Карелии в период 2012–2015 годов: в биогеоценозах с. Кончезеро (Кондопожский район, 62°06’ с. ш., 34°00’ в. д.), пгт Пряжа (Пряжинский район, 61°41′ с. ш., 33°37′ в. д.) и парковых зонах г. Петрозаводска (61°47’ с. ш., 34°22’ в. д.) (рис. 1).

© Толстогузова О. А., Лябзина С. Н., 2016

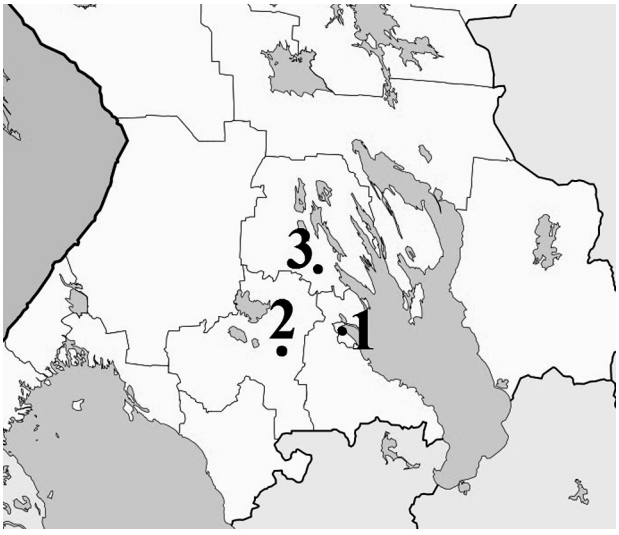


Рис. 1. Районы исследования в Карелии: 1 – г. Петрозаводск; 2 – пгт Пряжа (Пряжинский район); 3 – с. Кончезеро (Кондопожский район)

Для отлова жуков использовались почвенные ловушки с трупными приманками мелких позвоночных животных массой 20–390 г (птица, рыба, грызуны). Ловушки были размещены на расстоянии не менее 50 м друг от друга. Отловленных жуков фотографировали на фоне миллиметровой бумаги и отпускали обратно на приманку. Для исключения повторного отлова ставили индивидуальную метку на надкрыльях. Меченых особей в последующих сборах не учитывали. Всего было собрано 280 особей (табл. 1).

Таблица 1

Количество *Nicrophorus vespilloides*, отловленных в трех районах исследования

с. Кончезеро (Кондопожский район)	пгт Пряжа (Пряжинский район)	г. Петрозаводск	Всего
127	93	60	280

Полученные фотографии обрабатывали в среде Quantum GIS 2.2.0-Valmiera (http://qgis.org/downloads/). По отобранному, образцовому изображению определили координаты привязки, в векторном слое обрисовали единый для всех особей контур надкрыльев. Растровые снимки внедряли в среду Quantum GIS 2.2.0-Valmiera по рассчитанным контрольным точкам. Путем ректификации подгоняли фотографии к общему контуру надкрыльев.

Дальнейшую обработку проводили по правому надкрылью. Для каждой особи была найдена общая площадь надкрылья, вручную обрисованы участки темного цвета как векторный регион в одном общем векторном слое. Затем рассчитывали их площадь (мм^2) и долю (%) от общей площади надкрылья. Характер распределения признака оценивали с помощью критерия Пирсона (χ^2).

Для изучения изменчивости отдельных элементов рисунка был использован экспресс-метод расчета стандартного отклонения [3]. Выбор этого метода обусловлен отсутствием необходимости в высокой точности полученных результатов. Для анализа было выбрано четыре элемента рисунка: визуально наиболее изменчивые пятна верхней и средней черной перевязи и перемычки (рис. 2).

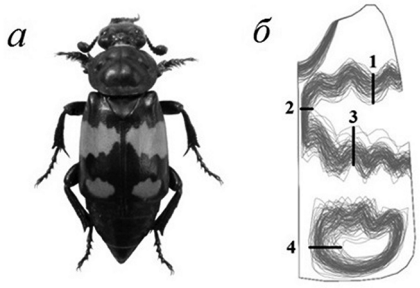


Рис. 2. *Nicrophorus vespilloides: а* – внешний вид; *б* – сравниваемые участки общего контура рисунка надкрыльев: *1, 3* – пятна, *2, 4* – перемычки

При неизменном масштабе для каждого элемента рисунка были промерены расстояния (мм) от контура с наименьшей изменчивостью (условно принят за точку отсчета) до ближайшего и самого дальнего контуров. Величину стандартного отклонения (S) рассчитывали по формуле [3]:

$$S = (x_{max} - x_{min})/d ,$$

где X_{max} и X_{min} – максимальное и минимальное значения измеренных расстояний между контурами (мм);

d – величина, изменяющаяся от 1 до 4 в зависимости от объема выборки.

Попарное сравнение изменчивости размеров пятен и перемычек проводили с использованием критерия Фишера (F).

Общая характеристика рисунка. Во всех случаях у отловленных особей из трех районов распределение значений доли темных участков соответствует нормальному, графики отображают непрерывную изменчивость исследуемого признака (рис. 3). Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, за исключением очень темного рисунка надкрыльев одной особи, отловленной в пгт Пряжа.

Рисунок надкрыльев у жука-могильщика чернобулавого из с. Кончезеро имеет одну типичную форму, доля темных участков варьирует от 49 до 71 %. У часто встречаемой вариации темный контур занимает от 61 до 63 % от общей площади надкрылья и встречается в большинстве случа-

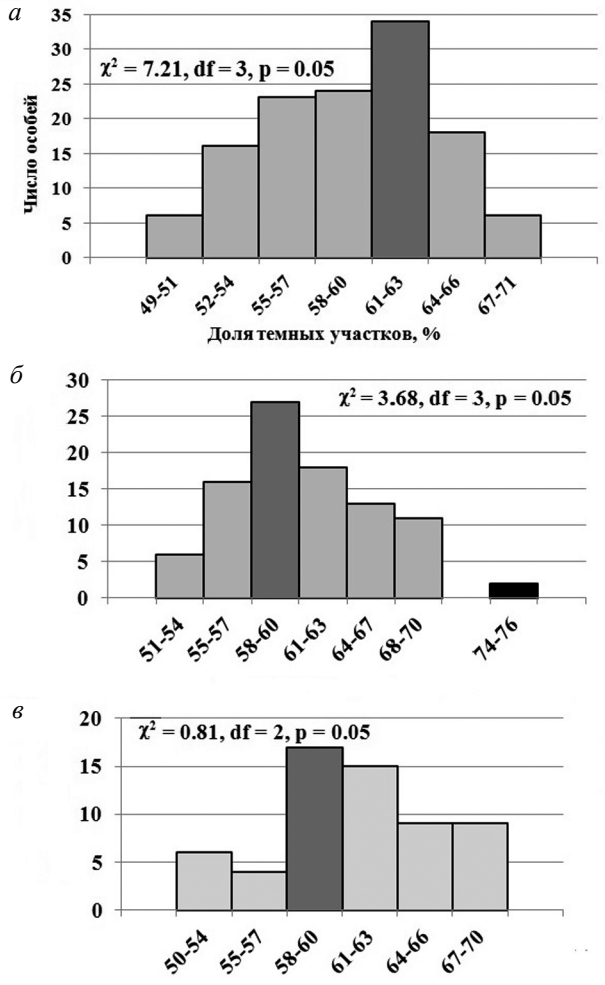


Рис. 3. Гистограммы распределения доли темных участков надкрыльев у *Nicrophorus vespilloides* из трех районов исследования: *а* – с. Кончезеро, *б* – пгт Пряжа, *в* – г. Петрозаводск

ев (34 особи из 127). Редкие вариации типичной формы характеризуются либо очень светлой окраской надкрыльев (доля темных участков – 49–51 %), либо, наоборот, преобладанием темного рисунка – 67–71 %, встречаемость таких вариаций невысокая (12 особей) (см. рис. 3а).

Рисунок надкрыльев у жуков-могильщиков из пгт Пряжа имеет две формы: типичную, доля темного – 51–70 %, и аберрационную – 74–76 %. Часто встречаемая вариация типичной формы отмечена у 27 особей, черный рисунок занимает от 58 до 60 % поверхности надкрылья. Светлая вариация с долей темного – 51–54 %, очень темная вариация – 68–70 % отмечены у небольшого числа особей (см. рис. 3б). Однако в данной популяции выявлена аберрационная форма, которая отличается очень темным рисунком надкрыльев (доля черных участков – 74–76 %) и нечеткой выраженностью темных элементов рисунка.

Рисунок надкрыльев у жуков из г. Петрозаводска представлен только типичной формой, где темная часть занимает от 50 до 70 % площади надкрылья. Часто встречаемая вариация с долей черных участков от 58 до 60 % отмечена у 17 из 60 особей (см. рис. 3в).

Достоверно выявлено сходство выборок из г. Петрозаводска и пгт Пряжа ($F = 4{,}25$; $df = 2{,}277$; $p = 0{,}0152$; $\eta^2 = 0{,}97$) (рис. 4).

Таким образом, рисунок и окраска надкрыльев у жука-могильщика чернобулавого *N. vespilloides* из трех районов Карелии очень схожи и практически не отличаются в выборках из г. Петрозаводска и пгт Пряжа. Типичная форма имеет характерный черный рисунок: узкая кайма по нижнему боковому краю и шву надкрыльев и три поперечные перевязи – у основания, посередине и на вершине, все элементы темного рисунка надкрыльев присутствуют и хорошо выражены, доля темного варьирует от 49 до 71 % (рис. 5).

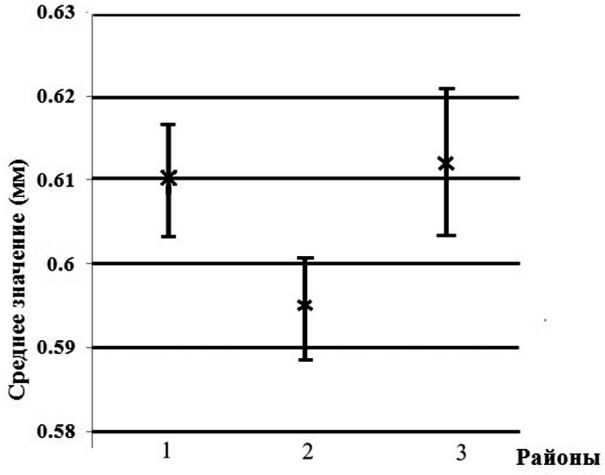


Рис. 4. Средние значения доли темных участков надкрыльев в выборках из трех районов исследования: *1* – пгт Пряжа; *2* – с. Кончезеро; *3* – г. Петрозаводск

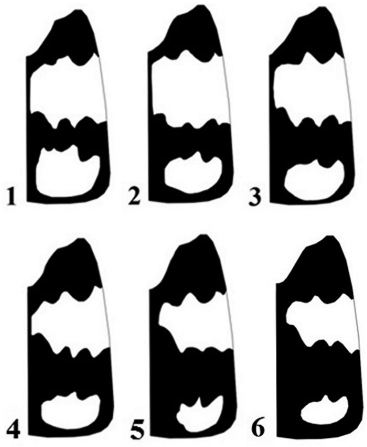


Рис. 5. Вариации рисунка надкрыльев *Nicrophorus vespilloides*: *1–5* – вариации типичной формы, *6* – аберрация

Изменчивость отдельных элементов рисунка. Во всех популяциях изменчивость пятен достоверно выше изменчивости перемычек (табл. 2).

Таблица 2

Статистическое оценивание изменчивости отдельных элементов рисунка

Nicrophorus vespilloides

	n	*S* пятен	*S* перемычек	$F_{эмп}$	$F_{табл}$ (0,05; *df*1; *df*2)
с. Кончезеро	127	20	6	11,10	1,34
		27,5	16	2,90	
пгт Пряжа	93	15,3	12,5	1,54	1,41
		12,3	4,8	6,65	
г. Петрозаводск	60	23,5	4,6	25,82	1,54
		22,5	16,7	1,81	

ОБСУЖДЕНИЕ

Факторов, влияющих на изменчивость рисунка у насекомых, может быть несколько. Чаще всего изменчивость доказывают влиянием абиотических и антропогенного фактора [2], [4], [13], [17]. Генотип определяет спектр возможностей развития признака, а их реализацию – условия, в которых происходит развитие организма [6]. Один из важных факторов – температура. Например, Д. Гоулсон [17] наблюдал появление более темных особей имаго капустной совки *Mamestra brassicae* (L., 1758) при воздействии низких температур на личинок. Влияние высокой влажности на увеличение числа темных особей коровки *Harmonia axyridis* (Pall., 1773) отмечал в своей работе С. К. Холин [11].

Другая причина вариаций рисунка – мимикрия. Вид *Nicrophorus tomentosus* (Weber, 1801) во время полета имитирует шмелей. Благодаря желтому опушению и способности «выворачивать» надкрылья нижней, желтой, стороной вверх, эти жуки спасаются от нападения птиц во время полета [16].

Разнообразие окраски в популяциях насекомых также объясняется воздействием антропогенного фактора. Например, существует прямая зависимость фенотипического разнообразия популяции у клопа *Lygus rugulipennis* (Popp., 1911) от антропогенного влияния [2]. Е. В. Аксёненко и В. Б. Голуб [1], изучая фены олёнки рябой *Oxythyrea funesta* (Poda, 1761), объясняют сдвиг частот вариаций признаков в сторону более редких увеличением антропогенной нагрузки в районе исследования. Возникновение специфических, редких форм рисунка насекомых А. Ю. Левых и Г. Г. Пузынина [4] также рассматривают как ответ на действие антропогенного фактора.

У близкого вида могильщика-исследователя *Nicrophorus investigator* (Zett., 1824) известны рисунки надкрыльев, в которых пятна практически полностью сливаются между собой и с перемычками, образуя черный вариант рисунка [13].

Меланизированные элементы рисунка надкрыльев у клопа-солдатика зависят от топографического расположения внутренних органов [11]. Выдвинута идея о возможной взаимосвязи между наиболее изменчивым элементом рисунка клопа-солдатика и жировым телом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные с помощью программы Quantum GIS, позволяют не только качественно, но и количественно оценить изменчивость исследуемого признака. Выборки могильщика чернобулавого из г. Петрозаводска и пгт Пряжа достоверно схожи. Для них характерна одна часто встречаемая вариация рисунка с долей темных участков от 58 до 60 %. Сходство рисунков обусловлено близким расположением районов и перемещением особей. Могильщики чернобулавые из с. Кончезеро отличаются преобладанием более светлых особей, при этом темные участки часто встречаемой вариации занимают 61–63 % от общей площади надкрылья. Также установлено, что изменчивость пятен рисунка достоверно выше изменчивости перемычек, что может быть связано с порядком заполнения пигментом элементов рисунка.

* Работа выполнена в рамках комплекса мероприятий Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксёненко Е. В., Голуб В. Б. Анализ популяционно-фенетической структуры олёнки рябой *Oxytherea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae) // Вестник Мордовского университета. 2009. № 1. С. 6–7.
2. Голуб В. Б., Лихман Н. С. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности // Вестник ВГУ. 2003. № 1. С. 41–45.
3. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
4. Левых А. Ю., Пузынина Г. Г. Фенетический анализ популяций животных в условиях урбоэкосистемы // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 6. С. 87–95.

5. Лябзина С. Н., Узенбаев С. Д. Экология жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. № 2 (131). С. 27–31.
6. Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.
7. Паутова Н. Г., Пак И. В. Оценка полиморфизма рисунка надкрылий и переднеспинки колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, обитающего в Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 104–107.
8. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптивном полиморфизме в популяциях божьей коровки двуточечной // Проблемы кибернетики. 1965. № 16. С. 137–146.
9. Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. 1966. С. 114–130.
10. Трофимов И. Е. Некоторые результаты популяционно-фенотипического анализа *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) из Калужского городского бора // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 658–664.
11. Холин С. К. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток, 1988. Т. 146. С. 106–116.
12. Хорольская Е. Н., Батлуцкая И. В., Глотов В. А. Спектр изменчивости меланизированного рисунка переднеспинки клопа-солдатика // Научные ведомости. 2006. № 3. С. 186–189.
13. Хорольская Е. Н., Батлуцкая И. В. Оценка биоиндикационной значимости изменчивости элементов меланизированного рисунка покрова клопа-солдатика // Вестник КрасГАУ. 2011. № 3. С. 88–93.
14. Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.
15. Anderson R. S., Peck S. B. Geographic patterns of colour variation in North American *Nicrophorus* burying beetles (Coleoptera; Silphidae) // Journal of Natural History. 1986. Vol. 20. № 2. P. 283–297.
16. Bezzerides A. L., Loofbourrow S. A. Melanic facial patterns and their significance in the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) // Am. Midl. Nat. 2014. Vol. 172. № 2. P. 366–371.
17. Goulson D. Determination of larval melanisation in the cabbage moth, *Mamestra brassicae* and the role of melanism in thermoregulation // Heredity. 1994. Vol. 73. P. 471–479.
18. Heinrich B. A heretofore unreported instant color change in a beetle, *Nicrophorus tomentosus* Weber (Coleoptera: Silphidae) // Northeastern Naturalist. 2012. Vol. 19. № 2. P. 345–352.
19. Pukowski E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere. 1933. Vol. 27. № 3. P. 518–586.
20. Seo M. J., Kim G. H., Youn Y. N. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra // J. Appl. Entomol. 2008. Vol. 132. № 3. P. 239–247.

Tolstoguzova O. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ANALYSIS OF THE *NICROPHORUS VESPILLOIDES* (SILPHIDAE, COLEOPTERA) ELYTRA PATTERN FROM THREE REGIONS OF KARELIA

Nicrophorus vespilloides populations from three regions of Karelia were analyzed. Morphological variability of *Nicrophorus vespilloides* elytra pattern was investigated using Quantum GIS 2.2.0 program. General contour of the right beetle elytra was made for all images of *Nicrophorus vespilloides*. The total elytra area and dark parts proportion and area were found. It was revealed that these populations have very similar elytra patterns. The proportion of dark areas varies from 49 to 71 %. *Nicrophorus vespilloides* from the southern region of Karelia have lighter elytra color than that of the individuals from the northern regions. Also it was found that the pattern spots are more variable than the bridges. It may be caused by conditions of pigment filling of the pattern elements.

Key words: *Nicrophorus vespilloides,* burying beetle, elytra pattern, pattern variations, aberration, continuous variability

REFERENCES

1. Aksenenko E. V., Golub V. B. Analysis of the *Oxythyrea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae) population-phenetic structure [Analiz populyatsionno-feneticheskoy struktury olenki ryaboy *Oxytherea funesta* (Poda) (Coleoptera, Scarabaeidae)]. *Vestnik Mordovskogo universiteta*. 2009. № 1. P. 6–7.
2. Golub V. B., Likhman N. S. Phenetic analysis of bug groups, *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae) from Voronezh and its surroundings [Feneticheskiy analiz gruppirovok klopa *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), naselyayushchikh g. Voronezh i ego okrestnosti]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2003. № 1. P. 41–45.
3. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2011. 302 p.
4. Levykh A. Yu., Puzynina G. G. Phenetic analysis of animal populations in conditions of urboecosystem [Feneticheskiy analiz populyatsiy zhivotnykh v usloviyakh urboekosistemy]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013. № 6. P. 87–95.
5. Lyabzina S. N., Uzenbaev S. D. Ecology of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Karelia [Ekologiya zhukov-mertvoedov (Coleoptera, Silphidae) v Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013. № 2 (131). P. 27–31.

6. M a r k o v A. *Rozhdenie slozhnosti. Evolyutsionnaya biologiya segodnya: neozhidannye otkrytiya i novye voprosy* [A birth of complexity. Evolutionary biology today: unexpected discoveries and new questions]. Moscow, Astrel', CORPUS Publ., 2010. 527 p.
7. P a u t o v a N. G., P a k I. V. Estimation of polymorphism regardind a pattern of anterior back and elytrons with Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) inhabiting in Tuymen oblast [Otsenka polimorfizma risunka nadkryliy i perednespinki koloradskogo zhuka *Leptinotarsa decemlineata* Say, obitayushchego v Tuymenskoy oblasti]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2012. № 12. P. 104–107.
8. T i m o f e e v - R e s o v s k i y N. V., S v i r e z h e v Y u . M. On adaptive polymorphism in populations of *Harmonia axyridis* [Ob adaptivnom polimorfizme v populyatsiyakh bozh'ey korovki dvutochechnoy]. *Problemy kibernetiki*. 1965. № 16. P. 137–146.
9. T i m o f e e v - R e s o v s k i y N. V., I v a n o v V. I. Some questions of phenogenetics [Nekotorye voprosy fenogenetiki]. *Aktual'nye voprosy sovremennoy genetiki.* 1966. P. 114–130.
10. T r o f i m o v I. E. Some results of the population-phenetic analysis of *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) from a Kaluga urban pinery [Nekotorye rezul'taty populyatsionno-fenotipicheskogo analiza *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) iz Kaluzhskogo gorodskogo bora]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2008. Vol. 87. № 6. P. 658–664.
11. K h o l i n S. K. Phenotypic variability of *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) in the Primorsky region in geographical and chronological aspects [Fenotipicheskaya izmenchivost' *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) v Primorskom krae v geograficheskom i khronologicheskom aspektakh]. *Rol' nasekomykh v biotsenozakh Dal'nego Vostoka*. Vladivostok, 1988. Vol. 146. P. 106–116.
12. K h o r o l ' s k a y a E. N., B a t l u t s k a y a I. V., G l o t o v V. A. Variability of *Pyrrchocoris apterus* L. melanized pronotal pattern [Spektr izmenchivosti melanizirovannogo risunka perednespinki klopa-soldatika]. *Nauchnye vedomosti*. 2006. № 3. P. 186–189.
13. K h o r o l ' s k a y a E. N., B a t l u t s k a y a I. V. Estimation of the bioindication significance of the element variability of the *Pyrrhocoris apterus* vestiture melanized pattern [Otsenka bioindikatsionnoy znachimosti izmenchivosti elementov melanizirovannogo risunka pokrova klopa-soldatika]. *Vestnik KrasGAU*. 2011. № 3. P. 88–93.
14. Y a b l o k o v A. V. *Fenetika* [Phenetics]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 132 p.
15. A n d e r s o n R. S., P e c k S. B. Geographic patterns of colour variation in North American *Nicrophorus* burying beetles (Coleoptera; Silphidae) // Journal of Natural History. 1986. Vol. 20. № 2. P. 283–297.
16. B e z z e r i d e s A. L., L o o f b o u r r o w S. A. Melanic facial patterns and their significance in the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) // Am. Midl. Nat. 2014. Vol. 172. № 2. P. 366–371.
17. G o u l s o n D. Determination of larval melanisation in the cabbage moth, *Mamestra brassicae* and the role of melanism in thermoregulation // Heredity. 1994. Vol. 73. P. 471–479.
18. H e i n r i c h B. A heretofore unreported instant color change in a beetle, *Nicrophorus tomentosus* Weber (Coleoptera: Silphidae) // Northeastern Naturalist. 2012. Vol. 19. № 2. P. 345–352.
19. P u k o w s k i E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere. 1933. Vol. 27. № 3. P. 518–586.
20. S e o M. J., K i m G. H., Y o u n Y. N. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra // J. Appl. Entomol. 2008. Vol. 132. № 3. P. 239–247.

Поступила в редакцию 04.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 89–94 **Общая биология** **2016**

УДК 633.2.03:574.42:574.45:470.22

МАРИЯ ГЕННАДЬЕВНА ЮРКЕВИЧ
кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии и географии почв, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
svirinka@mail.ru

МОНИТОРИНГ ПОСТАНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ*

Дан прогноз постантропогенных (от 3 до 20 лет) сукцессий агроценозов. Установлено, что первичная стадия восстановительной сукцессии (от 3 до 5–6 лет) при достаточной продуктивности (4–8 т/га сухого вещества) имеет низкое видовое разнообразие агроценозов, что позволяет быстро и без дополнительных затрат вернуть данные луга в сферу хозяйственного использования. При сроке постантропогенного восстановления от 5 до 10 лет развитие биологического разнообразия в большей степени зависит от почвенно-климатических условий. Выявлено, что на торфяных почвах происходит вторичное заболачивание территории и как следствие появляются гигрофитные растения, на дерново-подзолистых почвах развивается суходольный луг. Развитие фитоценоза на шунгитовых почвах имеет свои отличия, связанные с особенностями почвообразующих пород. При увеличении биологического разнообразия видов, несмотря на возрастающую устойчивость экосистемы, происходит снижение ее хозяйственно-продуктивного потенциала.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, сукцессия, постантропогенные ландшафты, шунгит

ВВЕДЕНИЕ

В условиях глобальных изменений природной среды все более актуальны комплексные исследования растительности с учетом ее прошлого, современного состояния и прогнозирования будущего. Составной частью таких исследований является моделирование постантропогенных сукцессий экосистем. Современные построения в теоретической фитоценологии и экологии сводятся к пониманию того, что необходимо создание моделей целостных характеристик любых систем – сообществ, биогеоценозов, экосистем [10]. В нашем понимании это анализ существующих процессов, в частности в растительном покрове, требующий выявления всех изменений в сообществах для конкретных природных условий на определенный период времени. В последнее время высказываются мнения об усилении процессов экотонизации биоты в целом и растительности в частности. Восстановительные сукцессии в старовозрастных посевах трав играют большую роль в поддержании и восстановлении биологического разнообразия экосистемы [11]. В то же время высокопродуктивные луговые угодия являются основой сельскохозяйственного животноводства. Общая продуктивность луговых экосистем находится в центре внимания большинства исследователей, поскольку напрямую связана с проблемами сельскохозяйственного производства. Существуют работы, которые показывают связь видового разнообразия и продуктивности лугов [9], [15], однако их биологическое разнообразие в процессе постантропогенного развития [7] зависит от целого ряда эдафических факторов. Так, например, луговые экосистемы Карелии развиваются в условиях дефицита солнечной энергии, поэтому весь ход восстановительной сукцессии может быть растянут в пространстве и во времени, иметь специфику, связанную с природно-климатическими особенностями территории. Кроме того, большая протяженность территории, а следовательно, контрастность экологических условий, в которых развиваются фитоценозы, создают предпосылки для более глубокого изучения данной проблематики.

Вопросы оценки влияния на луговые сообщества режима их использования рассматриваются в ряде работ [3], [12], [13], авторами выявлены закономерности формирования и антропогенной динамики лугов с различным гидрологическим режимом в зависимости от характера их использования: сенокосы, пастбища, неиспользуемые угодия. В настоящее время большие площади ранее залуженных многолетними травами сельскохозяйственных земель в агропромышленном секторе не используются. В связи с этим в агрофитоценозах происходит смена растительности, сопровождающаяся изменением биоразнообразия травянистой растительности, в том числе и за счет адвентивных видов.

Большинство лугов Карелии имеют вторичное происхождение и представляют собой традиционные сельскохозяйственные биотопы, то есть образуемые в результате традиционных методов

© Юркевич М. Г., 2016

ведения сельского хозяйства: сенокошения и выпаса. Изменения в укладе жизни населения, произошедшие в XX–XXI веках, не могли не отразиться на луговых экосистемах. Если в 1920 году площадь лугов в Карелии составляла 213 тыс. га, то к концу 90-х годов лугов осталось чуть более 127 тыс. га, а в последние годы площади сократились практически в два раза – до 71,3 тыс. га[1].

В связи с тем что на территории республики существует большое количество заброшенных лугов как автоморфных, так и на торфяных мелиорированных почвах, имеет большое прикладное значение изучение трансформации фитоценозов и экосистем в ходе постантропогенного развития этих ландшафтов. Инвентаризация ландшафтов Северного Приладожья и Заонежского полуострова показала высокий уровень разнообразия биоты [1], [4]. Луговые фитоценозы островных экосистем Онежского и Ладожского озер в результате как чрезмерного антропогенного использования, так и при полном его отсутствии подвержены регрессивным изменениям видового состава, в частности зарастанию древесно-кустарниковой растительностью и локальному вымиранию луговой флоры [5].

Несмотря на то что отдельные территории были изучены, районы южной части Карелии, ранее наиболее активно используемые в сельском хозяйстве, остались неисследованными. В этой связи целью работы было провести верификацию недостающих данных и составить полную картину сукцессий постантропогенных ландшафтов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В работе были проведены мониторинговые полевые исследования видового состава выведенных из лугопастбищного оборота сеяных лугов, в которых процессы постантропогенной сукцессии начались в разное время. Исследования проводили в среднетаежной подзоне Карелии. В ходе исследований было обследовано более 300 га в Пряжинском, Олонецком и Медвежьегорском районах Республики Карелия. Было заложено более 100 площадок для проведения геоботанического описания и учета продуктивности фитоценоза.

Описание растительности на всех участках было проведено по системе Браун – Бланке [14]. При описании растительности в Пряжинском районе дополнительно был использован весовой метод определения ботанического состава травостоя, разработанный во ВНИИ кормов [6].

Таксономическую принадлежность почв устанавливали на основе [2]. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statgraphis plus.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

В ***Пряжинском районе*** обследовано более 100 га территории, которая охватывает Корзинскую низину, сеяные луга в урочищах Чиркас, Рубчойла, Содъярви, Шомба. В *урочище Чиркас* было проведено геоботаническое обследование луговых сообществ, ранее используемых под сенокосы. Почва – дерново-слабоподзолистая освоенная легкосуглинистая на озерно-ледниковых супесях. В травостоях отмечена высокая доля кормовых злаков (*Phalaroides arundinaceae* (L.) Rauschert, *Alopecurus pratensis* L.). В растительных сообществах присутствуют ценные в кормовом отношении бобовые виды (*Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L., *V. sepium* L., *Trifolium pratense* L., *T. hybridum* L.). Однако наличие в травостое *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv. указывает на начальную стадию восстановительной сукцессии агроценоза.

На *Корзинской низине* почва – торфяная низинная маломощная освоенная на озерно-ледниковых тяжелых суглинках. На некоторых исследуемых участках, несмотря на отсутствие антропогенного воздействия в течение последних 3–5 лет, велика доля ценных кормовых злаков: *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Phalaroides arundinaceae*, *Alopecurus pratensis*. Ботанический состав фитоценозов при этом не отличается высокой степенью биологического разнообразия, что позволяет использовать данные угодья для кормовых целей без дополнительных затрат на поверхностное или коренное улучшение. Возвращение в агропроизводство части агроценозов низины затруднено по ряду причин: высокая степень закочкаренности площади *Deschampsia caespitosa*, высокая кислотность почв и доминирование в травостое *Rumex acetosella* L., на части площадей, наоборот, нейтральная кислотность и достаточный уровень плодородия почв способствовали разрастанию куртин *Urtica dioica* L., что также затрудняет хозяйственное использование. Несмотря на благоприятные условия развития *Elytrigia repens* (L.) Nevski, площади доминирования этого агрессивного вида незначительны. Все эти участки требуют поверхностного улучшения путем известкования площадей, улучшения водно-воздушного режима, восстановления режима сенокошения. В то же время на неиспользуемых в течение 10 и более лет участках присутствие в травостое существенного компонента лесной биоты (*Chamaenerion angustifolium*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Salix acutifolia* Willd., *Betula pubescens* Ehrh.) показы-

вает наличие первичного этапа перехода луга в лесной биотоп. Данные площади возможно вернуть для сельскохозяйственного использования только путем кардинальных улучшений.

В *урочище Рубчойла* (почва – торфяная низинная среднемощная, освоенная, на ленточных глинах) и в *урочище Содъярви* (почва – дерново-слабоподзолистая освоенная легкосуглинистая на озерно-ледниковых супесях) мелиорированные в 80-е годы прошлого века луга выведены из сельскохозяйственного использования в течение последних 10–15 лет. В этой связи на лугах отмечено увеличение уровня разнообразия видов. В отдельных случаях в составе фитоценоза возрастает компонента болотных экосистем (различных видов *Carex*, *Juncus effusus* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin., *Scirpus sylvaticus* L., *Rubus arcticus* L. *Salix acutifolia*). Кроме того, возможно развитие мелиорированных территорий по принципу суходольного луга, в этом случае отмечено увеличение доли бобовых видов: *Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. hybridum*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *V. sepium*, а также разнотравья: *Campanula glomerata* L., *C. persicifolia*, *C. rotundifolia*, *Rhinanthus minor* L., *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo.

В *урочище Шомба* (почва – дерново-слабоподзолистая освоенная среднесуглинистая на озерно-ледниковых тяжелых суглинках) постантропогенное развитие луговых сообществ наблюдается в течение 20 лет. В этой связи на данной территории можно наблюдать развитие высокого уровня биологического разнообразия (в ассоциации отмечено более 40 видов). В травостоях встречаются виды более 20 семейств, при этом наличие древесной растительности (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth) незначительно. Доля ценных в кормовом отношении злаков невелика, однако в травостоях высоко участие бобовых видов и разнотравья. Встречаются малораспространенные виды – *Trifolium aureum* Pollich., *Hypericum maculatum* Crantz., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. Однако большие площади урочища занимают практически моновидовые луга *Chamaenerion angustifolium*. Луговые сообщества урочища в настоящее время нецелесообразно подвергать улучшению, необходимо проводить дальнейшие мониторинговые наблюдения за развитием сукцессий растительности. При возрождении местного промысла по выработке копорского чая данные луга представляют собой существенные источники сырья.

Анализ продуктивности исследуемых агроценозов показал, что урожайность трав варьировала от 3 т/га сухого вещества (с. в.) в урочище Шомба до 8 т/га сухого вещества на Корзинской низине (рис. 1). В целом установлена зависимость продуктивности луга от биологического разнообразия видов: чем выше разнообразие, тем ниже урожайность травостоя (коэффициент корреляции 0,8).

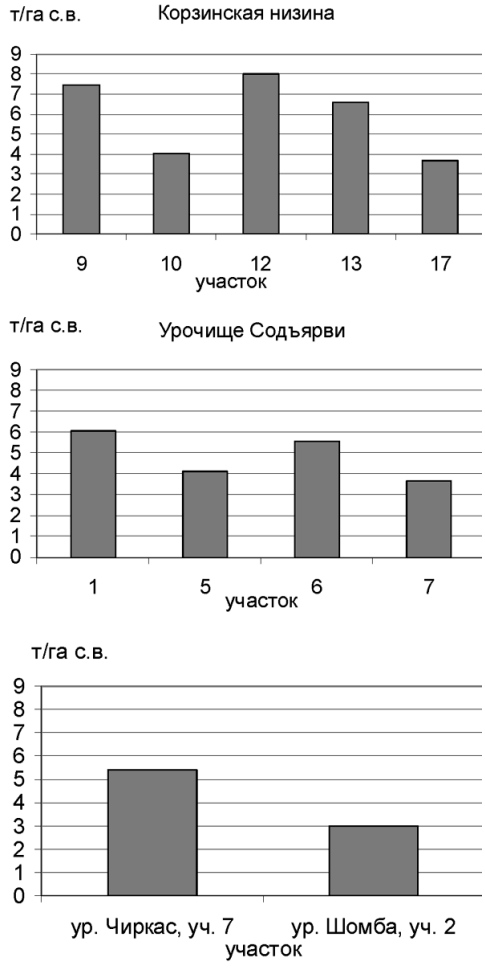


Рис. 1. Урожайность луговых фитоценозов Пряжинского района

В **Олонецком районе** республики обследовано более 200 га. Было установлено, что в постантропогенных луговых экосистемах в большинстве случаев преобладает травянистая растительность. В зависимости от возраста постантропогенной сукцессии и типа почвы можно отметить несколько направлений трансформации луговых сообществ.

Первое направление включает в себя развитие пырейно-корневищной стадии зарастания лугов, сформировавшихся на почве торфяной низинной маломощной освоенной на озерно-ледниковых средних суглинках. В травостоях преобладают корневищные злаки (*Elytrigia repens*, *Phalaroides arundinaceae*, *Alopecurus pratensis*), однако видовое разнообразие лугов достаточно высоко (23–38 видов из 5–15 семейств). Данные фитоценозы на-

иболее урожайны, их продуктивность колеблется от 4,3 до 7, 3 т/га с. в. (рис. 2).

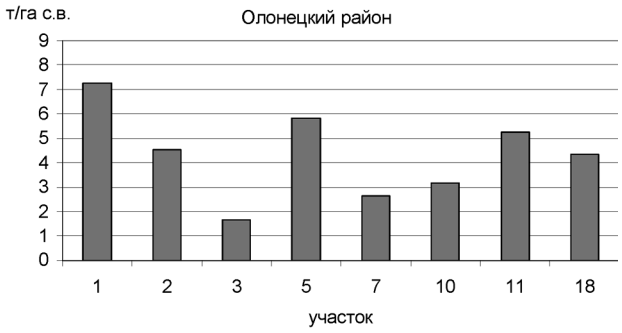


Рис. 2. Урожайность луговых фитоценозов Олонецкого района

Специфика второго направления связана с доминированием в травостое (от 40 до 70 %) определенных видов из группы разнотравья (*Leucanthemum vulgare* Lam., *Lysimachia vulgaris* L., *Achillea millefolium* L., *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Chenopodium album* L.). Преобладающим типом почв являются дерново-подзолистые глеватые освоенные легкосуглинистые на озерно-ледниковых легких суглинках. Воздействие эдафических факторов способствовало тому, что такие участки по сравнению с вышерассмотренными менее продуктивны.

Третье направление воспроизводит корневищную стадию зарастания луга, в травостое доминирует *Chamaenerion angustifolium* (от 60 до 90 %), встречаются представители древесной флоры (*Salix caprea* L., *Salix pentandra* L., *Betula pendula*, *Betula alba*, *Populus tremula* L., *Picea abies* (L.) H. Karst). Возраст древесных видов на данной стадии развития не превышает 1–3 лет. В связи с низкой продуктивностью лугов использование данных растительных сообществ в хозяйственных целях без проведения коренного улучшения нецелесообразно.

В **Медвежьегорском районе** (в районе пос. Толвуя) было обследовано 80 га, исследуемые площади периодически используются под пастбища крупного рогатого скота. В *урочище Петюгинская* травостой отличается высоким уровнем биоразнообразия (отмечено более 38 видов травянистой растительности). Высокое разнообразие на данном участке обусловлено контрастностью элементов микрорельефа (протяженный склон сильно каменистой гряды), а также плодородием почвы (дерново-шунгитовая сильнокаменистая суглинистая). В сообществе превалируют *Centaurea jacea* L., *Anthriscus sylvestris*, *Hypericum maculatum* Crantz., *Knautia arvensis* (L.) J. M. Coult, *Campanula rapunculoides* L. Значительна доля *Frangula alnus* Mill. и *Juniperus communis* L., также в фитоценозе отмечены единичные экземпляры *Pinus sylvestris*. В *урочище Кургаполе* почва дерново-литогенная сильнокаменистая суглинистая. Травостой ежово-пырейно-разнотравный, менее разнообразный, чем вышерассматриваемый фитоценоз, помимо злаков в ценозе преобладают *Centaurea jacea*, *Campanula glomerata*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus cassubicus* L., высок процент участия *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*.

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований был составлен прогноз постантропогенных растительных сукцессий. Установлено, что первичная стадия восстановительной сукцессии (от 3 до 5–6 лет) характеризуется невысоким видовым разнообразием агроценозов. Вместе с тем они имеют высокую продуктивность (4–8 т/га с. в.), что позволяет быстро и без дополнительных затрат вернуть данные луга в сферу хозяйственного использования.

При более длительном сроке постантропогенного восстановления (5–10 лет) развитие биологического разнообразия растительности связано не только с отсутствием влияния хозяйственной деятельности человека, но и с почвенно-климатическими условиями. Установлено, что на торфяных почвах происходит вторичное заболачивание территории, как следствие появляются гидрофитные растения, на дерново-подзолистых почвах развивается суходольный луг.

На шунгитовых почвах развитие фитоценоза имеет свои особенности, обусловленные богатством почвообразующих пород щелочноземельными металлами [8]. Выявлено, что при увеличении биологического разнообразия видов, несмотря на возрастающую устойчивость экосистемы, происходит снижение ее продуктивного потенциала.

Регрессивные изменения видового состава луговых фитоценозов, в частности зарастание древесно-кустарниковой растительностью и локальное вымирание луговой флоры, сформировавшейся на почвах с гипертрофированным водным режимом, возможно на начальном этапе сукцессии, на автоморфных почвах оно может проявиться спустя 20 лет и более. Возвращение в сельскохозяйственное производство агроценозов, на которых антропогенное воздействие отсутствовало более 5 лет, требует существенных финансовых затрат для проведения мероприятий коренного улучшения угодий.

* Работа выполнена в рамках государственного задания 0221-2014-0009.

ПРИМЕЧАНИЕ

[1] Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2011 году / Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия / [Редкол.: А. Н. Громцев (гл. ред.) и др.]. Петрозаводск: Карелия, 2012. 294 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Громцев А. Н., Крутов В. И. Инвентаризация и изучение биоразнообразия на Заонежском полуострове и в северном Приладожье Республики Карелия: основные итоги // Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 24–26.
2. Егоров В. В., Фридланд В. М., Иванова Е. Н., Розов Н. Н., Носин В. А., Фриев Т. А. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.
3. Кокорина Н. В. Оценка биоразнообразия пойменных фитоценозов // Вестник Югорского государственного университета. 2009. № 3 (14). С. 44–51.
4. Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Значение охраняемых природных территорий приграничной полосы в сохранении разнообразия флоры // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2003. С. 82–91.
5. Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние сельского хозяйства на состояние луговых фитоценозов южной Карелии // Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 58–59.
6. Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах / ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса. М., 1961. 287 с.
7. Миркин Б. М., Хасанова Г. Р., Абрамова Л. М., Суюндуков Я. Т. Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразие и устойчивость агроэкосистем // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 39–45.
8. Морозова Р. М. Почвы и почвенный покров Заонежья Карелии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2004. Вып. 6. С. 69–89.
9. Панченкова И. А. История изучения и современное состояние лугов Приволжской возвышенности // Вестник Оренбургского государственного университета. 2010. № 6 (112). С. 16–18.
10. Сизых А. П., Воронин В. И. Почвенно-геоботаническое профилирование в изучении сообществ контакта «лес – экстразональная степь» и зональной лесостепи (Байкальский регион) // Экология. 2013. № 2. С. 83–89.
11. Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 111 с.
12. Шушпанникова Г. С. Формирование и деградация лугов под влиянием сенокошения и выпаса в поймах рек Вычегды и Печоры // Экология. 2014. № 1. С. 40–44.
13. Юркевич М. Г. Горизонтальная структура агроценозов южной Карелии // Экология и география почв. Петрозаводск, 2009. С. 105–116.
14. Raabe U., Brandes D. Flora und Vegetation der Dörfer im nordöstlichen Burgenland // Phytocoenologia. 1988. Vol. 16. № 2. P. 225–258.
15. Robertson T., Rosenzweig C., Benson V., Williams J. R. Projected impacts of carbon dioxide and climate change on agriculture in the Great Plains // Challenges in dryland agriculture. 1993. № l. P. 675–677.

Yurkevich M. G., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

MONITORING OF POSTENTRAPMENT LANDSCAPES OF SOUTH KARELIA

The work presents a forecast of postentrapment (from 3 to 20 years) succession of agrobiocenoses. . It is established that the primary stage of secondary succession (from 3 to 5–6 years) with sufficient productivity (4–8 t/ha C. C.) demonstrates low species diversity of crops thus allowing fast and cost-neutral brining meadows back into operation. When the postentrapment recovery takes from 5 to 10 years the development of biological diversity depends on soil and climatic conditions to a greater degree. It has been found that secondary genesis of bog soils takes place on peat bogs which results in hygrophytic vegetation growth; while dry meadows develop on sod-podzolic soils.. The plants development on shungit soils has its own characteristics. It is revealed that with the increase of species diversity the ecosystem productive capacity reduces despite its increasing stability.

Key words: biological diversity, agricultural lands, grasslands, soils, peatlands, shungite

REFERENCES

1. Gromtsev A. N., Krutov V. I. Inventory and study of biodiversity on Zaonezhie Peninsula and in the Northern Ladoga area of Karelia: main results [Inventarizatsiya i izuchenie bioraznoobraziya na Zaonezhskom poluostrove i v severnom Priladozh'e Respubliki Kareliya: osnovnye itogi]. *Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya Fennoskandii: Tezisy dokladov mezhdunar. konf.* Petrozavodsk, 2000. P. 24–26.
2. Egorov V. V., Fridland V. M., Ivanova E. N., Rozov N. N., Nosin V. A., Friev T. A. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* [Classification and diagnostics of soils of the USSR]. Moscow, Kolos Publ., 1977. 224 p.
3. Kokorina I. V. Assessment of biodiversity of plant communities of floodplain [Otsenka bioraznoobraziya poymennykh fitotsenozov]. *Vestnik Yugorskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Yugra state University]. 2009. № 3 (14). P. 44–51.

4. Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Importance of protected natural areas of the border strips for preservation of flora diversity [Znachenie okhranyaemykh prirodnykh territoriy prigranichnoy polosy v sokhranenii raznoobraziya flory]. *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy* [Biotic Diversity of Karelia: conditions of formation, communities, species]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2003. P. 82–91.
5. Laydinen G. F., Batova Yu. V. Impact of agriculture on the condition of the meadow plant communities of southern Karelia [Vliyanie sel'skogo khozyaystva na sostoyanie lugovykh fitotsenozov yuzhnoy Karelii]. *Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya Fennoskandii: Tezisy dokladov mezhdunar. konf.* Petrozavodsk, 2000. P. 58–59.
6. *Metodika opytnykh rabot na senokosakh i pastbishchakh* [Methodology of experimental work on the hayfields and pastures]. Moscow, 1961. 287 p.
7. Mirkin B. M., Khasanova G. R., Abramova L. M., Suyundukov Ya. T. Succession in perennial grasses: regularities, contribution to biodiversity and stability of agro-ecosystems [Suktsessii v posevakh mnogoletnikh trav: zakonomernosti, vklad v bioraznoobrazie i ustoychivost' agroekosistem]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. Biol.* [Byull. Mosk. about the society of naturalists. DEP. Biol]. 2002. Vol. 107. Issue 4. P. 39–45.
8. Morozova R. M. Soils and topsoil of Karelia Karelia [Pochvy i pochvennyy pokrov Zaonezh'ya Karelii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences]. Petrozavodsk, 2004. Issue 6. P. 69–89.
9. Panchenkov I. A. History of study and current state of the meadows of the Volga upland [Istoriya izucheniya i sovremennoe sostoyanie lugov Privolzhskoy vozvyshennosti]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg state University]. 2010. № 6 (112). P. 16–18.
10. Sizykh A. P., Voronin V. I. Soil-geobotanic profiling in the study of contact communities of "forest-steppe extrazonal" and zonal forest-steppe (the Baikal region) [Pochvenno-geobotanicheskoe profilirovanie v izuchenii soobshchestv kontakta "les – ekstrazonal'naya step'" i zonal'noy lesostepi (Baykal'skiy region)]. *Ekologiya* [Ecology]. 2013. № 2. P. 83–89.
11. Shwarts E. A. *Sokhranenie bioraznoobraziya: soobshchestva i ekosistemy* [Biodiversity Conservation: communities and ecosystems]. Moscow, 2004. 111 p.
12. Shushpannikova G. S. Formation and degradation of grasslands under the impact of haying and grazing in floodplains of the rivers Vychegda and Pechora [Formirovanie i degradatsiya lugov pod vliyaniem senokosheniya i vypasa v poymakh rek Vychegdy i Pechory]. *Ekologiya* [Ekologiya]. 2014. № 1. P. 40–44.
13. Yurkevich M. G. the Horizontal structure of agrocenoses of southern Karelia [Gorizontal'naya struktura agrotsenozov yuzhnoy Karelii]. *Ekologiya i geografiya pochv.* Petrozavodsk, 2009. P. 105–116.
14. Raabe U., Brandes D. Flora und Vegetation der Dörfer im nordöstlichen Burgenland // Phytocoenologia. 1988. Vol. 16. № 2. P. 225–258.
15. Robertson T., Rosenzweig C., Benson V., Williams J. R. Projected impacts of carbon dioxide and climate change on agriculture in the Great Plains // Challenges in dryland agriculture. 1993. № l. P. 675–677.

Поступила в редакцию 01.03.2016

№ 4 (157). С. 95–99 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 671-7

ФРАНЦ АЛЕКСАНДРОВИЧ МИСЮН
кандидат медицинских наук, доцент кафедры госпитальной хирургии, лор-болезней, офтальмологии, стоматологии, онкологии, урологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
transophttech@mail.ru

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ ВАПИРОВ
доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой общей химии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vapirov@petrsu.ru

ИЛЬЯ ОЛЕГОВИЧ ГАВРИЛЮК
соискатель кафедры госпитальной хирургии, лор-болезней, офтальмологии, стоматологии, онкологии, урологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
iluaayaks@gmail.com

МИКРОХИРУРГИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС МИСЮНА ДЛЯ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ МЕТАЛЛОЗА РОГОВИЦЫ ГЛАЗА.
III. Микрохирургические технологии внедрения микрочастиц в роговицу глаза и микрофотовидеофиксирующее устройство

Впервые разработаны микрохирургические технологии введения микрочастиц в роговицу глаза с надежной их фиксацией. Разработано и изготовлено микрофотовидеофиксирующее устройство (МФВУ), позволяющее провести многоракурсную цветную фотовидеофиксацию с микрометрией. Инновационность микрохирургических технологий и новизна технических решений микрофотовидеофиксирующего устройства позволили проследить металлоз на всех стадиях его развития. На микрохирургические технологии и МФВУ поданы заявки на патентные защиты.

Ключевые слова: роговица глаза, микрохирургические устройства, микрофотовидеофиксация, микрохирургия

Воспроизведение травмы и металлоза в роговице глаза в эксперименте является очень сложной задачей, для реализации которой требуется длительный этап подготовки. Толщина роговицы накладывает определенные требования не только к размерам внедряемых микрочастиц, но и к техническим параметрам хирургических инструментов.

Ранее [2] нами представлены устройство для изготовления микрочастиц, а также необходимый набор микрохирургических инструментов для внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного. Создание указанного набора микрохирургических инструментов явилось первым этапом на пути воспроизведения травмы, и в частности металлоза роговицы.

Обязательным этапом дальнейших разработок стало создание необходимых устройств для проведения микрохирургических операций на экспериментальных животных. Среди непременных требований к проведению микрохирургической операции – жесткая фиксация животного, которая исключает даже малейшие его движения. Данная задача была решена в рамках реализации инновационных конструкторских решений, которые легли в основу разработанного станка с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций [3]. Реализация указанных этапов в целом позволяет воспроизвести в эксперименте травму роговицы глаза различными инородными телами.

Представленные в [2] и [3] устройство для изготовления микрочастиц, а также необходимый набор микрохирургических инструментов для внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного и устройства для проведения микрохирургических операций составляют отдельный блок микрохирургического комплекса Мисюна. Высокий технический уровень и инновационные решения, воплощенные в данном комплексе, позволили разработать несколько новых микрохирургических технологий внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного и проследить динамику развития металлоза. В данной работе мы представляем Микрохирургическую технологию

© Мисюн Ф. А., Вапиров В. В., Гаврилюк И. О., 2016

введения микрочастиц в микрорану вертикального профиля роговицы глаза (МТВП) и Микрохирургическую технологию введения микрочастиц в микрорану сложного профиля роговицы глаза (МТСП).

МИКРОХИРУРГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

Микрохирургические технологии введения микрочастиц относятся к микрохирургии и могут быть использованы при введении микрочастиц в микрорану на дозированную глубину.

В [1] предложен способ введения инородного тела в переднюю камеру глаза кролика через разрез роговицы в лимбальной зоне копьевидным ножом, однако этот метод не может быть использован для введения инородных тел в роговицу глаза экспериментального животного.

Способ введения инородных тел в роговицу энуклеированного бычьего глаза путем поднесения его к точилу, обтачивающему металл, предложен в [5], когда частички обрабатываемого металла и абразива отлетают и внедряются в роговицу глаза. Этот метод также имеет ряд недостатков, среди которых наиболее существенными являются следующие:

- в роговицу глаза внедряется не одно, а множество инородных тел;
- в ткани роговицы попадают как химически агрессивные железосодержащие инородные тела, так и химически неагрессивные – кремниевые частицы;
- при таком методе введения к механическому фактору поражения роговицы глаза инородными телами присоединяется и термический фактор – поражение раскаленными частичками металла.

Однако самым основным недостатком этого метода, как показали наши экспериментальные исследования, является то, что введенные инородные тела под мощным воздействием третьего века кролика выходят из раны в первые-вторые сутки, не позволяя проводить длительные клинические наблюдения за ними.

Наиболее близкой к предлагаемым нами микрохирургическим технологиям введения микрочастиц в микрорану сложного профиля роговицы глаза является техника введения металлической стружки или стеклянного осколка в роговицу глаза кролика с помощью скребца, круглого ножа и пинцета [4]. Скребцом делают надрез роговицы на 1/3 ее толщины. В рану вводят круглый нож и производят локальное расслоение роговицы 2 × 2 мм, куда пинцетом вводится инородное тело.

Следует особо отметить, что основной задачей экспериментатора является максимально точное воспроизведение травмы при внедрении инородного тела в роговицу глаза больного. При ранениях крупные частицы пробивают роговицу и влетают внутрь глаза и только мелкие частицы застревают в ней. Последние инородные тела бывают настолько маленькими, что их становится видно только под хорошим увеличением щелевой лампы. Исходя из этого метод, предложенный в [4], имеет следующие недостатки:

- немикрохирургические размеры частиц и округлые режущие поверхности скребца и круглого ножа наносят травму тканям, в разы превышающую при попадании инородного тела в роговицу глаза;
- отсутствие маркировки и ограничителей на инструментах исключает возможность сформировать рану строго дозированной длины и глубины;
- при попадании инородного тела в роговицу глаза рана колотая, а не резаная, как в описанной методике.

Отсутствие достаточно полной клинической картины течения травматического процесса в роговице глаза больного при попадании инородных тел делает необходимым изучить этот процесс в эксперименте. Толщина роговицы глаза кролика, которого офтальмологи выбрали в качестве экспериментального животного, колеблется от 0,1 до 0,3 мм. Это создает исследователям большие трудности, чем и объясняется неизученность этой проблемы в эксперименте.

Задавшись целью изучить в эксперименте течение травматического процесса, включая и металлоз, при инородных телах в роговице глаза, мы разработали и изготовили:

1) слегка удлиненные микрочастицы размером 0,15–0,25 мм;

2) микрохирургический инструмент для работы с этими микрочастицами;

3) микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс.

Это позволило решить основную техническую задачу – обеспечить введение микрочастицы в роговицу глаза с надежной фиксацией ее в микроране, чтобы провести длительное изучение течения травматического процесса и металлоза в роговице глаза экспериментального животного. Эта задача была решена за счет того, что универсальным микрохирургическим инструментом на заданной глубине в роговице глаза формируется микрорана необходимого профиля, в которую микрохирург вводит микрочастицу. При этом профиль раны, размеры микрочастицы и особенность ее расположения в ране обеспечивают надежную фиксацию.

Общими принципами для предложенных нами микрохирургических технологий являются:

- диаметр рабочей части микрохирургического инструмента подбирается соответственно диаметру микрочастицы, что позволяет сформировать микрорану одного диаметра с микрочастицей, и это препятствует выпадению ее из раны;
- дозированная маркировка на кончике рабочей части инструмента определяет глубину формируемой микрораны;
- колюще-режущий кончик рабочей части инструмента и эластичность тканей роговицы позволяют сформировать микрорану необходимого профиля, способствующего фиксации микрочастицы в ране;
- дозированный выход толкателя из корпуса микрохирургического инструмента определяет дозированную глубину введения микрочастицы в микрорану.

Предлагаемые нами технологии внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного основаны на клинических наблюдениях положений инородных тел в роговице глаз больных и профилей раневых каналов.

Микрохирургическая технология введения микрочастиц в микрорану вертикального профиля роговицы глаза (МТВП)

Чаще всего встречаются клинические случаи с прямым профилем раны. Наши первые исследования с формированием такой раны осложнялись тем, что под мощным воздействием третьего века кролика внедренные микрочастицы сначала смещались, а затем выходили из раны, и это происходило в основном на первый-второй день после внедрения. Это послужило основанием для разработки микрохирургической технологии МТВП.

В качестве операционного микроскопа и фотовидеофиксирующего устройства мы использовали МФК, который позволил нам не только проводить микрохирургические операции, но и за счет просмотра и анализа фотовидеофиксации проводимых операций разработать наиболее рациональную микрохирургическую технологию, исключив ошибки.

После аплекационной анастезии роговицы и максимального раскрытия глазной щели векорасширителем под биомикроскопическим контролем острие универсального микрохирургического инструмента перпендикулярно вводится в ткань роговицы глаза до дозирующей маркировки. Легким движением острия микрохирургического инструмента вправо-влево формируется конусовидный профиль микрораны так, чтобы нижняя часть конуса соответствовала размеру микрочастицы. К входу в микрорану быстро прижимается заряженный микрочастицей микрохирургический инжектор, толкателем микрочастица вводится в микрорану на дозированную глубину. Если положение микрочастицы надо скорректировать, то это делается универсальным микрохирургическим инструментом. На дно конуса располагается микрочастица и упирается в стенки конуса. Сужение конусовидной раны кверху препятствует выходу микрочастицы из раны. Под биомикроскопическим контролем на рану капалась дистиллированная вода до тех пор, пока отек тканей микрораны не зафиксирует микрочастицу.

Микрохирургическая технология введения микрочастиц в микрорану сложного профиля роговицы глаза (МТСП)

В клинике неоднократно приходилось наблюдать, когда у больного с инородным телом рана роговицы шла сначала вертикально, а затем переходила в горизонтальную часть, в которой и находилось инородное тело. В этом случае инородное тело было хорошо зафиксировано в ране и удалить его было очень трудно. Эти клинические наблюдения были положены в основу разработки микрохирургической технологии введения микрочастиц в микрорану сложного профиля роговицы глаза.

Под аплекационной анастезией роговицы и при максимальном раскрытии глазной щели векорасширителем под биомикроскопическим контролем острие рабочей части универсального микрохирургического инструмента перпендикулярно вводится в ткань роговицы глаза до дозирующей метки и поворачивается на 90°, формируя горизонтальную часть микрораны соответственно размерам микрочастицы. Затем быстро к входу раны прижимается заряженный микрохирургический инжектор и толкателем микрочастица вводится на дозированную глубину. Формирование L-образной раны, когда инородное тело укладывается в ее горизонтальной части, исключает его выход из раны. В этом случае нет необходимости в дополнительной фиксации микрочастицы отеком тканей роговицы.

Проведенные многочисленные экспериментальные исследования показали, что микрохирургические технологии введения микрочастиц в микрорану необходимого профиля роговицы глаза экспериментального животного максимально соответствуют травматичности и профилю раны при попадании инородных тел в роговицу глаза больного. Надежная фиксация микрочастиц

в микроране позволила провести длительные клинические наблюдения травматического процесса, включая металлоз в роговице глаза экспериментального животного.

Микрофотовидеофиксирующее устройство (МФВУ)

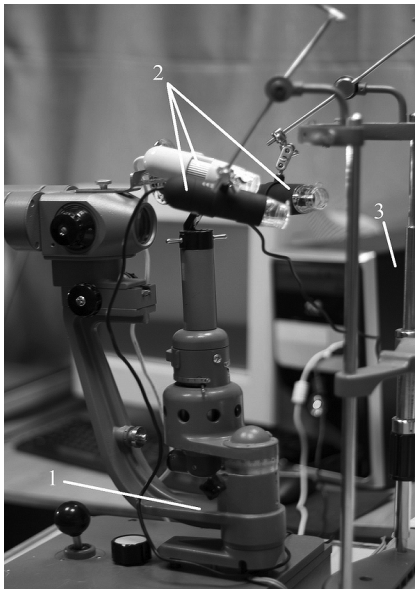
Очень важно отметить, что для изучения раневого процесса и металлоза, в частности, необходимо уметь не только вызвать данную патологию, но и проследить основные этапы ее клинического течения. С этой целью нами разработаны и изготовлены Устройство для микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза (УМГ) и Микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс (МФК) [3].

УМГ позволяет получить четкие изображения микроструктур роговицы и радужной оболочки глаза. МФК предназначен для проведения операции с одновременной фотовидеофиксацией. Этот комплекс может быть широко использован как в клинике, так и при экспериментальных исследованиях. Воплощенные в конструкцию технические решения позволяют использовать МФК для проведения операции с одновременной фотовидеофиксацией, устранения видеопомех, максимальной информативности изображений, позволяющих разработать и задокументировать оптимальную технику проведения микрохирургических операций.

В настоящей статье мы представляем Микрофотовидеофиксирующее устройство (МФВУ), которое имеет дополнительные технические возможности по сравнению с МФК. МФВУ состоит из щелевой лампы, трех цифровых USB-микроскопов, снабженных дополнительными элементами освещения с регулируемой интенсивностью, и персонального компьютера (рисунок).

Щелевая лампа в разработанном комплексе, как и в МФК, используется в качестве операционного микроскопа и в то же время позволяет провести микрофокусировку одного цифрового USB-микроскопа, который крепится к корпусу щелевой лампы и имеет совмещенный с ней фокус, что способствует получению наиболее качественной фото- и видеосъемки независимо от смещения корпуса щелевой лампы.

Крепление двух других цифровых USB-микроскопов осуществляется за счет фиксирующих шарнирных устройств к лицевому уставу щелевой лампы под регулируемым углом к ее оптической оси. Это позволяет менять их положение в трех плоскостях и изменять направление оптической оси цифровых USB-микроскопов в пределах 30° по вертикали и 180° по горизонтали.



Составные части МФВУ: 1 – щелевая лампа, 2 – цифровые USB-микроскопы, 3 – персональный компьютер

Таким образом, цифровые USB-микроскопы обеспечивают возможность вести как видеосъемку, так и делать отдельные фотографии во время операции. Кроме того, изменяемые углы их расположения позволяют проводить фото- и видеофиксацию необходимого объекта сразу с трех ракурсов.

Информация с цифровых USB-микроскопов поступает на персональный компьютер, где она накапливается, обрабатывается и визуализируется. При этом использование ряда компьютерных программ позволяет производить микрометрию отдельных структур, что существенно увеличивает возможности анализа полученных результатов исследования.

В конечном итоге при использовании МФВУ одновременно можно выполнять микрохирургическую операцию и в этом же фокусе проводить фото- и видеосъемку. Входящие в состав комплекса 3 цифровых USB-микроскопа создают дополнительное регулируемое освещение роговицы глаза, что позволяет добиться большей контрастности изображения. Регулируемая подвижность цифровых USB-микроскопов и возможность одновременной фото- и видеосъемки с трех ракурсов дают возможность добиться четкого изображения исследуемого объекта в сочетании с отсутствием световых бликов от поверхности роговицы. Возможность использования дополнительного программного обеспечения позволяет выполнить необходимые линейные микрометрические измерения, что существенно расширяет возможности МФВУ и повышает информативность исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дамбите Г. Р. Металлоз глаза и его лечение. М.: Медицина, 1971. 195 с.
2. Мисюн Ф. А., Вапиров В. В., Поромова И. Ю., Гаврилюк И. О. Микрохирургический комплекс Мисюна для воспроизведения и изучения металлоза роговицы глаза. I. Микрохирургический инструмент для внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 8 (153). С. 105–110.
3. Мисюн Ф. А., Вапиров В. В., Поромова И. Ю., Гаврилюк И. О. Микрохирургический комплекс Мисюна для воспроизведениия и изучения металлоза роговицы глаза. II. Устройства для проведения микрохирургических операций и микрофотовидеофиксации // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2 (155). С. 105–109.
4. Усов В. Я., Жмудь Т. М. Влияние железосодержащих инородных тел на окислительно-восстановительные процессы в роговице при моделировании травматического кератита // Офтальмологический журнал. 2010. № 5. С. 66–68.
5. Collins D. W., Coroneo M. T. Removal of Corneal Foreign Bodies: An instructional Model // Ophthalmic Surgery. 1994. Vol. 25. № 2. P. 99–100.

Misyun F. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Vapirov V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Gavrilyuk I. O., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

MISYUN'S MICROSURGICAL COMPLEX FOR REPRODUCTION OF CORNEAL METALLOSIS. III. Microsurgical techniques for inculcation micro particles to the eye's cornea and device for micro photos and videos capture

For the first time microsurgical techniques have been developed for inculcation of micro particles into the eye's cornea with a strong locking mechanism. A developed and manufactured device for micro photos and videos capture (DMPVC) allows performing a multi-view color photos and video capture with a micrometer. Application of the innovative microsurgical technology and new device for micro photo and video capture make it possible to trace metallosis at all stages of its development. A patent claim is filed for microsurgical techniques and DMPVC.

Key words: cornea, eye, microsurgical devices, micro photo/video recording, microsurgery

REFERENCES

1. Dambite G. R. *Metalloz glaza i ego lechenie* [Metallosis of eyes and its treatment]. Moscow, Meditsina Publ., 1971. 195 p.
2. Misyun F. A., Vapirov V. V., Poromova I. Yu., Gavrilyuk I. O. Misyun's microsurgical complex for reproduction and research of corneal metallosis. I. Microsurgical tool for inculcation of micro particles to the eye's cornea of an experimental animal [Mikrokhirurgicheskiy kompleks Misyuna dlya vosproizvedeniya i izucheniya metalloza rogovitsy glaza. I. Microkhirurgicheskiy instrument dlya vnedreniya mikrochastits v rogovitsu glaza eksperimental'nogo zhivotnogo]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2015. № 8 (153). P. 105–110.
3. Misyun F. A., Vapirov V. V., Poromova I. Yu., Gavrilyuk I. O. Misyun's microsurgical complex for reproduction and research of corneal metallosis. II. Microsurgical devices for conducting microsurgical operations and micro photos and videos capture [Mikrokhirurgicheskiy kompleks Misyuna dlya vosproizvedeniya i izucheniya metalloza rogovitsy glaza. II. Ustroystva dlya provedeniya mikrokhirurgicheskikh operatsiy i mikrofotovideofiksatsii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 2 (155). P. 105–109.
4. Usov V. Ya., Zhmud' T. M. Influence of iron-containing foreign bodies on oxidation-reduction processes in the cornea in modeling of traumatic keratitis. [Vliyanie zhelezosoderzhashchikh inorodnykh tel na okislitel'no-vosstanovitel'nye protsessy v rogovitse pri modelirovanii travmaticheskogo keratita]. *Oftal'mologicheskiy zhurnal* [Journal of ophthalmology]. 2010. № 5. P. 66–69.
5. Collins D. W., Coroneo M. T. Removal of Corneal Foreign Bodies: An instructional Model. *Ophthalmic Surgery*. 1994. Vol. 25. № 2. P. 99–100.

Поступила в редакцию 13.05.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 (157). С. 100–109 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 591.8:546.23:599.74

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА СЕРГИНА
кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
cvetnick@yandex.ru

ВИКТОР АЛЕКСАНДРОВИЧ ИЛЮХА
доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологической физиологии животных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
ilyukha@bio.krc.karelia.ru

НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ ТЮТЮННИК
доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
tyutyunnik@krc.karelia.ru

ЕКАТЕРИНА ПЕТРОВНА АНТОНОВА
младший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
antoonkina@rambler.ru

ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА ИЗОФЕРМЕНТНЫЕ СПЕКТРЫ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ И НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ ТКАНЕЙ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ*

Исследовали воздействие нетоксической дозы селенита натрия на изоферментные спектры лактатдегидрогеназы (ЛДГ), активность антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы, уровень восстановленного глутатиона (GSH) и интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях шести органов (печени, почек, сердца, легких, селезенки и скелетной мышцы) у трех видов хищных млекопитающих (норка, лисица и песец), разводимых в неволе. Введение в рацион норок и лисиц дополнительного количества селена не привело к изменению изоферментных спектров ЛДГ в тканях органов. Тем не менее у песцов в печени, почках и сердце отмечается снижение содержания фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2, обладающих высоким сродством к лактату, а в почках и сердце – увеличение доли ЛДГ-4 и ЛДГ-5, ответственных за превращение пирувата в лактат. У норок под влиянием селенита натрия активности ферментов практически не изменились, но содержание GSH увеличилось в почках, легких и селезенке и снизилось в скелетной мышце. У лисиц, получавших селен, отмечено увеличение активности СОД в печени и почках, каталазы – в почках и легких, снижение уровня GSH в сердце и его увеличение в селезенке. У песцов не выявлено влияния препарата на показатели АОС. Селенит натрия не оказал воздействия на уровень ПОЛ у всех изученных видов животных ни в одном из исследованных органов, кроме почек норок, где зафиксировано его снижение. Результаты свидетельствуют о видо- и тканеспецифичном характере влияния нетоксической дозы селенита натрия на млекопитающих.

Ключевые слова: антиоксидантная система, изоферменты лактатдегидрогеназы, селенит натрия, хищные млекопитающие

ВВЕДЕНИЕ

Разводимые в неволе хищные звери должны содержаться на рационе, не только сбалансированном по количеству белков, жиров и углеводов, но и включающем достаточное количество минеральных веществ, которые входят в состав тканей и участвуют в обменных процессах, протекающих в организме. Одним из важнейших биологически активных микроэлементов является селен, способный оказывать влияние на жизнедеятельность клетки как через изменение активности селеносодержащих белков, обладающих антиоксидантными свойствами и участвующих в метаболизме тиреоидных гормонов, так и через редокс-регуляцию множества метаболических функций, что, безусловно, отражается и на состоянии иммунной системы организма [10].

Ряд болезней у человека и животных может быть связан с недостаточным поступлением селена с пищей. Так, при его дефиците в рационе

© Сергина С. Н., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Антонова Е. П., 2016

снижается устойчивость организма к окислительному повреждению, что может сопровождаться развитием патологии, вызванной свободными радикалами и аналогичной Е-авитаминозу, которая характеризуется бесплодием, мышечной дистрофией, дегенерацией печени, повышением проницаемости и ломкости капилляров и др. [3]. Для предотвращения селенодефицитных заболеваний в звероводстве широко используется неорганический препарат селена – селенит натрия Na_2SeO_3 [10], [17]. Токсичными дозами селена в виде селенита натрия считаются уровни 5–10 мг/кг и выше, тогда как в концентрации 0,1 мг/кг в диете животных селен действует как необходимый микроэлемент [18], [19], [20]. Токсический эффект соединений селена связан с образованием меркаптидов с SH-группами ферментов, играющих важную роль в обменных процессах [27].

Одним из SH-содержащих ферментов, который обратимо конвертирует пируват и НАДН в лактат и НАД+, является лактатдегидрогеназа (ЛДГ). Комбинация 2 субъединиц фермента, обозначаемых как Н (от англ. heart – сердце) и М (от англ. muscle – мышца), в разных вариантах дает 5 изоферментов: ЛДГ-1 (НННН), ЛДГ-2 (НННМ), ЛДГ-3 (ННММ), ЛДГ-4 (НМММ) и ЛДГ-5 (ММММ). Изомеры ЛДГ, в составе которых преобладают М субъединицы, характерны для гликолитических скелетных мышц и в анаэробных условиях, поскольку катализируют превращение пирувата в лактат, тогда как изомеры ЛДГ, содержащие Н субъединицы, функционируют в тканях миокарда и в основном в аэробных условиях, конвертируя лактат в пируват.

Регуляторная роль, которая отводится изоферментам ЛДГ, связана с поддержанием в тканях определенного соотношения аэробной и анаэробной продукции АТФ. Изоферменты ЛДГ-1 и ЛДГ-2 обладают сродством к лактату, ЛДГ-4 и ЛДГ-5 – преимущественно к пирувату, тогда как изофермент ЛДГ-3, содержащий равное количество Н и М субъединиц, – к пирувату и лактату в равной степени. Следовательно, соотношение изоферментов ЛДГ служит показателем метаболического состояния клетки, поскольку указывает на то, какой путь синтеза АТФ преобладает в ткани – аэробный или анаэробный [16], [28], [31]. В литературе отсутствуют сведения о влиянии селенита натрия на изоферментные спектры ЛДГ у млекопитающих.

Для регуляции концентрации активных форм кислорода (АФК) клетка использует набор ферментативных и низкомолекулярных антиоксидантов. К их числу относятся супероксиддисмутазы (СОД), катализирующие дисмутацию супероксида в перекись водорода, каталаза и селен-зависимые глутатионпероксидазы (ГПО), разлагающие последнюю. Среди низкомолекулярных антиокислителей важную роль играют глутатион (GSH), токоферолы, каротиноиды и др. [15]. Селен также способен проявлять аналогичные свойства [10], поскольку отмечено активирующее влияние селенита натрия на синтез ГПО у млекопитающих [25], [35].

Кроме того, селен включается в большинство обменных и иммунных процессов, происходящих в организме [33]. Микроэлемент обнаруживается во многих органах, причем его концентрация варьирует в зависимости от количества потребляемого с пищей элемента, а также определяется тканевой спецификой [32].

Ввиду недостаточной изученности механизмов воздействия селенита натрия на млекопитающих, цель работы состояла в изучении влияния нетоксической дозы препарата на компоненты тканевой антиоксидантной системы (АОС) и изоферментные спектры ЛДГ разводимых в неволе норок, лисиц и песцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лабораторные исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Института биологии Карельского научного центра РАН с соблюдением международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных [7]. Объектами исследования явились неполовозрелые представители отряда Carnivora: американские норки (*Mustela vison*, Mustelidae) – темно-коричневый тип стандартной породы; лисицы (*Vulpes vulpes*, Canidae) – тип Пушкинский серебристо-черной породы; песцы (*Alopex lagopus*, Canidae) – вуалевая порода. Животные каждого вида были разделены на 2 группы: контрольную и подопытную. Особи подопытных групп получали с кормом селенит натрия (Na_2SeO_3) из расчета по 0,2 мг/животное. Включение препарата в рацион осуществляли по схеме: 10 дней кормление – 10 дней перерыв, начиная с июля до конца октября. Взвешивание зверей проводили ежемесячно, с 1 июля по 1 октября включительно.

В образцах тканей печени, почек, легких, селезенки, сердечной и скелетной мышц были проанализированы изоферментные спектры ЛДГ, активности антиоксидантных ферментов СОД и каталазы, содержание GSH, а также интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) (по содержанию соединений, реагирующих с тиобар-

битуровой кислотой – ТБК-реактивных продуктов (ТБК-РП)).

Образцы тканей отбирали в период планового забоя животных на звероферме, замораживали и хранили до анализа при –25 °С. Для определения изоферментных спектров ЛДГ, активностей антиоксидантных ферментов, измерения уровня ТБК-РП, а также содержания белка гомогенаты тканей готовили в 0,05 М фосфатном буферном растворе (pH 7,0). После центрифугирования (при 6000 g в течение 15 мин) полученные супернатанты использовали для анализа.

Разделение изоферментов ЛДГ производили методом горизонтального электрофореза на пластинках агарового геля [34] с последующим окрашиванием и сканированием фореграмм для количественной оценки доли каждого изофермента [4].

Активности ферментов измеряли спектрофотометрически: СОД – по модифицированной адренохромной методике [26], каталазы – по количеству разложенной H_2O_2 [12]. За 1 усл. ед. активности СОД принимали количество фермента, способное затормозить реакцию автоокисления адреналина на 50 %, а за 1 ед. активности каталазы – количество мкмоль H_2O_2, разложенной за 1 мин. Содержание белка определяли по методу Лоури [24] с использованием в качестве стандарта бычьего сывороточного альбумина. Удельную активность антиоксидантных ферментов рассчитывали на 1 мг белка.

Содержание GSH определяли по методу Эллмана [29] и выражали в ммоль/100 г ткани. Для этого гомогенаты тканей органов готовили в 0,02 М ЭДТА Na_2, после центрифугирования (в течение 15 мин при 5000 g) к супернатантам добавляли 50 % ТХУ для осаждения белков, затем вновь центрифугировали (15 мин при 3000 g). В полученных супернатантах после добавления 0,4 М трис-буферного раствора и реактива Эллмана (pH полной реакционной смеси составлял 8,0) спектрофотометрически ($\lambda = 412$ нм) определяли уровень GSH.

Уровень ТБК-РП, в число которых входит и малоновый диальдегид – вторичный продукт ПОЛ, измеряли спектрофотометрически при $\lambda =$ 532 нм и выражали в мкмоль/г ткани [21].

Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics. Для сравнения различий между группами применяли непараметрический критерий (U) Вилкоксона – Манна – Уитни. Статистически значимыми считали различия с $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Норки

Почки и сердце норок характеризуются аэробным способом получения энергии, поскольку суммарное содержание ЛДГ-1 и ЛДГ-2 превышает таковое ЛДГ-4 и ЛДГ-5 (табл. 1). В энергообеспечении остальных исследуемых органов, в ЛДГ-спектре которых преобладают изоферменты ЛДГ-4 и ЛДГ-5, либо доминирует анаэробная продукция АТФ, либо в этих органах происходит ресинтез глюкозы из лактата, что характерно для печени и скелетной мускулатуры. Не обнаружено изменений в соотношении изоферментов ЛДГ, кроме снижения доли ЛДГ-3 в печени, у норок, получавших дополнительное количество селена с пищей.

Селенит натрия не привел к изменению активностей антиоксидантных ферментов в тканях органов животных, кроме снижения активности каталазы в печени норок (табл. 2). Это может быть связано с вероятным усилением синтеза селенсодержащего фермента – ГПО – в клетках печени, который обладает более высоким, чем каталаза, сродством к H_2O_2 [3]. Отмечают, что активность ГПО печени крыс регулируется селеновым статусом организма [35].

Содержание GSH в тканях норок оказалось наиболее чувствительным к воздействию препарата показателем: в почках, легких и селезенке отмечено его увеличение, а в скелетной мышечной ткани – снижение (рис. 1).

Содержание ТБК-РП не претерпело изменений под влиянием селенита натрия во всех исследованных органах норок, кроме почек, где зафиксировано его снижение (рис. 2). Эти изменения исследуемых показателей под влиянием препарата свидетельствуют об активации антиоксидантной защиты тканей за счет GSH и, возможно, GSH-зависимых ферментов, таких как селен-содержащая ГПО, глутатион-S-трансфераза и глутатион-редуктаза, которые участвуют в удалении перекиси водорода и восстановлении перекисей липидов, предотвращая их распад до радикалов и продолжения цепи ПОЛ [3]. Активирующее влияние селенита натрия на синтез ГПО, который происходит в почках интенсивнее, чем в других тканях, отмечено также и у других млекопитающих [25], [35].

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о слабом воздействии применяемой дозы селенита натрия на исследуемые показатели у норок. Динамика роста и общий привес животных также не претерпели статистически значимых изменений в ходе эксперимента [6].

Таблица 1

Влияние селенита натрия на изоферментные спектры ЛДГ в тканях органов норок, лисиц и песцов

Вид	Группа	Ткань	Доля изоферментов ЛДГ, % (M ± sem)		
			ЛДГ-1 + ЛДГ-2	ЛДГ-3	ЛДГ-4 + ЛДГ-5
Норка	контрольная, n = 11	печень	3,21 ± 0,46	18,13 ± 0,86	78,66 ± 1,23
		почки	70,42 ± 1,30	23,12 ± 1,03	6,47 ± 0,37
		сердце	46,40 ± 4,95	31,48 ± 3,19	22,12 ± 3,73
		легкие	7,64 ± 1,10	22,40 ± 1,53	69,96 ± 2,54
		селезенка	11,23 ± 0,74	39,74 ± 1,30	49,02 ± 1,69
		ск. м.	4,37 ± 0,23	23,19 ± 1,53	72,43 ± 1,57
	подопытная, n = 11	печень	3,28 ± 0,41	14,85 ± 1,06*	81,87 ± 1,34
		почки	69,76 ± 0,98	24,65 ± 0,61	5,59 ± 0,65
		сердце	44,56 ± 5,28	33,68 ± 1,52	21,76 ± 3,93
		легкие	6,83 ± 1,10	22,54 ± 1,64	70,63 ± 2,61
		селезенка	12,26 ± 0,85	38,69 ± 0,97	49,05 ± 1,62
		ск. м.	4,84 ± 0,30	22,80 ± 1,35	72,36 ± 1,50
Лисица	контрольная, n = 9	печень	13,44 ± 4,68	13,51 ± 0,92	73,05 ± 4,97
		почки	52,35 ± 2,16	18,60 ± 0,58	29,05 ± 2,43
		сердце	81,48 ± 5,31	15,12 ± 4,08	3,40 ± 1,24
		легкие	48,08 ± 1,04	30,44 ± 0,78	21,48 ± 1,27
		селезенка	40,99 ± 1,45	42,98 ± 0,96	16,03 ± 1,98
		ск. м.	25,87 ± 3,16	17,18 ± 2,27	56,95 ± 4,38
	подопытная, n = 11	печень	12,80 ± 1,49	11,55 ± 1,95	75,65 ± 2,64
		почки	54,95 ± 2,34	20,10 ± 0,79	24,95 ± 2,85
		сердце	74,35 ± 6,33	19,69 ± 4,67	5,96 ± 1,69
		легкие	46,48 ± 2,13	30,20 ± 1,01	23,32 ± 2,50
		селезенка	42,01 ± 1,79	41,76 ± 1,04	16,23 ± 1,72
		ск. м.	29,00 ± 4,95	13,52 ± 1,52	57,48 ± 5,85
Песец	контрольная, n = 9	печень	5,72 ± 0,38	9,26 ± 1,40	85,02 ± 1,54
		почки	63,82 ± 3,16	11,45 ± 1,17	24,73 ± 3,21
		сердце	87,99 ± 1,15	9,30 ± 0,97	2,72 ± 0,36
		легкие	40,70 ± 1,71	32,51 ± 0,96	26,79 ± 2,14
		селезенка	34,13 ± 1,74	41,71 ± 1,56	24,17 ± 1,39
		ск. м.	30,55 ± 4,25	18,09 ± 1,95	51,36 ± 3,62
	подопытная, n = 8	печень	3,80 ± 0,70*	10,85 ± 1,45	85,35 ± 1,56
		почки	48,06 ± 3,00**	9,35 ± 1,08	42,59 ± 3,08**
		сердце	43,84 ± 11,45**	32,25 ± 5,53**	23,91 ± 8,27**
		легкие	40,47 ± 2,14	28,15 ± 1,00**	31,38 ± 2,63
		селезенка	34,01 ± 0,79	41,45 ± 1,04	24,54 ± 1,30
		ск. м.	26,00 ± 4,16	12,17 ± 1,30	61,83 ± 5,02

Примечание. ск. м. – скелетная мышца; * – различия достоверны по сравнению с контролем в той же самой ткани: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$.

Таблица 2

Влияние селенита натрия на удельные активности СОД, каталазы в тканях органов норок, лисиц и песцов

Вид	Группа	Ткань	Активности антиоксидантных ферментов, M ± sem	
			СОД, у. е./мг белка	Каталаза, ед./мг белка
Норка	контрольная, n = 16	печень	1,77 ± 0,36	4,38 ± 0,33
		почки	1,20 ± 0,09	0,47 ± 0,04
		сердце	1,03 ± 0,12	0,21 ± 0,03
		легкие	0,73 ± 0,04	0,13 ± 0,02
		селезенка	0,76 ± 0,06	0,15 ± 0,02
		ск. м.	1,28 ± 0,11	0,27 ± 0,03
	подопытная, n = 11	печень	1,83 ± 0,10	3,06 ± 0,34*
		почки	1,21 ± 0,10	0,45 ± 0,03
		сердце	1,10 ± 0,11	0,17 ± 0,02
		легкие	0,95 ± 0,12	0,11 ± 0,03
		селезенка	0,73 ± 0,05	0,34 ± 0,21
		ск. м.	1,44 ± 0,20	0,43 ± 0,10
Лисица	контрольная, n = 10	печень	1,03 ± 0,13	5,18 ± 0,48
		почки	2,98 ± 0,36	0,65 ± 0,08
		сердце	1,81 ± 0,13	0,27 ± 0,05
		легкие	0,55 ± 0,03	0,05 ± 0,01
		селезенка	0,65 ± 0,07	0,16 ± 0,03
		ск. м.	1,57 ± 0,23	0,32 ± 0,12
	подопытная, n = 11	печень	3,26 ± 0,89*	6,15 ± 1,32
		почки	5,97 ± 0,40***	1,79 ± 0,20***
		сердце	1,96 ± 0,13	0,17 ± 0,03
		легкие	0,53 ± 0,05	0,10 ± 0,01**
		селезенка	0,59 ± 0,05	0,19 ± 0,04
		ск. м.	1,27 ± 0,08	0,27 ± 0,03
Песец	контрольная, n = 9	печень	7,19 ± 2,95	9,61 ± 2,16
		почки	1,37 ± 0,16	0,91 ± 0,08
		сердце	1,64 ± 0,13	0,19 ± 0,01
		легкие	0,14 ± 0,04	0,15 ± 0,02
		селезенка	0,56 ± 0,05	0,19 ± 0,02
		ск. м.	1,64 ± 0,62	0,27 ± 0,08
	подопытная, n = 8	печень	4,11 ± 0,71	7,11 ± 3,15
		почки	1,51 ± 0,11	0,96 ± 0,07
		сердце	2,01 ± 0,42	0,29 ± 0,09
		легкие	0,19 ± 0,04	0,11 ± 0,01
		селезенка	0,43 ± 0,04	0,13 ± 0,02
		ск. м.	0,82 ± 0,14	0,19 ± 0,04

Примечание. ск. м. – скелетная мышца; * – различия достоверны по сравнению с контролем в той же самой ткани: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

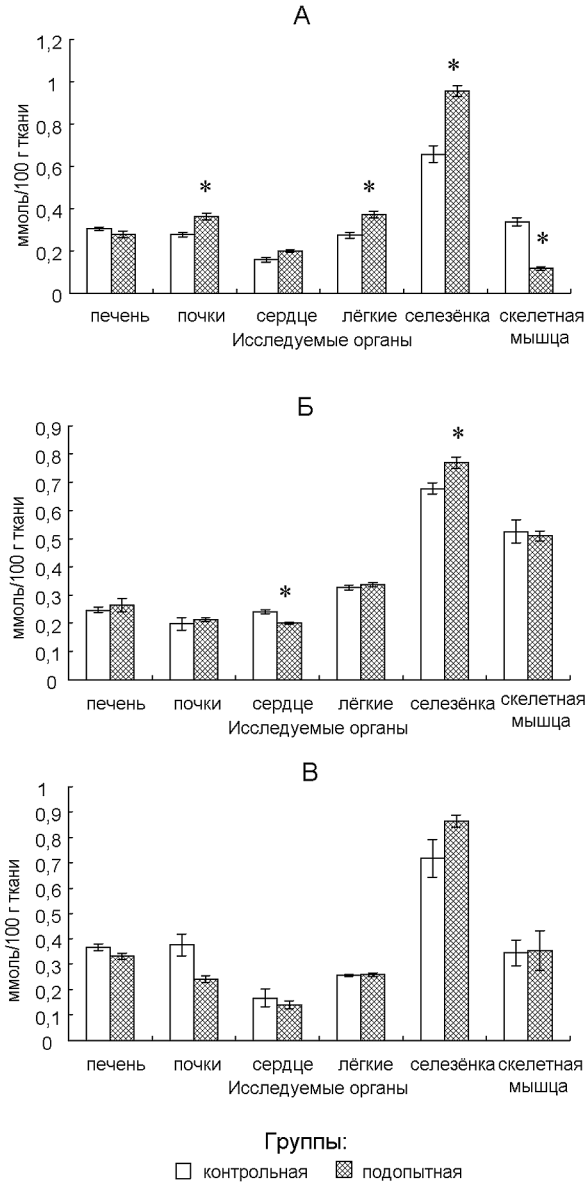


Рис. 1. Влияние селенита натрия на уровень GSH в тканях органов норок (А), лисиц (Б) и песцов (В). Условные обозначения: * – различия достоверны по сравнению с контролем в той же самой ткани ($p < 0,05$)

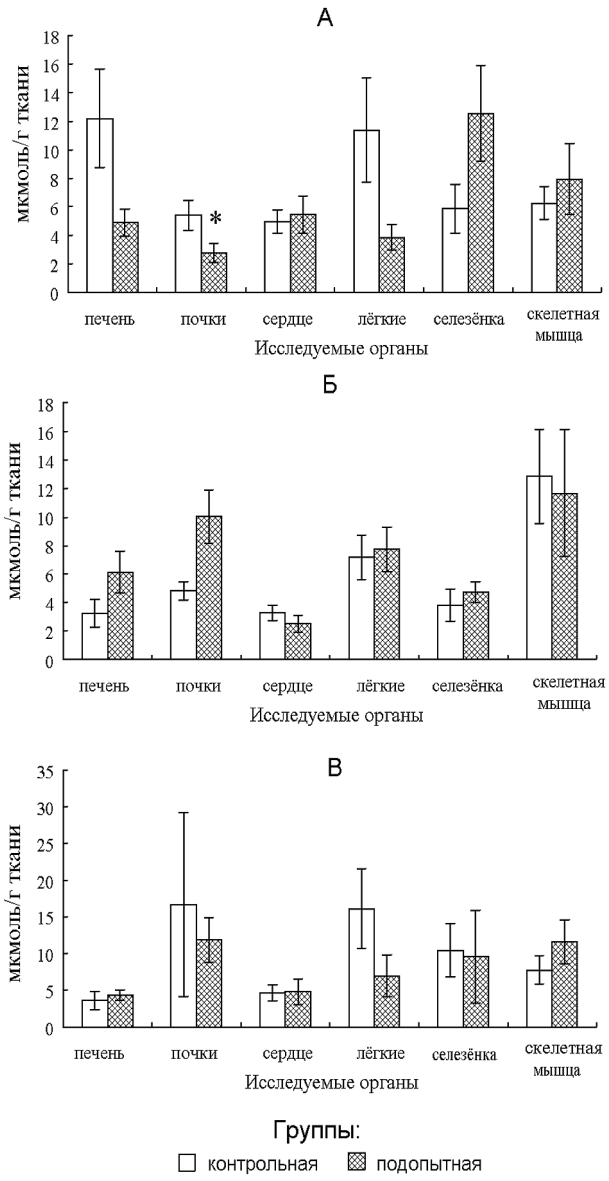


Рис. 2. Влияние селенита натрия на уровень ТБК-РП в тканях органов норок (А), лисиц (Б) и песцов (В). Условные обозначения: * – различия достоверны по сравнению с контролем в той же самой ткани ($p < 0,05$)

Лисицы

В отличие от норок, у которых изоферментные спектры ЛДГ только двух из шести органов (почки и сердце) характеризуются преобладанием фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2 над ЛДГ-4 и ЛДГ-5, у лисиц то же самое свойственно изоферментным спектрам ЛДГ четырех из шести органов (почки, сердце, легкие и селезенка) (см. табл. 1). Напротив, печень и скелетная мышца отличаются доминированием ЛДГ-4 и ЛДГ-5, что характерно для этих тканей большинства млекопитающих [16]. Так же как и у норок, селенит натрия не оказал воздействия на содержание изоферментов ЛДГ в тканях у лисиц (см. табл. 1).

У животных, получавших селен, отмечено увеличение активности СОД в печени и почках и увеличение активности каталазы в почках и легких по сравнению с контрольными особями (см. табл. 2). Эти антиоксидантные ферменты являются индуцибельными: синтез СОД определяется уровнем потребляемого O_2 [11], а синтез каталазы активируется H_2O_2 [8], образующейся как в реакции дисмутации O^-_2, так и в реакциях, катализируемых различными оксидазами. Зафиксированные нами изменения активности ферментов, скорее всего, связаны с увеличением количества их субстратов в соответствующих тканях органов. Почки наряду с печенью являются основ-

ными депо селена в организме млекопитающих, причем если печень содержит лабильные запасы селена, то почки – органы, где преимущественно концентрируется селен при питании бездефицитной по микроэлементу диетой [9], [23]. Почки также являются местом синтеза и запасания некоторых высокоактивных селенопротеинов с последующим высвобождением их в кровяное русло, а также служат в качестве резерва селена в организме после гломерулярной фильтрации и реарбсорбции [14]. Легкие наряду с печенью и почками также характеризуются высокой скоростью обмена селена [23].

Уровень GSH снизился в сердечной мышце и увеличился в селезенке лисиц, получавших препарат с кормом, по сравнению с контрольными особями (см. рис. 1). Вероятно, это объясняется тесной связью GSH, главного внутриклеточного низкомолекулярного антиоксиданта, с метаболизмом селена и проявлением им биологической активности [30].

Содержание ТБК-РП не претерпело изменений под влиянием селенита натрия во всех исследованных органах лисиц, что говорит о том, что препарат не оказал воздействия на интенсивность ПОЛ (см. рис. 2). Перекисное окисление липидов является физиологическим процессом, который происходит в нормальных условиях жизнедеятельности, тем не менее его чрезмерное усиление может привести к деструктивным изменениям в клетках. Это связано с накоплением продуктов, способных инактивировать ферменты мембран, нарушать взаимодействия между белками и липидами в мембранах, образовывать межмолекулярные ковалентные сшивки между молекулами липидов или липидов и белков, изменять вязкость липидной фракции, что препятствует образованию фермент-субстратных комплексов, и т. д. [3].

У подопытных 3-месячных (август) и 4-месячных (сентябрь) самцов лисиц отмечено увеличение прироста живой массы, тогда как у 5-месячных (октябрь) лисиц обоих полов наблюдалась меньшая прибавка живой массы, при этом самцы отличались более низкой массой тела по сравнению с контрольными особями [6]. Известно [22], что как высокие, так и низкие дозы пищевого селена могут вызвать нарушения роста и развития организма млекопитающих. Избыточное потребление селена ведет к ингибированию синтеза гормона роста, недостаточное поступление микроэлемента с пищей вызывает изменение соотношения тиреоидных гормонов – повышение уровня Т4 и снижение Т3 [22]. Возможно, запаздывание в росте лисиц указывает на необходимость изменения дозы препарата.

Песцы

При исследовании особенностей изоферментных спектров ЛДГ тканей органов песцов выявлено, что, как и у лисиц, 4 из 6 исследованных органов (почки, сердце, легкие и селезенка) характеризуются преимущественно аэробным способом получения энергии, тогда как остальные (печень и скелетная мышца) – анаэробным (см. табл. 1). Воздействие селенита натрия выразилось в снижении суммарного содержания фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2 в печени, почках и сердце, увеличении суммарного содержания фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 в почках и сердце, а также увеличении доли ЛДГ-3 в сердце и ее снижении в легких. Эти результаты могут объясняться тем, что действие селена на обмен веществ в организме основано на замедлении интенсивности аэробного окисления глюкозы [1].

В отличие от норок и лисиц, у песцов не зафиксировано воздействия селенита натрия на показатели антиоксидантной защиты тканей и уровень ПОЛ (содержание ТБК-РП) ни в одном из исследуемых органов (см. табл. 2, рис. 1, 2). Высокая устойчивость АОС песцов наряду с чувствительностью системы изоферментов ЛДГ к действию препарата отражает видовые черты функционирования физиологических систем и может быть связана с экологическими особенностями, в которых формировался вид. Песцы приспособлены к условиям Арктики, тогда как лисицы имеют самый обширный географический ареал среди представителей отряда Carnivora [13], в связи с чем обладают высоким адаптивным потенциалом, что, вероятно, и обуславливает различия реакции физиологических систем этих двух видов семейства Canidae на препараты.

Выявлено некоторое сходство влияния селенита натрия на прирост массы тела лисиц и песцов: увеличение этого показателя отмечалось у подопытных 4-месячных самцов песцов по сравнению с контрольными животными [6]. Поскольку в процессе роста организма ведущая роль принадлежит белковому обмену [5], то результаты нашего исследования указывают на интенсификацию синтеза белка у 4-месячных (сентябрь) самцов песцов, получавших селенит натрия. Со второй половины сентября у животных происходит интенсификация углеводного обмена, обусловленная энергетическими тратами на формирование зимнего опушения и отложением подкожного жира, за счет которого в основном и обеспечивается прирост живой массы в осенний период [2].

Как и у 5-месячных (октябрь) лисиц обоих полов, у самцов песцов того же возраста, получавших с кормом селенит натрия, наблюдался меньший привес, подопытные самцы обоих видов отличались более низкой массой тела по сравнению с контрольными особями [6].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что у трех видов хищных млекопитающих наблюдается различная реакция на дополнительное количество селена в рационе. У норок микроэлемент в исследуемой дозе не оказал воздействия на привес и динамику роста, практически не повлиял на систему изоферментов ЛДГ, интенсивность ПОЛ и активности антиоксидантных ферментов, но вызвал изменения содержания важного внутриклеточного антиокислителя GSH. Несмотря на то что у представителей семейства Canidae лисиц и песцов, получавших селенит натрия, наблюдались сходные изменения веса тела, реакция остальных изученных показателей различалась у этих двух видов. У лисиц более чувствительной к действию селена оказалась система антиоксидантной защиты, чем система изоферментов ЛДГ, тогда как у песцов – наоборот.

Тканеспецифичность реакции исследованных показателей животных на селенит натрия обусловлена особенностями влияния препарата на метаболизм определенных тканей и функциональной ролью органа. В таких органах, как печень, почки и легкие, которые участвуют в выведении продуктов метаболизма селена из организма млекопитающих [23], отмечено наибольшее количество изменений исследованных показателей. Тогда как для мышечных тканей выявлена низкая чувствительность показателей АОС и системы изоферментов ЛДГ к действию препарата.

Таким образом, при применении селенита натрия, как и других биологически активных веществ, необходимо учитывать видовые особенности экспериментальных животных, в соответствии с которыми подбирать дозировку препаратов для обеспечения наибольшего проявления ожидаемых результатов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику ИБ КарНЦ РАН Льву Павловичу Смирнову за ценные рекомендации, высказанные при доработке окончательного варианта статьи.

* Работа выполнена на средства федерального бюджета, выделенные на выполнение государственного задания (темы № 50.1, № г. р. 01201358732), и при финансовой поддержке гранта Президента РФ для Ведущей научной школы 1410.2014.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балакирев Н. А. Отбор пушных зверей по эволюционно несвойственным видам кормов и низкопротеиновому кормлению // Информационный вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 212–220.
2. Берестов В. А., Кожевникова Л. К. Ферменты крови пушных зверей. Л.: Наука, 1981. 184 с.
3. Зенков Н. К., Ланкин В. З., Менщикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. М.: МАИК Наука Интерпериодика, 2001. 343 с.
4. Кожевникова Л. К., Тютюнник Н. Н., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изоферменты лактатдегидрогеназы при сезонных адаптациях хищных пушных зверей // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2000. Т. 36. № 1. С. 24–29.
5. Перельдик Н. Ш., Милованов Л. В., Ерин А. Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981. 335 с.
6. Сергина С. Н., Ильина Т. Н., Илюха В. А., Фатышева М. В., Подлепина Л. Г. Особенности функционирования антиоксидантной системы хищных млекопитающих под влиянием селенита натрия // Сельскохозяйственная биология. 2009. № 6. С. 66–72.
7. Этическая экспертиза биомедицинских исследований: Практические рекомендации / Под ред. Ю. Б. Белоусова. М.: Российское общество клинических исследователей, 2005. 156 с.
8. Aebi H. E., Wyss S. R. Acatalasemia // The metabolic basis of metabolic disease. N.-Y.: McGraw-Hill, 1978. P. 1792–1807.
9. Adamowicz A., Trafikowska U., Trafikowska A., Zachara B., Manitius J. Effect of erythropoietin therapy and selenium supplementation on selected antioxidant parameters in blood of uremic patients on long-term hemodialysis // Med. Sci. Monit. 2002. Vol. 8(3). P. CR202–5.
10. Arthur J. R., McKenzie R. C., Beckett G. J. Selenium in the immune system // J. Nutr. 2003. Vol. 133. P. 1457S–1459S.
11. Autor A. P., Stevens J. B. Mechanism of oxygen detoxication in neonatal rat lung tissue // Protochem. and Photobiol. 1978. Vol. 28. P. 775–780.
12. Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195(1). P. 133–140.
13. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs / Edited by C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, D. W. Macdonald. IUCN – The World Conservation Union, 2004. 430 p.
14. Cases J., Vacchina V., Napolitano A., Caporiccio B., Besançon P., Lobinski R., Rouanet J.-M. Selenium from selenium-rich spirulina is less bioavailable than selenium from sodium selenite and selenomethionine in selenium-deficient rats // J. Nutr. 2001. Vol. 131. P. 2343–2350.
15. Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Free Radicals in Biology and Medicine. Oxford: Oxford University Press, 1999. 888 p.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002. 466 p.

17. Ip C. Lessons from basic research in selenium and cancer prevention // J. Nutr. 1998. Vol. 128. P. 1845–1854.
18. Jacobs M., Frost C. Toxicological effects of sodium selenite in Sprague-Dawley rats // J. Toxicol. Environ. Health. 1981. Vol. 8. P. 575–585.
19. Kim Y. Y., Mahan D. C. Comparative effects of high dietary levels of organic and inorganic selenium on selenium toxicity of growing-finishing pigs // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 942–948.
20. Kim Y. Y., Mahan D. C. Effect of dietary selenium source, level, and pig hair color on various selenium indices // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 949–955.
21. Kitabchi A. E., Challoner D. R., Williams R. H. Respiration and lipid peroxidation in tocopherol deficient rat hearts // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1968. Vol. 127. P. 647–650.
22. Köhrle J., Jakob F., Contempré B., Dumont J. E. Selenium, the thyroid, and the endocrine system // Endocrine Reviews. 2005. Vol. 26(7). P. 944–984.
23. Lopez P. L., Preston R. L., Pfander W. H. Whole-body retention, tissue distribution and excretion of selenium-75 after oral and intravenous administration in lambs fed varying selenium intakes // J. Nutr. 1969. Vol. 97. P. 123–132.
24. Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randan R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193(1). P. 265–275.
25. Mahan D. C., Cline T. R., Richert B. Effects of dietary levels of selenium-enriched yeast and sodium selenite as selenium sources fed to growing-finishing pigs on performance, tissue selenium, serum glutathione peroxidase activity, carcass characteristics, and loin quality // J. Anim. Sci. 1999. Vol. 77. P. 2172–2179.
26. Misra H. P., Fridovich F. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247(10). P. 3170–3175.
27. Nogueira C. W., Zeni G., Rocha J. B. T. Organoselenium and organotellurium compounds // Toxicol. Pharmacol. Chem. Rev. 2004. Vol. 104. P. 6255–6285.
28. Philp A., Macdonald L. A., Watt P. W. Lactate – a signal coordinating cell and systemic function // J. Exp. Biol. 2005. Vol. 208. P. 4561–4575.
29. Sedlak J., Lindsay R. H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent // Anal. Biochem. 1968. Vol. 25. P. 192–205.
30. Shen H., Yang C., Liu J., Ong C. Dual role of glutathione in selenite-induced oxidative stress and apoptosis in human hepatoma cells // Free Rad. Biol. Med. 2000. Vol. 28(7). P. 1115–24.
31. Stambaugh R., Post D. Substrate and product inhibition of rabbit muscle lactic dehydrogenase heart (H4) and muscle (M4) isozymes // J. Biol. Chem. 1966. Vol. 241(7). P. 1462–1467.
32. Tiwary A. K., Stegelmeier B. L., Panter K. E., James L. F., Hall J. O. Comparative toxicosis of sodium selenite and selenomethionine in lambs // J. Vet. Diagn. Invest. 2006. Vol. 18. P. 61–70.
33. Toś-Luty S., Obuchowska-Przebirowska D., Latuszyńska J., Musik I., Tokarska-Rodak M. Comparison of histological and ultrastructural changes in mice organs after supplementation with inorganic and organic selenium // Ann. Agric. Environ. Med. 2003. Vol. 10. P. 87–91.
34. Wieme R. Studies on agar-gel electrophoresis. Brussel: Arscia N. V., 1959. 519 p.
35. Yeh J.-Y., Gu Q.-P., Beilstein M. A., Forsberg N. E., Whanger P. D. Selenium influences tissue levels of selenoprotein W in sheep // J. Nutr. 1997. Vol. 127. P. 394–402.

Sergina S. N., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Ilyukha V. A., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Tyutyunnik N. N., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Antonova E. P., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

INFLUENCE OF SODIUM SELENITE ON LACTATE DEHYDROGENASE PATTERNS AND SEVERAL ANTIOXIDANTS IN TISSUES OF CARNIVOROUS MAMMALS

The article is concerned with the effect of nontoxic dose of dietary supplementation of sodium selenite on the lactate dehydrogenase (LDH) patterns, activities of antioxidant enzymes superoxidedismutase (SOD) and catalase, glutathione (GSH) content and lipid peroxidation (LPO) level in six tissues (liver, kidney, heart, lung, spleen and skeletal muscle) of three carnivores (American mink, silver and blue foxes), bred in captivity. Selenium supplementation did not change the LDH patterns in tissues of mink and silver fox, but caused the decrease in LDH-1 and LDH-2 contents in liver, kidney and heart and the increase in LDH-4 and LDH-5 in kidney and heart. In minks fed on sodium selenite, the activities of antioxidant enzymes did not change, but GSH level increased in kidney, lung and spleen and decreased in skeletal muscle. In silver foxes fed the sodium selenite, SOD activity increased in liver and kidney, catalase activity increased in kidney and lung, GSH level decreased in heart and increased in spleen. In blue foxes, no significant differences in antioxidant levels were found between control and experimental groups. Selenium supplementation did not influence the intensity of LPO in all studied animals' tissues except for mink kidney where LPO decreased. Our results indicate species and tissue specific effect of nontoxic dose of dietary selenium on the studied species.

Key words: antioxidant system, isoenzymes of lactate dehydrogenase, sodium selenite, carnivorous mammals

REFERENCES

1. Balakirev N. A. Selection of fur animals for evolutionary unnatural food and for low protein feeding [Otbor pushnykh zverey po evolyutsionno nesvoystvennym vidam kormov i nizkoproteinovomu kormleniyu]. *Informatsionnyy vestnik Vavilovskogo obshchestva genetikov i selektsionerov* [Information bulletin of Vavilov's Society of Geneticists and Breeders]. 2007. Vol. 11. № 1. P. 212–220.

2. Berestov V. A., Kozhevnikova L. K. *Fermenty krovi pushnykh zverey* [Blood enzymes in fur animals]. Leningrad, Nauka Publ., 1981. 184 p.
3. Zenkov N. K., Lankin V. Z., Menshchikova E. B. *Okislitel'nyy stress. Biokhimicheskiy i patofiziologicheskiy aspekty* [Oxidative stress. Biochemical and pathophysiological aspects]. Moscow, MAIK Nauka Interperiodika Publ., 2001. 343 p.
4. Kozhevnikova L. K., Tyutyunnik N. N., Unzhakov A. R., Meldo Kh. I. Lactate dehydrogenase isoenzymes during seasonal adaptations of carnivorous fur animals [Izofermenty laktatdegidrogenazy pri sezonnykh adaptatsiyakh khishchnykh pushnykh zverey]. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii* [Journal of evolutionary biochemistry and physiology]. 2000. Vol. 36. № 1. P. 24–29.
5. Perel'dik N. Sh., Milovanov L. V., Erin A. T. *Kormlenie pushnykh zverey* [Feeding of fur animals]. Moscow, Kolos Publ., 1981. 335 p.
6. Sergina S. N., Il'ina T. N., Ilyukha V. A., Fatysheva M. V., Podlepina L. G. Features of an antioxidant system functioning in carnivorous mammals under the influence of sodium selenite [Osobennosti funktsionirovaniya antioksidantnoy sistemy khishchnykh mlekopitayushchikh pod vliyaniem selenita natriya]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural biology]. 2009. № 6. P. 66–72.
7. *Eticheskaya ekspertiza biomeditsinskikh issledovaniy: Prakticheskie rekomendatsii* [Ethical review of biomedical research: Practical recommendations] / Edited by Yu. B. Belousov. Moscow, 2005. 156 p.
8. Aebi H. E., Wyss S. R. Acatalasemia // The metabolic basis of metabolic disease. N.-Y.: McGraw-Hill, 1978. P. 1792–1807.
9. Adamowicz A., Trafikowska U., Trafikowska A., Zachara B., Manitius J. Effect of erythropoietin therapy and selenium supplementation on selected antioxidant parameters in blood of uremic patients on long-term hemodialysis // Med. Sci. Monit. 2002. Vol. 8(3). P. CR202–5.
10. Arthur J. R., McKenzie R. C., Beckett G. J. Selenium in the immune system // J. Nutr. 2003. Vol. 133. P. 1457S–1459S.
11. Autor A. P., Stevens J. B. Mechanism of oxygen detoxication in neonatal rat lung tissue // Protochem. and Photobiol. 1978. Vol. 28. P. 775–780.
12. Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195(1). P. 133–140.
13. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs / Edited by C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, D. W. Macdonald. IUCN – The World Conservation Union, 2004. 430 p.
14. Cases J., Vacchina V., Napolitano A., Caporiccio B., Besançon P., Lobinski R., Rouanet J.-M. Selenium from selenium-rich spirulina is less bioavailable than selenium from sodium selenite and selenomethionine in selenium-deficient rats // J. Nutr. 2001. Vol. 131. P. 2343–2350.
15. Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Free Radicals in Biology and Medicine. Oxford: Oxford University Press, 1999. 888 p.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002. 466 p.
17. Ip C. Lessons from basic research in selenium and cancer prevention // J. Nutr. 1998. Vol. 128. P. 1845–1854.
18. Jacobs M., Frost C. Toxicological effects of sodium selenite in Sprague-Dawley rats // J. Toxicol. Environ. Health. 1981. Vol. 8. P. 575–585.
19. Kim Y. Y., Mahan D. C. Comparative effects of high dietary levels of organic and inorganic selenium on selenium toxicity of growing-finishing pigs // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 942–948.
20. Kim Y. Y., Mahan D. C. Effect of dietary selenium source, level, and pig hair color on various selenium indices // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 949–955.
21. Kitabchi A. E., Challoner D. R., Williams R. H. Respiration and lipid peroxidation in tocopherol deficient rat hearts // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1968. Vol. 127. P. 647–650.
22. Köhrle J., Jakob F., Contempré B., Dumont J. E. Selenium, the thyroid, and the endocrine system // Endocrine Reviews. 2005. Vol. 26(7). P. 944–984.
23. Lopez P. L., Preston R. L., Pfander W. H. Whole-body retention, tissue distribution and excretion of selenium-75 after oral and intravenous administration in lambs fed varying selenium intakes // J. Nutr. 1969. Vol. 97. P. 123–132.
24. Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randan R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193(1). P. 265–275.
25. Mahan D. C., Cline T. R., Richert B. Effects of dietary levels of selenium-enriched yeast and sodium selenite as selenium sources fed to growing-finishing pigs on performance, tissue selenium, serum glutathione peroxidase activity, carcass characteristics, and loin quality // J. Anim. Sci. 1999. Vol. 77. P. 2172–2179.
26. Misra H. P., Fridovich F. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247(10). P. 3170–3175.
27. Nogueira C. W., Zeni G., Rocha J. B. T. Organoselenium and organotellurium compounds // Toxicol. Pharmacol. Chem. Rev. 2004. Vol. 104. P. 6255–6285.
28. Philp A., Macdonald L. A., Watt P. W. Lactate – a signal coordinating cell and systemic function // J. Exp. Biol. 2005. Vol. 208. P. 4561–4575.
29. Sedlak J., Lindsay R. H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent // Anal. Biochem. 1968. Vol. 25. P. 192–205.
30. Shen H., Yang C., Liu J., Ong C. Dual role of glutathione in selenite-induced oxidative stress and apoptosis in human hepatoma cells // Free Rad. Biol. Med. 2000. Vol. 28(7). P. 1115–24.
31. Stambaugh R., Post D. Substrate and product inhibition of rabbit muscle lactic dehydrogenase heart (H4) and muscle (M4) isozymes // J. Biol. Chem. 1966. Vol. 241(7). P. 1462–1467.
32. Tiwary A. K., Stegelmeier B. L., Panter K. E., James L. F., Hall J. O. Comparative toxicosis of sodium selenite and selenomethionine in lambs // J. Vet. Diagn. Invest. 2006. Vol. 18. P. 61–70.
33. Toś-Luty S., Obuchowska-Przebirowska D., Latuszyńska J., Musik I., Tokarska-Rodak M. Comparison of histological and ultrastructural changes in mice organs after supplementation with inorganic and organic selenium // Ann. Agric. Environ. Med. 2003. Vol. 10. P. 87–91.
34. Wieme R. Studies on agar-gel electrophoresis. Brussel: Arscia N. V., 1959. 519 p.
35. Yeh J.-Y., Gu Q.-P., Beilstein M. A., Forsberg N. E., Whanger P. D. Selenium influences tissue levels of selenoprotein W in sheep // J. Nutr. 1997. Vol. 127. P. 394–402.

Поступила в редакцию 25.12.2015

№ 4 (157). С. 110–117 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 581.5; 58.051

АНЖЕЛИКА ЮРЬЕВНА ТЕПТИНА
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
ateptina@gmail.com

АЛЕКСАНДР ГЕННАДЬЕВИЧ ПАУКОВ
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
alexander_paukov@mail.ru

МАРИЯ ВИТАЛЬЕВНА МОРОЗОВА
кандидат химических наук, доцент кафедры аналитической химии Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
morphey_usu@mail.ru

АККУМУЛЯЦИЯ NI ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМЕЙСТВА BRASSICACEAE НА ПОЧВАХ УЛЬТРАОСНОВНЫХ ПОРОД ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА*

Обсуждается влияние геохимии ультраосновных почвообразующих пород на содержание химических элементов в почвах и растениях. Отмечено сходство геохимического состава ультраосновных (серпентинитовых) почв Среднего и Южного Урала с ультраосновными почвами других регионов мира. Исследованные почвы содержат относительно высокие концентрации Ni, Mg и других металлов и низкие – Ca; соотношение Mg/Ca всегда выше 1. Рассмотрена способность 13 представителей семейства Brassicaceae накапливать Ni в надземных побегах на естественно обогащенных металлами почвах ультраосновных пород. Девять исследованных видов являются исключителями и не накапливают Ni, три вида (*Alyssum litvinovii* Knjaz., *Noccaea thlaspidioides* (Pall.) F. K. Mey., *Alyssum tortuosum* Waldst. & Kit. ex Willd.) являются гемиаккумуляторами, накапливая менее 0,01 % Ni в надземных побегах, и один вид (*Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.) отнесен к гипераккумуляторам. Способность *A. obovatum* накапливать значительные концентрации Ni отмечена для всех исследованных ультраосновных массивов Южного и Среднего Урала. Для *A. tortuosum* было обнаружено значительное межпопуляционное варьирование накопления Ni в побегах. Особи популяции Хабарнинского массива накапливают Ni выше 0,01 %, проявляя гипераккумуляционные способности.

Ключевые слова: гипераккумуляция, тяжелые металлы, почвы ультраосновных пород, никель, Alyssum, Noccaea, Brassicaceae

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних десятилетий активно обсуждаются проблемы, связанные с особенностями экологии растений, произрастающих на ультраосновных горных породах (серпентинитах) [11], [14], [21]. Почвы ультраосновных пород во всем мире считаются стрессовыми условиями для произрастания растений и характеризуются недостаточным содержанием основных питательных элементов, в том числе Ca, и высоким уровнем тяжелых металлов (Ni, Co, Cr и др.) в концентрациях, потенциально токсичных для растений. Хотя в разных почвенно-климатических условиях концентрации химических элементов в почвах и их подвижность могут несколько варьировать, в целом особенности геохимии серпентинитовых почв остаются постоянными. Кроме неблагоприятного минерального состава, наблюдается постоянный недостаток влаги, интенсивная инсоляция и значительный перепад температур на поверхности почвы. В результате складываются крайне суровые условия для существования растений, что приводит к формированию так называемого серпентинитового синдрома, обусловленного действием комплекса негативных факторов на ультраосновном субстрате [10], [11], [16].

В процессе эволюции растения выработали ряд стратегий, позволяющих им произрастать в условиях повышенного содержания металлов в почве. A. Baker [5], исследуя содержание никеля в растениях, предложил выделять следующие виды: исключители, индикаторы и аккумуляторы. *Исключители* обладают механизмами, препятствующими поглощению и проведению Ni из корней в надземную массу. Концентрация металла в надземных тканях *индикаторов* может быть повышенной (до 100 мг/кг сухой массы) и

© Тептина А. Ю., Пауков А. Г., Морозова М. В., 2016

коррелирует с уровнем его содержания в почве. Для *аккумуляторов* характерно повышенное содержание Ni в надземных тканях (> 100 мг/кг). В дальнейшем была выделена группа *гипераккумуляторов* [12] – видов, способных накапливать значительные концентрации Ni (> 1000 мг/кг), а термин *аккумуляторы* [7] или *гемиаккумуляторы* [9] было предложено применять для растений, накапливающих от 100 до 999 мг/кг сухой массы. Для других металлов также были установлены градации в их накоплении в надземной массе, так, гипераккумуляторы способны накапливать Cd более 100 мг/кг, Co, Cu, Pb – 1000 мг/кг, Mn, Zn – 10000 мг/кг сухой массы [18].

В мире известно более 500 таксонов, способных накапливать повышенные концентрации тяжелых металлов (As, Cd, Co, Cr, Cu, Mn, Ni, Pb, Sb, Se, Tl, Zn) в надземной массе [20], [23]. Гипераккумуляторы тяжелых металлов распространены на обогащенных металлами почвах в тропическом и умеренном климате, известны представители из Южной Африки, Новой Каледонии, Латинской и Северной Америки, Европы [6], [18]. Большинство гипераккумуляторов встречаются на почвах ультраосновных пород.

Более 75 % известных гипераккумуляторов тяжелых металлов накапливают Ni, остальные накапливают Zn, Pb, Cd, Co, Cu, Mn или Se [20]. Ряд гипераккумуляторов способны накапливать более одного металла. Около 25 % известных сегодня гипераккумуляторов относятся к семейству Brassicaceae, большинство из них являются представителями родов *Alyssum* и *Noccaea*, в основном они накапливают Ni, реже другие металлы. Значение таких видов для фиторемедиации загрязненных почв трудно переоценить. В условиях умеренного климата растения, накапливающие металлы, встречаются редко, в связи с этим актуальным становятся поиск новых видов и изучение особенностей накопления видами металлов. Исследования накопления Ni в надземной массе растений в России ранее проводились на Полярном Урале [1], Кавказе [2] и Чукотке [3].

Цель нашего исследования – выявление особенностей накопления Ni представителями семейства Brassicaceae на ультраосновных породах Южного и Среднего Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в петрофитно-степных сообществах ультраосновных массивов от 57º50’ до 51º00’ с. ш. На Среднем Урале были исследованы Алапаевский и Пышминский, на Южном Урале – Сугомакский, Карабашский, Ильменский, Калканский, Миндякский, Кракинский, Ишкининский, Халиловский и Хабарнинский ультраосновные массивы (табл. 1). Исследованные массивы принадлежат к офиолитовой (альпинотипной) формации, первичные породы в них представлены гарцбургитами, дунитами, реже – лерцолитами [13].

Исследовались открытые участки массивов, занятые петрофитно-степной растительностью со слаборазвитыми сильнощебнистыми почвами. Исследования проводились по стандартной методике на пробных площадках 10 м^2. Все представители семейства Brassicaceae, произрастающие в петрофитно-степных сообществах, в полевых условиях предварительно были проанализированы на повышенное содержание Ni в надземных тканях с использованием полуколичественного диметилглиоксимового теста: фрагмент листовой пластинки раздавливался на фильтровальной бумаге, предварительно смоченной диметилглиоксимом (1% раствор в этаноле). Диметилглиоксим с солями Ni образует красный нерастворимый осадок диметилглиоксимата ни-

Таблица 1

Характеристика исследованных ультраосновных массивов

№	Массив	Координаты	Высота (м)	Горные породы
1	Хабарнинский	51°10.99’N,58°11.47’E	300–400	серпентинит
2	Халиловский	51°24.74’N,58°09.07’E	300–400	дунит, гарцбургит
3	Ишкининский	51°27.26’N,58°17.70’E	300–400	гарцбургит
4	Кракинский	53°50.57’N,58°40.70’E	750–950	гарцбургит
5	Миндякский	54°01.19’N,58°46.77’E	500–600	пироксенит
6	Калканский	54°24.18’N,59°22.93’E	500–600	гарцбургит, дунит
7	Ильменский	55°08.14’N,60°13.97’E	250–350	серпентинит
8	Карабашский	55°29.16’N,60°15.22’E	500–600	гарцбургит
9	Сугомакский	55°45.06’N,60°26.95’E	650–750	серпентинит
10	Пышминский	56°50.05’N,60°54.61’E	200–250	гарцбургит
11	Алапаевский	57°44.37’N,61°28.59’E	100–150	гарцбургит, дунит

келя – $(C_4H_7O_2N_2)_2Ni$, являющегося внутрикомплексным соединением. Окрашивание свидетельствует о повышенном содержании Ni в тканях растений [19].

В лаборатории были проведены исследования способности накопления Ni 13 представителями семейства Brassicaceae – 6 многолетних видов (*Alyssum obovatum*, *A. tortuosum*, *A. litvinovii*, *A. lenense*, *Noccaea thlaspidioides*, *Cardaria draba*) и 7 одно- и малолетних видов (*A. turkestanicum*, *Lepidium densiflorum*, *L. ruderale*, *L. perfoliatum*, *Camelina microcarpa*, *Erysimum canescens*, *Thlaspi arvense*).

В пределах исследованных массивов было собрано по 5–10 проб надземных побегов каждого из исследованных видов. Из-под каждого растения были взяты пробы почв из корнеобитаемого слоя на глубине 0–10 см, очищены от остатков органики и камней, высушены до воздушно-сухого состояния, затем просеяны через сито 1 мм. Для собранных образцов была определена актуальная кислотность по стандартной методике. Для дальнейшего анализа пробы почвы просеивались через сито 0,25 мм. Пробы почвы и побеги растений высушивались в сушильном шкафу и взвешивались. Полученные пробы озолялись с 1 мл HF, 5 мл HNO_3, 2 мл HCl и 2 мл воды в системе микроволновой пробоподготовки. После обработки стаканы с содержимым охлаждали до комнатной температуры, добавляли 7 мл 4 % борной кислоты, количественно переносили в мерную колбу вместимостью 25 мл и доводили до метки деионизированной водой. Полученный раствор анализировали на атомно-эмиссионном спектрометре с индуктивно-связанной плазмой iCAP 6500 Thermo Scientific методом градуировочного графика. Оценку результатов проводили методами статистического анализа с использованием программы Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенный покров на выходах ультраосновных горных пород значительно отличается от зонального типа почв. Процессы формирования почвы на каменистом субстрате зависят от многих факторов: климата, времени, рельефа, биотического фактора, а также химического состава материнской породы. В результате совместного действия этих факторов на выходах ультраосновных горных пород формируются примитивно-щебнистые, грубоскелетные почвы. По характеру гидротермического режима почвообразования почвы склонов относятся к субаридно-субгумидным (степным, ксеролесым) с содержанием гумуса в горизонте А до 5–7 %. Геохимические особенности почв определяются особенностями подстилающих пород. На Среднем и Южном Урале формирование ультраосновных почв происходит на магматических интрузивных горных породах – дунитах (состоящих преимущественно из зерен оливина), пироксенитах (состоящих из пироксена), перидотитах (образованных из оливина и пироксена), а также на метаморфических горных породах – серпентинитах (состоящих из серпентина, образующегося из оливинсодержащих магматических горных пород) [13].

В целом для почв исследованных массивов нами было отмечено низкое содержание основных макроэлементов, таких как Ca, высокие концентрации Fe, Mg, Ni, Mn, Cr, Cu и Zn и высокие значения соотношения Mg/Ca (табл. 2). Повышенные концентрации Fe и Mg в пробах почвы обусловлены геохимией пород, основу которых составляет железо-магниевый минерал оливин. В почвах нами отмечено значительное варьирование Mg (0,8–5,7 %). Уровень содержания Ca по сравнению с Mg в большинстве исследованных почв был крайне низок. Ограниченная доступность Ca считается важным фактором, определяющим формирование серпентинитовой флоры во всем мире. Концентрация этого металла в пробах почвы варьировала от 0,06 до 9,9 %, что является вполне типичным для почв ультраосновных пород мира [20]. Соотношение Mg/Ca во всех пробах превышало 1,0, максимальные значения достигли 82,37. Ультраосновные почвы Среднего и Южного Урала обладают нейтральной или слабощелочной реакцией среды, варьирующей в небольших пределах от 6,14 до 8,19, что также соответствует литературным данным [17].

Концентрации отдельных химических элементов в почвах варьируют как внутри массивов, так и между ними. Самые высокие концентрации Mg были отмечены на Южном Урале (Хабарнинский, Халиловский, Ишкининский и Калканский массивы), а также в Пышминском массиве на Среднем Урале. Высокие концентрации Fe зафиксированы для Кракинского, Миндякского и Хабарнинского массивов. Максимальные концентрации Ni в почвах массивов отмечены в Хабарнинском (1454 мг/кг) и Пышминском (4086 мг/кг) массивах, при возможном диапазоне варьирования, известном для почв ультраосновных пород от 500 до 8000 мг/кг [20]. Максимальные концентрации Zn в почве (325 мг/кг) были зафиксированы в Сугомакском массиве. Вдвое меньшие концентрации характерны для Калканского (176 мг/кг) и Ишкининского (154 мг/кг) массивов. Содержание Co достигало 110 мг/кг в Ишкининском и 93 мг/кг в Миндякском массивах, максимальные концентрации Cr были зафиксированы

Таблица 2

Среднее содержание элементов в почвах ультраосновных массивов, мг/кг

№ массива*	Ca	Fe	Mg	Cd	Co	Cr	Cu	Mn	Ni	Zn	Mg/Ca
1	5275,97	17306,35	34587,24	0,21	54,88	136,89	39,84	786,51	667,40	46,78	6,64
2	3416,86	19818,10	48701,51	0,46	62,51	473,63	52,99	617,67	706,81	71,33	14,32
3	3312,82	22956,65	50670,05	0,84	86,50	229,73	165,00	1040,61	649,73	101,03	15,52
4	2110,40	29147,22	29039,96	0,01	68,43	260,61	13,64	981,08	777,69	41,56	13,89
5	4865,28	26292,37	15298,86	0,08	72,19	429,98	23,55	1306,51	471,44	49,56	3,35
6	4816,23	17534,08	38251,73	0,69	54,52	329,98	52,21	1387,29	524,45	137,22	8,01
7	3790,50	7986,10	28892,06	0,13	40,81	123,57	33,46	626,13	630,02	96,99	7,72
8	3843,62	51294,17	45803,49	23,17	71,04	–	3634,08	1589,77	863,66	2556,07	11,92
9	4196,73	13025,98	11278,99	1,82	53,04	309,47	53,22	1066,79	473,73	154,47	2,84
10	1137,17	9256,09	45127,74	0,01	42,38	213,13	20,39	1290,09	1027,50	31,18	44,33
11	3455,35	8590,51	10662,34	0,15	36,71	122,18	26,11	977,61	591,79	90,01	3,13
Max	9920,71	30417,13	56763,37	4,6	109,89	582,92	247,23	1871,83	1453,02	324,63	82,37
Min	645,45	5407,33	8200,19	0,01	20,70	41,78	11,55	447,13	150,27	29,18	2,10

Примечание. * – номера массивов в данной и последующих таблицах приведены в соответствии с табл. 1.

в Миндякском и Калканском массивах (583 и 432 мг/кг соответственно). По своему составу почвы Хабарнинского, Миндякского, Алапаевского и Сугомакского массивов наиболее близки типичному составу почв серпентинитов [20]. Значительные концентрации металлов были отмечены в почвах Карабашского ультраосновного массива, находящегося в зоне непосредственного влияния Карабашского медеплавильного комбината, уже более столетия загрязняющего атмосферу выбросами SO_2 и пылью, содержащей тяжелые металлы. В почвах Карабашского массива были отмечены повышенные концентрации Fe, Cu и Zn. Содержание химических элементов в почвах ультраосновных массивов представлено в табл. 2.

Несмотря на то что почвы ультраосновных пород Южного и Среднего Урала демонстрируют сходство химического состава с ультраосновными почвами других регионов мира, уровни содержания металлов (Fe, Mg, Cr, Ni и др.) остаются вблизи или на нижней границе показателей, характерных для ультраосновных почв в мире.

Своеобразие геохимии почв ультраосновных пород определяет состав и потенциальную доступность элементов для растений. Большинство исследованных видов показали низкие уровни накопления Ni в надземных побегах (табл. 3). Девять из тринадцати видов не поглощают избыточного количества металлов из почвы, что позволяет говорить о них, как об *исключителях*. В основном низкие значения были зафиксированы для одно-, двулетних растений. Среди многолетних видов к исключителям относится *Alyssum lenense* из секции *Alyssum* (9,1–54,99 мг/кг).

Остальные виды показали тенденцию к значительному накоплению Ni в надземных побегах. Высокие концентрации Ni были показаны для многолетних представителей рода *Alyssum*, и особенно для *A. obovatum*. Этот вид является *гипераккумулятором* Ni, показывающим высокие уровни накопления во всех исследованных нами ультраосновных массивах. Наибольшие концентрации были отмечены для растений Кракинского массива (6008 мг/кг), немного меньшее количест-

Таблица 3

Максимальные концентрации Ni, зафиксированные в надземной массе представителей семейства Brassicaceae на почвах ультраосновных пород

Представитель	Жизненная форма	Содержание Ni, мг/кг
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	Многолетник	6008,00
Alyssum tortuosum Waldst. & Kit. ex Willd.	Многолетник	1789,34
Noccaea thlaspidioides (Pall.) F. K.Mey.	Многолетник	232,00
Alyssum litvinovii Knjaz.	Многолетник	160,61
Alyssum lenense Adams	Многолетник	54,99
Cardaria draba (L.) Desv.	Многолетник	19,22
Lepidium densiflorum Schrad.	Одно-, двулетник	15,98
Camelina microcarpa Andrz.	Однолетник	11,63
Erysimum canescens Roth	Двулетник	10,96
Alyssum turkestanicum Regel & Schmalh.	Однолетник	5,06
Thlaspi arvense L.	Однолетник	4,38
Lepidium ruderale L.	Однолетник	3,46
Lepidium perfoliatum L.	Однолетник	1,59

во содержится в пробах Пышминского (3038 мг/кг) и Миндякского (2128 мг/кг) массивов. Способность *A. obovatum* накапливать значительные концентрации Ni отмечалась ранее для Полярного Урала, Чукотки и других регионов мира [1], [3], [22].

В целом на Южном Урале содержание Ni у *A. obovatum* достоверно выше, чем значения, полученные нами для массивов Среднего Урала. Более высокие концентрации Ni отмечены в южных районах и не коррелируют с уровнем содержания Ni в почве. Возможно, это связано с большей аридностью климата на Южном Урале и косвенно может служить подтверждением гипотезы, связывающей способность к гипераккумуляции никеля с повышенной засухоустойчивостью вида [8].

Значительное превышение концентрации практически для всех металлов было отмечено для *A. obovatum* в пределах Карабашского ультраосновного массива, что обусловлено значительными концентрациями загрязняющих веществ в почве, однако растения из этой точки существенно не отличались от остальных по уровню накопления никеля (табл. 4).

Повышенный уровень накопления Ni в надземных побегах отмечен для *Alyssum tortuosum* на Южном Урале. В пределах Хабарнинского массива этот вид показывает уровни накопления, близкие к значению видов-гипераккумуляторов, содержание Ni в надземной массе растений варьировало от 354,71 до 1789,34 мг/кг. В большей части исследованных популяций этот вид продемонстрировал себя как *гемиаккумулятор*, показывая, по сравнению с Хабарнинским массивом, в два раза меньшие концентрации – максимум составил для растений Халиловского массива 741,44 мг/кг и 514,86 мг/кг для особей Ишкининского массива. Таким образом, мы можем говорить о наличии межпопуляционной изменчивости в уровнях накопления Ni данным видом.

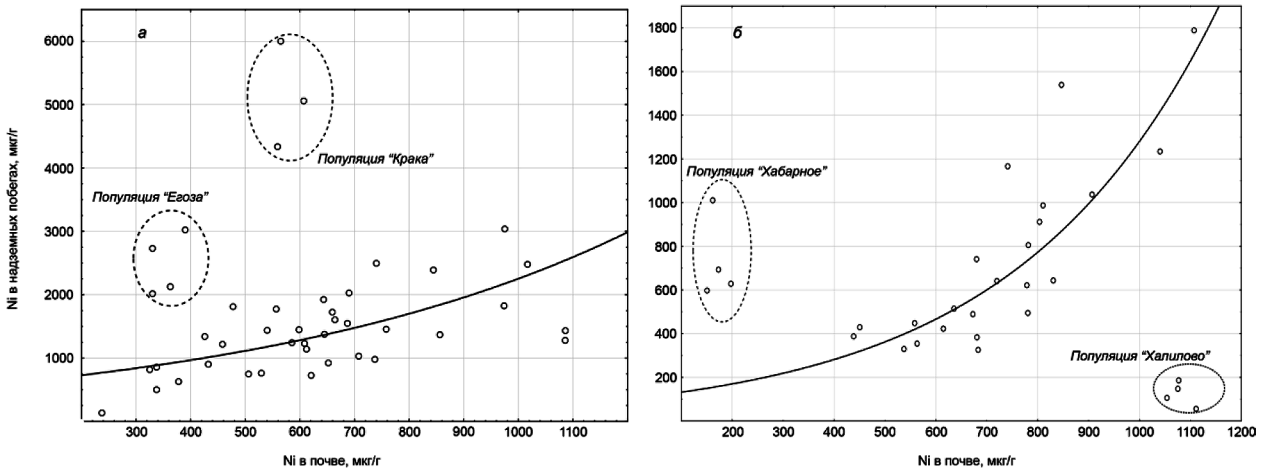
К группе гемиаккумуляторов также можно отнести *Alyssum litvinovii* и *Noccaea thlaspidioides*, продемонстрировавших повышенный уровень накопления Ni. Концентрации Ni для *A. litvinovii* варьировали от 131,43 до 160,61 мг/кг, для *N. thlaspidioides* – от 158,86 до 231,64 мг/кг сухой массы. Анализ проб *N. thlaspidioides* также показал повышенное содержание Zn, диапазон значений которого составил 159,04–250,54 мг/кг. Так как для данных видов были изучены популяции только в пределах одного из известных массивов, дальнейшие исследования позволят детальнее проанализировать способность к накоплению Ni.

Alyssum obovatum, *A. tortuosum* и *A. litvinovii*, продемонстрировавшие повышенное накопление Ni в надземных побегах, относятся к секции *Odontarrhena*, для представителей этой секции в мире давно известна способность к гипераккумуляции Ni [18]. Еще один вид – *Noccaea thlaspidioides* (*Thlaspi cochleariforme* DC.) [4], [15], для которого нами были зафиксированы повышенные концентрации Ni, относится к секции *Pterotropis* и также имеет ряд родственных видов, являю-

Таблица 4

Средние концентрации химических элементов в надземных побегах растений почв ультраосновных пород (мг/кг сухой массы)

№ массива	Ca	Fe	Mg	Cd	Co	Cr	Cu	Mn	Ni	Zn
Alyssum tortuosum										
1	23638	288	1078	0,07	3,08	40,84	5,31	22,85	850,47	18,39
2	20361	461	1659	0,15	3,01	35,17	5,27	24,12	368,50	14,24
3	27308	339	1245	0,13	7,05	29,53	7,26	30,63	429,18	16,62
Alyssum obovatum										
4	20666	420	1859	0,13	3,59	35,44	4,05	22,73	1948,85	20,99
5	18306	291	1203	0,20	2,45	36,93	4,06	18,63	1583,00	26,48
6	22104	233	1310	0,15	1,20	33,84	5,24	21,73	964,62	33,21
7	22009	290	1982	0,15	1,84	33,68	4,40	29,25	1349,97	25,50
8	34920	903	5145	5,76	6,67	–	188	28,38	934,83	566,75
9	16000	407	1399	0,52	12,90	31,19	5,65	154,25	915,28	83,96
10	17637	929	2654	0,24	3,80	49,41	6,01	108,40	2011,82	27,05
11	12039	358	2416	0,37	1,53	36,42	4,13	37,08	1133,16	47,77
Noccaea thlaspidioides										
9	4758	173	957	1,85	25,45	5,10	17,11	103,25	91,92	1,85
Alyssum litvinovii										
2	26725	2077	2491	0,14	4,94	42,63	11,16	44,22	144,87	14,08



Зависимость содержания Ni в почве и надземной массе растений для а) *Alyssum obovatum* и б) *A. tortuosum*

щихся гипераккумуляторами тяжелых металлов [1], [18].

Проведенный корреляционный анализ показал, что уровни концентрации Ni в целом связаны с содержанием их в почве (рисунок). Для большинства популяций *Alyssum obovatum* и *A. tortuosum* была установлена прямая либо экспоненциальная зависимость содержания Ni в надземной массе и почве. Исключением стали две популяции *A. obovatum* из Сугомакского и Кракинского массивов и две популяции *A. tortuosum* из Хабарнинского и Халиловского массивов, которые характеризовались нетипичным для данных видов уровнем накопления Ni. Особи популяций Сугомакского, Кракинского и Хабарнинского ультраосновных массивов отличаются высоким содержанием Ni в надземной массе, тогда как популяция Халиловского массива – пониженными.

ВЫВОДЫ

1. Проведенный анализ показал, что геохимические характеристики почв ультраосновных пород Среднего и Южного Урала в целом схожи с особенностями ультраосновных почв других регионов мира. Исследованные почвы характеризуются типично ультраосновными свойствами, проявляющимися в низком содержании основных макроэлементов (Ca, K, P, Na), высоких концентрациях Fe, Mg, Ni и Mn и повышенных Cr, Mg, Cu и Zn. Низкое содержание в почвах Ca и высокие концентрации Mg проявляются в смещении соотношения Mg/Ca в сторону Mg, что также характерно для почв ультраосновных пород.

2. Способность накопления тяжелых металлов характерна исключительно для многолетних растений. На Южном и Среднем Урале выявлен один гипераккумулятор Ni (*Alyssum obovatum*) и три гемиаккумулятора Ni (*A. tortuosum*, *A. litvinivii*, *Noccaea thlaspidioides*). Остальные виды оказались исключителями.

3. Для *A. tortuosum* было отмечено значительное межпопуляционное варьирование уровней накопления Ni, особенно высокие концентрации были зафиксированы в популяциях Хабарнинского ультраосновного массива, особи которых показали способность к гипераккумуляции Ni в надземных побегах.

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-13146А и частично программы 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.A03.21.0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В. Микроэлементный состав растений Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Экология. 2013. Т. 44. № 2. С. 90–98.
2. Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В., Калимова И. Б., Беляева А. И. Аккумуляция и гипераккумуляция тяжелых металлов видами крестоцветных в природных и экспериментальных условиях // Современная ботаника в России: Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Тольятти, 2013. Т. 2. С. 196–197.
3. Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Катаева Н. В. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера»: Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 204–205.
4. Al-Shehbaz I. A. A synopsis of the genus *Noccaea* (Coluteocarpeae, Brassicaceae) // Harvard Papers in Botany. 2014. Vol. 19. № 1. P. 25–51.
5. Baker A. J. M. Accumulators and excluders: strategies in the response of plants to trace metals // J. Plant Nutr. 1981. Vol. 3. P. 643–654.

6. Baker A. J. M., Brooks R. R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements – a review of their distribution, ecology and phytochemistry // Biorecovery. 1989. Vol. 1. P. 81–126.
7. Berazain R. Notes on tropical American nickel hyperaccumulating plants // Ultramafic Rocks: Their Soils, Vegetation, and Fauna. St. Albans, Science Reviews Ltd, 2004. P. 255–258.
8. Boyd R. S. Ecology of metal hyperaccumulation // New Phytologist. 2004. Vol. 162. P. 563–567.
9. Boyd R. S., Jaffré T. Elemental concentrations of eleven New Caledonian plant species from serpentine soils: elemental correlations and leaf age effects // Northeastern Naturalist. 2009. Vol. 16. P. 93–110.
10. Brady K. U., Kruckeberg A. R., Bradshaw H. D. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 36. P. 243–266.
11. Brooks R. R. Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach. Discorides Press, USA, 1987. 332 p.
12. Brooks R. R. Plants that hyperaccumulate heavy metals. Wallingford, CAB International, 1998. 380 p.
13. Fershtater G. B., Montero P., Borodina N. S., Pushkarev E. V., Smirnov V. N., Bea F. Uralian magmatism: an overview // Tectonophysics. 1997. Vol. 276. P. 87–102.
14. Kazakou E., Dimitrakopulos P. G., Baker A. J. M., Reeves R. D., Troumbis F. Y. Hypoyhesis, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level // Biol. Rev. 2008. Vol. 83. P. 495–508.
15. Koch M., Al-Shehbaz I. A., Mummenhoff K. Molecular systematics, evolution, and population biology in the mustard family (Brassicaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 90. P. 151–171.
16. Kruckeberg A. R. California serpentines: flora, vegetations, geology, soils and management problems // University of California Publications in Botany. 1984. Vol. 78. P. 1–180.
17. Proctor J. Plant ecology of serpentine II. Plant response to serpentine soils // J. of Ecology. 1971. Vol. 59. P. 397–410.
18. Reeves R. D. Hyperaccumulation of trace elements by plants // Phytoremediation of metal-contaminated soils / Proceedings of the NATO Advanced Study Institute, Třešť Castle, Czech Republic, 18–30 August 2002. NATO Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences 68. Berlin: Springer, 2005. P. 25–52.
19. Reeves R. D., Baker A. J. M., Borhidi A., Berazain R. Nickel hyperaccumulation in the serpentine flora of Cuba // Annals of Botany. 1999. Vol. 83. P. 29–38.
20. Reeves R. D., Baker A. J. M. Metal-accumulating plants // Phytoremediation of toxic metals: using plants to clean up the environment. NY, John Wiley & Sons Inc., 2000. P. 193–229.
21. Roberts B. A., Proctor J. The ecology of areas with serpentinized rocks: a world view. Kluwer Academic Publishers, 1992. 440 p.
22. Teptina A., Paukov A. Nickel accumulation by species of *Alyssum* and *Noccaea* (Brassicaceae) from ultramafic soils in the Urals, Russia // Australian Journal of Botany. 2015. Vol. 63. P. 78–84.
23. Van der Ent A., Baker A. J. M., Reeves R. D., Pollard A. J., Schat H. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction // Plant and Soil. 2013. Vol. 362. № 1–2. P. 319–334.

Teptina A. Yu., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Paukov A. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Morozova M. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

ACCUMULATION OF NI BY SPECIES OF BRASSICACEAE ON ULTRAMAFIC SOILS IN THE SOUTHERN AND MIDDLE URALS

The study investigates the influence of geochemistry of ultramafic rocks on elemental composition of soils and plants. An ability of 13 species of Brassicaceae family growing on ultramafic soils, naturally contaminated by heavy metals, to accumulate Ni in aboveground shoots was studied. Ultramafic soils in the Middle and Southern Urals contain relatively high concentrations of Ni, Mg and other metals, low concentrations of Ca, as well as high Mg/Ca ratio, which is greater than 1. The soils have shown resemblance in geochemistry with ultramafic soils of other regions in the Word. Nine species of Brassicaceae showed low concentrations of Ni in shoots and leaves and were regarded as excluders, three species (*Alyssum litvinovii* Knjaz., *Noccaea thlaspidioides* (Pall.) F. K. Mey., *Alyssum tortuosum* Waldst. & Kit. ex Willd.) were hemi-accumulators, which contained lower than 0,01 % Ni in aboveground shoots, and one species (*Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.) was a hyperaccumulator. *A. obovatum* showed an ability to accumulate high concentrations of Ni in all ultramafic massifs of the Middle and Southern Urals. In contrast, *A. tortuosum* showed significant interpopulation variation of Ni concentrations in aboveground biomass. The highest concentrations of Ni were found in the population in Chabarninskyi massif, where the ability to hyperaccumulate Ni was established for this species.

Key words: hyperaccumulation, heavy metals, ultramafic soils, nickel, *Alyssum*, *Noccaea*, Brassicaceae

REFERENCES

1. Alekseeva-Popova N. V., Drozdova I. V. Micronutrient Composition of Plants in the Polar Urals under Contrasting Geochemical Conditions [Mikroelementnyy sostav rasteniy Polyarnogo Urala v kontrastnykh geokhimicheskikh usloviyakh]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2013. Vol. 44. № 2. P. 90–98.
2. Alekseeva-Popova N. V., Drozdova I. V., Kalimova I. B., Belyaeva A. I. Accumulation and hyperaccumulation of heavy metals by species of Brassicaceae in natural and experimental conditions [Akkumulyatsiya i giperakkumulyatsiya tyazhelykh metallov vidami krestotsvetnykh v prirodnykh i eksperimental'nykh usloviyakh]. *Sovremennaya botanika v Rossii: Trudy XIII s''ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii "Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseyna"*. Vol. 2. Tolyatti, 2013. P. 196–197.

3. Yurtsev B. A., Alekseeva-Popova N. V., Kataeva M. N. Species diversity in local floras under contrasting geochemical conditions in the Polar Urals [Vidovoe raznoobrazie lokal'nykh flor Polyarnogo Urala v kontrastnykh geokhimicheskikh usloviyakh]. *Bioraznoobrazie Evropeyskogo Severa: Tez. dokl. mezhdunar. konf.* Petrozavodsk, 2001. P. 204–205.
4. Al-Shehbaz I. A. A synopsis of the genus *Noccaea* (Coluteocarpeae, Brassicaceae) // Harvard Papers in Botany. 2014. Vol. 19. № 1. P. 25–51.
5. Baker A. J. M. Accumulators and excluders: strategies in the response of plants to trace metals // J. Plant Nutr. 1981. Vol. 3. P. 643–654.
6. Baker A. J. M., Brooks R. R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements – a review of their distribution, ecology and phytochemistry // Biorecovery. 1989. Vol. 1. P. 81–126.
7. Berazain R. Notes on tropical American nickel hyperaccumulating plants // Ultramafic Rocks: Their Soils, Vegetation, and Fauna. St. Albans, Science Reviews Ltd, 2004. P. 255–258.
8. Boyd R. S. Ecology of metal hyperaccumulation // New Phytologist. 2004. Vol. 162. P. 563–567.
9. Boyd R. S., Jaffré T. Elemental concentrations of eleven New Caledonian plant species from serpentine soils: elemental correlations and leaf age effects // Northeastern Naturalist. 2009. Vol. 16. P. 93–110.
10. Brady K. U., Kruckeberg A. R., Bradshaw H. D. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 36. P. 243–266.
11. Brooks R. R. Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach. Discorides Press, USA, 1987. 332 p.
12. Brooks R. R. Plants that hyperaccumulate heavy metals. Wallingford, CAB International, 1998. 380 p.
13. Fershtater G. B., Montero P., Borodina N. S., Pushkarev E. V., Smirnov V. N., Bea F. Uralian magmatism: an overview // Tectonophysics. 1997. Vol. 276. P. 87–102.
14. Kazakou E., Dimitrakopulos P. G., Baker A. J. M., Reeves R. D., Troumbis F. Y. Hypoyhesis, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level // Biol. Rev. 2008. Vol. 83. P. 495–508.
15. Koch M., Al-Shehbaz I. A., Mummenhoff K. Molecular systematics, evolution, and population biology in the mustard family (Brassicaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 90. P. 151–171.
16. Kruckeberg A. R. California serpentines: flora, vegetations, geology, soils and management problems // University of California Publications in Botany. 1984. Vol. 78. P. 1–180.
17. Proctor J. Plant ecology of serpentine II. Plant response to serpentine soils // J. of Ecology. 1971. Vol. 59. P. 397–410.
18. Reeves R. D. Hyperaccumulation of trace elements by plants // Phytoremediation of metal-contaminated soils / Proceedings of the NATO Advanced Study Institute, Třešť Castle, Czech Republic, 18–30 August 2002. NATO Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences 68. Berlin: Springer, 2005. P. 25–52.
19. Reeves R. D., Baker A. J. M., Borhidi A., Berazain R. Nickel hyperaccumulation in the serpentine flora of Cuba // Annals of Botany. 1999. Vol. 83. P. 29–38.
20. Reeves R. D., Baker A. J. M. Metal-accumulating plants // Phytoremediation of toxic metals: using plants to clean up the environment. NY, John Wiley & Sons Inc., 2000. P. 193–229.
21. Roberts B. A., Proctor J. The ecology of areas with serpentinized rocks: a world view. Kluwer Academic Publishers, 1992. 440 p.
22. Teptina A., Paukov A. Nickel accumulation by species of *Alyssum* and *Noccaea* (Brassicaceae) from ultramafic soils in the Urals, Russia // Australian Journal of Botany. 2015. Vol. 63. P. 78–84.
23. Van der Ent A., Baker A. J. M., Reeves R. D., Pollard A. J., Schat H. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction // Plant and Soil. 2013. Vol. 362. № 1–2. P. 319–334.

Поступила в редакцию 21.03.2016

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Nemova N. N., Krupnova M. Yu., Vdovichenko E. A., Efremov D. A., Veselov A. E.
ACTIVITY OF LYSOSOMAL HYDROLASES IN JUVENILE TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) FROM THE SUBPOLAR RIVER OL'HOVKA . . . **7**

Vasilevskaya N. V., Domakhina A. D.
POLYMORPHISM OF POLLEN OF *PINUS SYLVESTRIS* L. AND *LARIX SIBIRICA* LEDEB. IN MURMANSK CITY **13**

Gavrilova O. I., Gavrilov V. N.
GROWTH AND STATUS OF YOUNG PLANTED PINE STANDS ON A DRAINED TRANSITIONAL MIRE **21**

Gorbach V. V.
BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) OF KARELIA: I. AN ANNOTATED SPECIES LIST OF HESPERIIDAE, PAPILIONIDAE, PIERIDAE AND LYCAENIDAE **26**

Dzyubuk I. M., Schklyarevich G. A., Klyukina E. A.
FOOD AND GROWTH OF THE RUFF (*GYMNOCEPHALUS CERNUUS* (L.)) OF THE LAKHTINSKY BAY IN ONEGA LAKE **33**

Evstratova L. P., Nikolaeva E. V.
DECAPITATION OF POTATO PLANTS IN CONDITIONS OF KARELIA **38**

Il'mast N. V., Sendek D. S., Titov S. F., Abramov S. A., Zuykova E. I., Bochkarev N. A.
ON THE DIFFERENTIATION OF THE ECOLOGICAL FORMS/SUBSPECIES OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* FROM LAKE KAMENNOYE **42**

Kislitsina M. N., Borisova G. G.
RESPONCES OF *LEMNA MINOR* L. TO THE EXOGENOUS PHENOLIC COMPOUNDS ACTION **54**

Onishchenko N. A., Onishchenko I. N., Shustov Yu. A., Dzyubuk I. M., Mamontova O. V., Klyukina E. A.
GROWTH CHARACTERISTICS OF RIVER PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* L.) IN THE PROXIMITY OF TROUT FARM CAGES (REPUBLIC OF KARELIA) **59**

Sergienko L. A., D'yachkova T. Yu., Androsova V. I., Markovskaya E. F., Fokusov A. V.
BIOMORPHOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF *PLANTAGO MARITIMA* L. IN INTERTIDAL ZONE ON THE HOLARCTIC SEAS COASTS **64**

Mamontova O. V.
CHARACTERISTICS OF THE PARASITE FAUNA OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA MORPHA LACUSTRIS* L.) IN LAKES OF KARELIA **72**

Moiseeva T. A.
WHITE BLOOD INDICATORS RED VOLES, INHABITING THE NORTHERN LADOGA REGION **76**

Tarasova V. N., Stepanchikova I. S.
NEW LICHENS IN THE REPUBLIC OF KARELIA **78**

Tolstoguzova O. A., Lyabzina S. N.
ANALYSIS OF THE *NICROPHORUS VESPILLOIDES* (SILPHIDAE, COLEOPTERA) ELYTRA PATTERN FROM THREE REGIONS OF KARELIA **83**

Yurkevich M. G.
MONITORING OF POSTENTRAPMENT LANDSCAPES OF SOUTH KARELIA **89**

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Misyun F. A., Vapirov V. V., Gavrilyuk I. O.
MISYUN'S MICROSURGICAL COMPLEX FOR REPRODUCTION OF CORNEAL METALLOSIS. III. MICROSURGICAL TECHNIQUES FOR INCULCATION MICRO PARTICLES TO THE EYE'S CORNEA AND DEVICE FOR MICRO PHOTOS AND VIDEOS CAPTURE **95**

Sergina S. N., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N., Antonova E. P.
INFLUENCE OF SODIUM SELENITE ON LACTATE DEHYDROGENASE PATTERNS AND SEVERAL ANTIOXIDANTS IN TISSUES OF CARNIVOROUS MAMMALS **100**

Teptina A. Yu., Paukov A. G., Morozova M. V.
ACCUMULATION OF NI BY SPECIES OF BRASSICACEAE ON ULTRAMAFIC SOILS IN THE SOUTHERN AND MIDDLE URALS . . . **110**