
Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал
**УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ПЕТРОЗАВОДСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**
(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 6 (167). Сентябрь, 2017

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.petsu.ru

Редакционный совет

- | | |
|---|---|
| В. Н. БОЛЬШАКОВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Екатеринбург) | Н. Н. МЕЛЬНИКОВ
доктор технических наук,
профессор, академик РАН (Апатиты) |
| И. П. ДУДАНОВ
доктор медицинских наук,
профессор, член-корреспондент РАН
(Петрозаводск) | И. И. МУЛЛОНЕН
доктор филологических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| В. Н. ЗАХАРОВ
доктор филологических наук,
профессор (Москва) | В. П. ОРФИНСКИЙ
доктор архитектуры, профессор,
действительный член Российской академии архитектуры
и строительных наук (Петрозаводск) |
| Ю. ИНОУЭ
профессор (Токио, Япония) | П. ПЕЛКОНЕН
доктор технических наук,
профессор (Йоэнсуу, Финляндия) |
| А. С. ИСАЕВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Москва) | И. В. РОМАНОВСКИЙ
доктор физико-математических наук,
профессор (Санкт-Петербург) |
| М. ВОХОЗКА
доктор экономических наук
(Чешские Будейовицы, Чешская Республика) | Е. С. СЕНЯВСКАЯ
доктор исторических наук, профессор (Москва) |
| В. М. ЛЕВИН
доктор физико-математических наук,
профессор (Мехико, Мексика) | К. СКВАРСКА
доктор философии (Прага, Чешская Республика) |
| Т. П. ЛЁННГРЕН
доктор философии (Тромсё, Норвегия) | А. Ф. ТИТОВ
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск) |
| В. И. МАЕВСКИЙ
доктор экономических наук, профессор,
академик РАН (Москва) | Р. М. ЮСУПОВ
доктор технических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Санкт-Петербург) |

Редакционная коллегия

- | | |
|--|--|
| А. Е. БОЛГОВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
(Петрозаводск) | А. Ю. МЕЙГАЛ
доктор медицинских наук, профессор
(Петрозаводск) |
| Г. Г. БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор
(Екатеринбург) | Н. Н. НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск) |
| В. В. ВАПИРОВ
доктор химических наук, профессор
(Петрозаводск) | Е. И. РАТЬКОВА
кандидат технических наук,
ответственный секретарь серии
(Петрозаводск) |
| Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Мурманск) | А. А. РОГОВ
доктор технических наук, профессор
(Петрозаводск) |
| Т. О. ВОЛКОВА
доктор биологических наук (Петрозаводск) | Г. Б. СТЕФАНОВИЧ
доктор физико-математических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| Е. Ф. МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Петрозаводск) | В. В. ЩИПЦОВ
доктор геолого-минералогических наук,
профессор (Петрозаводск) |
| С. П. МАСЛОВА
доктор биологических наук (Сыктывкар) | |

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal
PROCEEDINGS
OF PETROZAVODSK
STATE UNIVERSITY
(following up 1947–1975)

№ 6 (167). September, 2017

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. Syuney, 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

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, Mexico)
- 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 Architecture, 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

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н.,
Руоколайнен Т. Р., Немова Н. Н.

Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзega (бассейн Онежского озера): II. Динамика уровня липидов в мальковом периоде развития 7

Назарова М. А., Васильева О. Б., Немова Н. Н.
Сезонные изменения липидного состава тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на различных кормах 12

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Шульгина Н. С.,
Немова Н. Н.
Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на разных стадиях развития 21

Артемьев С. Н., Новоселов А. П., Левицкий А. Л.
Таксономическое и видовое разнообразие макрозообентоса в Онежском заливе Белого моря 27

Ермолаева О. В., Шмакова Н. Ю.
Рост и накопление массы *Polytrichum commune* в лесном поясе Хибин 38

Чукина Н. В., Лукина Н. В., Глазырина М. А.,
Борисова Г. Г., Бутырин К. В.
Влияние субстрата на морфофизиологические показатели и микоризообразование *Plantago media* L. и *Erigeron acris* L. в техногенно трансформированных местообитаниях 45

Глазырина М. А., Филлимонова Е. И., Лукина Н. В.,
Фатеева С. С.
Votrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr в естественных и техногенных местообитаниях на Среднем Урале 53

Бахмет И. Н., Кучко Т. Ю., Кучко Я. А.
Особенности выращивания радужной форели (*Parasalmo mykiss*) в условиях Белого моря 62

Лаврукова О. С., Кобзев А. М., Поляков А. Ю.
Морфология и особенности посмертных повреждений зубами собак 67

Макарова Е. М., Слуковский З. И., Медведев А. С.,
Новицкий Д. Г.
Оценка качества воды малых озер г. Петрозаводска по показателям бактериопланктона в подледный период 72

Мамонтова О. В.
Особенности паразитофауны ряпушки европейской *Coregonus albula* Ладожского озера . . . 78

Сидорова А. И.
Современное состояние макрозообентоса в глубоководной части Онежского озера 82

Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю.
Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера в подледный период 90

Тимейко Л. В., Холопцева Е. С.
Влияние обработки цирконом на ростовые показатели и свето-температурные зависимости CO₂-газообмена растений тимофеевки луговой с. ВИК 9 96

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Олькова А. С.
Чувствительность тест-организмов к минеральным формам азота 103

Рецензии

Дьячкова Т. Ю.
Рец. на кн.: Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря: (полевой атлас) 109

Юбилей

К 60-летию О. И. Гавриловой 111
К 70-летию И. Т. Кищенко 112

Научная информация 113

Информация для авторов 116

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 ВИНТИ 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.petrstu.ru/files/reg.pdf>**

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик Н. К. Дмитриева. Верстка С. П. Ивановой

Дата выхода в свет 29.09.2017. Формат 60×90^{1/8}. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 80 экз.). Изд. № 172

Индекс 66093. Цена свободная.

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77–69487
от 25 апреля 2017 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

УДК 597.552.51:591.35:577.115(282.247.211)

СВЕТЛАНА АЛЕКСАНДРОВНА МУРЗИНА

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
murzina.svetlana@gmail.com

ЗИНАИДА АНАТОЛЬЕВНА НЕФЕДОВА

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
znfed@krc.karelia.ru

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ПЕККОЕВА

младший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
pek-svetlana@mail.ru

ТАТЬЯНА РУДОЛЬФОВНА РУКОЛАЙНЕН

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
truok@krc.karelia.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДНЫХ КОМПОНЕНТОВ У МОЛОДИ КУМЖИ *SALMO TRUTTA* L. ИЗ РЕКИ ОРЗЕГА (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА): II. ДИНАМИКА УРОВНЯ ЛИПИДОВ В МАЛЬКОВОМ ПЕРИОДЕ РАЗВИТИЯ*

Исследован липидный статус молоди кумжи (возраст 1+, 2+, 3+) из реки Орзег (бассейн Онежского озера) в летний период. Установлен высокий рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также ХС и индексов соотношения ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС у молоди кумжи возрастных групп 2+ и 3+, что свидетельствует о повышении интенсивности питания и, как следствие, увеличении энергетического потенциала рыб. Обнаружена положительная корреляция липидного статуса с размерно-весовыми характеристиками. Так, вес молоди 2+ и 3+ увеличился в 3,6 и 6,8 раза соответственно по сравнению с таковым у молоди возраста 1+. Рост уровня липидов у молоди кумжи (2+, 3+) является одним из биохимических показателей, связанных с изменением метаболических процессов в результате влияния возрастных и трофозоологических факторов, которые определяют адаптационные возможности роста и развития исследуемых рыб. Результаты исследований липидного статуса молоди кумжи позволяют рассматривать их в качестве биохимических индикаторов в мониторинге роста и раннего развития кумжи в реке Орзег.

Ключевые слова: молодь кумжи, раннее развитие, структурные и энергетические липиды

ВВЕДЕНИЕ

Ранее нами [4] была показана динамика жирнокислотного состава общих липидов у молоди кумжи разных возрастных групп (1+, 2+, 3+) из реки Орзег (бассейн Онежского озера) и продемонстрирована значимость отдельных жирных

кислот и их отношений в оценке физиологического состояния молоди. Также установлена возможность использования этих биохимических индексов в качестве индикаторов наличия или отсутствия миграции в жизненном цикле кумжи, соответственно «жилой» или мигрирующей формы.

Кроме того, характеристика липидного статуса молоди лососевых видов рыб является важной составляющей при решении проблемы физиолого-биохимической индикации состояния организмов и популяций на протяжении жизненного цикла (а также отдельных периодов). Известно, что липидные компоненты (особенно триацилглицерины и жирные кислоты) сравнительно быстро реагируют на стрессовые ситуации разного характера, в том числе на изменение состояния метаболизма возрастного периода. Липиды выступают прежде всего в роли запасных веществ, особенно в условиях низкой температуры, сезонных колебаний светового режима, изменений уровня воды, скоростей течения в реках и ручьях в отдельные сезоны года.

Одним из широко распространенных представителей семейства лососевых является кумжа *Salmo trutta* L., которая обитает в малом водотоке Онежского озера – реке Орзega, типичном кумжевом биотопе. В данной реке складывается комплекс благоприятных трофэкологических условий в разных стациях водотока, которые активно осваиваются молодью, что способствует их активному росту. Молоди лососевых свойственно активное избирание определенных видов пищевых организмов, что и определяет особенности их липидного состава. Показано [9], что кумжа растет лучше по сравнению с лососем в притоках бассейна Онежского озера.

Изучена возрастная динамика липидного статуса (состояние комплекса показателей липидного обмена) у молоди кумжи (возраста 1+, 2+ и 3+) в реке Орзega (бассейн Онежского озера).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Липидный статус молоди кумжи (1+, 2+ и 3+) индивидуально оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ) и их классов – фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ), а также триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС).

Получение материала и количественный анализ липидов, а также статистическая обработка данных описаны в опубликованных ранее работах [3].

Исследования проведены на базе лаборатории экологической биохимии с использованием научного оборудования центра коллективного пользования «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера» (ЦКП ИБ КарНЦ РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований липидного статуса молоди (1+, 2+, 3+) кумжи из реки Орзega в лет-

ний период (июнь) свидетельствуют о низком содержании общих липидов (9,51 % сухой массы) у молоди (1+), которое увеличилось с возрастом (2+, 3+) более чем в два раза (до 22,36 % сухой массы), особенно у мальков возраста 2+ (таблица). Увеличение содержания общих липидов произошло в основном за счет запасных компонентов – ТАГ и ЭХС, а также ХС, в результате чего значения индексов ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и ХС/ФЛ с возрастом увеличилось (от 0,16 до 0,68 и от 0,70 до 1,91 соответственно). Значительное повышение содержания запасных липидов – ТАГ и ЭХС (более чем в 5,0 и 6,0 раза соответственно), а также показателей соотношения липидов у молоди 2+ и 3+ по сравнению с таковыми у молоди 1+ положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик (особенно у молоди 2+) (см. таблицу).

У молоди 1+ в составе общих липидов доминировали ФЛ, уровень которых с возрастом достоверно не изменился (4,62–5,61 % от сухой массы), как и доля отдельных ФЛ классов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ). Однако следует отметить, что у молоди 2+ и 3+ обнаруженные вариации ФЛ недостоверны: у молоди 2+ содержание ФЛ несколько повышается, что относится и к отдельным классам (ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ), а у молоди 3+ они снижаются.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что каждый из этапов онтогенеза рыб характеризуется определенной морфологической и физиолого-биохимической спецификой организма и отношениями со средой [5].

Рост уровня запасных липидов (ТАГ и ЭХС) у старшей молоди (2+, 3+) кумжи, особенно в возрасте 2+, обитающей в реке Орзega, может быть связан с видовой спецификой кормовых объектов и их массовостью, возможностью потребления рыбой, а также степенью интенсивности метаболизма в разные возрастные периоды жизни мальков. Ранее нами было установлено повышение доли эссенциальных 18:2(n-6) и 18:3(n-3) кислот у молоди 2+ и 3+ кумжи из р. Орзega [4], которое положительно коррелирует с ростом уровня ТАГ и ЭХС, что свидетельствует о запасании этих пищевых кислот в составе энергетических липидов мальков.

Известно, что молодь лососевых рыб в разном возрасте избирает различные участки обитания в одном биотопе [10], что и определяет видовую специфику пищевых объектов, их обилие, доступность и влияет на уровень накопления и активность метаболизма липидов. Существует соответствие между размерами рыбы и размерами пищевых объектов, что также влияет на качественный пищевой спектр молоди лососевых разных возрастов [9].

Значительный рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также показателей ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/

Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у разновозрастной кумжи (+1, +2, +3) из реки Орзег. Сбор проб: 29.06.2016 г.

Показатель	Возраст		
	1+	2+	3+
n	5	9	5
Длина, см	7,75 ± 0,45	11,47 ± 0,16*	13,86 ± 0,24*^
Вес, г	4,06 ± 0,53	14,57 ± 0,69*	27,50 ± 1,60*^
ОЛ	9,51 ± 0,79	22,36 ± 2,08*	19,43 ± 2,07*
ФЛ	4,82 ± 0,38	5,61 ± 0,50	4,62 ± 0,68
ТАГ	1,21 ± 0,39	6,64 ± 0,97*	7,05 ± 1,72*
ЭХС	0,14 ± 0,11	0,88 ± 0,21*	0,85 ± 0,27*
ХС	3,35 ± 0,09	9,24 ± 2,02*	6,92 ± 1,03*
ФИ	0,11 ± 0,05	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,03
ФС	0,17 ± 0,05	0,14 ± 0,01	0,12 ± 0,03
ФЭА	0,96 ± 0,46	1,15 ± 0,13	0,91 ± 0,20
ФХ	2,77 ± 0,20	3,06 ± 0,28	2,43 ± 0,41
ЛФХ	0,58 ± 0,23	0,91 ± 0,10	0,81 ± 0,16
СФМ	0,17 ± 0,04	0,26 ± 0,03	0,25 ± 0,04
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,16 ± 0,06	0,51 ± 0,07*	0,68 ± 0,07*
ХС/ФЛ	0,70 ± 0,07	1,91 ± 0,58*	1,62 ± 0,33*
ТАГ/ФЛ	0,25 ± 0,06	1,24 ± 0,23*	1,78 ± 0,52*

Примечание. Значения представлены в виде: $M \pm m$, n – число проб, ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ФИ – фосфатидилиназитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтанолламин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин. * – различия от возраста 1+ достоверны ($p \leq 0,05$); ^ – различия от возраста 2+ достоверны ($p \leq 0,05$).

ФЛ+ХС у молоди (2+ и 3+) свидетельствует о повышении интенсивности питания и как следствие – увеличении энергетического потенциала рыб, что положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик (вес увеличился в 3,6 и 6,8 раза соответственно) по сравнению с таковыми у молоди (1+). Триацилглицерины (ТАГ) являются одной из универсальных запасных форм липидов и в значительной степени используются организмом как основной энергетический источник при увеличении уровня аэробного метаболизма в определенные возрастные периоды. Ранее нами была исследована структура кормовой базы реки Орзег и установлена высокая доля личинок ручейников *Rhyacophila nubile* (по биомассе – 28,0 %, в питании рыб – 12,0 %). В составе их липидов доминировали запасные ТАГ, которые составляли 6,68 % сухой массы, индекс соотношения ТАГ/ФЛ – 1,83 [2]. Эти показатели имеют близкие значения с таковыми у мальков кумжи возрастных групп 2+ и 3+.

Повышение уровня ХС и показателя ХС/ФЛ (более чем в 2,8 раза) у молоди 2+, возможно, связано не только с регуляцией микровязкости биомембран, но и с поступлением его с кормом, а также с активацией его биосинтеза в печени в ответ на активное питание и образование желчных кислот (из ХС) для процесса пищеварения [1], [6], [11]. При этом важное значение имеет пищевой

спектр кормовых объектов с разным уровнем липидов и липотропных веществ.

Избыточное количество ХС может эстерифицироваться, образуя депо клеточного ХС и жирной кислоты в виде ЭХС [8], уровень которых также увеличился у молоди (2+ и 3+) кумжи. При этом ЭХС являются более универсальными запасными веществами, чем ТАГ [7]. В данный период исследования (июнь) температура воды повышалась до +13,5 °С, что благоприятствовало интенсивному развитию кормовых объектов и активизации питания молоди кумжи (2+, 3+), которое положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик. Вариации значений ХЛ/ФЛ являются одним из путей регуляции микровязкости биомембран, которые связаны не только с активностью биосинтеза ХС в печени, но и с физиолого-биохимическими особенностями рыб, обеспечивающими реализацию возрастных физиологических функций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлен высокий рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также ХС и индексов соотношения ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС у молоди кумжи (2+ и 3+), что свидетельствует, скорее всего, о повышении интенсивности питания и как следствие – увеличении энергетического потенциала рыб. Показана положительная корреляция

ция содержания липидов, главным образом ТАГ и ЭХС, с размерно-весовыми характеристиками молоди. Вес мальков возраста 2+ и 3+ увеличился в 3,6 и 6,8 раза соответственно по сравнению с таковым младшей возрастной группы (1+).

Рост уровня липидов у молоди кумжи (2+, 3+) является одним из биохимических показателей, связанных с изменением метаболических процессов в результате влияния возрастных и экологических факторов, которые обеспечивают адаптационные возможности их роста и развития. Результаты исследований липидного статуса молоди кумжи позволяют рассматри-

вать их в качестве биохимических индикаторов в мониторинге роста и раннего развития в реке Орзег – типичном кумжевом водотоке, а также отслеживать особенности миграционного поведения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы работы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН – д. б. н., проф. А. Е. Веселову, а также к. б. н. Д. А. Ефремову, М. А. Ручьеву за сбор материала для исследования.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопухин Ю. М., Арчаков А. И., Владимиров Ю. А., Коган Э. М. Холестериноз. М.: Медицина, 1985. 350 с.
2. Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Барышев И. А., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб из рек бассейна Онежского озера // Биология внутренних вод. (В печати.)
3. Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Ручьев М. А., Немова Н. Н. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи *Salmo trutta* L., обитающей в реках бассейна Белого моря // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. № 1. С. 57–62.
4. Нефедова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Немова Н. Н. Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзег (бассейн Онежского озера): I. Динамика жирнокислотного состава в процессе роста и развития молоди (1+, 2+, 3+) кумжи // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 7–13.
5. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
6. Перевозчиков А. П. Стероиды и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 3. С. 165–189.
7. Полякова Э. Д. Регуляция содержания холестерина в клетке // Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. М.: Наука, 1981. С. 120–127.
8. Саутин Ю. Ю. Проблема регуляции адаптационных изменений липогенеза, липолиза и транспорта липидов у рыб // Успехи современной биологии. 1989. Т. 107. Вып. 1. С. 131–147.
9. Шустов Ю. А. Особенности роста молоди кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах европейского севера России // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. С. 94–101.
10. Fausch K. D. Experimental analysis of salmonid microhabitat selection in streams // Develop. Ecol. Perspect. 21st Cent.: Abstr. 5th Intern. Congr. Ecol. Yokohama, 1990. P. 35.
11. Mouritsen O. G., Zuckermann M. What is so special about cholesterol? // Lipids. 2004. № 39. P. 1101–1113.

Murzina S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nefedova Z. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Pekkoeva S. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Ruokolainen T. R., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE CONTENT OF LIPID COMPONENTS IN JUVENILES OF *SALMO TRUTTA* L. FROM THE ORZEGA RIVER (ONEGA LAKE BASIN): II. DYNAMICS OF THE LEVEL OF LIPIDS IN THE JUVENILE PERIOD OF DEVELOPMENT

During the summer period, the lipid status in juveniles of brown trout (at 1+, 2+, 3+ years old) from the Orzega River (Onega Lake Basin) was studied. The high growth of the content of reserve lipids – TAG and ECHOL, and the increased level of cholesterol and indices of TAG/FL and TAG+ ECHOL/FL+CHOL in juveniles of brown trout at the age of 2+ and 3+ years old was registered. The obtained results indicate the increase in the intensity of food consumption and, consequently, the increase in the energy potential of the fish in focus. The positive correlation of the lipid content with the size and weight characteristics was registered. Thus, the weight of the studied youngsters at the age of 2+ and 3+ years old increased by 3,6 and 6,8 times when compared with correlations for juveniles at the age of 1+. The growth of the lipid levels in juveniles of brown trout (2+, 3+) is one of the biochemical indicators associated with changes in metabolic processes due to the influence of the growth and trophic and ecological factors. Such changes determine the level of adaptive possibilities of the growth and development in the studied fish. The results of the research on the

lipid content in juveniles of brown trout can be considered biochemical indicators in monitoring the growth and early development of brown trout from the Orzega River.

Key words: juvenile brown trout, early development, structural and energy lipids

REFERENCES

1. Lopukhin Yu. M., Archakov A. I., Vladimirov Yu. A., Kogan E. M. *Kholesterinoz* [Cholesterol]. Moscow, Meditsina Publ., 1985. 350 p.
2. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Veselov A. E., Baryshev I. A., Ripatti P. O., Nemova N. N. The content of fatty acids in forage objects of juveniles of salmonids from rivers of Onega Lake Basin [Soderzhanie zhirnykh kislot v kormovykh ob'ektakh molodi lososevykh ryb iz rek basseyna Onezhskogo ozera]. *Biologiya vnutrennikh vod*. (In press.)
3. Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. The biochemical variability of the lipid status of juveniles of the brown *Salmo trutta* L., inhabiting rivers, belonging to the watershed area of the White Sea Basin [Biokhimicheskaya raznokachestvennost' po lipidnomu statusu molodi kumzhi *Salmo trutta* L., obitayushchey v rekakh basseyna Belogo morya]. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya*. 2017. № 1. P. 57–62.
4. Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Content of lipid components of juveniles of *Salmo trutta* L. from the Orzega river: I. Dynamics of fatty acids during growth and development of juveniles brown trout (at 1+, 2+, 3+ age) [Soderzhanie lipidnykh komponentov u molodi kumzhi *Salmo trutta* L. iz reki Orzega (basseyn Onezhskogo ozera): I. Dinamika zhirnokislотного состава v protsesse rosta i razvitiya molodi (1+, 2+, 3+) kumzhi]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2017. № 4 (165). P. 7–13.
5. Novikov G. G. *Rost i energetika razvitiya kostistykh ryb v rannem ontogeneze* [Growth and energy development of teleost's fish in early ontogeny]. Moscow, Editorial URSS Publ., 2000. 296 p.
6. Perevozchikov A. P. Sterols and their transport in the development of animals [Steroly i ikh transport v razvitii zhivotnykh]. *Ontogenez*. 2008. Vol. 39. № 3. P. 165–189.
7. Polyakova E. D. Regulation of cholesterol in the cell [Regulyatsiya sodержaniya kholesterina v kletke]. *Biokhimiya lipidov i ikh rol' v obmene veshchestv*. Moscow, Nauka Publ., 1981. P. 120–127.
8. Sautin Yu. Yu. The problem of regulation of adaptive changes in lipogenesis, lipolysis and lipid transport in fish [Problema regulyatsii adaptatsionnykh izmeneniy lipogeneza, lipoliza i transporta lipidov u ryb]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 1989. Vol. 107. Issue 1. P. 131–147.
9. Shustov Yu. A. Features of growth of young *Salmo trutta* L. in water bodies of the European North of Russia [Osobnosti rosta molodi kumzhi *Salmo trutta* L. v vodoemakh evropeyskogo severa Rossii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2012. P. 94–101.
10. Fausch K. D. Experimental analysis of salmonid microhabitat selection in streams. *Develop. Ecol. Perspect. 21st Cent.: Abstr. 5th Intern. Congr. Ecol.* Yokohama, 1990. P. 35.
11. Mouritsen O. G., Zuckermann M. What is so special about cholesterol? *Lipids*. 2004. № 39. P. 1101–1113.

Поступила в редакцию 25.07.2017

МАРИНА АЛЕКСАНДРОВНА НАЗАРОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры химии факультета экологии, Вологодский государственный университет (Вологда, Российская Федерация)
marinamarina35@yandex.ru

ОЛЬГА БОРИСОВНА ВАСИЛЬЕВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
vasil@krc.karelia.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИПИДНОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ *PARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792), ВЫРАЩЕННОЙ НА РАЗЛИЧНЫХ КОРМАХ*

Проанализированы данные о сезонной динамике содержания липидных компонентов в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) и его зависимости от состава используемых при культивировании рыб кормов. Ежемесячно, с марта по ноябрь, осуществлялся сбор проб тканей у двух групп радужной форели, выращенной на различных комбикормах. Проведен биохимический анализ образцов тканей и комбикормов, в которых определяли уровень триацилглицеринов, холестерина, эфиров холестерина, общих и индивидуальных фосфолипидов. Комбикорма для лососевых различались между собой соотношением структурных и запасных веществ. Содержание общих липидов, триацилглицеринов, сфингомиелина в мышцах, внутреннем жире и печени радужной форели зависело от состава корма. Установлены увеличение содержания холестерина и фосфатидилхолина в летние месяцы и снижение уровня данных компонентов зимой. Концентрация фосфатидилэтаноламина, напротив, увеличивалась при наступлении холодов.

Ключевые слова: липиды, радужная форель, сезон, комбикорм

ВВЕДЕНИЕ

Решение вопросов рационального использования ресурсов внутренних водоемов относится к числу важнейших актуальных направлений современной биологии, включающих исследования в области ихтиологии, гидробиологии, физиологии, биохимии. Снижение вылова ценных видов рыб из естественных водоемов компенсируется их интенсивным выращиванием в искусственных условиях, в большей степени в морских акваториях [8], [20], [22], [38], [39]. В то же время наличие большого количества глубоководных озер с чистой водой на северо-западе России позволяет развивать садковое разведение радужной форели в открытых пресных водоемах. Успешное функционирование форелеводческих предприятий зависит от многих факторов, и одним из критериев их рентабельности является время, за которое форель достигает товарных размеров [12]. Скорость роста радужной форели во многом зависит от соотношения липидных компонентов в тканях рыб, поскольку они входят в состав мембран клеток и наряду с другими биологически активными веществами участвуют в регуляции

метаболических процессов [9], [41]. Также следует отметить, что качественное и количественное перераспределение липидов в мышцах лососевых обуславливает вкусовые и полезные для потребителя свойства реализуемой продукции [33], [41]. Липидный состав тканей культивируемых рыб в первую очередь определяется соответствующим составом комбикормов, поскольку при достаточном поступлении ряда липидных компонентов с кормами их синтез *de novo* в организме лососевых значительно снижен [16]. Степень модификаций липидных компонентов в тканях форели зависит от влияния различных факторов: температурный и гидробиологический режимы водоема, антропогенное влияние, гельминтная инвазия, возраст, пол и др. В природных условиях следует учитывать комплексное воздействие биотических и абиотических факторов. Так, смена сезонов включает: влияние колебания температур, чередование периодов нагула и зимовки и др. Одной из приоритетных задач исследователей становится дифференцировка и выявление одного или нескольких факторов, оказывающих наиболее выраженное влияние на метаболизм рыб. Несмотря на значи-

тельное количество публикаций в мировой литературе, посвященных данной тематике [17], [29], [36], [37], следует отметить, что работы выполнены в основном на марикультуре лососевых рыб. До сих пор недостаточно изучены особенности культивирования рыб в пресноводных водоемах. Особенно актуален этот вопрос для северо-запада России, где в настоящее время активно развивается садковое рыбоводство.

Целью работы было выявление особенностей сезонной динамики липидного состава внутреннего жира, мышц и печени радужной форели в зависимости от режима кормления рыб и состава корма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовали радужную форель *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), культивируемую в неполносистемном форелевом хозяйстве, расположенном в северной части Ладожского озера (61°58'99" с. ш.; 30°55'92" в. д.). Исследования проводились на неполовозрелых самках в возрасте 1+. Исследованы две группы радужной форели, которые культивировались на разных кормах. Рыб, не различающихся морфогенетическими особенностями, в марте разделили на два садка (группы № 1 и 2) и культивировали их на коммерческих комбикормах № 1 и 2 соответственно. Рыб выращивали в близкорасположенных садках с целью нивелирования неконтролируемых факторов. В третьей декаде каждого месяца проводили отбор проб на биохимический анализ.

Биохимические методы. В мышцах и печени радужной форели, а также в корме определяли содержание общих липидов (ОЛ); триацилглицеринов (ТАГ); холестерина (ХС); эфиров холестерина (ЭХС); фосфолипидов (ФЛ).

Образцы тканей рыб массой 0,1–0,5 г фиксировали в 5 мл смеси хлороформ:метанол (2:1 по объему). Одновременно аналогичным образом фиксировали комбикорма, которыми кормили рыб. Пробы хранили до анализа в пластиковых виалах в холодильнике при температуре 3–5 °С не более 2 месяцев [10].

Экстракцию общих липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча [23]. Общие липиды разделяли методом тонкослойной хроматографии восходящим способом в системе растворителей: петролейный эфир:диэтиловый эфир:уксусная кислота (в соотношении 90:10:1 по объему) при комнатной температуре. Концентрацию липидов определяли стандартными спектрофотометрическими методами [11], [13], [21], [40].

Обработку данных проводили статистическими методами, сравнение двух выборок осуществляли при помощи критерия Вилкоксона – Манна – Уитни ($p \leq 0,05$) [1], для оценки влияния сезона и состава кормов на исследуемые параметры

использовали многофакторный дисперсионный анализ MANOVA [2]. Достоверными считались различия при $p < 0,05$.

Исследование выполнено с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность ростовых процессов радужной форели во многом определяется составом кормов, которые используются при ее выращивании [24]. Для активного роста и развития культивируемых рыб необходим высокий уровень белка в корме, который должен использоваться именно для пластического обмена, а не для энергозатрат организма. Включение в корм соответствующих небелковых источников энергии, таких как липиды, определяет рациональное применение кормов. Липиды, помимо энергетической, выполняют в организме рыб ряд жизненно важных функций: структурообразующую, регуляторную и другие, к тому же они служат предшественниками многих биологически активных веществ, в том числе и гормонов [3], [10], [36].

Проведенный анализ липидного состава кормов № 1 и 2 показал, что концентрация общих липидов в корме № 2 выше уровня общих липидов в корме № 1. Корм № 1 отличался от корма № 2 высоким уровнем холестерина и фосфатидилхолина (табл. 1). Для комбикорма № 2 характерна более высокая концентрация триацилглицеринов, лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ) и низкая – холестерина.

Низкий уровень структурных компонентов в корме № 2 по сравнению с кормом № 1 может быть связан с их длительным периодом хранения (более 4 месяцев). Ранее в наших исследованиях было показано [4], [5], [6], что, несмотря на срок годности продукта, указанный производителями комбикормов, составляющий 6 и более месяцев, уровень общих липидов и их отдельных фракций уже после четырех месяцев хранения заметно снижается. Содержание триацилглицеринов при хранении значительно не изменялось, сохраняя общую калорийность кормов. Наибольшей деструкции подвергались фосфолипиды, что означает недостаточность поступления данного класса соединений в ткани форели и, как следствие, приводит к снижению темпов роста рыб и ухудшению качества рыбной продукции для потребителя.

В результате исследования липидного состава внутреннего жира радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) установлено, что уровень ОЛ во внутреннем жире рыб группы № 1 был ниже, чем у рыб группы № 2, в течение всего периода исследования (табл. 2). Изменение уровня общих липидов во внутреннем жире радужной форели при смене сезона у обеих изученных групп рыб было аналогичным. С марта по май

Таблица 1
Содержание липидов (% сухой массы)
в комбикормах

Комбикорм, №	1	2
Общие липиды	20,2 ± 0,9	25,2 ± 1,2 ^a
Фосфолипиды	4,1 ± 0,7	2,3 ± 0,5 ^a
Триацилглицерины	13,2 ± 1,1	19,8 ± 2,2 ^a
Эфиры холестерина	0,5 ± 0,3	1,6 ± 0,3 ^a
Холестерин	2,5 ± 0,2 ^d	1,5 ± 0,3 ^a

Примечание. а – различия достоверны при $p \leq 0,05$ при сравнении кормов 1 и 2.

содержание ОЛ во внутреннем жире снизилось на 13–20 % сухой массы, затем концентрация данных соединений постепенно возрастала и достигла максимума в сентябре. В октябре и ноябре содержание ОЛ во внутреннем жире было ниже, чем в первый осенний месяц.

Сезонные модификации уровня ОЛ во внутреннем жире радужной форели обусловлены изменением концентрации триацилглицеринов, которые являлись доминирующей липидной фракцией в данной ткани и составляли от 60 до 75 % суммы всех липидов.

Второй, в количественном отношении, липидной фракцией во внутреннем жире радужной форели были фосфолипиды, доля которых от ОЛ составляла 20–30 %. При сравнении концентраций ФЛ во внутреннем жире радужной форели между группами рыб № 1 и 2 установлены достоверные различия в течение всего периода исследования.

Уровень ФЛ с марта по август у исследованных групп рыб постепенно увеличивался, а с сентября по ноябрь практически не изменялся.

Концентрация другого структурного липида – холестерина во внутреннем жире радужной форели между исследованными группами рыб практически не различалась, а сезонная динамика данного показателя у рыб групп № 1 и 2 была сходна. Содержание ХС у рыб с марта по август постепенно увеличивалось с 3,5 до 4,5 % сухой массы, а осенью резко снизилось.

Содержание эфиров холестерина во внутреннем жире форели было минимальным среди изученных липидных фракций для обеих групп рыб и составляло 1,6–3,9 % суммы липидов. Различий в концентрации данных соединений между группами радужной форели с марта по июль не установлено. Сезонная динамика данного показателя у разных групп рыб была одинакова: с марта по июнь концентрация ЭХС в адипоцитах форели снижалась, затем постепенно увеличивалась вплоть до ноября. Следует отметить резкое возрастание уровня ЭХС с октября по ноябрь, что характерно для всех исследованных групп радужной форели.

Содержание общих липидов в мышцах радужной форели всех групп варьировало в пределах от 13,5 до 19,5 % сухой массы. Показана значимо более высокая концентрация ОЛ в мышцах рыб группы № 2 по сравнению с группой № 1. Сезонное исследование данного показателя выявило незначительное его снижение с марта по апрель в мышцах по сравнению с внутренним жиром соответствующей группы рыб (табл. 2). Для всех исследованных групп форели установлено увеличение уровня ОЛ с апреля по сентябрь, что, вероятно, связано с их накоплением в нагульный период.

Преобладающими липидными компонентами в мышцах форели были триацилглицерины, доля которых составляла 52–64 %. Как и во внутреннем жире форели, различия в концентрации ТАГ между группами № 1 и 2 соответствовали таковым для ОЛ. Модификация концентрации ТАГ соответствовала изменениям уровня ОЛ в годовом цикле.

Процентное содержание холестерина в мышцах форели составляло от 5,5 до 14 % общих липидов в течение всего периода исследования, и достоверных различий между исследованными группами рыб по данному показателю не установлено. С марта по май уровень ХС в мышцах рыб практически не изменялся, затем вплоть до августа постепенно увеличивался, а с августа по ноябрь установлено снижение содержания ХС. Данные модификации, вероятно, связаны с температурными адаптациями клеток и активным пластическим обменом в мышцах в нагульный период.

Достоверные различия в содержании ЭХС в мышцах форели групп № 1 и 2 установлены в июле и сохранились до конца исследования. Сезонная динамика концентрации ЭХС в мышцах форели соответствовала таковой в адипоцитах рыб.

Фосфолипиды в мышцах форели, так же как и во внутреннем жире, являлись второй в количественном отношении после ТАГ группой липидов. Наименьшее содержание ФЛ показано для группы рыб № 2. Уровень данных соединений с марта по июль был одинаков, в этот же период нет достоверных различий между исследованными группами рыб. С июля до ноября происходило увеличение содержания ФЛ, причем различными темпами для каждой из групп форели.

Содержание общих липидов в печени рыб было ниже, чем в мышцах и внутреннем жире рыб, и составляло 10,0–15,5 % сухой массы. Установлен достоверно более высокий уровень ОЛ у рыб группы № 2 по сравнению с группой № 1 в течение всего периода исследования.

В отличие от запасующих тканей (внутренний жир и мышцы) доминирующей липидной фракцией в печени радужной форели служили фосфолипиды. Уровень ФЛ в печени рыб группы № 1

Таблица 2

Содержание липидов (% сухой массы) в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

Месяцы	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Группы рыб					
	1	2	1	2	1	2
Общие липиды						
Март	72,5 ± 2,3	77,5 ± 1,4 ^a	13,8 ± 0,6	14,8 ± 0,4 ^a	10,7 ± 0,3	11,7 ± 0,4 ^a
Апрель	61,3 ± 1,7	67,7 ± 2,1 ^a	13,7 ± 0,3	14,4 ± 0,5 ^a	10,6 ± 0,4	11,5 ± 0,3 ^a
Май	59,3 ± 2,1	57,1 ± 2,5	14,1 ± 0,6	14,6 ± 0,4	10,9 ± 0,3	11,6 ± 0,2 ^a
Июнь	66,6 ± 1,3	66,3 ± 2,1	14,3 ± 0,5	14,9 ± 0,4	11,8 ± 0,3	12,8 ± 0,4 ^a
Июль	76,3 ± 1,4	82,9 ± 1,2 ^a	15,0 ± 0,5	16,6 ± 0,4 ^a	13,5 ± 0,3	14,2 ± 0,3 ^a
Август	78,8 ± 1,2	83,1 ± 2,1 ^a	15,8 ± 0,4	17,5 ± 0,5 ^a	13,2 ± 0,5	14,7 ± 0,4 ^a
Сентябрь	80,0 ± 2,0	84,6 ± 1,8 ^a	16,0 ± 0,6	19,3 ± 0,5 ^a	12,2 ± 0,3	14,9 ± 0,3 ^a
Октябрь	78,9 ± 1,5	80,2 ± 2,6	16,0 ± 0,7	19,2 ± 0,5 ^a	12,4 ± 0,5	15,2 ± 0,4 ^a
Ноябрь	76,1 ± 1,2	79,6 ± 0,9 ^a	15,9 ± 0,7	19,1 ± 0,9 ^a	12,5 ± 0,3	15,1 ± 0,4 ^a
Триацилглицерины						
Март	44,4 ± 1,3	45,3 ± 2,2	7,3 ± 0,4	8,1 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,2	2,0 ± 0,3 ^a
Апрель	35,1 ± 2,3	36,6 ± 1,9	7,3 ± 0,2	7,9 ± 0,2 ^a	0,8 ± 0,4	2,2 ± 0,4 ^a
Май	33,6 ± 1,8	33,6 ± 2,1	7,7 ± 0,2	8,3 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,3	2,3 ± 0,4 ^a
Июнь	43,5 ± 2,2	45,5 ± 1,9	7,8 ± 0,5	8,5 ± 0,3 ^a	0,8 ± 0,4	2,3 ± 0,6 ^a
Июль	51,5 ± 2,1	50,7 ± 1,9	8,2 ± 0,3	9,7 ± 0,4 ^a	0,9 ± 0,4	2,7 ± 0,4 ^a
Август	52,9 ± 3,2	56,0 ± 2,9	8,8 ± 0,3	10,4 ± 0,5 ^a	1,1 ± 0,3	3,4 ± 0,3 ^a
Сентябрь	53,6 ± 2,7	59,9 ± 2,5	8,7 ± 0,4	12,1 ± 0,6 ^a	1,1 ± 0,2	3,6 ± 0,8 ^a
Октябрь	53,1 ± 2,0	55,4 ± 1,9	8,8 ± 0,5	11,8 ± 0,8 ^a	1,1 ± 0,2	3,9 ± 0,3 ^a
Ноябрь	51,1 ± 2,3	54,9 ± 2,4	8,8 ± 0,5	11,8 ± 0,4 ^a	1,1 ± 0,4	3,8 ± 0,4 ^a
Фосфолипиды						
Март	17,3 ± 0,9	15,3 ± 0,6 ^a	4,5 ± 0,5	4,4 ± 0,3	7,5 ± 0,3	6,7 ± 0,2 ^a
Апрель	17,3 ± 0,7	15,3 ± 0,9 ^a	4,6 ± 0,2	4,3 ± 0,1 ^a	7,6 ± 0,4	6,7 ± 0,2 ^a
Май	17,6 ± 0,5	16,1 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,3	4,4 ± 0,2	7,6 ± 0,2	6,8 ± 0,2 ^a
Июнь	17,9 ± 0,4	16,9 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,4	4,5 ± 0,3	7,8 ± 0,3	6,9 ± 0,2 ^a
Июль	18,2 ± 0,5	17,4 ± 0,4 ^a	4,6 ± 0,4	4,7 ± 0,3	8,1 ± 0,2	7,4 ± 0,3 ^a
Август	19,0 ± 0,4	17,9 ± 0,5 ^a	5,1 ± 0,2	4,7 ± 0,1 ^a	8,3 ± 0,3	7,7 ± 0,3 ^a
Сентябрь	19,5 ± 0,4	18,3 ± 0,3 ^a	5,1 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,4 ± 0,3	7,8 ± 0,2 ^a
Октябрь	20,1 ± 0,5	18,8 ± 0,3 ^a	5,1 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,6 ± 0,2	7,9 ± 0,2 ^a
Ноябрь	20,2 ± 0,5	18,9 ± 0,4 ^a	5,2 ± 0,2	4,8 ± 0,1 ^a	8,8 ± 0,2	7,9 ± 0,3 ^a
Холестерин						
Март	3,61 ± 0,2	3,42 ± 0,3	1,50 ± 0,02	1,4 ± 0,01 ^a	1,31 ± 0,05	1,44 ± 0,1
Апрель	3,63 ± 0,3	3,52 ± 0,3	1,51 ± 0,02	1,4 ± 0,02 ^a	1,42 ± 0,1	1,41 ± 0,1
Май	3,64 ± 0,2	3,61 ± 0,2	1,53 ± 0,03	1,4 ± 0,02 ^a	1,43 ± 0,1	1,53 ± 0,1
Июнь	4,11 ± 0,2	4,11 ± 0,3	1,73 ± 0,02	1,55 ± 0,1 ^a	1,48 ± 0,1	1,48 ± 0,1
Июль	4,32 ± 0,3	4,62 ± 0,2	1,93 ± 0,03	1,87 ± 0,01 ^a	1,54 ± 0,03	1,75 ± 0,1 ^a
Август	4,28 ± 0,2	4,93 ± 0,3	1,95 ± 0,03	2,02 ± 0,05	1,55 ± 0,04	1,72 ± 0,1 ^a
Сентябрь	3,63 ± 0,3	4,43 ± 0,2 ^a	1,79 ± 0,02	1,95 ± 0,1	1,46 ± 0,03	1,65 ± 0,1 ^a
Октябрь	3,50 ± 0,2	4,16 ± 0,2 ^a	1,68 ± 0,11	1,80 ± 0,14	1,33 ± 0,04	1,58 ± 0,1 ^a
Ноябрь	3,35 ± 0,2	3,85 ± 0,2 ^a	1,45 ± 0,03	1,58 ± 0,1 ^a	1,31 ± 0,04	1,46 ± 0,1 ^a
Эфиры холестерина						
Март	2,61 ± 0,1	2,49 ± 0,3	0,41 ± 0,05	0,52 ± 0,05	0,53 ± 0,02	0,52 ± 0,05
Апрель	2,53 ± 0,1	2,41 ± 0,2	0,33 ± 0,05	0,44 ± 0,05	0,46 ± 0,03	0,48 ± 0,04
Май	2,48 ± 0,2	2,52 ± 0,2	0,31 ± 0,03	0,38 ± 0,04	0,40 ± 0,02	0,5 ± 0,03 ^a
Июнь	1,96 ± 0,2	1,62 ± 0,2	0,25 ± 0,03	0,31 ± 0,04	1,15 ± 0,01	1,20 ± 0,03
Июль	2,31 ± 0,1	2,17 ± 0,1	0,29 ± 0,03	0,48 ± 0,03 ^a	1,22 ± 0,02	1,27 ± 0,02
Август	2,20 ± 0,2	2,41 ± 0,2	0,32 ± 0,02	0,58 ± 0,03 ^a	1,28 ± 0,02	1,34 ± 0,01 ^a
Сентябрь	2,22 ± 0,1	2,65 ± 0,2 ^a	0,34 ± 0,03	0,72 ± 0,05 ^a	1,33 ± 0,02	1,36 ± 0,03
Октябрь	2,25 ± 0,2	2,66 ± 0,1 ^a	0,55 ± 0,02	0,85 ± 0,05 ^a	1,37 ± 0,03	1,40 ± 0,03
Ноябрь	2,58 ± 0,1	2,75 ± 0,1 ^a	0,59 ± 0,02	1,04 ± 0,04 ^a	1,36 ± 0,03	1,41 ± 0,02

Примечание. a – различия достоверны при сравнении групп рыб № 1 и 2 при $p \leq 0,05$.

был выше, чем у группы № 2, в течение всего периода исследования. Сезонная динамика уровня ФЛ в печени рыб была сходна с таковой в других исследованных тканях, но в отличие от мышц и внутреннего жира в печени форели тенденция к увеличению концентрации ФЛ установлена уже к июню.

Содержание ТАГ в печени радужной форели группы № 2 было значительно больше, чем у рыб группы № 1, в течение всего периода исследования.

Интересно отметить, что, несмотря на более высокий уровень ХС в корме № 1 по сравнению с кормом № 2, в печени рыб группы № 1 концентрация ХС ниже, чем у рыб группы № 2 (табл. 1 и 2). Стоит обозначить, что суммарное содержание стероидных компонентов (ХС и его эфиров) было выше в корме № 2, и, возможно, именно это послужило причиной различий в концентрации ХС между группами рыб № 1 и 2. Динамика содержания холестерина в печени радужной форели в период исследования была аналогична сезонным изменениям уровня данного компонента в мышцах и внутреннем жире рыб.

Несмотря на значительные различия в содержании ЭХС между комбикормами, концентрация данного компонента в печени исследованных групп рыб была одинакова. Концентрация ЭХС уменьшалась с марта по май, а затем возрастала до ноября в печени у всех исследованных групп форели.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Липиды после ресинтеза в клетках кишечника в составе липопротеинов с током крови переносятся к органам и тканям рыб, при этом основная доля пищевых компонентов поступает в печень [28], [35]. В печени у радужной форели осуществляется синтез липидов *de novo*; метаболизируются эндогенные и экзогенные липиды [32]. Активность обменных процессов в гепатоцитах лососевых достаточно велика [19], [31], что объясняет отсутствие влияния состава корма на уровень большинства липидных показателей печени рыб (табл. 3).

Глицерол-содержащие фосфолипиды, метаболически связанные между собой, модифицируют-

ся в зависимости от потребности организма [25], [26]; активность данных процессов во многом определяется степенью доступности исходных компонентов, имеющих экзогенное происхождение [15]. В ходе работы установлена низкая степень влияния трофического фактора на концентрацию изученных фосфолипидов в печени.

Синтез ХС *de novo* у лососевых в основном осуществляется в печени рыб, и интенсивность данного процесса определяется поступлением ХС с кормом [30], [34]. Содержание ХС в тканях рыб не зависело от состава корма, причиной чего может служить поддержание его определенного константного уровня в клетке, где возможный недостаток экзогенного ХС восполняется его синтезом в печени рыб. С другой стороны, как и для жирных кислот, входящих в состав липидов, следует учитывать суммарное поступление в организм ХС, который в корме может находиться как в свободном виде, так и в эстерифицированном с жирной кислотой (ЭХС). Анализируя суммарное содержание ХС и его эфиров в составе корма и оценивая его влияние на липидный состав тканей форели, установлено, что уровень ХС в печени, мышцах и внутреннем жире форели соответствует общей концентрации стероидных компонентов в кормах.

Во внутреннем жире рыб из липидных компонентов в основном депонируются ТАГ и ЭХС. У лососевых рыб липиды запасаются также и в мышечной ткани [18], [24].

Смену сезонов следует рассматривать в комплексе с такими факторами, как температурный и кислородный режимы окружающей среды, доступность пищевых источников в различные периоды года (зимовка, нагул) и др. Помимо воздействия перечисленных внешних условий на организм, следует также учитывать и биологические особенности рыб: их возрастную и половую принадлежность, стадию зрелости гонад и другие. Модификация липидного состава тканей рыб во многом зависела от режима их кормления. В нагульный период содержание запасных и структурных липидов во всех исследованных тканях форели значительно возрастало, что связано с регулярным многоразовым кормлением лососевых и активными синтетическими процес-

Таблица 3

Оценка степени влияния факторов (сезонного и трофического) на некоторые липидные показатели радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)

	Внутренний жир		Мышцы		Печень	
	Корм	Сезон	Корм	Сезон	Корм	Сезон
Общие липиды	33,9	28,5	29,8	–	15,3	25
Триацилглицерины	69,0	47,6	65,0	14,3	31,1	43
Холестерин	–	34,6	–	58,0	–	80
Эфиры холестерина	4,3	19,8	9,3	34,4	–	11

Примечание. В таблице приведены данные в виде % от общей дисперсии, по результатам анализа MANOVA, значимые при $p < 0,05$.

сами в организме рыб. При переходе рыб в зимовальный период, напротив, установлено уменьшение уровня липидов в мышцах и внутреннем жире рыб, которое, вероятно, определялось снижением скорости обменных процессов при наступлении холодов и уменьшением количества внесенного корма рыбам в неделю по сравнению с предыдущими месяцами.

Применение интенсивных методик культивирования, направленных на ускорение накопления мышечной массы форели, оказывает существенную нагрузку на печень рыб, способствуя развитию жировой дистрофии, о чем свидетельствует постепенное возрастание содержания ТАГ в данном органе в течение всего периода исследования.

Известно, что стратегия биохимических адаптаций у рыб при изменении температуры окружающей среды направлена на модификацию уровня структурных компонентов (ФЛ и ХС) в биомембранах и их жирнокислотный со-

став [7], [10], [14], [27]. Фосфолипиды служат основными компонентами биомембран клеток и регулируют ее текучесть за счет изменения степени ненасыщенности жирных кислот и за счет модификации соотношения содержания классов фосфолипидов [14], [27]. Таким образом, комбикорма для лососевых различаются между собой соотношением структурных и запасных веществ, что связано с использованием различного сырья при производстве корма. Содержание липидных компонентов в тканях радужной форели зависит от состава корма. Показано, что степень влияния трофического фактора на липидный состав исследованных тканей рыб определяется как физиолого-биохимическими особенностями тканей, так и спецификой функциональной роли липидных компонентов. Состав липидов в печени форели в меньшей степени зависит от влияния трофического фактора, в отличие от запасящих тканей лососевых рыб – внутреннего жира и мышц.

*Работа выполнялась в рамках государственного задания (№ темы 0221-2014-0033), при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» № 0221-2015-0003: «Динамика изменений ихтиофауны пресноводных экосистем Европейского Севера России при климатическом и антропогенном воздействии».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Елисеева И. И. Статистика. М.: Высшее образование, 2007. 566 с.
3. Крепс Е. М. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования // Физиология и биохимия морских и пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 3–21.
4. Назарова М. А., Васильева О. Б., Руоколайнен Т. Р., Немова Н. Н. Изменение липидных показателей корма для аквакультуры радужной форели в процессе его хранения // Садковое рыбоводство. Состояние и перспективы развития: Материалы междунар. конф., 11–13 октября 2010 г. Петрозаводск, 2010. С. 47–50.
5. Назарова М. А., Васильева О. Б., Немова Н. Н. Оценка состава кормов для аквакультуры с целью рационального использования водных ресурсов // Молодые исследователи – регионам: Материалы междунар. науч. конф.: В 2 т. Вологда: ВоГТУ, 2013. Т. 1. С. 444–445.
6. Немова Н. Н., Васильева О. Б., Руоколайнен Т. Р., Назарова М. А. Оценка липидных показателей комбикормов для аквакультуры радужной форели в процессе хранения // Кормопроизводство. 2011. № 3. С. 44–47.
7. Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.
8. Рыжков Л. П. Садковая аквакультура – перспективы и пути развития // Садковое рыбоводство. Состояние и проблемы развития: Материалы междунар. конф., 11–13 октября 2010 г. Петрозаводск, 2010. С. 3–7.
9. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб: Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
10. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М. Методы выделения, тонкослойная и газожидкостная хроматография липидов рыб // Типовые методики исследования продуктивных видов рыб в пределах их ареалов. 1981. Ч. IV. С. 58–69.
11. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. Вып. 1. С. 152–163.
12. Титарев Е. Ф. Холодноводное форелеводство. М.: Наука, 2007. 280 с.
13. Arduini A., Pescechiera A., Dottori S. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. 1996. Vol. 37. № 2. P. 684–689.
14. Bell J. G., Strachan F., Good J. E., Tocher D. R. Effect of dietary echium oil on growth, fatty acid composition and metabolism, gill prostaglandin production and macrophage activity in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // Aquacult. Res. 2006. Vol. 37. P. 606–617.
15. Bell J. G., Pratoomyot J., Strachan F., Henderson R. J., Fontanillas R., Hebard A., Guy D. R. Growth, flesh adiposity and fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) families with contrasting flesh adiposity: Effects of replacement of dietary fish oil with vegetable oils // Aquaculture. 2010. № 306. P. 225–232.
16. Brauge C., Corraze G., Médale F. Effects of dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxidation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater // Comp. Biochem. Physiol. 1995. Vol. 111. P. 117–124.
17. Brown T. D., Francis D. S., Turchini G. M. Can dietary lipid source circadian alternation improve omega-3 deposition in rainbow trout? // Aquaculture. 2010. Vol. 300. № 1–4. P. 148–155.
18. Corraze G., Larroquet L., Médale F. Nutritional control of lipid deposition in rainbow trout: effect of rearing temperature // INRA Prod. Anim. 1999. № 12. P. 249–256.

19. Castell J. D., Lee A., Sinnhuber O. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): lipid metabolism and fatty acid composition // J. Nutr. 1972. Vol. 102 P. 93–100.
20. Emre Y., Okumus I., Maltas O. Trout farming. Marine aquaculture in Turkey // Turkish Marine Research Foundation. Istanbul Turkey. 2007. P. 21–26.
21. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // Med. J. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
22. FAO The state of world fisheries and aquaculture, 2008. FAO Fisheries and Aquaculture Department. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 2009. 96 p.
23. Folch J., Lees M., Stanley G. H. S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.
24. Gümüş E., İkiz R. Effect of dietary levels of lipid and carbohydrate on growth performance, chemical contents and digestibility in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 // Pakistan Vet. J. 2009. Vol. 29. P. 59–63.
25. Hazel O. K., Williams E. E., Livermore R., Mozingo N. Thermal acclimation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // Lipids. 1991. Vol. 26. P. 277–282.
26. Fodor K., Jones R. H., Buda C. Molecular architecture and ecological properties of phospholipids during thermal adaptation in fish: an experimental and model studies // Lipids. 1995. Vol. 30. P. 1119–1126.
27. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
28. Hochachka P. W., Mommsen T. P. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes // Environmental and Ecological Biochemistry. 1995. Vol. 5. P. 68–74.
29. Hua K., Bureau D. P. Development of a model to estimate digestible lipid content of salmonid fish feeds // Aquaculture. 2009. Vol. 286. № 3–4. P. 180–184.
30. Kagan V. E., Tyurin V. A., Gorbunov N. V., Prilipko L. L., Chelomin V. P. Are changes in the microviscosity and an asymmetrical distribution of phospholipids in the membrane necessary conditions for signal transmission? A comparison of the mechanisms of signal transmission in plasma membranes of brain synaptosomes and photoreceptor membranes of the retina // J. Evol. Biochem. Physiol. 1984. Vol. 20. P. 6–11.
31. McKinley S. J., Hazel J. R. Does membrane fluidity contribute to thermal compensation of beta-adrenergic signal transduction in isolated trout hepatocytes? // J. Exp. Biol. 2000. Vol. 203. P. 631–640.
32. Ruyter B., Røsjø C., Grisdale-Helland B., Rosenlund G., Obach A., Thomassen M. S. Influence of temperature and high dietary linoleic acid content on esterification, elongation, and desaturation of PUFA in atlantic salmon hepatocytes // Lipids. 2010. Vol. 38. № 8. P. 833–840.
33. Ruyter B. O., Andersen A., Dehli A., Gjoen T., Thomassen M. S. Peroxisome proliferator activated receptors in Atlantic salmon (*Salmo salar*): effects on PPAR transcription and acyl-CoA oxidase activity in hepatocytes by peroxisome proliferators and fatty acids // Biochim. Biophys. Acta. 1997. Vol. 348. P. 331–338.
34. Salvador A. M., Alonso-Damián A., Choubert G., Milicua J. C. Impact of different dietary phospholipid levels on cholesterol and canthaxanthin lipoprotein-serum transport and muscle deposition in rainbow trout // J. Agric. Food Chem. 2009. Vol. 57. № 5. P. 2016–2021.
35. Sargent J. R., Tocher D. R., Bell J. G. The lipids. Fish Nutrition, 3rd, Chap. 4. San Diego: Academic Press, 2002. P. 181–257.
36. Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
37. Tocher D. R., Bendiksen E. Å., Campbell P. J., Bell J. G. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // Aquaculture. 2008. V. 280. P. 21–34.
38. Tocher D. R., Fonseca-Madrigal J., Dick J. R., Ng W. K., Bell J. G., Campbell P. J. Effects of water temperature and diets containing palm oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2004. Vol. 137. № 1. P. 49–63.
39. Tocher D. R., Mourente G., Van Der Eeken A., Evjemo J. O., Diaz E., Wille M., Bell J. G., Olsen Y. Comparative study of antioxidant defence mechanisms in marine fish fed variable levels of oxidised oil and vitamin E // Aquaculture Internat. 2003. Vol. 11. P. 195–216.
40. Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classis and their fatty acids // J. Chromat. 1965. Vol. 17. № 2. P. 278–287.
41. Yun B., Mai K., Zhang W., Xu W. Effects of dietary cholesterol on growth performance, feed intake and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed high plant protein diets // Aquaculture. 2011. Vol. 319. № 1–2. P. 105–110.

Nazarova M. A., Vologda State University (Vologda, Russian Federation)

Vasil'eva O. B., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

SEASONAL CHANGES IN THE LIPID COMPOSITION OF TISSUES OF RAINBOW TROUT *RARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792) GROWN ON DIFFERENT FEEDSTUFFS

The paper presents and analyzes data on the annual dynamics of the content of lipid components in tissues of rainbow trout *Rarasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) and its dependence on the composition used in the cultivation of the fish fodder. Every month, from March to November, tissue samples from two groups of rainbow trout, cultivated on different combined feed, were collected. A biochemical analysis of tissue samples and compound fish fodder, which determined the level of triacylglycerols, cholesterol, cholesterol esters, general and individual phospholipids was performed. The combined feed for salmon differed in ratio of structural and replacement substances. The content of total lipids, triacylglycerols, sphingomyelin in muscles, in the inner fat and in the liver of rainbow trout depended upon fish fodder composition. The increase of cholesterol and phosphatidylcholine during summer

months and the reduction of these components in winter were registered. The concentration of phosphatidylethanolamine, on the contrary, increased in cold weather.

Key words: total lipids, phospholipids, rainbow trout, the annual dynamics of combined feed

REFERENCES

1. Gubler E. V., Genkin A. A. *Primenenie kriteriev neparametricheskoy statistiki dlya otsenki razlichiy dvukh grupp nablyudeniy v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh* [Application of the criteria of nonparametric statistics to assess the differences between two groups of observations in biomedical research]. Moscow, Meditsina Publ., 1969. 29 p.
2. Eliseeva I. I. *Statistika* [Statistics]. Moscow, Vysshee obrazovanie Publ., 2007. 566 p.
3. Krepes E. M. Cellular lipids and their role in aquatic organisms to adapt to the conditions of existence [Kletochnye lipidy i ikh rol' v adaptatsii vodnykh organizmov k usloviyam sushchestvovaniya]. *Fiziologiya i biokhimiya morskikh i presnovodnykh zhivotnykh*. Leningrad, Nauka Publ., 1979. P. 3–21.
4. Nazarova M. A., Vasil'eva O. B., Ruokolajnen T. R., Nemova N. N. Modifying lipid parameters of the feed for aquaculture of rainbow trout during storage [Izmenenie lipidnykh pokazateley korma dlya akvakul'tury raduzhnoy foreli v protsesse ego khraneniya]. *Sadkovoje rybovodstvo. Sostoyanie i perspektivy razvitiya: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, 11–13 oktyabrya 2010 g.* Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. P. 47–50.
5. Nazarova M. A., Vasil'eva O. B., Nemova N. N. Assessment of the composition of the feed for aquaculture for the purpose of rational use of water resources [Otsenka sostava kormov dlya akvakul'tury s tsel'yu ratsional'nogo ispol'zovaniya vodnykh resursov]. *Molodye issledovateli – regionam: Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii: V 2 t.* Vologda, VoGTU Publ., 2013. Vol. 1. P. 444–445.
6. Nemova N. N., Vasil'eva O. B., Ruokolajnen T. R., Nazarova M. A. Assessment of lipid parameters of the combined feed for aquaculture of rainbow trout during storage [Otsenka lipidnykh pokazateley kombikormov dlya akvakul'tury raduzhnoy foreli v protsesse khraneniya]. *Kormoproizvodstvo*. 2011. № 3. P. 44–47.
7. Nemova N. N., Vysockaja R. U. *Biokhimicheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb* [Biochemical indication of fish condition]. Moscow, Nauka Publ., 2004. 215 p.
8. Ryzhkov L. P. Cage aquaculture – the prospects and ways of development [Sadkovaya akvakul'tura – perspektivy i puti razvitiya]. *Sadkovoje rybovodstvo. Sostoyanie i problemy razvitiya: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii, 11–13 oktyabrya 2010 g.* Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. P. 3–7.
9. Sidorov V. S. *Ekologicheskaya biokhimiya ryb: Lipidy* [Environmental Biochemistry of fish: Lipids]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 240 p.
10. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M. Selection methods, thin-layer and gas-liquid chromatography of lipids in fish [Metody vydeleniya, tonkosloynaya i gazozhidkostnaya khromatografiya lipidov ryb]. *Tipovye metodiki issledovaniya produktivnykh vidov ryb v predelakh ikh arealov*. 1981. Part IV. P. 58–69.
11. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipids fish. I. Methods of analysis. The tissue specificity of vendace *Coregonus albula* L. [Lipidy ryb. I. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' ryapushki *Coregonus albula* L.]. *Lososeyye (Salmonidae) Karelii*. Petrozavodsk, Karel. fil. AN SSSR Publ., 1972. Issue 1. P. 152–163.
12. Titarev E. F. *Kholodnovodnoe forelevodstvo* [Coldwater trout farming]. Moscow, Nauka Publ., 2007. 280 p.
13. Arduini A., Pescechera A., Dottori S. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // *J. Lipid. Res.* 1996. Vol. 37. № 2. P. 684–689.
14. Bell J. G., Strachan F., Good J. E., Tocher D. R. Effect of dietary echium oil on growth, fatty acid composition and metabolism, gill prostaglandin production and macrophage activity in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // *Aquacult. Res.* 2006. Vol. 37. P. 606–617.
15. Bell J. G., Pratoomyot J., Strachan F., Henderson R. J., Fontanillas R., Hebard A., Guy D. R. Growth, flesh adiposity and fatty acid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) families with contrasting flesh adiposity: Effects of replacement of dietary fish oil with vegetable oils // *Aquaculture*. 2010. № 306. P. 225–232.
16. Brauge C., Corraze G., Medale F. Effects of dietary levels of carbohydrate and lipid on glucose oxidation and lipogenesis from glucose in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, reared in freshwater or in seawater // *Comp. Biochem Physiol.* 1995. Vol. 111. P. 117–124.
17. Brown T. D., Francis D. S., Turchini G. M. Can dietary lipid source circadian alternation improve omega-3 deposition in rainbow trout? // *Aquaculture*. 2010. Vol. 300. № 1–4. P. 148–155.
18. Corraze G., Larroquet L., Médale F. Nutritional control of lipid deposition in rainbow trout: effect of rearing temperature // *INRA Prod. Anim.* 1999. № 12. P. 249–256.
19. Castell J. D., Lee A., Sinnhuber O. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): lipid metabolism and fatty acid composition // *J. Nutr.* 1972. Vol. 102. P. 93–100.
20. Emre Y., Okumus I., Maltas O. Trout farming. Marine aquaculture in Turkey // *Turkish Marine Reserch Foundation. Istanbul Turkey*. 2007. P. 21–26.
21. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // *Med. J.* 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–256.
22. FAO The state of world fisheries and aquaculture, 2008. FAO Fisheries and Aquaculture Department. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 2009. 96 p.
23. Folch J., Lees M., Stanley G. H. S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.
24. Gümüş E., İkiz R., Effect of dietary levels of lipid and carbohydrate on growth performance, chemical contents and digestibility in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792 // *Pakistan Vet. J.* 2009. Vol. 29. P. 59–63.
25. Hazel O. K., Williams E. E., Livermore R., Mozingo N. Thermal acclimation in biological membranes: functional significance of changes in phospholipid molecular species composition // *Lipids*. 1991. Vol. 26. P. 277–282.
26. Fodor K., Jones R. H., Buda C. Molecular architecture and ecological properties of phospholipids during thermal adaptation in fish: an experimental and model studies // *Lipids*. 1995. Vol. 30. P. 1119–1126.
27. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.
28. Hochachka P. W., Mommsen T. P. *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes // Environmental and Ecological Biochemistry*. 1995. Vol. 5. P. 68–74.

29. Hua K., Bureau D. P. Development of a model to estimate digestible lipid content of salmonid fish feeds // *Aquaculture*. 2009. Vol. 286. № 3–4. P. 180–184.
30. Kagan V. E., Tyurin V. A., Gorbunov N. V., Prilipko L. L., Chelomin V. P. Are changes in the microviscosity and an asymmetrical distribution of phospholipids in the membrane necessary conditions for signal transmission? A comparison of the mechanisms of signal transmission in plasma membranes of brain synaptosomes and photoreceptor membranes of the retina // *J. Evol. Biochem. Physiol.* 1984. Vol. 20. P. 6–11.
31. McKinley S. J., Hazel J. R. Does membrane fluidity contribute to thermal compensation of beta-adrenergic signal transduction in isolated trout hepatocytes? // *J. Exp. Biol.* 2000. Vol. 203. P. 631–640.
32. Ruyter B., Røsjø C., Grisdale-Helland B., Rosenlund G., Obach A., Thomassen M. S. Influence of temperature and high dietary linoleic acid content on esterification, elongation, and desaturation of PUFA in atlantic salmon hepatocytes // *Lipids*. 2010. Vol. 38. № 8. P. 833–840.
33. Ruyter B. O., Andersen A., Dehli A., Gjoen T., Thomassen M. S. Peroxisome proliferator activated receptors in Atlantic salmon (*Salmo salar*): effects on PPAR transcription and acyl-CoA oxidase activity in hepatocytes by peroxisome proliferators and fatty acids // *Biochim. Biophys. Acta*. 1997. Vol. 348. P. 331–338.
34. Salvador A. M., Alonso-Damián A., Choubert G., Milicua J. C. Impact of different dietary phospholipid levels on cholesterol and canthaxanthin lipoprotein-serum transport and muscle deposition in rainbow trout // *J Agric Food Chem*. 2009. Vol. 57. № 5. P. 2016–2021.
35. Sargent J. R., Tocher D. R., Bell J. G. The lipids. *Fish Nutrition*, 3rd, Chap. 4. San Diego: Academic Press, 2002. P. 181–257.
36. Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
37. Tocher D. R., Bendiksen E. Å., Campbell P. J., Bell J. G. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // *Aquaculture*. 2008. Vol. 280. P. 21–34.
38. Tocher D. R., Fonseca-Madrigal J., Dick J. R., Ng W. K., Bell J. G., Campbell P. J. Effects of water temperature and diets containing palm oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2004. Vol. 137. № 1. P. 49–63.
39. Tocher D. R., Mourente G., Van Der Eeken A., Evjemo J. O., Diaz E., Wille M., Bell J. G., Olsen Y. Comparative study of antioxidant defence mechanisms in marine fish fed variable levels of oxidised oil and vitamin E // *Aquaculture Internat.* 2003. Vol. 11. P. 195–216.
40. Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classis and their fatty acids // *J. Chromat.* 1965. Vol. 17. № 2. P. 278–287.
41. Yun B., Mai K., Zhang W., Xu W. Effects of dietary cholesterol on growth performance, feed intake and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed high plant protein diets // *Aquaculture*. 2011. Vol. 319. № 1–2. P. 105–110.

Поступила в редакцию 26.05.2017

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
mchurova@yandex.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МЕЩЕРЯКОВА

кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
o-mesch@yandex.ru

НАТАЛЬЯ СЕРГЕЕВНА ШУЛЬГИНА

магистрант, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
shulgina28@yandex.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ*

Проведено исследование вариабельности активности ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром *c* оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), альдолазы и 1-глицеро-фосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ)) у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на следующих стадиях ее развития: 1) в ооцитах (V ст. зр.) из разных зон ястыка; 2) у эмбрионов на стадии глазка; 3) у личинок при вылуплении. Показано, что активность ферментов гликолиза, альдолазы и ЛДГ значительно варьировала в ооцитах и у эмбрионов. Личинки горбуши, вылупившиеся из разных нерестовых гнезд, различались между собой по активности ЦО, альдолазы и 1-ГФДГ. Таким образом, результаты исследования свидетельствуют о том, что в раннем онтогенезе горбуши на разных стадиях ее развития исследованные ферменты энергетического и углеводного обмена имеют различный характер и степень вариабельности своей активности. Такие метаболические вариации могут определять особенности дальнейшего роста и развития отдельных особей, комплекс их адаптивных возможностей и в целом формирование внутривидовой разнокачественности горбуши по морфофизиологическим показателям.

Ключевые слова: горбуша, ооциты, эмбрионы, личинки, энергетический и углеводный обмен, активность ферментов

ВВЕДЕНИЕ

Энергетический обмен играет важную роль на всех стадиях развития рыб, особенно на ранних, когда энергия тратится на созревание ооцитов и требуется для интенсивно идущих процессов биосинтеза во время формирования эмбрионов [20]. Огромную роль при этом играет углеводный метаболизм. Углеводы являются основными субстратами для синтеза АТФ в неоплодотворенных ооцитах и особенно на стадиях раннего развития эмбриона, тогда как белки и липиды используются на более поздних стадиях эмбриогенеза до первого самостоятельного питания [7], [20]. Вылупление и переход на внешнее питание требуют дополнительных энерготрат, которые обеспечиваются за счет окисления глюкозы, высококонцентрационных жирных кислот, а также определенных

фракций запасных белков, легко вовлекающихся в энергетический обмен [12]. На ранней стадии личинки (после вылупления) наиболее активны аэробные процессы, источники энергии – в большей степени белки и жиры [8], [17]. Ранее было показано, что эмбрионы атлантического лосося различаются между собой по объему питательных веществ, что определяет смещение сроков выклева среди особей одной генерации [3]. Вариабельность в активности ферментов энергетического обмена показана для эмбрионов пятнистой зубатки [14].

Данные о роли энергетического метаболизма в формировании внутривидовой разнокачественности у лососевых на ранних стадиях развития, и в частности горбуши, практически отсутствуют. Известно, что в популяциях лосо-

секих рыб Северо-Запада России на стадии личинок и мальков наблюдается значительная разнокачественность по морфофизиологическим и биохимическим параметрам, приводящая к образованию сложной субпопуляционной и возрастной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие, устойчивое существование и воспроизводство всей популяции [10]. Считается, что дифференцированность по морфофизиологическим признакам, присущая молоди лососевых рыб, обусловлена сроками их вылупления, что, в свою очередь, оказывает влияние на их миграцию и приспособительное поведение в потоке [1]. При этом различия в темпах индивидуального развития молоди могут быть вызваны неоднородностью яйцеклеток в пределах одной и той же порции или являться следствием изменчивости на эмбриональном уровне [9].

С целью изучения физиолого-биохимических причин возникновения внутривидовой изменчивости и дифференциации молоди горбуши в период раннего онтогенеза исследовали показатели энергетического и углеводного обмена (цитохром *c* оксидазы, лактатдегидрогеназы, 1-глицеро-фосфатдегидрогеназы, альдолазы) у горбуши на стадии неоплодотворенной икры, у эмбрионов на стадии глазка и личинок при вылуплении.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования разнокачественности неоплодотворенной икры лососевых рыб проведено изучение активности ферментов энергетического и углеводного обмена в ооцитах горбуши перед оплодотворением. Отлов рыб проводили жаберными сетями в устье реки Индера в августе 2015 года. Размерно-весовые характеристики горбуши представлены в табл. 1. Икру разбирали по порциям в зависимости от положения в ястыке (передняя, средняя и задняя части) и замораживали в жидком азоте до начала анализа.

Таблица 1
Размерно-весовые характеристики горбуши на 5-й стадии зрелости

Значение	Горбуша, 5-я стадия зрелости гонад		
	Длина, см	Вес, г	Гонады, вес, г
$M \pm m$	49,16 ± 1,21	1229,6 ± 96,88	259,5 ± 12,24
Min	43,5	685	205
Max	56,5	1707	312

Сбор эмбрионов на стадии глазка проводили в октябре 2015 года. Пробы собраны из одного гнезда, расположенного в центре русла реки Индера. Средняя масса икринок составила $0,131 \pm 0,003$ г (Min-Max 0,103–0,147 г).

Предличинок горбуши собирали из двух гнезд в 2016 году. При вскрытии гнезд личинок подхватывал поток и сносил в сачки, далее помещали их в емкость с водой. Личинки имели прозрачное тело с выраженной головой, туловищем, хвостовым отделом и овально-вытянутый желточный мешок размером в 2/3 от длины тела. Глубина залегания личинок от поверхности бугра не превышала 10–15 см. У личинок из первого гнезда остаток желточного мешка составил 20–40%. У личинок из второго гнезда остаток желточного мешка был в среднем менее 25%. Данные о размерно-весовых характеристиках личинок горбуши приведены в табл. 2. Личинок замораживали в жидком азоте, а затем хранили при -80 °C до начала анализа.

Вылов и исследования горбуши проведены в соответствии с разрешениями Федерального агентства по рыболовству Баренцево-Беломорского территориального управления № 51 2015 03 0119 и № 51 2016 03 0166.

Таблица 2
Размерно-весовые характеристики личинок горбуши из разных нерестовых гнезд

Гнездо	Вес, г	Длина, см
1	0,14 ± 0,01	2,92 ± 0,04
2	0,17 ± 0,01	3,22 ± 0,08

Определение активности ферментов. Активность ферментов определяли в белых мышцах, печени, жабрах и почках сегов. Ткань гомогенизировали в 0,01 М трис-НСI буферном растворе (рН 7,5). Общую активность ферментов лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы определяли по общепринятым методикам [4]. Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Векс в модификации Ананьева и Обуховой [3]. Активность цитохром *c* оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита [21], при этом цитохром *c* восстанавливали двукратным по массе количеством аскорбиновой кислоты в 0,02 М фосфатном буферном растворе (рН 7,0) в течение 2 ч и затем на колонке с сефадексом G-25 выделяли в восстановленной форме свободным от избытка восстановителя.

Математический анализ полученных результатов производили с помощью непараметрических критериев: Манна – Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена, также определяли коэффициент вариации (CV). Различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Исследования выполнены с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Провели сравнение активности ферментов энергетического и углеводного обмена между

ооцитами на V стадии зрелости в ястыке из различных его зон (передней, средней и задней) у разных особей горбуши. Анализ не выявил достоверных различий в активности исследуемых ферментов между ооцитами, различающимися расположением в ястыке (табл. 3). Однако по результатам статистического анализа всей выборки икринок от разных особей горбуши установлено наличие варибельности по активности этих ферментов – альдолазе ($CV = 67\%$) и ЛДГ ($CV = 34\%$). Результаты корреляционного анализа по всей выборке ооцитов горбуши выявили наличие положительной корреляции между ЛДГ и альдолазой ($r^2 = 50$, $p < 0,05$). Кроме того, была отмечена корреляция между ЛДГ и массой гонад ($r^2 = 56$, $p < 0,05$). По активности ЛДГ можно судить об уровне анаэробного обмена [23], а активность альдолазы характеризует степень использования углеводов в гликолизе [19]. Таким образом, эти результаты показывают, что уже на стадии неоплодотворенной икры формируется разнокачественность по уровню ключевых процессов энергетического и углеводного метаболизма (в частности, гликолиза), однако варибельность изученных биохимических параметров проявляется только между разными особями, но не в пределах гонад одной особи. Таким образом, можно полагать, что эмбрионы от разных самок в дальнейшем также будут отличаться между собой по биохимическим показателям, а следовательно, и особенностями развития. Так, в исследовании эмбриогенеза у пятнистой зубатки (*Anarchichas minor*) [14] была установлена варибельность в активности ферментов аэробного и анаэробного обмена (цитрат синтазы, ЛДГ) для эмбрионов от разных родителей, что предполагает наличие «родительского эффекта», определяющего уровень энергетического метаболизма у эмбрионов.

Таблица 3
Активность ферментов ЛДГ и альдолазы (мкмоль/мин/г ткани) в ооцитах горбуши

Часть ястыка	Абсолютная активность	
	ЛДГ	альдолаза
	мкмоль/мин/г ткани	
Передняя	0,23 ± 0,03	0,07 ± 0,01
Средняя	0,25 ± 0,02	0,06 ± 0,01
Задняя	0,27 ± 0,02	0,07 ± 0,01
Общее	0,25 ± 0,02	0,06 ± 0,01

У эмбрионов горбуши на стадии пигментации глаз также установлены вариации активности исследуемых ферментов. Так, у горбуши наиболее высокий коэффициент вариации показан для ферментов гликолиза – альдолазы ($CV = 75\%$) и ЛДГ ($CV = 74\%$), у фермента аэробного метаболизма ЦО он составлял 54 %, для 1-ГФДГ – фермента, определяющего степень синтеза глицерофосфата (используемого в синтезе липидов [18]), – 48 %.

Таким образом, результаты подтверждают предположение о существовании разнокачественности особей в популяциях, которая может обуславливать раннюю дифференциацию личинок и мальков одной генерации.

Ранее нами была изучена активность ферментов у эмбрионов лосося на стадии глазка [6]. Было показано, что разнокачественность особей лосося в эмбриогенезе в наибольшей степени проявлялась для ферментов аэробного обмена ЦО и МДГ, а также для ферментов, отражающих степень использования углеводов в процессах биосинтеза 1-ГФДГ и Г-6-ФДГ. Ферменты ЛДГ и альдолаза в наименьшей степени варьировали в выборке. Таким образом, вероятно, существуют видовые особенности в разнокачественности активности отдельных ферментов. А именно, у горбуши наиболее высокий уровень разнокачественности наблюдается для процессов использования углеводов в гликолизе, в процессе анаэробного синтеза АТФ и в реакции синтеза глицерофосфата. Биохимическая разнокачественность эмбрионов лосося на стадии глазка в наибольшей степени была связана с изменчивостью уровня важнейшего процесса энергообеспечения – аэробного синтеза АТФ и процессами использования углеводов не на энергетические цели, а по пути превращения в предшественники биосинтетических реакций. Различия в активности ферментов ключевых реакций энергетического и углеводного обмена определяют индивидуальную специфику, интенсивность и направленность биохимических процессов у эмбрионов и создают метаболические предпосылки для формирования разнокачественности уже в эмбриональном периоде по двум факторам: 1) энергетическому статусу и 2) использованию углеводов в процессах синтеза АТФ и образования предшественников для биосинтетических реакций. О видовых различиях в активности ферментов свидетельствуют исследования раннего онтогенеза у атлантического палтуса [15] и пятнистой зубатки [14]. Так, для палтуса было характерно преобладание аэробных процессов при вылуплении личинки, а для зубатки – анаэробных, что определялось уже на поздних стадиях эмбриогенеза [14].

Метаболизм личинок, вылупляющихся из нерестовых гнезд, с одной стороны, несет в себе черты разнокачественности особей, сформировавшейся еще в эмбриональном периоде, а с другой стороны, изменяется в условиях начинающейся самостоятельной жизнедеятельности личинки. При исследовании активности ферментов энергетического и углеводного обмена личинок горбуши из двух различных нерестовых гнезд были установлены достоверные различия в активности аэробных ферментов и ферментов превращения углеводов (табл. 4). Личинки, вылупляющиеся из гнезда № 2 и имеющие желточный мешок менее 25 %, имели более высокую активность ЦО,

Таблица 4

Активность ферментов ЦО, ЛДГ, 1-ГФДГ и альдолазы (мкмоль/мин/г ткани) у эмбрионов горбуши на стадии пигментации глаз и у личинок из разных нерестовых гнезд

Объект	ЦО	ЛДГ	1-ГФДГ	альдолаза
	мкмоль/мин/г ткани			
Эмбрионы на стадии пигментации глаз	0,04 ± 0,004	0,84 ± 0,04	0,04 ± 0,009	0,31 ± 0,02
Личинки, гнездо № 1	1,17 ± 0,04	1,76 ± 0,12	0,19 ± 0,02	33,71 ± 5,53
Личинки, гнездо № 2	1,30 ± 0,03*	1,98 ± 0,09	0,25 ± 0,01*	43,92 ± 3,84*

Примечание. * – различия между личинками из разных гнезд достоверны, $p < 0,05$.

альдолазы и 1-ГФДГ по сравнению с личинками из гнезда № 1 с объемом желточного мешка до 40 %. Их метаболизм отличался более высоким уровнем аэробного метаболизма, окисления углеводов в процессе гликолиза и превращением части углеводов в глицерофосфат. Несмотря на то что обе группы личинок еще пребывали на стадии экзогенного питания, вероятно, что личинки из гнезда № 2 несколько опережали личинок из гнезда № 1 в своем развитии: у них активнее шло использование липидов желточного мешка, был более высокий уровень энергетического обмена, и активнее происходило использование углеводов на энергетические цели и биосинтетические процессы. Такие особенности метаболизма характерны для периодов активной двигательной активности, формообразования и роста. По данным литературы, а также собственным данным, активность ЦО отражает состояние рыб при влиянии разных факторов окружающей среды и темпы их роста [5], [11], [13], [16], [21]. Поэтому, вероятно, более высокий уровень аэробного

обмена у личинок горбуши из гнезда № 2 будет определять их более высокие темпы роста, а следовательно, и размерную разнокачественность особей в популяции.

Таким образом, нами установлена разнокачественность по активности ферментов энергетического и углеводного обмена ооцитов V ст. зр. от разных особей, эмбрионов на стадии глазка и личинок при вылуплении. Такие метаболические вариации могут определить особенности дальнейшего развития особей, а именно выживаемость и разнокачественность по темпам роста, что может быть преопределяющим для наступления сроков смолтификации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных позвоночных: главному научному сотруднику Веселову Алексею Елпидифоровичу, научному сотруднику Ефремову Денису Александровичу, младшему научному сотруднику Ручьеву Михаилу Андреевичу за помощь в сборе материала.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РНФ по проекту «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития» № 14-24-00102.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
2. Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 144 с.
3. Колб В. Г., Камышиников В. С. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 1976. 311 с.
4. Кочетов Г. А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высшая школа, 1980. 272 с.
5. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с-оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2013. № 3. С. 136–143.
6. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Метаболические предпосылки формирования субпопуляционной структуры Атлантического лосося в раннем онтогенезе (на примере энергетического и углеводного обмена) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 52–56.
7. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
8. Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
9. Павлов Д. С., Касумян А. О. Стайное поведение рыб. М.: Изд-во МГУ, 2003. 272 с.
10. Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 6. С. 819–826.
11. 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. 254–262.
12. Шатуновский М. И. Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 13–19.

13. Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // Environmental Science and Pollution Research. 2014. P. 13342–13352.
14. Desrosiers V., Le François N. R., Tveiten H., Andreassen I., Blier P. U. Ontogenesis of catabolic and energy metabolism capacities during the embryonic development of spotted wolffish (*Anarhichas minor*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2008. Vol. 150 (2). P. 200–206.
15. Finn R. N., Fyhn H. J., Evjen M. S. Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). I. Respiration and nitrogen metabolism // Marine Biology. 1995. Vol. 124 (3). P. 355–369.
16. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2008. Vol. 151. P. 526–532.
17. Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biological Reviews. 1991. Vol. 66. P. 33–56.
18. Harmon J. S., Sheridan M. A. Glucose-stimulated lipolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) liver // J. Fish Physiol. and Biochem. 1992. Vol. 10. P. 189–199.
19. Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2006. Vol. 144. P. 119–127.
20. Lahnsteiner F. Carbohydrate metabolism of eggs of the whitefish, *Coregonus* spp. during embryogenesis and its relationship with egg quality // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2005. Vol. 142 (1). P. 46–55.
21. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // Journal of Fish Biology. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
22. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
23. Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // Physiol. Zool. 1980. Vol. 53. P. 322–337.

Churova M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Meshcheryakova O. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Shulgina N. S., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

ACTIVITY OF ENZYMES OF ENERGY AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* AT DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT

The study of variability in the activity of enzymes of energy and carbohydrate metabolism (cytochrome c oxidase (COX), lactate dehydrogenase (LDH), aldolase and 1-glycero-phosphate dehydrogenase (1-GPDH)) in pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* at the following stages of its development was conducted: 1) in oocytes (V) from different areas of the ovary; 2) in embryos at the eye stage formation; 3) in larvae at hatching. It was shown that the activity of glycolysis enzymes, aldolase and LDH, significantly varied in oocytes and in embryos. Larvae of pink salmon hatched from different spawning nests differed in the activity of COX, aldolase and 1-GPDH. Thus, the results of the study indicate that the enzymes of energy and carbohydrate metabolism have a different degree of variability in their activity in the early ontogeny of pink salmon at different stages of its development. Such metabolic variations could determine the features of the further growth and development of individuals, a complex of their adaptive capacities, and, in general, the formation of the intrapopulation heterogeneity of pink salmon according to morpho-physiological indices.

Key words: pink salmon, oocytes, embryos, larvae, energy and carbohydrate metabolism, enzymes activity

REFERENCES

1. Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. *Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya* [Ecology, behavior and distribution of juveniles of Atlantic salmon]. Petrozavodsk, 2001. 160 p.
2. Kazakov R. V. *Biologicheskie osnovy razvedeniya atlanticheskogo lososya* [Biological bases of Atlantic salmon breeding]. Moscow, 1982. 144 p.
3. Kolb V. G., Kamyshnikov V. S. *Klinicheskaya biokhimiya* [Clinic biochemistry]. Minsk, 1976. 311 p.
4. Kochetov G. A. *Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii* [A Practical Guide in Enzymology]. Moscow, 1980. 272 p.
5. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Species-, age- and sex-related differences in cytochrome c-oxidase activity of some fish in North-West Russia [Mezhvidovye, vozrastnye i polovye razlichiya v aktivnosti tsytokhrom c-oksidadzy belykh myshts ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2013. № 3. P. 136–143.
6. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Metabolic background for establishment of the subpopulation structure in early ontogenesis in the Atlantic salmon (the case of energy of carbohydrate metabolism). *Biology Bulletin*. 2017. Vol. 44 (1). P. 45–49.
7. Novikov G. G. *Rost i energetika razvitiya kostistyykh ryb v rannem ontogeneze* [Growth and energy development of teleost fishes in early ontogeny]. Moscow, Editorial URSS Publ., 2000. 296 p.

8. Ozernykh N. D. *Energeticheskiy obmen v rannem ontogeneze ryb* [Energy metabolism in early ontogeny of fish]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 175 p.
9. Pavlov D. S., Kasumyan A. O. *Staynoe povedenie ryb* [Shoaling behavior of fish]. Moscow, Izd-vo MGU, 2003. 272 p.
10. Pavlov D. S., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N., Lupandin A. I. Parameters of energy metabolism in juveniles of Atlantic salmon *Salmo salar* living in the mainstream and in the tributary of the Varzuga River (the Kola Peninsula). *Journal of Ichthyology*. 2007. Vol. 47 (9). P. 774–781.
11. 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 salmon (*Salmo salar* L.) with different age and weight. *Russian journal of developmental biology*. 2015. Vol. 46 (5). P. 254–262.
12. Shatunovskiy M. I. Ecological and physiological approaches to the periodization of fish ontogeny [Ekologo-fiziologicheskie podkhody k periodizatsii ontogeneza ryb]. *Ekologicheskie problemy ontogeneza ryb: fiziologo-biokhimicheskie aspekty*. Moscow, Izd-vo MGU, 2001. P. 13–19.
13. Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // *Environmental Science and Pollution Research*. 2014. P. 13342–13352.
14. Desrosiers V., Le François N. R., Tveiten H., Andreassen I., Blier P. U. Ontogenesis of catabolic and energy metabolism capacities during embryonic development of spotted wolffish (*Anarhichas minor*) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2008. Vol. 150 (2). P. 200–206.
15. Finn R. N., Fyhn H. J., Evjen M. S. Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). I. Respiration and nitrogen metabolism // *Marine Biology*. 1995. Vol. 124 (3). P. 355–369.
16. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. 2008. Vol. 151. P. 526–532.
17. Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // *Biological Reviews*. 1991. Vol. 66. P. 33–56.
18. Harmon J. S., Sheridan M. A. Glucose-stimulated lipolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) liver // *J. Fish Physiol. and Biochem.* 1992. Vol. 10. P. 189–199.
19. Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2006. Vol. 144. P. 119–127.
20. Lahnsteiner F. Carbohydrate metabolism of eggs of the whitefish, *Coregonus* spp. during embryogenesis and its relationship with egg quality // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2005. Vol. 142 (1). P. 46–55.
21. Nathanaelides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // *Journal of Fish Biology*. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
22. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // *Methods in Biochem. Analysis*. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
23. Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // *Physiol. Zool.* 1980. Vol. 53. P. 322–337.

Поступила в редакцию 27.06.2017

СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ АРТЕМЬЕВ

младший научный сотрудник, Северный филиал ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича» (Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО»), аспирант, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
Artemm_1988@mail.ru

АЛЕКСАНДР ПАВЛОВИЧ НОВОСЕЛОВ

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Северный филиал ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича» (Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО») (Архангельск, Российская Федерация)
novoselov@pinro.ru

АЛЕКСАНДР ЛЕОНИДОВИЧ ЛЕВИЦКИЙ

инженер 1-й категории, Северный филиал ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича» (Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО») (Архангельск, Российская Федерация)
levitsky@pinro.ru

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В ОНЕЖСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

Приводится описание качественного (видового) состава макрозообентоса в Онежском заливе Белого моря. Выявлено, что состав макрозообентоса характеризуется высоким видовым и таксономическим разнообразием. В нем присутствуют более 140 таксонов, относящихся к 11 типам и 22 классам (подклассам). Единично в пробах зообентоса были отмечены простейшие, губки и первичноротые. Четырьмя видами двух классов представлены щупальцевые, по одному классу – сипункулиды и хордовые, шестью видами двух классов – кишечнополостные. В качестве субдоминантной группы выступили иглокожие, среди которых по видовому разнообразию преобладали офиуры (7 таксонов) и членистоногие (18 таксонов), где наиболее многочисленным оказался класс ракообразных Crustacea (16 таксонов). Почти около четверти всех зообентосных организмов пришлось на кольчатых червей. При этом малощетинковые черви были представлены только одним таксоном, который был обнаружен в прибрежной части о. Соловецкий в зоне распресненных вод. Все остальные обнаруженные таксоны и виды червей относились к классу многощетинковых. В качестве доминантной группы выступили моллюски (59 таксонов), представленные двустворчатыми (29 таксонов), брюхоногими (27 таксонов), хитонами (2 вида) и ямкохвостыми (1 вид). Выявленное видовое богатство донных сообществ Онежского залива Белого моря позволяет охарактеризовать его как водоем, имеющий хорошие кормовые возможности для бентосоядных промысловых рыб. Полученные данные могут быть полезны для проведения оценки воздействия на окружающую среду (ОВОС), для реализации программы экологического мониторинга Белого моря, российских и международных проектов по сохранению биологического разнообразия водных экосистем, а также разработке практических рекомендаций по рациональному использованию рыбохозяйственных водоемов. Зообентос, как часть морской экологической системы, играет важную роль в формировании общих биотических связей в естественных водоемах, и в этой связи знание его видового и таксономического богатства представляет научный интерес.

Ключевые слова: Белое море, Онежский залив, макрозообентос, таксон, вид, разнообразие

ВВЕДЕНИЕ

Онежский залив, являясь самой южной частью Белого моря, отличается мелководностью и не испытывает прямого воздействия океанских волн. Губа находится под значительным влиянием речных стоков, главным образом р. Онега, протяженностью 416 км со средним расходом воды 505 м³/с. Суммарный сток всех рек в Онеж-

ский залив составляет 45 км³/год, что приводит к существенному распреснению его вод. В то же время значительного понижения солености не происходит из-за большого водообмена между заливом и бассейном Белого моря. Высота прилива достигает 3 м, скорость течения – до 1 м/с. Общая площадь акватории залива составляет 12,3 тыс. км², средняя глубина – около 20 м, объ-

ем воды – 235 км³. Восточный берег (невысокий, обрывистый, с узким пляжем) носит название Онежского, а его южная часть имеет самостоятельное название – Лямецкий берег. Западное побережье между устьями рек Онега и Кемь именуется Кемским и граничит с Карельским берегом. Многочисленные островные архипелаги располагаются вдоль Поморского и Карельского побережий залива, среди которых наиболее значительными являются Онежские, Сумские и Кемские шхеры. Посреди залива находятся два крупных острова – Большой и Малый Жужмуй, а на севере – Соловецкий архипелаг¹. Твердый грунт, а также благоприятный гидродинамический режим в сочетании с мелководьем способствуют формированию здесь богатой морской фауны².

Роль зообентоса в морских экосистемах прежде всего определяется его значением как кормовых организмов для бентосоядных промысловых рыб. В то же время некоторые объекты макрозообентоса сами выступают в качестве объектов промысла, являясь деликатесным продуктом в питании человека. К сожалению, в настоящее время решение вопросов изучения бентоса (в качестве кормовой базы для рыб), а также рационального промыслового использования бентосных организмов на акватории Белого моря далеко от оптимального. В систематическом отношении эта группа нуждается в дополнительном исследовании, что обусловлено широтой видового и таксономического состава, труднодоступностью некоторых мест обитания видов и не всегда благоприятными погодными условиями, а также рядом других факторов, влияющих на изучение состава донных сообществ.

В этой связи приведенные в статье сведения о таксономическом и видовом разнообразии сообществ макрозообентоса на акватории Онежского залива Белого моря представляют определенный научный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гидробиологические исследования выполнены в рамках государственного задания по мониторингу среды обитания водных биологических ресурсов Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича (ФГБНУ «ПИНРО») в 2010, 2011, 2013, 2015, 2016 годах, проводимому в Онежском заливе Белого моря. Пробы на глубоководных станциях отбирались в трехкратной повторности с помощью дночерпателя Ван-Вина, площадь раскрытия которого составляет 0,1 м². Промывка отобранных проб проводилась на палубе научно-исследовательского судна (НИС) через сито с диаметром отверстий 1 мм. В прибрежной части на литорали отбор проб производился рамкой размерами 0,09 м² в случайном порядке. Отобранный зоо-

бентос фиксировался 4 %-м раствором формальдегида в морской воде. Камеральная обработка собранного материала осуществлялась в лаборатории Северного филиала ФГБНУ «ПИНРО» в соответствии со стандартными методиками³ и руководствами [4]. Пробы отмывались от формалина, для определения организмов был использован бинокуляр Leica MZ95 и микроскоп «Микромед-6». Взвешивание каждой группы организмов проводилось на электронных весах KERN EW с точностью до 0,001 г. В работе принята таксономическая система беспозвоночных, используемая в Определителе фауны и флоры северных морей СССР⁴, в интернет-проекте WorMS [5]. Для определения отдельных видов были использованы соответствующие пособия по двустворчатым моллюскам [3], мшанкам [1], полихетам [2], а также иллюстрированные атласы беспозвоночных⁵ и флоры и фауны Белого моря⁶.

Материалом для работы являлись пробы макрозообентоса с 22 станций (66 проб), отобранные в трехкратной повторности. На рис. 1 указаны станции отбора проб, при этом 31–35, 37–43 станции отбирались на литорали.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое и таксономическое разнообразие

На исследуемой акватории Онежского залива за анализируемый период был выявлен 141 таксон макрозообентоса, относящийся к 11 типам и 22 классам/подклассам донных животных. На уровне таксонов более высокого порядка (типы) это представители простейших Protozoa, губок Porifera, кишечноротовых Coelenterata, немертин Nemertini, кольчатых червей Annelida, сипункулид Sipuncula, членистоногих Arthropoda, моллюсков Mollusca, щупальцевых Tentaculata, иглокожих Echinodermata и хордовых Chordata (табл. 1).

В целом на акватории за период исследования было отмечено 11 крупных таксономических единиц (типов) животных, относящихся к донной фауне Онежского залива. Единично встречены простейшие, губки и первичноротые, включавшие по одному классу (по 4,6 %) от всего фаунистического состава бентоса. Простейшие представлены одним классом – Sarcodina, включающим один таксон – *Foraminifera* sp., губки – классом Porifera с одним таксоном – *Porifera* sp., первичноротые – классом Nemertini с одним таксоном – *Nemertina* sp. Также одним классом, но уже с большим количеством видов, были представлены сипункулиды (кл. Sipunculoidea) и хордовые (кл. Асцидии) (рис. 2).

По два класса животных (или по 9,0 %) включали типы кишечноротовых Coelenterata (классы гидроидных полипов Hydrozoa и коралловых полипов Anthozoa), кольчатых червей Annelida (классы малощетинковых червей Oligochaeta и многощетинковых червей Polychaeta) и щу-

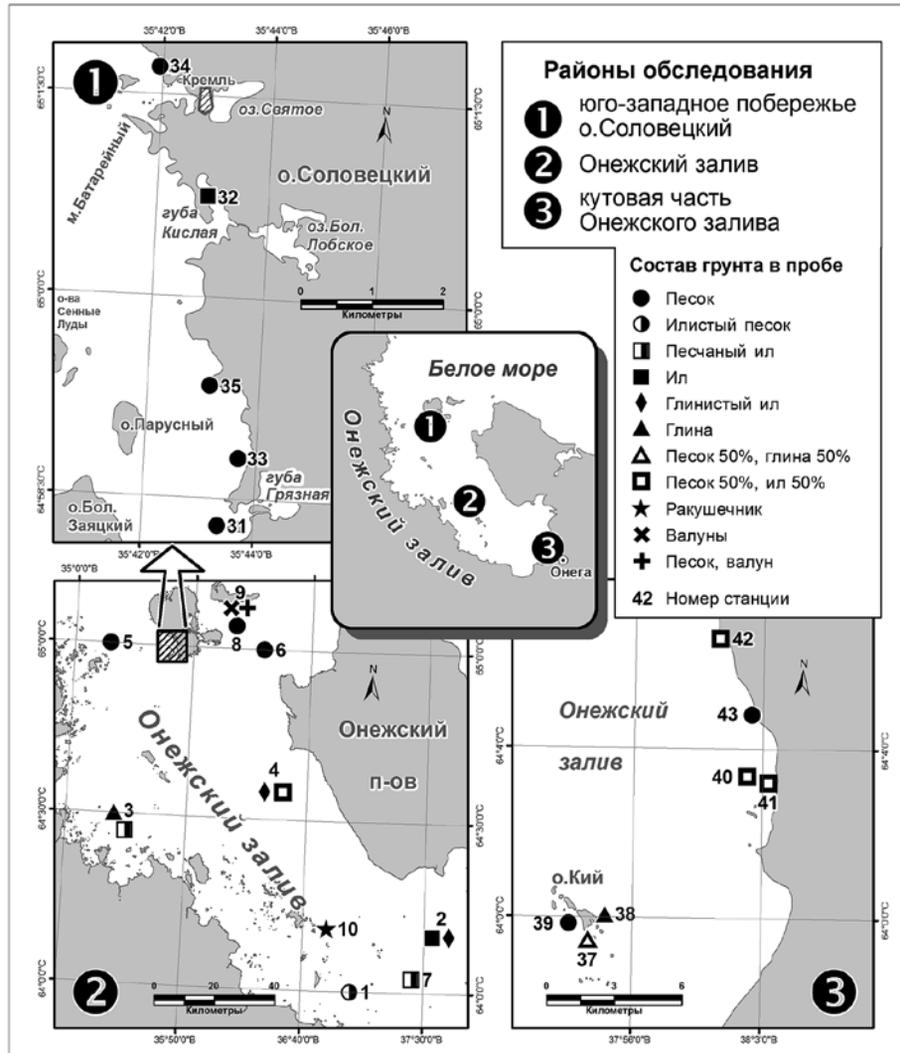


Рис. 1. Станции отбора проб макрозообентоса

Таксономический состав макрозообентоса Онежского залива Белого моря в период исследований Таблица 1

Тип	Класс/подкласс	Количество	
		экз.	%
Простейшие – Protozoa	Саркодины – Sarcodina	1	4,6
Губки Porifera – (Spongia)	Пориферы – Porifera sp.	1	4,6
Первичноротые – Nemertini	Немертины – Nemertini	1	4,6
Сипункулиды – Sipuncula	Сипункулиды – Sipunculoidea	1	4,6
Хордовые – Chordata	Асцидии – Ascidiacea	1	4,6
Кишечнополостные – Coelenterata	Гидроидные полипы – Hydrozoa	2	9,0
	Коралловые полипы – Anthozoa		
Кольчатые черви – Annelida	Малощетинковые – Oligochaeta	2	9,0
	Многощетинковые – Polychaeta		
Щупальцевые – Tentaculata	Мшанки – Bryozoa	2	9,0
	Плеченогие – Brachiopoda		
Членистоногие – Arthropoda	Ракообразные – Crustacea	3	13,6
	Насекомые – Insecta		
	Морские пауки – Pantopoda		

Окончание табл. 1

Тип	Класс/подкласс	Количество	
		экз.	%
Мягкотелые – Mollusca	Хитоны – Loricata	4	18,2
	Ямкохвостые – Caudofoveata		
	Брюхоногие – Gastropoda		
	Двустворчатые – Bivalvia		
Иглокожие – Echinidermata	Морские звезды – Asteroidea	4	18,2
	Офиуры – Ophiuroidea		
	Морские ежи – Echinoidea		
	Голотурии – Holothuroidea		
Всего: 11	22	22	100

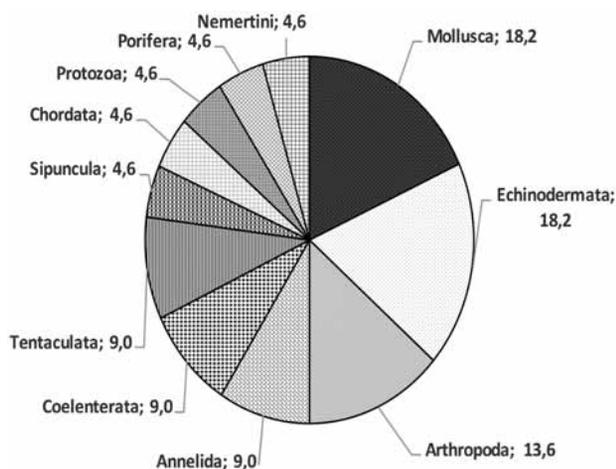


Рис. 2. Доля отдельных типов организмов зообентоса в общем качественном составе (по количеству входящих в них классов), %

пальцевых Tentaculata (соответственно классы мшанки Bryozoa и плеченогие Brachioroda). Тип членистоногих Arthropoda объединил три класса донных организмов (13,6 %), а именно: ракообразных Crustacea, насекомых Insecta и морских пауков Pantopoda. Наиболее широко в таксономическом отношении оказались представлены два типа, в состав которых вошли по четыре класса (по 18,2 %) донных животных. Среди них мягкотелые Mollusca были представлены классами хитонов – Loricata, ямкохвостых – Caudofoveata, брюхоногих – Gastropoda и двустворчатых – Bivalvia моллюсков. Второй тип (иглокожие Echinodermata) включил классы морских звезд – Asteroidea, офиур – Ophiuroidea, морских ежей – Echinoidea и голотурий – Holothuroidea.

Представленность различных таксономических групп в составе зообентоса

Более детальный анализ таксономического состава донного сообщества Онежского залива показал, что выявленные 22 класса зообентоса включают 141 вид. По количеству видов в составе зообентосных проб единично (по 0,7 %) были представлены простейшие (тип Protozoa,

класс Sarcodina, вид *Foraminifera* sp.), губки (тип Porifera, класс Porifera sp., вид *Porifera* sp.) и первичноротые (тип Nemertini, класс Nemertini, вид *Nemertina* sp.). Все другие отмеченные классы животных имели большее количество видов в своем составе с широким размахом – от 4 до 59 видов (табл. 2).

Сипункулиды, хордовые, щупальцевые и кишечнополостные

Эти три типа донных животных включают в свой состав по 4 таксона низшего порядка (вида), что составляет по 2,8 % от всего количества видов, обнаруженных в Онежском заливе в ходе полевых исследований. У сипункулид и хордовых они входят в один класс, у щупальцевых объединены в двух классах (см. табл. 2).

Сипункулиды (Sipunculoidea) представляют собой небольшую группу морских червеобразных животных, ведущих, главным образом, роющий образ жизни или прячущихся в пустых трубках и раковинах других животных. Представлены одним классом Sipunculoidea, включающим четыре таксона: *Golfingia vulgaris* (de Blainville, 1827), *Golfingia* sp., *Phascolosoma margaritaceum* (Sars, 1851) и *Sipunculoidea* sp. (табл. 3).

Хордовые (подтип Tunicata – Оболочники) являются сравнительно многочисленной группой исключительно морских животных, резко отличающихся от других хордовых тем, что во взрослом состоянии у подавляющего большинства видов отсутствуют хорда и нервная трубка. Исключения составляют лишь аппендикулярии. В личиночном возрасте, наоборот, все основные признаки типа выражены вполне отчетливо. Из низших хордовых в составе зообентоса были обнаружены лишь представители класса асцидий Ascidiacea, представленного четырьмя таксонами, а именно *Boltenia echinata* (Linnaeus, 1767), *Microcosmus glacialis* (Sars, 1859), *Stolidobranchia* sp. и *Ascidiacea* sp.

Также четырьмя видами, но уже двух классов представлены **щупальцевые** (Tentaculata), составляющие группу вторичнополостных олигомерных (малосегментных) животных не вполне выясненного происхождения. Они ведут сидячий

Таблица 2

Количество видов (таксонов) в различных классах зообентоса Онежского залива Белого моря в период исследования

Номер п/п	Типы донных животных	Класс/подкласс		Вид/таксон	
		Кол-во, экз.	Кол-во, %	Кол-во, экз.	Кол-во, %
1	Protozoa	1	4,6	1	0,7
2	Porifera	1	4,6	1	0,7
3	Nemertini	1	4,6	1	0,7
4	Sipuncula	1	4,6	4	2,8
5	Chordata	1	4,6	4	2,8
6	Tentaculata	2	9,0	4	2,8
7	Coelenterata	2	9,0	6	4,3
8	Echinodermata	4	18,2	13	9,2
9	Arthropoda	3	13,6	18	12,8
10	Annelida	2	9,0	30	21,3
11	Mollusca	4	18,2	59	41,9
	Всего	22	100,0	141	100,0

Таблица 3

Видовой состав сипункулид, хордовых, щупальцевых и кишечнополостных в составе зообентоса Онежского залива

Тип донных животных	Класс/подкласс	Вид/таксон
Сипункулы – Sipuncula	Сипункулиды – Sipunculoidea	<i>Golfingia vulgaris</i> (de Blainville, 1827)
		<i>Golfingia</i> sp.
		<i>Phascolosoma margaritaceum</i> (Sars, 1851)
		<i>Sipunculoidea</i> sp.
Хордовые – Chordata	Асцидии – Ascidiacea	<i>Boltenia echinata</i> (Linnaeus, 1767)
		<i>Microcosmus glacialis</i> (Sars, 1859)
		<i>Stolidobranchia</i> sp.
		<i>Ascidiacea</i> sp.
Щупальцевые – Tentaculata	Мшанки – Bryozoa	<i>Flustra</i> sp.
		<i>Porella</i> sp.
	Плеченогие – Brachiopoda	<i>Bryozoa</i> sp.
		<i>Rhynchonella psittacea</i> (Gmelin, 1791)
Кишечно-полостные – Coelenterata	Гидроидные полипы – Hydrozoa	<i>Abietinaria abietina</i> (Linnaeus, 1758)
		<i>Hydrozoa</i> sp.
		<i>Thuiaria thuja</i> (Linnaeus, 1758)
	Коралловые полипы – Anthozoa	<i>Actinaria</i> sp.
		<i>Anthozoa</i> sp.
		<i>Aulactinia stella</i> (Verrill, 1864)

образ жизни, оказавший глубокое влияние на их организацию. В исследуемых пробах зообентоса среди щупальцевых класс мшанок Bryozoa включал 3 таксона (*Flustra* sp., *Porella* sp. и *Bryozoa* sp.), класс плеченогих Brachiopoda – лишь один вид *Rhynchonella psittacea* (Gmelin, 1791) (см. табл. 3).

Кишечнополостные

В составе зообентоса Онежского залива кишечнополостные (Coelenterata) включали в себя два класса с 3 таксонами в каждом (см. табл. 2

и 3). Эти животные ведут исключительно водный и в большинстве случаев морской образ жизни. Одни из них свободно плавают, другие, не менее многочисленные формы – сидячие и прикрепленные ко дну животные. Среди них гидроидные полипы Hydrozoa были представлены *Abietinaria abietina* (Linnaeus, 1758), *Hydrozoa* sp. и *Thuiaria thuja* (Linnaeus, 1758). Коралловые полипы Anthozoa – соответственно *Actinaria* sp., *Anthozoa* sp. и *Aulactinia stella* (Verrill, 1864).

Иглокожие и членистоногие

Значительно большим количеством таксонов характеризовались иглокожие и членистоногие (3 класса с 18 видами, или 12,8 %) (табл. 4). Иглокожие (Echinodermata) представляют собой обширную группу морских донных животных, большей частью свободноподвижных, реже прикрепленных ко дну посредством особого стебелька. В пробах зообентоса нами обнаружены представители 4 классов иглокожих, объединявших 13 таксонов, или 9,2 % от всех обнаруженных.

Морские звезды встречаются на разных глубинах – одни из них живут на глубинах в тысячи метров, другие – у самых берегов, оставаясь иногда во время отлива по нескольку часов без воды. Звезды во многих отношениях выносливы, но (подобно другим иглокожим) крайне чувствительны к степени солености воды, нуждаясь в воде нормальной океанической солености (около 3 ‰). Они могут достигать значительных размеров, до 70 см и более от конца одного луча до конца другого, ему противоположного, нередко бывают ярко и пестро окрашены. В наших сборах морские звезды были представлены красным астриасом *Asterias rubens* (Linnaeus, 1758), генрициями *Henricia* sp. и соластером *Solaster papposus* (Müller & Troschel, 1842).

Офиуры (или змеехвостки) по внешнему виду очень похожи на морских звезд и раньше объединялись с ними в один класс, хотя и отличаются многими анатомическими признаками. Они также характеризуются яркой и пестрой расцветкой, сильно варьирующей у отдельных особей. По образу жизни напоминают морских звезд. Многие из офиур способны к автотомии лучей при различных раздражениях, при этом автотомированный участок достаточно легко регенерирует. Некоторые офиуры способны к бесполому размножению посредством перешнуровывания диска с лучами надвое. И в этом случае каждая из половин способна самостоятельно восстанавливать недостающие части диска и лучи. Среди них известны многие светящиеся формы, способные испускать яркий зеленовато-желтый свет. Змеехвостки, отличавшиеся большим видовым разнообразием (7 таксонов), в собранных пробах включали *Ophiocantha bidentata* (Retzius, 1805), *Ophiocten sericeum* (Forbes, 1852), *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus, 1767), *Ophiura robusta* (Ayres, 1852), *Ophiura sarsi* (Lütken, 1855), *Ophiurae* sp. и *Stegophiura nodosa* (Lütken, 1855).

Одним видом – обыкновенным (зеленым) морским ежом *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller, 1776) был представлен класс морских ежей, включающий донных малоподвижных животных размером от 2–3 см в диаметре, чаще шаровидной формы, покрытых твердыми известковыми иглами.

И, наконец, голотурии, или морские кубышки, представляют класс иглокожих с сильно редуци-

Таблица 4
Видовой состав иглокожих и членистоногих в зообентосе Онежского залива

Класс/подкласс	Вид/таксон
Тип Echinodermata – иглокожие	
Asteroidea – морские звезды	<i>Asterias rubens</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Henricia</i> sp.
	<i>Solaster papposus</i> (Müller & Troschel, 1842)
Ophiuroidea – офиуры	<i>Ophiocantha bidentata</i> (Retzius, 1805)
	<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)
	<i>Ophiopholis aculeata</i> (Linnaeus, 1767)
	<i>Ophiura robusta</i> (Ayres, 1852)
	<i>Ophiura sarsi</i> (Lütken, 1855)
	<i>Ophiurae</i> sp.
	<i>Stegophiura nodosa</i> (Lütken, 1855)
Echinoidea – морские ежи	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> (O. F. Müller, 1776)
Holothuroidea – голотурии	<i>Cucumaria</i> sp.
	<i>Psolus phantapus</i> (Strussenfelt, 1765)
Тип Arthropoda – членистоногие	
Crustacea – ракообразные	<i>Amphipoda</i> sp.
	<i>Anonyx nugax</i> (Gurjanova, 1962)
	<i>Balanus balanus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Balanus crenatus</i> (Bruguière, 1789)
	<i>Cumacea</i> sp.
	<i>Diastylidae</i> sp.
	<i>Diastylis glabra</i> (Zimmer, 1900)
	<i>Diastylis sulcata</i> (Calman, 1912)
	<i>Gammaridea</i> sp.
	<i>Gammarus</i> sp.
	<i>Hyas araneus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Isopoda</i> sp.
	<i>Pagurus pubescens</i> (Krøyer, 1838)
	<i>Pandalus borealis</i> (Krøyer, 1838)
	<i>Hyperidea</i> sp.
<i>Verruca stroemia</i> (O. F. Müller, 1776)	
Insecta – насекомые	<i>Tanypodinae</i> sp.
Pantopoda – морские пауки	<i>Pantopoda</i> sp.

рованным скелетом и с билатеральной симметрией, причем последняя выражена сильнее, чем у неправильных морских ежей. Пятилучевая симметрия есть, но она замаскирована билатеральным расположением многих органов. В наших пробах представлены кукумарией *Cucumaria* sp. и чешуйчатой голотурией *Psolus phantapus* (Strussenfelt, 1765) (см. табл. 4).

Членистоногие (Arthropoda) являются группой, несравненно более богатой в видовом отно-

шении по сравнению с другими типами донных животных и представленной водными и сухопутными формами, обладающими членистыми конечностями и сегментированным телом. В составе собранных проб данный тип включил в свой состав 3 класса, объединившие 18 таксонов, или 12,8 % от всех обнаруженных (см. табл. 2). Наиболее многочисленным оказался класс ракообразных, включивший 16 таксонов, или 88,9 % от всех членистоногих (рис. 3). Представители этого класса составляют значительную часть водной фауны, населяя главным образом моря и пресноводные водоемы различного типа, в том числе и подземные воды. Среди них встречаются как планктонные, так и бентосные формы. Некоторые раки ведут сидячий образ жизни; известно также немало паразитов. В отобранных пробах были встречены следующие таксоны: *Amphipoda* sp., *Anonyx nugax* (Gurjanova, 1962), *Balanus balanus* (Linnaeus, 1758), *Balanus crenatus* (Bruguière, 1789), *Cumacea* sp., *Diastylidae* sp., *Diastylis glabra* (Zimmer, 1900), *Diastylis sulcata* (Calman, 1912), *Gammaridea* sp., *Gammarus* sp., *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758), *Isopoda* sp., *Pagurus pubescens* (Krøyer, 1838), *Pandalus borealis* (Krøyer, 1838), *Hyperidea* sp. и *Verruca stroemia* (O. F. Müller, 1776). По одному таксону включают классы насекомых – *Tanypodinae* sp. и морских пауков – *Pantopoda* sp. (см. табл. 4).

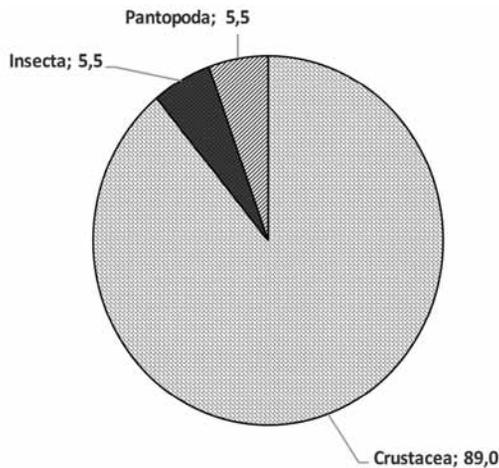


Рис. 3. Видовое богатство субдоминирующей группы членистоногих в составе зообентоса Онежского залива, %

Кольчатые черви

Почти около четверти (30 видов, или 21,3 %) всех зообентосных организмов приходится на кольчатых червей (Annelida) (см. табл. 2). Они относятся к высшим червям, обладающим достаточно сложной организацией. Их тело слагается из головной лопасти, сегментированного туловища и задней анальной лопасти. На головной лопасти большей частью располагаются органы чувств, имеется хорошо развитый кожно-мускульный мешок. Наиболее примитивные

кольчатые черви раздельнополы, у части аннелиды вторично появился гермафродитизм.

Среди них класс малощетинковых червей, включающий полимерных кольчатых червей, но с редуцированными пальпами, параподиями и жабрами. Щетинки параподий у них сохраняются, хотя и в ограниченном числе. Являются гермафродитами, половая система которых сосредоточена в немногих сегментах передней части тела. Имеются независимые от метанефридиев половые воронки. Живут в основном в пресных водах или в почве. В наших сборах был представлен лишь одним таксоном – *Oligochaeta* sp. (3,5 % от общего числа кольчатых червей). Все остальные обнаруженные таксоны и виды червей (96,5 %) относились к классу многощетинковых – самому богатому представителями классу кольцецов, которые за единичными исключениями живут в морях (рис. 4). Многие из них ведут активный образ жизни, ползая по дну, роясь в грунте или плавая в толще воды; другие – сидячие животные, живут в защитных трубках. И лишь немногие их представители ведут паразитический образ жизни.

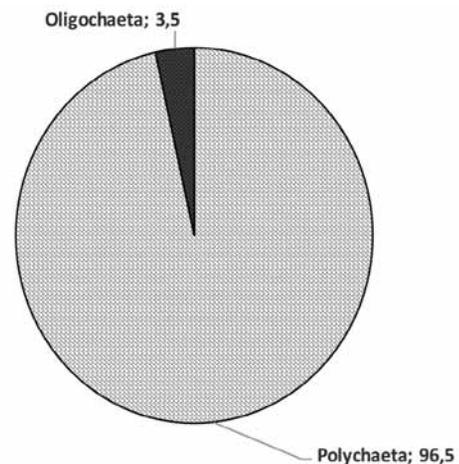


Рис. 4. Видовое богатство доминирующей группы кольчатых червей в составе зообентоса Онежского залива, %

Среди многощетинковых червей можно выделить следующие виды и таксоны: морского пескожила *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758), *Ampharetidae* sp., *Amphitrite* sp., *Errantia* sp., *Harmothoe* sp., *Lepidonotus squamatus* (Linnaeus, 1758), *Maldane sarsi* (Malmgren, 1865), *Melinna* sp., *Nephtys ciliata* (Müller, 1788), *Nephtys minuta* (Théel, 1879), *Nephtys* sp., *Nereis* sp., *Nereis virens* (Sars, 1835), *Ophelia limacina* (Rathke, 1843), *Owenia fusiformes* (Delle Chiaje, 1844), *Owenia* sp., *Oweniidae* sp., *Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866), *Pectinaria* sp., *Phyllodoce maculata* (Linnaeus, 1767), *Phyllodoce* sp., *Phyllodoceidae* sp., *Polychaeta* sp., *Sabellidae* sp., *Scoloples armiger* (Müller, 1776), *Sedentaria* sp., *Serpulomorpha* sp., *Terebellidae* sp., *Terebellomorpha* sp. (табл. 5).

Таблица 5
Видовой состав кольчатых червей
в зообентосе Онежского залива

Класс/подкласс	Вид/таксон
Oligochaeta – малощетинковые черви	<i>Oligochaeta</i> sp.
Polychaeta – многощетинковые черви	<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Ampharetidae</i> sp.
	<i>Amphitrite</i> sp.
	<i>Errantia</i> sp.
	<i>Harmothoe</i> sp.
	<i>Lepidonotus squamatus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Maldane sarsi</i> (Malmgren, 1865)
	<i>Melinna</i> sp.
	<i>Nephtys ciliata</i> (Müller, 1788)
	<i>Nephtys minuta</i> (Théel, 1879)
	<i>Nephtys</i> sp.
	<i>Nereis</i> sp.
	<i>Nereis virens</i> (Sars, 1835)
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)
	<i>Owenia fusiformes</i> (Delle Chiaje, 1844)
	<i>Owenia</i> sp.
	<i>Oweniidae</i> sp.
	<i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)
	<i>Pectinaria</i> sp.
	<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)
	<i>Phyllodoce</i> sp.
	<i>Phyllodocidae</i> sp.
	<i>Polychaeta</i> sp.
	<i>Sabellidae</i> sp.
	<i>Scoloples armiger</i> (Müller, 1776)
	<i>Sedentaria</i> sp.
	<i>Serpulomorpha</i> sp.
<i>Terebellidae</i> sp.	
<i>Terebellomorpha</i> sp.	

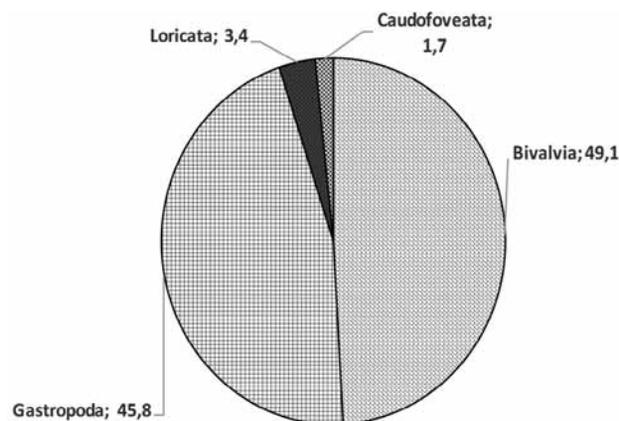


Рис. 5. Представленность различных классов моллюсков в составе зообентоса Онежского залива, %

Лишь одним видом (1,7 % от всех моллюсков), а именно *Chaetoderma nitidulum* (Lovén, 1844), был представлен класс ямкохвостых (или борозчатобрюхих). Это морские малоподвижные животные, встречающиеся преимущественно на значительных глубинах, лишенные как раковины, так и ноги. Их червеобразное тело покрыто кутикулой, несущей многочисленные известковые шипы. Мантийная полость находится на заднем конце тела. Два вида (3,4 %) – *Ishnochiton albus* (Linnaeus, 1767) и *Lepidopleurus asellus* (Gmelin, 1791) – включил класс хитоны или панцирные. Эти животные живут в основном в полсе прибоа, где они медленно ползают по камням или просто присасываются к ним подошвой ноги. Являются раздельнополыми животными, проходящими в своем развитии стадию личинки – трохофоры (табл. 6).

Остальные моллюски почти в равной степени были распределены по двум классам.

Брюхоногие моллюски (45,8 %) – в основном обитатели моря, хотя многие из них приспособились к жизни в пресных водоемах и на суше. Очень небольшое число видов ведет паразитический образ жизни. Размеры брюхоногих варьируют от 2–3 мм до нескольких десятков сантиметров. Голова явно обособлена от тела, нога хорошо развита и обычно имеет широкую ползательную подошву, туловище образует кверху вырост в виде большого внутренностного мешка. Раковина состоит из одного куска, но иногда может подвергаться редукции. Характерной чертой всех брюхоногих моллюсков является выраженная асимметричность их строения. В наших сборах представлены следующими видами и таксонами: *Acmaea testudinalis* (O. F. Müller, 1776), *Admete viridula* (Fabricius, 1780), *Buccinum undatum* (Linnaeus, 1758), *Cylichna occulta* (Mighels & Adams, 1842), *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777), *Lepeta coeca* (O. F. Müller, 1776), *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *Littorina* sp., *Lora pirami-*

Моллюски

Наиболее выраженной доминантной группой в составе зообентоса Онежского залива являются мягкотелые (Mollusca), в состав которых входят 4 класса (18,2 %) и 59 видов (41,9 % от всех выявленных организмов) (см. табл. 2). Это ярко ограниченный тип животных, ведущих начало от кольчатых червей. К моллюскам относятся главным образом водные, реже наземные несегментированные животные. В их составе, выявленном в ходе исследования, видовое распределение по классам оказалось неравномерным (рис. 5).

Таблица 6
Видовой состав моллюсков в зообентосе
Онежского залива

Класс/подкласс	Вид/таксон	
Ямкохвостые – <i>Caudofoveata</i>	<i>Chaetoderma nitidulum</i> (Lovén, 1844)	
Хитоны – <i>Loricata</i>	<i>Ishnochiton albus</i> (Linnaeus, 1767) <i>Lepidopleurus asellus</i> (Gmelin, 1791)	
Брюхоногие – <i>Gastropoda</i>	<i>Acmaea testudinalis</i> (O. F. Müller, 1776) <i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780) <i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Cylichna occulta</i> (Mighels & Adams, 1842) <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777) <i>Lepeta coeca</i> (O. F. Müller, 1776) <i>Littorina saxatilis</i> (Olivier, 1792) <i>Littorina</i> sp. <i>Lora pyramidalis</i> (Ström, 1788) <i>Lora</i> sp. <i>Margarites groenlandicus</i> (Gmelin, 1791) <i>Margarites olivaceus</i> (Brown, 1827) <i>Margarites</i> sp. <i>Natica clausa</i> (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829) <i>Neptunea antiqua</i> (Linnaeus, 1758) <i>Polynices nanus</i> (Møller, 1842) <i>Puncturella noachina</i> (Linnaeus, 1771) <i>Sipho</i> sp. <i>Solariella obscura</i> (Couthouy, 1838) <i>Solariella varicosa</i> (Mighels & Adams, 1842) <i>Trichotropis borealis</i> (Broderip & Sowerby, 1829) <i>Trichotropis conica</i> (Møller, 1842) <i>Trichotropis</i> sp. <i>Trophonopsis clathratus</i> (Linnaeus, 1767) <i>Trophonopsis</i> sp. <i>Trophonopsis truncatus</i> (Ström, 1768) <i>Gastropoda</i> sp.	
	Двустворчатые – <i>Bivalvia</i>	<i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767) <i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817) <i>Astarte crenata</i> (Gray, 1824) <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> (Brown, 1827) <i>Astarte</i> sp. <i>Chlamys islandica</i> (O. F. Müller, 1776) <i>Ciliatocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780) <i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808) <i>Dacrydium vitreum</i> (Møller, 1842) <i>Heteranomia squamula</i> (Linnaeus, 1758) <i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767) <i>Leionucula bellotii</i> (A. Adams, 1856) <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758) <i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791) <i>Modiolus modiolus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Musculus discrepans</i> (Cantraine, 1835) <i>Musculus laevigatus</i> (J.E. Gray, 1824) <i>Musculus</i> sp. <i>Mya arenaria</i> (Linnaeus, 1758) <i>Mytilus edulus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Nucula tenuis</i> (Powell, 1927) <i>Nuculana minuta</i> (O. F. Müller, 1776) <i>Nuculana pernula</i> (O. F. Müller, 1779) <i>Portlandia arctica</i> (Gray, 1824) <i>Portlandia</i> sp. <i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786) <i>Thyasira gouldi</i> (Philippi, 1845) <i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841) <i>Bivalvia</i> sp.

dalis (Ström, 1788), *Lora* sp., *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1791), *Margarites olivaceus* (Brown, 1827), *Margarites* sp., *Natica clausa* (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829), *Neptunea antiqua* (Linnaeus, 1758), *Polynices nanus* (Møller, 1842), *Puncturella noachina* (Linnaeus, 1771), *Sipho* sp., *Solariella obscura* (Couthouy, 1838), *Solariella varicosa* (Mighels & Adams, 1842), *Trichotropis borealis* (Broderip & Sowerby, 1829), *Trichotropis conica* (Møller, 1842), *Trichotropis* sp., *Trophonopsis clathratus* (Linnaeus, 1767), *Trophonopsis* sp., *Trophonopsis truncatus* (Ström, 1768), *Gastropoda* sp. (см. табл. 6).

Двустворчатые моллюски составляют почти половину (49,1 %) от всех обнаруженных моллюсков (см. рис. 5). Образуют большой класс морских и пресноводных моллюсков с двустворчатой раковиной, одевающей тело с боков. Характерной их особенностью является редукция головы. У большинства представителей имеется пара ктенидиев, превращенных в большие пластинчатые жабры. В отобранных пробах были встречены следующие таксоны и виды: *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767)⁷, *Astarte borealis* (Schumacher, 1817), *Astarte crenata* (Gray, 1824), *Astarte crenata* var. *elliptica* (Brown, 1827), *Astarte* sp., *Chlamys islandica* (O. F. Müller, 1776), *Ciliatocardium ciliatum* (Fabricius, 1780), *Crenella decussata* (Montagu, 1808), *Dacrydium vitreum* (Møller, 1842), *Heteranomia squamula* (Linnaeus, 1758), *Hiatella arctica* (Linnaeus, 1767), *Leionucula bellotii* (A. Adams, 1856), *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791), *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758), *Musculus discrepans* (Cantraine, 1835), *Musculus laevigatus* (J. E. Gray, 1824), *Musculus* sp., *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758), *Mytilus edulus* (Linnaeus, 1758), *Nucula tenuis* (Powell, 1927), *Nuculana minuta* (O. F. Müller, 1776), *Nuculana pernula* (O. F. Müller, 1779), *Portlandia arctica* (Gray, 1824), *Portlandia* sp., *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786), *Thyasira gouldi* (Philippi, 1845), *Yoldia hyperborea* (Gould, 1841), *Bivalvia* sp. (см. табл. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что состав макрозообентоса в Онежском заливе Белого моря характеризуется высоким видовым и таксономическим разнообразием. В нем присутствуют более 140 таксонов, относящихся к 6 типам и 22 классам (подклассам). Единично в пробах зообентоса были отмечены простейшие, губки и первичноротые. Четырьмя видами двух классов представлены шупальцевые, по одному классу – сипункулиды и хордовые, шестью видами двух классов – кишечнополостные. В качестве субдоминантной группы выступили иглокожие, среди которых по видовому разнообразию преобладали офиуры (7 таксонов) и членистоногие (18 таксонов), где наиболее многочисленным оказался класс ракообразных Crustacea (16 таксонов). Почти около четверти всех зообентосных

организмов пришлось на кольчатых червей. При этом малоцетинковые черви были представлены только одним таксоном, который был обнаружен в прибрежной части о. Соловецкий в зоне распресненных вод. Все остальные обнаруженные таксоны и виды червей относились к классу многощетинковых. В качестве доминантной группы выступили моллюски (59 таксонов), представленные двустворчатыми (29 таксонов), брюхоногими (27 таксонов), хитонами (2 вида) и ямкохвостыми (1 вид).

Выявленное видовое богатство донных сообществ Онежского залива Белого моря позволяет охарактеризовать его как водоем, имеющий хорошие кормовые возможности для бентосоядных

промысловых рыб. Полученные данные могут быть полезны при оценке степени негативного воздействия и расчета ущерба рыбным ресурсам при проведении различных видов гидромеханизированных работ на акватории Онежского залива. Они могут быть использованы при реализации комплексных программ экологического мониторинга Белого моря, российских и международных проектов по сохранению биологического разнообразия водных экосистем, а также разработке практических рекомендаций по рациональному использованию рыбохозяйственных водоемов. Кроме того, данные по составу донных сообществ могут служить основой при составлении Атласа донных сообществ Белого моря.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1 / Под ред. О. А. Скарлато. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1995. 249 с.

² Флора и фауна Белого моря: Иллюстрированный атлас / Под ред. А. Б. Цетлина, А. Э. Жадан, Н. Н. Марфенина. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 471 с.

³ Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений // Методы изучения морского зообентоса / Под ред. А. В. Цыбань. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 190 с.

⁴ Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Под ред. Н. С. Гаевской. М.: Советская наука, 1948. 736 с.

⁵ Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря / Под общ. ред. Н. Н. Марфенина. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 312 с.

⁶ Флора и фауна Белого моря: Иллюстрированный атлас / Под ред. А. Б. Цетлина, А. Э. Жадан, Н. Н. Марфенина. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 471 с.

⁷ Потенциально промысловые виды: *Arctica islandica* (океанический венус), *Chlamys islandica* (исландский гребешок), *Ciliatocardium ciliatum* (цилиатокардиум), *Modiolus modiolus* (модиолус), *Mytilus edulus* (мидия съедобная), *Serripes groenlandicus* (гренландский серрипес).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гостил овская М. Г. Определитель мшанок Белого моря. Л.: Наука, 1978. 248 с.
2. Ж и рков И. А. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янук-К, 2001. 632 с.
3. Н а у мов А. Д. Двустворчатые моллюски Белого моря // Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб.: Типография ЦСИ, 2006. 367 с.
4. Я ш н о в В. А. Практикум по гидробиологии. М.: Высшая школа, 1969. 427 с.
5. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. Available at: <http://www.marinespecies.org>. at VLIZ. 2013 (accessed 11.02.2013).

Artemev S. N., Northern Branch of Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (SevPINRO); Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)

Novoselov A. P., Northern Branch of Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (SevPINRO) (Arkhangelsk, Russian Federation)

Levitsky A. L., Northern Branch of Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (SevPINRO) (Arkhangelsk, Russian Federation)

THE TAXONOMIC AND SPECIES DIVERSITY OF MACROZOOBENTHOS IN THE ONEGA BAY OF THE WHITE SEA

The article describes qualitative (species) composition of macrozoobenthos in the Onega Bay of the White Sea. We have discovered that the composition of macrozoobenthos is characterized by multiple species and taxonomic diversity. It includes more than 140 taxa related to 11 types and 22 classes (subclasses). The single instances of protozoa, sponges, and primrosites were observed in the zoobenthos samples. Tentaculata are represented by four species in two classes, sipunculida and chordates – by one class each, coelenterates – by six species in two classes. The subdominant group was represented by echinoderms, among which ophiuroids (7 taxa) and arthropods (18 taxa) prevailed in terms of species diversity; among the arthropods, the most numerous one proved

to be the crustacea class (16 taxa). Annelids accounted for almost a quarter of all zoobenthos. Oligochaeta were represented by a single taxon, which was discovered in the near-shore area of the Solovetsky Island in the fresh water zone. All other worm taxa and species were related to the class of polychaeta. The dominant group was composed of molluscs (59 taxa) represented by bivalvia (29 taxa), gastropoda (27 taxa), loricata (2 species), and caudofoveata (1 species). The observed species wealth of the benthic community in the Onega Bay of the White Sea allows us to characterize the bay as a water body with good feeding capacities for benthos-eating commercially-important fish. The data obtained may be useful for the assessment of environmental impact (EIA), for the implementation of the White Sea environmental monitoring program, for Russian and international projects aimed at the preservation of biodiversity of aquatic ecosystems, and for the development of practical guidelines on rational use of fishery basins. Zoobenthos, as a part of a marine ecosystem, plays an important role in the formation of general biotic connections in natural water bodies, and therefore, the awareness of its taxonomic and species wealth is of scientific interest.

Key words: The White Sea, The Onega Bay, macrozoobenthos, taxon, species, diversity

REFERENCES

1. Gostilovskaya M. G. *Opredelitel' mshanok Belogo morya* [The determinant of the bryozoans of the White Sea]. Leningrad, Nauka Publ., 1978. 248 p.
2. Zhirkov I. A. *Polikhety Severnogo ledovitogo okeana* [Polychaetes of the Arctic Ocean]. Moscow, Yanuk-K Publ., 2001. 632 p.
3. Naumov A. D. Clams of the White Sea [Dvustvorchatye mollyuski Belogo morya]. *Opyt ekologo-faunisticheskogo analiza*. St. Petersburg, Tipografiya TsSI Publ., 2006. 367 p.
4. Yashnov V. A. *Praktikum po gidrobiologii* [Workshop on Hydrobiology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1969. 427 p.
5. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. Available at: <http://www.marinespecies.org>. at VLIZ. 2013 (accessed 11.02.2013).

Поступила в редакцию 15.06.2017

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА ЕРМОЛАЕВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник сектора экофизиологии лаборатории физиологии растений, Полярно-альпийский ботанический сад-институт имени Н. А. Аврорина РАН (Кировск, Российская Федерация)
olia.ermolik@yandex.ru

НАТАЛЬЯ ЮРЬЕВНА ШМАКОВА

доктор биологических наук, руководитель сектора экофизиологии лаборатории физиологии растений, Полярно-альпийский ботанический сад-институт имени Н. А. Аврорина РАН (Кировск, Российская Федерация)
shmanatalya@yandex.ru

РОСТ И НАКОПЛЕНИЕ МАССЫ *POLYTRICHUM COMMUNE* В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ХИБИН

Оценена продуктивность (линейный и весовой прирост) *Polytrichum commune* Hedw. в лесном поясе Хибин. Годичный прирост в 2013–2016 годах в разных местообитаниях составил 30–46 мм, что соответствует 11–23 мг сухой массы. Наибольшая продуктивность побегов отмечена на открытом местообитании. В течение вегетации линейный и весовой прирост происходят одновременно, но с разной скоростью. Переход к периоду с максимальной скоростью роста отмечен после накопления определенной суммы эффективных температур и возможен в разные сроки в зависимости от температурного режима начала вегетационного периода. Высокие скорости роста наблюдали при температуре 11–18 °С и осадках 0,5–2,5 мм/день. В конце августа рост в длину замедляется, ростовые процессы связаны с увеличением массы прироста.

Ключевые слова: *Polytrichum commune*, линейный прирост, весовой прирост, Хибинны

ВВЕДЕНИЕ

Мхи, как важный компонент напочвенного покрова лесного фитоценоза, играют значительную роль в накоплении органического вещества и в биологическом круговороте веществ экосистем. Они поддерживают температурный режим почвы, заселяя и закрепляя прежде всего «безжизненный» субстрат. В северных экосистемах мохообразные выполняют важную средообразующую функцию, являясь местом обитания многих беспозвоночных животных [1].

Мох *Polytrichum commune* Hedw. в Хибинах встречается в разных растительных поясах. В лесных сообществах является доминантом и содоминантом, а в ряде местообитаний представляет собой микрогруппировки с проективным покрытием 80–100 %.

Несмотря на широкое распространение *P. commune* в разных экосистемах и частое использование его в качестве модельного объекта в многочисленных исследованиях, данных по особенностям линейного роста и накоплению массы прироста, а также связи этих процессов с факторами среды недостаточно. Имеющиеся сведения дают оценку в основном запасам фитомассы, годичной продукции и фотосинтетической продуктивности *P. commune* [4], [5], [7], [9], [12], [15], [17], [18].

Цель исследования – изучение линейного и весового прироста побегов *P. commune* в зависимости от местообитаний и метеоусловий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в редкостойном березово-еловом лесу на территории Полярно-альпийского ботанического сада, Хибинны (300 м над ур. моря, 67° 38' с. ш., 33° 40' в. д.). Природные условия этой территории подробно описаны в работе В. А. Костиной и др. [3].

Объект исследования – политрихум обыкновенный *Polytrichum commune* Hedw. (Polytrichaceae), один из наиболее крупных представителей верхнеплодных мхов. Данный вид часто встречается во влажных слабо заболоченных лесах, преимущественно ельниках и березняках с черничным или травяным покровом, долинных тундрах, влажных моховых и мохово-лишайниковых тундрах на средних по минеральному богатству почвах. Транспорт водных растворов и минеральных веществ происходит по внутренней системе тканей, поэтому вид является эндогидрильным [14], [16]. Образует рыхлые или густые темно-зеленые дерновники. По нашим неопубликованным данным, фотосинтетически активными являются приросты двух лет.

Изучение линейного и весового прироста побегов за 2013–2016 годы проводилось на пробных площадях (ПП), заложенных в местообитаниях с разным уровнем освещенности. ПП 1 была заложена в открытом местообитании (70 клк – солнечный день/10 клк – пасмурный день), ПП 2 – в просветах крон деревьев (30/5 клк), ПП 3 – под кронами елей (15/3 клк). Линейный и ве-

совой прирост *P. commune* определяли на выборке побегов ($n = 50-208$) по окончании вегетационного периода. В качестве исходных маркеров были взяты общеизвестные морфологические признаки побегов [2]. После измерения длины (в мм) прироста срезали и высушивали в общей навеске. После этого рассчитывали средний вес прироста одного побега (в мг).

В 2013 году провели изучение сезонной динамики линейного и весового прироста одновременно на ПП 2 с интервалом между наблюдениями 7–15 суток. Ранее наше исследование было ориентировано лишь на изучение только линейного прироста [11]. Динамика линейного прироста в течение вегетации прослеживалась на одних и тех же пронумерованных побегах (не менее 50). Для оценки динамики весового прироста использовали побеги со смежных участков моховой дернины (объем выборки не менее 20). Среднесуточную скорость линейного и весового прироста побегов рассчитывали за интервал между наблюдениями, принимая ее одинаковой в каждый день этого периода.

Измерение температуры воздуха проводили логгерами iBDLR-3-U-X. Количество осадков определяли с помощью осадкомеров. Данные по температурному режиму и количеству осадков за вегетационные периоды годов наблюдения представлены в табл. 1. Согласно классификации А. П. Семко [6] режимов температуры воздуха и атмосферных осадков для территории Полярно-альпийского ботанического сада, исследованные

годы были: 2013 год – теплый и сухой; 2014 и 2016 годы – теплые и умеренные по увлажнению; 2015 год – умеренный по температуре и увлажнению.

Статистическая обработка данных включала в себя определение основных параметров исследуемых выборок, а также расчет коэффициентов корреляции между значением измеренных факторов среды и скоростью роста побегов. Данная обработка выполнена с использованием программы STATISTICA 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Годичный прирост в разных местообитаниях

Данные по длине и массе годичного прироста *P. commune* за 2013–2016 годы представлены в табл. 2. Наибольшие средние значения длины и массы прироста имеют побеги на ПП1 (открытое), наименьшие – на ПП3. Различия указанных параметров составляют соответственно 17 % и 22 %. Способность растений (в том числе бриофитов) открытых местообитаний к регуляции интенсивности освещения путем удлинения стеблей отмечена в работе Morgan, Smith [13].

Во всех местообитаниях длина и вес приростов варьируют по годам наблюдений. Разница между минимальным и максимальным значениями линейного и весового прироста составляет на ПП1 – 17 и 32 %, на ПП2 – 22 и 31 %, на ПП3 – 32 и 46 % соответственно. Можно отметить, что наибольший диапазон отличий указанных параметров характерен для затененного местообитания (под елью).

Таблица 1
Среднемесячные показатели температуры воздуха и количества осадков за вегетационный период

Год	2013	2014	2015	2016
Вегетационный период	16.V – 21.IX (129 дней)	30.V – 18.IX (112 дней)	26.V – 28.IX (126 дней)	14.V – 2.X (142 дня)
Сумма эффективных температур, °C	1516	1351	1223	1585
Сумма активных температур, °C	1271	1038	712	1143
Среднемесячная температура, °C				
VI	13,8	7,8	9,5	10,7
VII	14,7	16,6	10,5	16,9
VIII	13,4	13,0	11,6	11,9
IX	7,7	6,6	8,4	6,8
В среднем за вегетацию	12,4	11,0	10,0	11,6
Количество осадков, мм				
Количество дней с осадками	43	46	70	69
Всего за вегетацию	86	147	257	220

Примечание. По среднегодовым данным в Хибинах [6]: вегетационный период – 105 дней; сумма эффективных температур ($> +5$ °C) – 1100; сумма активных температур ($> +10$ °C) – 746 °C; средняя температура вегетационного периода – 9,1 °C; количество осадков за вегетацию – 455 мм.

Таблица 2

Длина и масса годовичного прироста *Polytrichum commune* в конце вегетационного периода в зависимости от местообитания

Год	n	L ± SE	V	M	M/L
Открытое (ПП1)					
2013	56	40,6 ± 1,3	16,8	20,6	0,51
2014	155	38,0 ± 1,5	28,3	15,7	0,41
2015	125	45,7 ± 0,9	22,0	16,8	0,37
2016	175	45,6 ± 0,7	18,8	23,0	0,5
Среднее		42,5 ± 1,9	21,5	19,0	0,45
Просветы (ПП2)					
2013	51	40,1 ± 2,2	25,0	17,1	0,43
2014	139	35,7 ± 1,1	29,8	14,6	0,41
2015	98	41,5 ± 1,1	25,3	15,9	0,38
2016	197	45,8 ± 1,0	29,5	21,2	0,46
Среднее		38,3 ± 3,0	27,4	17,2	0,42
Под елью (ПП3)					
2013	50	30,8 ± 1,6	26,4	11,3	0,37
2014	166	29,9 ± 0,8	18,3	12,6	0,42
2015	141	44,1 ± 0,8	21,9	14,9	0,34
2016	208	43,3 ± 0,7	23,9	20,9	0,48
Среднее		35,3 ± 3,5	22,8	14,9	0,40

Примечание. L – длина годовичного прироста (мм); SE – стандартная ошибка; V – коэффициент вариации длины годовичного прироста (%); M – масса годовичного прироста (мг сухого веса); M/L – нарастание массы относительно длины (удельный вес прироста, мг/мм).

Наименьшие и близкие значения линейного прироста на ПП1 и ПП3 получены в 2013–2014 годах. Эти годы отличались малым количеством осадков. По данным А. П. Семко [6], если количество осадков и дней с их наличием меньше 50 % от среднегодовой нормы, то растения испытывают недостаток влаги. По-видимому, мхи испытывали недостаток влаги в эти годы, что отразилось на низкой величине продуктивности. Наибольшие за все годы наблюдений значения весового прироста отмечены в 2016 году. Это может быть связано с удлинением осеннего этапа вегетационного периода (см. табл. 1), когда происходит в основном нарастание массы.

Сезонная динамика линейного и весового прироста

Сезонная динамика линейного и весового прироста *P. commune* на ПП2 за 2013 год представлена на рис. 1 и в табл. 3.

Вегетационный период 2013 года отличался ранним началом. Линейный прирост к третьей декаде июня составил 7,4 мм и был близким к данным, полученным в предыдущие годы исследований [11]. Максимальную среднесуточную

скорость роста (линейный прирост – 0,9 мм/сут, весовой – 0,45 мг/сут) наблюдали с 20 июня по 3 июля. К этому времени сумма эффективных температур составила 389 °С. Подобный факт перехода к активному росту после накопления определенной суммы температур был отмечен для *Hylocomium splendens* и *Leucobryum glaucum* [8], [10].

Период активного роста совпал с отсутствием осадков. Однако *P. commune*, как эндогидрильный вид, способен долго удерживать воду в тканях, сопротивление диффузии влаги из листьев в несколько раз выше по сравнению с различными видами сосудистых растений [19], что определяет его устойчивость к потере влаги. Поэтому количество выпавших накануне осадков и отмеченная способность к удержанию воды позволили максимально реализовать ростовой потенциал при содержании воды в тканях 65 %. Даже при длительном отсутствии осадков (19 дней) *P. commune* способен удержать до 55 % воды в тканях, но при этом скорость роста уменьшилась в 3,5 раза. К 9 июля было сформировано около 50 % при-

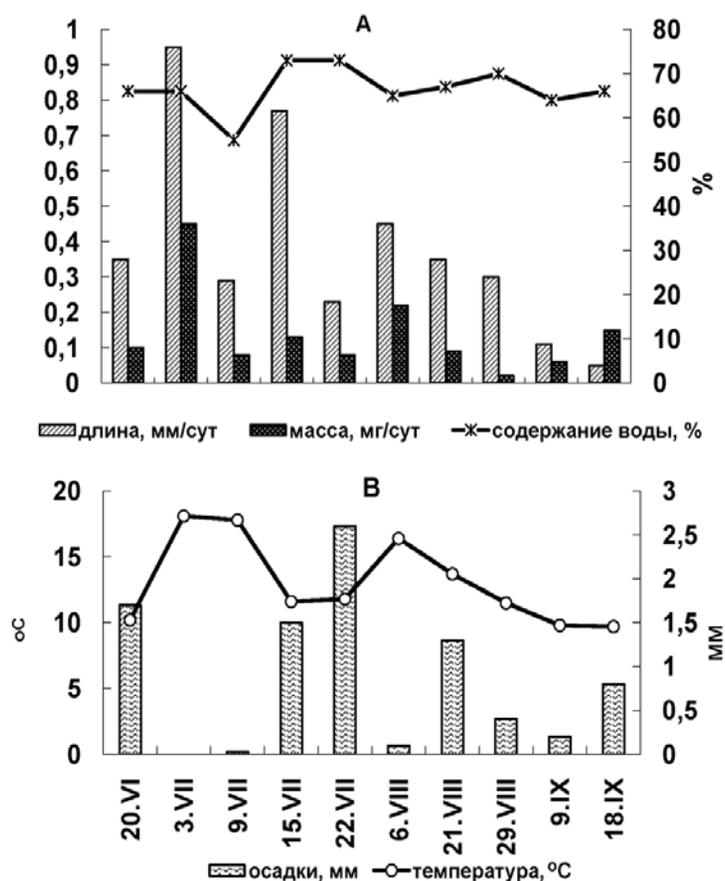


Рис. 1. Динамика линейного и весового прироста *P. commune* в просветах крон деревьев (2013 год): А – среднесуточная скорость роста в период между измерениями; В – количество осадков и температура воздуха между измерениями

Динамика формирования прироста *Polytrichum commune* в 2013 году (в просветах крон деревьев)

Таблица 3

Показатели	20.VI	03.VII	09.VII	22.VII	06.VIII	21.VIII	09.IX	18.IX
Линейный прирост, мм (%)	7,4 (18)	19,1 (48)	20,8 (52)	27,0 (67)	33,8 (84)	36,0 (90)	39,6 (99)	40,1 (100)
Весовой прирост, мг (%)	2,5 (15)	7,4 (43)	8,4 (49)	9,8 (57)	13,2 (77)	14,6 (85)	15,4 (90)	17,1 (100)
Вес 1 стебля без листьев, мг (%)	–	3,40 (61)	3,65 (66)	4,07 (74)	5,06 (92)	5,13 (93)	5,23 (95)	5,53 (100)
Вес листьев на 1 стебле, мг (%)	–	4,0 (35)	4,75 (41)	5,73 (50)	8,14 (70)	9,47 (82)	10,17 (88)	11,57 (100)
Вес 1 листа, мг	–	0,118	0,122	0,133	0,150	0,152	0,156	0,170
Кол-во листьев на стебле, шт.	–	34	39	43	54	62	65	68

роста от годичной величины (см. табл. 3). Понижение температуры воздуха с 9 по 15 июля вызвало уменьшение скорости линейного роста до 0,75 мм/сут, массы – до 0,1 мг/сут. В августе скорость роста составляла 0,3–0,4 мм/сут и 0,2

мг/сут. В летний период изменения линейного и весового прироста происходят синхронно. К концу летнего периода линейный прирост составил 96 %, а весовой – 86 % от годичной величины. Осенью скорость линейного прироста

снижается (меньше 0,1 мм/сут), а весовой прирост продолжает увеличиваться со скоростью 0,15 мг/сут.

Отдельное внимание было уделено формированию весового прироста, который включает массу стебля, количество и массу листьев, вклад которых мы попытались оценить (см. табл. 3). Подобных данных для мхов в литературе неизвестно. При визуальной оценке складывается впечатление доминирования стебля. Однако в действительности это впечатление ошибочно. Для *P. commune* доля стебля в общем годовом приросте составляет около 30 %, остальная приходится на ассимилирующую часть (листья). На начальном этапе формирования прироста происходит равноценное увеличение массы структурных частей (соотношение масса листьев:масса стебля равно 1,2). В дальнейшем эта величина увеличивается, достигая к концу вегетации 2,1, что указывает на преобладание ассимилирующей массы в приросте. В течение вегетации, пока происходит линейный прирост, количество листьев постепенно увеличивается, формируя к осени основную часть (91 %) ассимилирующих органов. Масса листьев также увеличивается постепенно и составляет к концу летнего периода около 85 %, а масса стебля к этому времени – уже более 93 % от годичной величины. То есть осеннее увеличение массы прироста происходит в основном за счет изменения массы листьев.

Зависимость скорости линейного роста от основных метеоусловий показана на рис. 2. Коэффициенты парной корреляции среднесуточной скорости линейного роста *P. commune* с температурой воздуха составили 0,54 ($p = 0,001$). Статистическая связь с осадками является отрицательной, слабо выраженной и недостоверной. Такая зависимость была получена при обработке данных с содержанием воды в ас-

симилирующих органах в узком (типичном) диапазоне 55–75 %. Поэтому на фоне характерной для *P. commune* оводненности, лимитирующим фактором для него является температура. Анализ связи весового прироста с факторами среды проведен на небольшой выборке данных за один сезон вегетации ($n = 10$), что объясняет недостоверный уровень значимости полученных коэффициентов корреляции. Тем не менее отмечено существование положительной связи весового прироста с температурой ($r = 0,59$, $p = 0,07$). При рассмотрении отдельных периодов вегетации выявлено, что осенью зависимость линейного роста от температуры усиливалась ($r = 0,62$, $p < 0,01$), а связь с осадками в этот период приобрела достоверный характер ($r = -0,60$, $p < 0,05$). Активный рост мха наблюдали при температуре 11–18 °C и осадках 0,5–2,5 мм/день. Скорость роста побегов в среднем за вегетацию составила $0,38 \pm 0,09$ мм/сут. Скорость линейного прироста в течение большей части вегетации была близка к средней величине и варьировала от 0,29 до 0,45 мм/сут.

Таким образом, годичная продукция *P. commune* в Хибинах составила 30–46 мм и 11–23 мг, наиболее высокие показатели роста отмечены на открытых участках. В течение вегетации линейный и весовой прирост у *P. commune* происходят одновременно, но с разной скоростью. Линейный прирост чаще всего происходит со средней скоростью и замедляется к концу августа. Дальнейший прирост обусловлен увеличением его массы. Анализ температурных условий, предшествующих периоду активного роста, в разные годы наблюдений показал, что для *P. commune* переход к периоду с максимальной линейной скоростью определяется накоплением необходимой суммы эффективных температур.

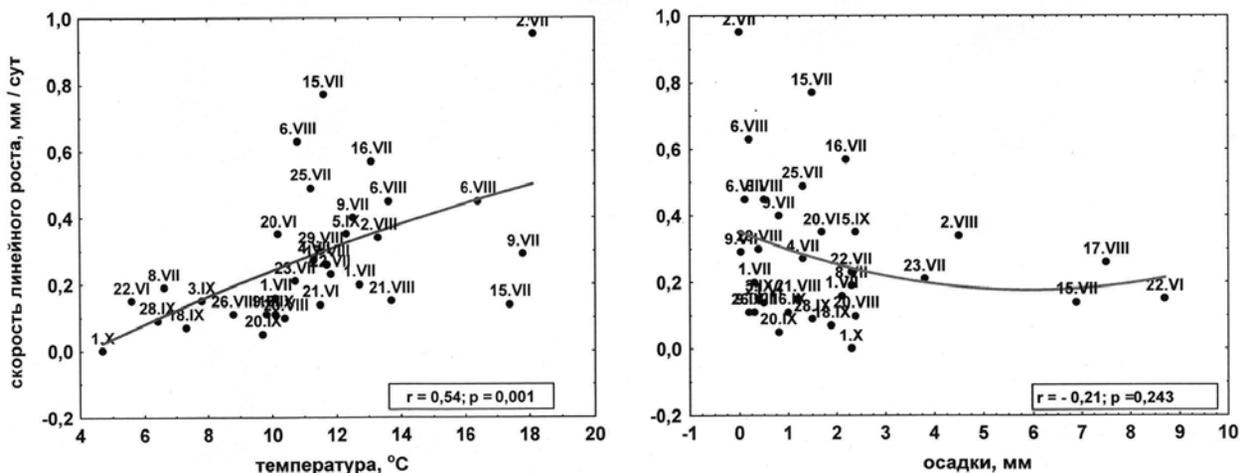


Рис. 2. Зависимость скорости линейного роста ($n = 33$, 2009, 2012, 2013 годы) *P. commune* от температуры воздуха и количества осадков (в просветах крон деревьев)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белкина О. А., Константинова Н. А., Королева Н. Е., Конорева Л. А., Давыдов Д. А., Савченко А. Н., Лихачев А. Ю. Мохообразные // Мохообразные, лишайники, цианопрокариоты окрестностей Пирамиды (Шпицберген): Краткий путеводитель. СПб., 2015. С. 14–16.
2. Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 279–314.
3. Костина В. А., Белкина О. А., Константинова Н. А. Краткий очерк природных условий // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 8–15.
4. Левина В. И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 8. С. 418–423.
5. Осипов А. Ф., Манова С. О., Бобкова К. С. Запасы и элементный состав растений напочвенного покрова в среднетажных сосняках послепожарного происхождения (Республика Коми) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 1. С. 3–11.
6. Семко А. П. Режим тепла и влаги для роста и развития дикорастущих и интродуцированных растений в центральной части Кольского полуострова. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 30 с.
7. Шпак О. В., Шамакова Н. Ю. Первичная продукция мхов в Хибинах (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 2. С. 42–50.
8. Bates J. W. Growth of *Leucobryum glaucum* cushion in a Berkshire oakwood // J. Bryology. 1989. Vol. 15. P. 785–791.
9. Callaghan T. V., Collins N. J., Callaghan C. H. Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland // Oikos. 1978. Vol. 31. P. 73–88.
10. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesváry A. Between-year variation in climate-related growth of circumpolar populations of the moss *Hylocomium splendens* // Funct. Ecol. 1997. Vol. 11. P. 157–165.
11. Ermolaeva O. V., Shmakova N. Yu., Lukanova L. M. Of the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains // Arctoa. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
12. Maslova S. P., Dalke I. V., Plusnina S. N., Brosova K. Yu. Structure and functional properties of the orthotropic and the plagiotropic shoots of *Climacium dendroides* and *Polytrichum commune* (Bryophyta) // Arctoa. 2015. Vol. 24. P. 452–458.
13. Morgan D. C., Smith H. Non-photosynthetic responses to light quality // Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., H. Ziegler (eds.). Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, New York, 1981. P. 109–134.
14. Proctor M. C. F. Physiological Ecology // Shaw A. J., Goffinet B. (eds.). Bryophyte Biology. Cambridge Univ. Press., 2000. P. 225–247.
15. Proctor M. C. F. Why do Polytrichaceae have lamellae? // J. of Bryology. 2005. Vol. 27. P. 221–229.
16. Schofield W. B. Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia, 1985. Vol. 24. Physiology. P. 309–329.
17. Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns // Oecologia. 1981. Vol. 48. P. 50–59.
18. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. The effect of temperature preconditioning on the temperature sensitivity of net CO₂ flux in geographically diverse populations of the moss *Polytrichum commune* // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 1100–1108.
19. Thomas R. J., Ryder S. H., Gardner M. I., Sheetz J. P., Nichols S. D. Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune* // The Bryologist. 1996. Vol. 99. P. 6–11.

Ermolaeva O. V., Polar-alpine Botanical Garden-Institute of RAS (Kirovsk, Russian Federation)
Shmakova N. Yu., Polar-alpine Botanical Garden-Institute of RAS (Kirovsk, Russian Federation)

GROWTH AND MASS ACCUMULATION OF POLYTRICHUM COMMUNE IN Khibiny MOUNTAINS FOREST BELT

The productivity (linear and weight increments) of *Polytrichum commune* in Khibiny mountains forest belt is estimated. The annual increment in 2013–2016, depending on the habitat, amounted to 30–46 mm/year and to 11–23 mg/year in dry mass. The length and the mass increments are the largest in the forest meadow. The linear and the weight increments during vegetation periods occur simultaneously but at different rates. A period with the ultimate growth rate can occur at any time of the growing season and depends on the temperature regime at the beginning of the vegetation period. It was revealed that the transition to this period was noted after the accumulation of a certain effective temperature sum. A high growth rate of the stem was observed at the air temperature of 11–18 °C and precipitations of 0,5–2,5 mm per day. At the end of August the linear growth of the plant slowed down. The autumn growth processes are connected with the increasing mass increment.

Key words: *Polytrichum commune*, linear increment, weight increment, Khibiny mountains

REFERENCES

1. Belkina O. A., Konstantinova N. A., Koroleva N. E., Konoreva L. A., Davydov D. A., Savchenko A. N., Likhachev A. Yu. Bryophytes [Mokhoobraznye]. *Mokhoobraznye, lishayniki i tsianoprokarioty okrestnostey Piryamydy (Shpitsbergen): Kratkiy putevoditel'*. St. Petersburg, 2015. P. 14–16.
2. Korchagin A. A. Determination of mosses and liverworts' age and duration of life [Opredelenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhov i pechenochnikov]. *Polevaya geobotanika*. 1960. Vol. 2. P. 279–314.

3. Kostina V. A., Belkina O. A., Konstantinova N. A. A short overview of environmental conditions [Kratkiy ocherk prirodnykh usloviy]. *Mokhoobraznye i sosudistye rasteniya territorii Polyarno-al'piyskogo botanicheskogo sada*. Apatity, KNTs RAN Publ., 2001. P. 8–15.
4. Levina V. I. Determination of the mass of the annual litter in two types of pine forests on Kola Peninsula [Opredelenie massy ezhegodnogo opada v dvukh tipakh sosnovogo lesa na Kol'skom poluostrove]. *Botanicheskii zhurnal*. 1960. Vol. 45. № 8. P. 418–423.
5. Osipov A. F., Manova S. O., Bobkova K. S. Reserves and element composition in ground cover plants in the pine forests of post-fire origin (The Komi Republic) [Zapasy i elementnyy sostav rasteniy napochvennogo pokrova v srednetazhykh sosnyakakh poslepozharnogo proiskhozhdeniya (Respublika Komi)]. *Rastitel'nye resursy*. 2014. Vol. 50. Issue 1. P. 3–11.
6. Semko A. P. *Rezhim tepla i vlagi dlya rosta i razvitiya dikorastushchikh i introdutsirovannykh rasteniy v tsentral'noy chasti Kol'skogo poluostrova* [Regime of the warmth and moisture for growth and development of wild and introductory plants in the central part of Kola Peninsula]. Apatity, KNTs AN SSSR Publ., 1989. 30 p.
7. Shpak O. V., Shmakova N. Yu. Some moss species productivity in Khibiny (Kola Peninsula) [Pervichnaya produktsiya mkhov v Khibinakh (Kol'skiy poluostrov)]. *Rastitel'nye resursy*. 2010. Vol. 46. Issue 2. P. 42–50.
8. Bates J. W. The growth of *Leucobryum glaucum* cushion in a Berkshire oak wood // *J. Bryology*. 1989. Vol. 15. P. 785–791.
9. Callaghan T. V., Collins N. J., Callaghan C. H. Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland // *Oikos*. 1978. Vol. 31. P. 73–88.
10. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesvary A. Between-year variation in climate-related growth of circumpolar populations of the moss *Hylocomium splendens* // *Funct. Ecol.* 1997. Vol. 11. P. 157–165.
11. Ermolaeva O. V., Shmakova N. Yu., Lukyanova L. M. On the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
12. Maslova S. P., Dalke I. V., Plusnina S. N., Brosova K. Yu. The structure and functional properties of orthotropic and plagiotropic shoots of *Climacium dendroides* and *Polytrichum commune* (Bryophyta) // *Arctoa*. 2015. Vol. 24. P. 452–458.
13. Morgan D. C., Smith H. Non-photosynthetic responses to light quality // Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. (eds.). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, New York, 1981. P. 109–134.
14. Proctor M. C. F. *Physiological Ecology* // Shaw A. J., Goffinet B. (eds.). *Bryophyte Biology*. Cambridge Univ. Pres., 2000. P. 225–247.
15. Proctor M. C. F. Why do Polytrichaceae have lamellae? // *J. of Bryology*. 2005. Vol. 27. P. 221–229.
16. Schofield W. B. Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia, 1985. Vol. 24. *Physiology*. P. 309–329.
17. Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns // *Oecologia*. 1981. Vol. 48. P. 50–59.
18. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. The effect of temperature preconditioning on the temperature sensitivity of net CO₂ flux in geographically diverse populations of the moss *Polytrichum commune* // *Ecology*. 1983. Vol. 64. P. 1100–1108.
19. Thomas R. J., Ryder S. H., Gardner M. I., Sheetz J. P., Nichols S. D. Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune* // *The Bryologist*. 1996. Vol. 99. P. 6–11.

Поступила в редакцию 21.04.2017

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Margarita.Glazyrina@urfu.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

КИРИЛЛ ВЛАДИМИРОВИЧ БУТЫРИН

магистрант кафедры экологии Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Tamara.Chibrik@usu.ru

ВЛИЯНИЕ СУБСТРАТА НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ *PLANTAGO MEDIA* L. И *ERIGERON ACRIS* L. В ТЕХНОГЕННО ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ*

Цель работы – исследование структурно-функциональных особенностей у двух видов растений: *Plantago media* L. и *Erigeron acris* L., произрастающих на разных техногенных субстратах (зола и глинистый грунт) в трансформированных местообитаниях (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции). В настоящем исследовании были изучены следующие показатели: распределение биомассы, параметры мезоструктуры листа (площадь и толщина листовой пластинки, толщина мезофилла и эпидермиса, объем и количество клеток, клеточный объем хлоропласта, индекс мембран клеток, процент мезофилла в листе), содержание общего азота в листьях, а также арбускулярная микориза. Выявлены видоспецифичные изменения изученных биометрических (распределение биомассы) и морфофизиологических параметров (величина ассимилирующей поверхности). На зольном субстрате у растений *Erigeron acris* наблюдалось уменьшение размеров клеток палисадного мезофилла и, как следствие, снижение внутренней ассимилирующей поверхности листа. При этом свойства субстрата не оказывали существенного влияния на данный параметр у растений *Plantago media*. Интенсивность микоризообразования у обоих видов на золе была выше, чем на глинистом грунте.

Ключевые слова: *Plantago media* L., *Erigeron acris* L., золоотвал, техногенные субстраты, мезоструктура листа, арбускулярная микориза

ВВЕДЕНИЕ

Интенсификация общественного производства сопровождается усилением эксплуатации

природных ресурсов, что ведет к нарушению естественных экосистем. Одной из форм техногенной трансформации природных ландшафтов

являются золоотвалы тепловых электростанций. Занимая огромные территории, они являются постоянным источником загрязнения воздуха и почвы.

На значительных площадях техногенных образований идет формирование растительного и почвенного покровов в процессе самозарастания. Поскольку процессы естественного восстановления нарушенных территорий замедлены, человек вынужден принимать меры по ускорению регенерации и предотвращению их влияния на природную среду. Комплексному изучению этих процессов посвящены работы многих исследователей [4], [10], [13] и др. Достаточно подробно изучены динамика и структура фитоценозов, их продуктивность, структура и жизнеспособность ценопопуляций толерантных и доминирующих видов, флористический состав растительных сообществ.

Главным процессом, определяющим у растительных организмов такие важные функции, как рост и развитие, является фотосинтез. В трансформированных местообитаниях у растений, как правило, наблюдаются структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата, которые обеспечивают его оптимизацию и адаптацию к неблагоприятным экологическим условиям. Характер структурных изменений мезофилла под влиянием факторов среды зависит от функциональных особенностей вида [1], [2], [11], [12].

К настоящему времени доказано, что адаптации дикорастущих растений к техногенным субстратам с различными характеристиками способствуют процессы микоризообразования, которые могут вызвать увеличение интенсивности фотосинтеза до 50 % [8], [9], [16].

Однако влияние техногенно трансформированных субстратов на морфофизиологические характеристики растений в нарушенных местообитаниях изучено недостаточно.

Цель работы – исследование структурно-функциональных особенностей (распределение биомассы, мезоструктура фотосинтетического аппарата, содержание общего азота в листьях, активность микоризообразования) у двух видов растений: *Plantago media* L. и *Erigeron acris* L., произрастающих на разных техногенных субстратах (зола и глинистый грунт) в трансформированных местообитаниях (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований были: *Plantago media* L. (подорожник средний) и *Erigeron acris* L. (мелколепестник острый).

Plantago media L. (семейство Plantaginaceae Juss.) – многолетнее поликарпическое, короткокорневищное травянистое растение, с четко выраженной системой главного корня и придаточных

корней, высотой 10–15 см. Листья в прикорневой розетке, эллиптические или яйцевидные. На территории России распространен повсеместно, произрастает на лугах, полянах, опушках, в степях, разреженных лесах, на обочинах дорог [7]. *Plantago media* является антропоотолерантным видом, адаптированным к сильному антропогенному стрессу в условиях урбанизированной и промышленной среды, и может быть чутким маркером при оценке качества среды обитания человека [3].

Erigeron acris L. (семейство Asteraceae Dumort.) – двулетнее или дву-многолетнее травянистое растение с выраженным стержневым корнем. Стебли прямостоячие, олиственные линейно-ланцетными листьями. Встречается на всей территории РФ, кроме пустынь и Арктики. Растет на лесных опушках, лугах, полях, залежах, пустырях, вдоль дорог и полей [7]. Этот вид также характерен для ранних стадий формирования растительности на нарушенных промышленностью землях Урала.

Сбор материала проводили на золоотвале Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС) в первой декаде июля 2013 года, в луговом фитоценозе, формирующемся в процессе самозарастания на рекультивированном участке, с нанесением полос грунта. Для достижения поставленной цели был проведен сравнительный анализ структурно-функциональных параметров у растений двух видов в зависимости от типа техногенного субстрата (зола и глинистый грунт).

Золоотвал ВТГРЭС расположен на Среднем Урале, в Свердловской области, в 5 км от города Верхний Тагил (таежная зона, подзона южной тайги). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб – от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурых углей Челябинского (Коркинский разрез, Калачевские шахты) и Богословского месторождений. По гранулометрическому составу зола представлена фракциями песка и пыли с примесью измельченного шлака. Аэрация золы от 40 до 58 %, водопроницаемость – в 5–8 раз выше, чем почвы, теплопроводность – слабая. Зола золоотвала ВТГРЭС крайне бедна азотом (практически его не содержит), достаточно хорошо обеспечена подвижными фосфатами (23,5 мг/100 г золы) и имеет низкое обеспечение калием (7,0 мг/100 г золы). Реакция среды слабощелочная. Содержание микроэлементов выше, чем в почве [2], [10].

Биологическая рекультивация на золоотвале ВТГРЭС была начата в 1968–1970 годах. На высохшую часть золоотвала был нанесен глинистый грунт, взятый из расположенного рядом карьера. Глина наносилась полосами шириной 8–10 м, длина полос зависела от размеров выбранного участка (не менее 10 м), толщина наносимого слоя – 15–20 см. Полосы с покрытием чередовались

с полосами золы такого же размера. Направление полос – перпендикулярно господствующему направлению ветров. По гранулометрическому составу субстрат – глина (частиц < 0,005 мм содержится от 30 до 60 %). Субстрат не засолен, pH водной вытяжки – 6,5–7,5. Содержание общего азота – 0,03 %; P₂O₅ – 9,0 мг на 100 г субстрата; K₂O – 10,7 мг на 100 г субстрата.

Часть полос грунта (70 %) была засеяна многолетними травами, а остальные рекультивированные участки оставлены для самозарастания. В результате проведенных рекультивационных мероприятий на золоотвале ВТГРЭС прекратилось пыление и за 40–45 лет сформировались лесные и луговые фитоценозы, характеризующиеся пестротностью эдафических условий [10].

Общее геоботаническое описание лугового фитоценоза проводилось по общепринятым методикам: определялось общее проективное покрытие растительностью, обилие видов по шкале Друде, вес воздушно-сухой надземной фитомассы.

Для определения надземной и подземной фитомассы исследованных растений было выкопано по 15 особей каждого вида (в генеративном состоянии) на рядом расположенных полосах золы и грунта. Далее в лаборатории растения тщательно отмывали и высушивали до воздушно-сухого состояния, а затем взвешивали на лабораторных весах подземную и надземную часть отдельно для каждой особи.

Для изучения мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений из каждого местообитания отбирали по 3–5 сформированных листьев с 10–15 особей исследованных видов, находившихся в генеративной фазе. Листовые высеки фиксировали в 3,5 % растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH = 7,0). Измерения толщины листа, мезофилла и эпидермиса (n = 15) проводили на полученных с использованием замораживающего микротом МЗ-2 (Россия) поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток в единице площади листа выполняли в счетной камере Горяева после мацерации тканей в 20 % растворе КОН (n = 20). Измерение и расчет размеров клеток мезофилла (n = 30) осуществляли с использованием программы Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия), с помощью светового микроскопа Meiji MT 4300L (Meiji Techno, Япония) согласно методике [14].

Содержание общего азота в листьях измеряли колориметрически с реактивом Несслера после мокрого озоления растительного материала смесью кислот: H₂SO₄ и HClO₄ в колбах Кьельдаля. Анализ проводили в трех аналитических повторностях из усредненной навески сухой биомассы листьев.

Для изучения микоризы *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на полосах золы и грунта, у 25 генеративных особей каждого вида были отобраны корни диаметром не более 500

мкм, поскольку в более толстых корнях, как правило, микориза не образуется. Корни были обработаны по стандартной методике: мацерация в 15 % КОН с последующей окраской анилиновой синью [9]. Определяли такие показатели, как: частота встречаемости микоризной инфекции (F, характеризует равномерность распределения гриба в корне); степень микотрофности (Д, отражает обилие гриба в корнях растений); интенсивность микоризной инфекции (С, отражает как распределение огрибненных участков корня, так и обилие гриба в нем).

Данные были обработаны статистически в пакете программ Statistica 7.0 и в MS Excel 2016. Достоверность различий между анализируемыми параметрами проводили с использованием непараметрического критерия Манна – Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что в процессе самозарастания на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС сформировался злаково-разнотравный фитоценоз. Видовой состав растений на полосах золы и грунта практически одинаков. Полосы золы и грунта отличаются проективным покрытием растений и обилием видов. Как на золе, так и на полосах грунта высокое обилие (сор₁₋₂) имеют такие виды, как: *Pimpinella saxifraga* L., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Achillea millefolium* L., *Picris hieracioides* L., *Festuca rubra* L.; на грунте, кроме того, с обилием (сор₁) встречаются: *Poa pratensis* L., *Centaurea scabiosa* L., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L.; на золе – *Stellaria graminea* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke. Общее проективное покрытие растительностью на полосах грунта достигает 90–100 %, на золе – 60–80 %. Вес воздушно-сухой надземной фитомассы на полосах грунта составил 130,6 г/м², на полосах золы – 96,2 г/м².

Изученные виды на золе и грунте имеют различные встречаемость, обилие и продуктивность: *Plantago media* предпочитает поселяться на грунте, *Erigeron acris* – на золе (табл. 1). Подробная характеристика ценопопуляций данных видов представлена в предыдущих работах авторов [5], [6].

Известно, что субстрат, а именно его физико-химические свойства (гранулометрический состав, pH, обеспеченность биогенными элементами, микроэлементами, их доступность) и биотические факторы, влияют на жизнедеятельность растений. Некоторые виды растений способны произрастать даже на крайне обедненных и трансформированных субстратах, обладая определенной жизненной стратегией. В данных условиях нет высокой конкуренции между видами, однако имеется высокий уровень стресса и нарушений среды обитания. Для большинства рудеральных и стресс-толерантных видов харак-

Таблица 1

Общая характеристика исследованных видов

Вид	Обилие (по Друде)		Встречаемость, %		Вес надземной фитомассы, г/м ²		Доля в общей фитомассе, %	
	грунт	зола	грунт	зола	грунт	зола	грунт	зола
<i>Plantago media</i>	cop ₃	sp-sol	70,1	12,5	4,27	0,4	3,3	0,4
<i>Erigeron acris</i>	sp-sol	cop ₁	18,7	25,0	0,09	1,64	0,07	1,7

терна низкая биологическая продуктивность, при этом высокая экологическая пластичность, что позволяет таким видам растений осваивать данные местообитания [15].

Показано, что вес надземной фитомассы растений *Plantago media* на единицу площади на полосах грунта в 10 раз превышал этот показатель на золе. У *Erigeron acris* наблюдалась обратная тенденция: вес надземной фитомассы на единицу площади на золе был в 18 раз больше, чем на грунте.

При анализе морфологических показателей *Plantago media* выявлено, что средний вес особи, вес корней и вес надземных органов, а также соотношение корни/надземная часть у растений, произрастающих на грунте и на золе, достоверных отличий не имеют (табл. 2).

У *Erigeron acris* средний вес особи на грунте почти в 3 раза больше, чем на золе, что связано с существенным снижением у растений как веса корней, так и веса надземных органов. По соотношению корни/надземная часть особи данного вида с изученных участков достоверных отличий не имели.

Результаты исследования показали отсутствие достоверных отличий у растений *Erigeron acris* и *Plantago media*, произрастающих на золе и на грунте, по площади листа. Средние показатели площади листа для *Erigeron acris* на золе и на

грунте составили $1,3 \pm 0,2$ см² и $1,2 \pm 0,2$ см² соответственно, для *Plantago media* – $12,8 \pm 3,0$ см² и $7,6 \pm 0,9$ см² соответственно.

Однако растения *Plantago media* с участков золы характеризовались более тонкими листовыми пластинками. Снижение данного параметра связано с достоверным уменьшением как размеров эпидермиса листьев, так и доли мезофилла в листе. Для растений *Erigeron acris* не обнаружено статистически значимых изменений описанных выше параметров листа в зависимости от свойств субстрата (табл. 3).

Развитие и дифференцировка фотосинтетической ткани, мезофилла, на палисадную и губчатую паренхиму определяет эффективность фотосинтетической функции в листе. Известно, что определяющим фактором в этих процессах является свет, но на внутреннюю архитектуру клеток листа влияют также влагоемкость, обеспеченность субстрата и доступность для растительных элементов минерального питания (азот, фосфор, калий и т. п.).

По интенсивности света изученные участки не различались, однако, как уже было отмечено выше, они существенно отличались по уровню обеспечения азотом, калием и фосфором. Субстраты также характеризовались разной плотностью и влагоемкостью.

Таблица 2

Распределение биомассы у исследованных видов

Субстрат	Показатели	Общий вес особи, г	Вес корней, г	Вес надземной части, г
<i>Plantago media</i>				
Зола	Среднее	$0,96 \pm 0,18$	$0,35 \pm 0,09$	$0,61 \pm 0,09$
	lim	0,44–2,14	0,09–0,98	0,34–1,16
	Cv, %	58,9	83,0	48,3
Грунт	Среднее	$0,80 \pm 0,14$	$0,21 \pm 0,07$	$0,58 \pm 0,09$
	lim	0,41–1,76	0,04–0,86	0,32–1,20
	Cv, %	56,4	110,7	51,1
<i>Erigeron acris</i>				
Зола	Среднее	$0,57 \pm 0,07$	$0,15 \pm 0,04$	$0,43 \pm 0,04$
	lim	0,28–0,85	0,03–0,34	0,25–0,57
	Cv, %	35,4	80,1	27,7
Грунт	Среднее	$1,73 \pm 0,36$	$0,55 \pm 0,20$	$1,18 \pm 0,20$
	lim	0,86–2,75	0,16–1,27	0,60–1,76
	Cv, %	46,4	80,1	37,9

Таблица 3

Толщина листа, мезофилла и эпидермиса у исследованных видов

Субстрат	Показатели	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермиса, мкм
<i>Plantago media</i>				
Зола	Среднее	246,4 ± 4,7	208,0 ± 5,3	38,4 ± 2,3
	lim	225,3–292,1	179,3–262,3	29,8–58,2
	Cv, %	7,4	10,0	22,7
Грунт	Среднее	273,8 ± 4,2	226,7 ± 3,1	47,1 ± 1,9
	lim	252,0–321,0	207,0–261,0	36,0–60,0
	Cv, %	6,0	5,3	15,2
<i>Erigeron acris</i>				
Зола	Среднее	281,3 ± 5,2	221,1 ± 5,2	60,3 ± 4,2
	lim	231,0–313,0	192,0–259,0	26,0–94,0
	Cv, %	7,2	9,1	27,2
Грунт	Среднее	274,5 ± 8,2	221,1 ± 7,6	53,3 ± 2,7
	lim	210,0–315,0	167,0–268,0	34,0–75,0
	Cv, %	11,6	13,3	19,7

В табл. 4 представлены данные по количеству и размерам клеток мезофилла листа изученных видов растений с разных субстратов. Обнаружено, что для обоих видов с участков золы такой показатель, как число клеток мезофилла на единицу площади листа, был достоверно выше, чем у растений с грунта. Однако для растений

Erigeron acris, произрастающих на золе, отмечено лишь достоверно большее количество клеток палисадного мезофилла при существенно (в 2 раза) меньших их размерах. При этом число клеток губчатого мезофилла на единицу площади листа и их размеры достоверно не различались. Показано также отсутствие влияния субстрата

Таблица 4

Объем и количество клеток мезофилла у исследованных видов

Показатели	Местообитание	Субстрат	
		Зола	Грунт
<i>Plantago media</i>			
Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	14,5 ± 1,3	13,9 ± 1,1
	lim	5,4–28,2	6,1–26,9
	Cv, %	44,2	42,6
Количество клеток мезофилла, тыс./см ²	Среднее	755,6 ± 18,7	694,4 ± 14,1
	lim	599,0–930,7	580,5–792,5
	Cv, %	11,1	9,1
<i>Erigeron acris</i>			
Объем клетки палисадного мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	3,6 ± 0,2	6,7 ± 0,4
	lim	2,0–5,8	3,1–19,75
	Cv, %	29,2	27,6
Объем клетки губчатого мезофилла, тыс. мкм ³	Среднее	7,7 ± 0,6	8,1 ± 0,7
	lim	3,6–13,9	3,6–16,1
	Cv, %	40,9	45,3
Количество клеток палисадного мезофилла, тыс./см ²	Среднее	1057,0 ± 21,7	969,4 ± 19,1
	lim	893,9–1207,2	847,8–1133,4
	Cv, %	9,2	8,8
Количество клеток губчатого мезофилла, тыс./см ²	Среднее	207,8 ± 10,8	193,5 ± 9,3
	lim	119,8–313,3	119,8–267,2
	Cv, %	23,2	21,5

произрастания на объем клеток ассимиляционной паренхимы растений *Plantago media*.

По результатам наших ранее проведенных исследований обнаружено, что для растений *Ortilia secunda* и *Pyrola rotundifolia*, обитающих на промышленных отвалах, перестройки фотосинтетического аппарата листа были связаны с изменением числа и размеров клеток ассимиляционной ткани. Эти изменения приводили к существенному снижению доли мезофилла в листе и уменьшению внутренней ассимилирующей поверхности листа [1], [11].

Напротив, при благоприятных для вида условиях произрастания создается максимальная внутрилиственная ассимиляционная поверхность, которая обеспечивает максимальную проводимость мезофилла для углекислого газа и наибольший фотосинтез.

Расчет и анализ интегральных показателей мезоструктуры, таких как процент мезофилла в листе, индекс суммарной поверхности мембран клеток (ИМК), а также клеточный объем хлоропласта (КОХ), показали разнонаправленные изменения у изученных видов растений. Так, например, для растений *Erigeron acris*, произрастающих на полосах грунта, ИМК и КОХ были выше по сравнению с растениями с участков золы. При этом процент мезофилла в листе в зависимости от свойств субстрата достоверно не изменялся. Для растений *Plantago media* установлено, что большей долей мезофилла в листе характеризовались растения, произрастающие на золе. Однако на величину внутренней ассимилирующей поверхности и клеточный объем хлоропласта свойства субстрата существенно не влияли (рисунок).

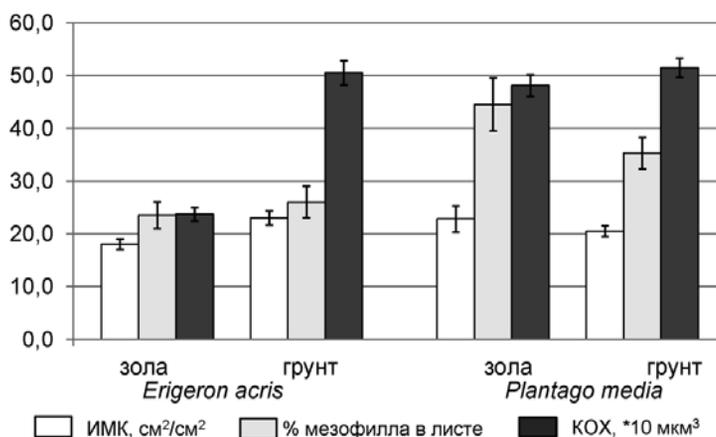
Для формирования фотосинтетического аппарата растений особое значение имеют условия минерального питания. На техногенных субстратах нередко лимитирующим фактором является азот. Азот входит в состав важнейших органических веществ – белков, в том числе фермен-

тов, хлорофилла, нуклеотидов, аминокислот, амидов, алкалоидов и других, поэтому является одним из основных макроэлементов для живых организмов.

Результаты определения содержания общего азота в листьях показали, что растения *Erigeron acris* с золы и грунта достоверно не отличались по этому показателю (3,1 и 3,3 % от сухой массы соответственно для растений с золы и грунта). Однако у особей *Plantago media*, произрастающих на грунте, отмечено существенно (в 1,5 раза) большее содержание азота в листьях по сравнению с растениями, произрастающими на золе (2,9 и 2,0 % от сухой массы соответственно для растений с грунта и золы).

В настоящее время многочисленными исследованиями установлено, что роль микоризы в жизни растений полифункциональна: под действием арбускулярной микоризы повышается интенсивность фотосинтеза, улучшается водный режим, снижается поступление металлов в побеги. Микоризные грибы, вступая в симбиоз с растениями, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы, главным образом фосфора, выполняют защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями, дают растениям преимущества в приспособлении к условиям окружающей среды [8], [9], [16].

Нами была изучена микориза у *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на разных субстратах. Исследования показали, что в корнях *Plantago media* и *Erigeron acris*, произрастающих на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, как на золе, так и на грунте, имеется арбускулярная микориза, представленная гифами гриба, везикулами и арбускулами. Показатели микоризы у *Plantago media* как на золе ($F = 92,0$ %; $D = 3,6$; $C = 71,6$ %), так и на грунте ($F = 74,0$ %; $D = 1,8$; $C = 36,8$ %) были выше, чем у *Erigeron acris* (на золе – $F = 78,0$ %; $D = 2,4$; $C = 48,8$ %; на грунте – $F = 52,0$ %; $D = 0,8$;



Индекс мембраны клеток (ИМК), процент мезофилла в листе и клеточный объем хлоропласта у растений исследованных видов

C = 15,6 %). У обоих видов микоризообразование на золе происходило интенсивнее, чем на грунте.

Известно, что на степень развития и активность микоризообразующих грибов влияет содержание в почве азота и фосфора. При недостатке фосфора, а также при его избытке деятельность микоризообразующих грибов замедляется. Сильное уплотнение субстрата также ухудшает условия аэрации и может быть одной из причин, препятствующих образованию микоризы. В нашем случае зольный субстрат является более аэрируемым и в лучшей степени обеспечен фосфором, чем глинистый грунт. Очевидно, это способствовало более активному микоризообразованию у изученных видов растений на зольном субстрате по сравнению с глинистым грунтом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования растений *Erigeron acris* и *Plantago media*, произрастающих на различных техногенных субстратах, указывают на видоспецифичный характер изменения изученных биометрических и мезоструктурных параметров.

Вес надземной фитомассы растений *Erigeron acris* на единицу площади на зольном субстрате был значительно выше, чем на глинистом грунте, в то время как у *Plantago media* наблюдалась обратная тенденция.

При устойчивости таких параметров листовой пластинки, как площадь и толщина, у растений *Erigeron acris* на золе происходило снижение внутренней ассимилирующей поверхности листа. На содержание азота в листьях *Erigeron acris* свойства субстрата не влияли. Растения *Plantago media* с глинистого грунта и золы по биомассе и площади листовой пластинки не различались. Однако растения, произрастающие на зольном субстрате, характеризовались более тонкой листовой пластинкой. Свойства субстрата существенно не влияли на индекс суммарной поверхности мембран клеток, а также клеточный объем хлоропласта.

Активность микоризообразования у *Plantago media* была выше, чем у *Erigeron acris* (как на золе, так и на глинистом грунте). Вместе с тем у обоих видов микоризообразование на золе происходило интенсивнее, чем на грунте.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2017/236, код проекта 7696.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В. *Pyrola rotundifolia* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5 (37). С. 244–246.
2. Глазырина М. А., Лукина Н. В., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Окорокова Е. С. *Potentilla bifurca* L. на золоотвалах Урала в разных зонально-климатических условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 27–35.
3. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. 224 с.
4. Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Оценка опыта биологической рекультивации золоотвалов // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 6 (38). С. 213–215.
5. Лукина Н. В., Глазырина М. А. Некоторые особенности структурной организации и микоризных стратегий ценопопуляций *Erigeron acris* L. на техногенных субстратах // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1354–1358.
6. Лукина Н. В., Глазырина М. А., Важенина О. А. Микоризообразование *Plantago media* L. в ходе онтогенеза на разных субстратах // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского. 2014. № 3 (3). С. 63–66.
7. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
8. Проворов Н. А., Воробьев Н. И. Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. СПб.: Информ-Навигатор, 2012. 400 с.
9. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
10. Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2011. 268 с.
11. Чукина Н. В., Глазырина М. А., Лукина Н. В., Бутырин К. В., Лихачева М. В. Характеристика ценопопуляций и особенности мезоструктуры листа *Orthilia secunda* L. на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (5). С. 1510–1513.
12. Чукина Н. В., Лукина Н. В., Борисова Г. Г., Ярина Ю. С. Структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата растений семейства Rugolaceae в техногенных местообитаниях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 81–89.
13. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Rakov E. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V. Biological recultivation of mine industry deserts: facilitating the formation of phytocoenosis in the middle Ural region, Russia // Bioremediation and Bioeconomy. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 389–418.
14. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading // Russian Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 49. № 3. P. 419–431.
15. Grime J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second Edition. Chichester, UK: John Wiley & Sons, 2001. 456 p.
16. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. Third Edition. N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Butyrin K. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

THE SUBSTRATE IMPACT ON THE MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND MYCORRHISA FORMATION OF *PLANTAGO MEDIA* L. AND *ERIGERON ACRIS* L. IN TECHNOGENICALLY TRANSFORMED HABITATS

The purpose of this work is to study structural and functional characteristics of two plant species: *Plantago media* L. and *Erigeron acris* L., which grow on different technogenic substrates (ash and clay soil) in transformed habitats (ash dump of Verkhnetagilskaya State District Power Plant). We studied: the distribution of biomass, the parameters of the mesostructure of the leaf (the area and thickness of the leaf blade, the thickness of the mesophyll and epidermis, the volume and number of cells, the cell volume of the chloroplast, the cell membrane index, the percentage of mesophyll in the leaf), the total nitrogen content in the leaves, as well as arbuscular mycorrhiza. Species-specific changes in the studied biometric (distribution of biomass) and morphophysiological parameters (the size of the assimilating surface) have been revealed. On the ash substrate in *Erigeron acris* plants, a decrease in the size of the cells of the palisade mesophyll and, consequently, a decrease in the internal assimilating surface of the leaf were observed. At the same time, the properties of the substrate did not have a significant effect on this parameter in plants of *Plantago media*. The intensity of mycorrhiza formation in both species was higher on ash than on clay substrate.

Key words: *Plantago media* L., *Erigeron acris* L., ash dump, technogenic substrates, leaf mesostructure, arbuscular mycorrhiza

REFERENCES

1. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V. *Pyrola rotundifolia* L. on industrial lands [*Pyrola rotundifolia* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 5 (37). P. 244–246.
2. Glazyrina M. A., Lukina N. V., Chukina N. V., Borisova G. G., Okorokova E. S. *Potentilla bifurca* L. at the ash dumps of the Urals in different zonal-climatic conditions [*Potentilla bifurca* L. na zolootvalakh Urala v raznykh zonal'no-klimaticheskikh usloviyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 27–35.
3. Zhukova L. A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy* [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola, RIIK Lanar Publ., 1995. 224 p.
4. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. Assessment of experience of ash dumps biological reclamation [Otsenka opyta biologicheskoy rekul'tivatsii zolootvalov]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012. № 6 (38). P. 213–215.
5. Lukina N. V., Glazyrina M. A. Some features of the structural organization and mycorrhizal strategies of the cenopopulations of *Erigeron acris* L. on technogenic substrates [Nekotorye osobennosti strukturnoy organizatsii i mikoriznykh strategiy tsenopopulyatsiy *Erigeron acris* L. na tekhnogennykh substratakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1354–1358.
6. Lukina N. V., Glazyrina M. A., Vazhenina O. A. Mycorrhiza formation of *Plantago media* L. during ontogenesis on different substrates [Mikorizoobrazovanie *Plantago media* L. v khode ontogeneza na raznykh substratakh]. *Vestnik Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. 2014. № 3 (3). P. 63–66.
7. Maevskiy P. F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the middle belt of the European part of Russia]. 10 ed. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2006. 600 p.
8. Provorov N. A., Vorob'ev N. I. *Geneticheskie osnovy evolyutsii rastitel'no-mikrobnogo simbioza* [Genetic basis of the plant-microbial symbiosis evolution]. St. Petersburg, Inform-Navigator Publ., 2012. 400 p.
9. Selivanov I. A. *Mikosimbiozizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuz* [Mycosymbiotrophism as a form of consortium connections in the vegetative cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
10. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. *Ekologicheskie osnovy i opyt biologicheskoy rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu zemel'* [Ecological bases and experience of the biological land reclamation industry]. Ekaterinburg, USU Publ., 2011. 268 p.
11. Chukina N. V., Glazyrina M. A., Lukina N. V., Butyrin K. V., Likhacheva M. V. Characteristics of cenopopulations and features of the leaf mesostructure of *Orthilia secunda* L. on industrial lands [Kharakteristika tsenopopulyatsiy i osobennosti mezostrukturnykh lista *Orthilia secunda* L. na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2013. Vol. 15. № 3 (5). P. 1510–1513.
12. Chukina N. V., Lukina N. V., Borisova G. G., Yarina U. S. Structural and functional features of photosynthetic apparatus in Pyrolaceae family plants from technogenic habitats [Strukturno-funktsional'nye osobennosti fotosinteticheskogo apparata rasteniy semeystva Pyrolaceae v tekhnogennykh mestoobitaniyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2017. № 4 (165). P. 81–89.
13. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Rakov E. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V. Biological recultivation of mine industry deserts: facilitating the formation of phytocoenosis in the middle Ural region, Russia. *Bioremediation and Bioeconomy*. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 389–418.
14. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Structural adaptation of the leaf mesophyll to shading. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002. Vol. 49. № 3. P. 419–431.
15. Grime J. P. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second Edition. Chichester, UK: John Wiley & Sons, 2001. 456 p.
16. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. Third Edition. N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Поступила в редакцию 29.08.2017

УДК 581.5:581.1

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

Margarita.Glazyrina@urfu.ru

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ФИЛИМОНОВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

Elena.Filimonova@urfu.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

natalia.lukina@urfu.ru

СВЕТЛАНА СЕРГЕЕВНА ФАТЕЕВА

бакалавр департамента «Наука о Земле и Космосе» Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)

svetik_203@mail.ru

BOTRYCHIUM MULTIFIDUM* (S. G. GMEL.) RUPR В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, сем. Botrychiaceae Hogn. (Гроздовник многораздельный, сем. Гроздовниковые), произрастающих на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала (золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота) и в естественном лесном сообществе (лесопарк «Юго-западный», г. Екатеринбург). *B. multifidum* – реликтовый папоротник, луговой циркумбореальный вид, занесен в Красные книги многих областей и республик РФ. На Урале и Приуралье редок, исчезает в связи с нарушением природных местообитаний. Показано, что ценопопуляции *B. multifidum* в растительных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах и в естественном фитоценозе, являются нормальными, неполночленными (не обнаружены проростки, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты), на золоотвале ВТГРЭС и на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного преобладают виргинильные, в лесопарке – имматурные спорофиты. Анализ индексов возрастности, эффективности и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. Установлено, что в изученных сообществах *B. multifidum* имеет групповой тип распределения особей в пространстве. Показано, что морфологические параметры спороносящих спорофитов зависят от ценоценозических и эдафических факторов. В корнях *B. multifidum* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена микориза *Paris*-типа, представленная внутриклеточными клубками гиф, гифами и везикулами.

Ключевые слова: *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, промышленные отвалы, ценопопуляция, микориза

ВВЕДЕНИЕ

Добыча и переработка полезных ископаемых всегда сопровождается полным или частичным нарушением почвенного и растительного покровов и образованием техногенных ландшафтов со специфическими характеристиками, неблагопри-

ятными и даже опасными для жизни и здоровья человека. Одной из разновидностей подобных территорий являются промышленные отвалы. В процессе восстановления растительности, на определенных стадиях формирования фитоценозов, на отвалах начинают поселяться редкие виды [14].

Глубокие знания о жизни видов растений необходимы для оценки состояния возобновляемых биологических ресурсов и оценки скорости восстановления биологического разнообразия на нарушенных промышленностью землях, где при определенных условиях некоторые редкие виды растений находят «убежище».

К редким и уязвимым видам относятся древние представители класса Ophioglossopsida (Ужовниковые), в частности семейство Botrychiaceae Noth. (Гроздовниковые). Виды данного семейства встречаются спорадически в естественных растительных сообществах малочисленными популяциями и внесены в Красные книги многих областей и республик РФ и зарубежья [19], [20]. Одним из таких видов является *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr (Гроздовник много-раздельный). Большое значение для разработки эффективных инструментов охраны редких и реликтовых видов имеет исследование биологии, экологии, стратегии жизни и механизмов устойчивости на организменном и популяционном уровнях [2], [13], [9], [7], [18] и др.

В связи с этим целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций *B. multifidum*, произрастающих в естественных местообитаниях и на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала, а также изучение морфологических параметров особей и микоризы корней данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

B. multifidum – реликтовый папоротник, луговой циркумбореальный вид, почти космополитный, с дизъюнктивным ареалом [11]. Это многолетнее растение высотой 7–25 см. Стерильная вайя (трофофор) широко-треугольная, длиной 1,5–7 см и шириной от 2 до 11 см, как правило, толстая, дважды- или триждыперисто-рассеченная, с 2–6 парами перьев. Перо и перышко в очертании треугольные, лопасти перышка – овалы. Конечные сегменты яйцевидные или продолговатые, тупые с немногочисленными тупыми зубцами, или неясно зазубренные, или почти цельнокрайние. Спороносная часть вайи (спорофор) на черешке длиной 5–15 см дважды- или триждыперистая, длиной 2–7 см и шириной от 1 до 4 см. Подземные органы: ортотропные, слегка приподнимающиеся над поверхностью почвы одиночные корневища, мочка шнуровидных, кистевидно расположенных коричневых придаточных корней [6], [11]. Спороносит в июле – августе. Растение зимне-зеленое. Гаметофит обоеполюй [16].

В естественных условиях папоротник произрастает на суходольных мшистых и поемных лугах, сухих песчаных травянистых склонах, в травянистых березовых мелколесьях, разреженных, светлых, смешанных и хвойных, преимущественно сосновых лесах, в кустарниках на зарастаю-

щих гарях, вырубках, лесных полянах и опушках, на известняковых обнажениях, залежах [6]. Лимитирующими факторами для существования вида является иссушение местообитаний, рекреационная нагрузка, нарушение растительного покрова иными способами, а также зависимость гаметофита от микоризы. *B. multifidum* занесен в Красные книги многих областей: Псковской, Рязанской, Смоленской, Тамбовской, Томской, Тульской, Тюменской, Ульяновской, Челябинской, Ярославской, а также в Красные книги Удмуртской Республики, Республики Хакасия, Чувашской Республики [21].

Исследования проводили на Среднем Урале (таежная зона, подзона южной тайги) в июле 2016 года. Район исследований находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Рельеф района низкогорный.

Были изучены ценопопуляции (ЦП) *B. multifidum*, произрастающие на золоотвале Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС) и дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота. В качестве контроля рассмотрено естественное лесное сообщество – лесопарк «Юго-западный» (контроль), г. Екатеринбург.

Золоотвал ВТГРЭС (57°33'93" с. ш., 59°94'07" в. д.) расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (речная сеть ближайших окрестностей принадлежит бассейну р. Тобол). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурого угля Челябинского угольного бассейна: Коркинского разреза и Калачевских шахт. Реакция среды «свежей» золы слабощелочная (рН = 8,5). Обеспеченность подвижными фосфатами достаточная, калием – низкая. По механическому составу супесь: 60,84 % – физический песок (>0,01), 19,69 % – физическая глина (<0,01). Сквашность хорошая [17]. Реакция среды субстрата на время проведения исследований – слабобокислая, ближе к нейтральной (рН = 5,84).

Гидроотвал Шуралино-Ягодного месторождения золота (57°41'85" с. ш., 60°17'41" в. д.) расположен в 2 км от села Шурала Невьянского городского округа, в бассейне верхнего течения р. Нейва. Общая площадь гидроотвала составляет более 100 га. Нарушенные земли представляют собой сеть гидроналивных полигонов с подпорными дамбами из вскрышных пород. Субстрат гидроотвалов представлен седиментированными глинами. Дамбы выполнены из смеси вскрышных и вмещающих пород. Реакция среды слабобокислая (рН до 5,5), на внешней дамбе близка к нейтральной (рН = 6,5). Содержание азота и фосфора очень низкое, калия – низкое [15].

Лесопарк «Юго-западный» – природоохранная территория в юго-западной части г. Екате-

ринбурга (56°77'36" с. ш., 60°54'08" в. д.). Преобладают чистые древостои *Pinus sylvestris* L. хорошего состояния. Средний возраст растений около 115–130 лет. Из кустарников высокое обилие имеют *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus idaeus* L. и *Juniperus communis* L. Лесопарк в основном используется как прогулочно-пешеходная зона [1].

Сбор фактического материала выполнен по общепринятым методикам. Обследование проводили детально-маршрутным методом. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *B. multifidum* в исследуемых растительных сообществах случайным образом закладывали учетные площадки (0,25 м²): на золоотвале ВТГРЭС – 55 шт., на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота – 28 шт., в лесопарке «Юго-западном» – 10 шт. Большая часть особей *B. multifidum* была обследована в природных условиях, меньшая – выкапывалась для анализа в камеральных условиях. У особей *B. multifidum* измерялась высота растения (см), длина и ширина вайи (см). Возрастное состояние определялось с помощью ключей [8]. Были определены индексы возрастности (Δ) [12], эффективности (ω) [4] и восстановления (Γв) ценопопуляций [5]. Для изучения микоризы отбирались корни в количестве 30 шт. Обработка корней проводилась по общепринятой методике с окрашиванием в анилиновой сини после мацерации в КОН [10]. Приготовленные препараты просматривались в поле зрения микроскопа «МИКМЕД 5» при увеличении 120 раз.

Для анализа сходства ЦП по комплексу признаков применяли дискриминантный анализ. Морфологический анализ особей проводился по следующим признакам: высота особи (см), длина корня (см), количество порядков корней (шт.), длина вайи (см), ширина вайи (см). Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики. Для обработки полученных данных использовали программный

пакет MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5\%$. Определялись точность опыта (P) и достоверность среднего значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На золоотвале ВТГРЭС *B. multifidum* впервые был отмечен в 2000 году в луговом растительном сообществе с доминированием *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, формирующемся в процессе самозарастания на участке «чистой» золы. Площадь локуса составляла около 0,25 м².

К 2016 году *B. multifidum* (ЦП₁) расселился по территории всего растительного сообщества. К моменту исследования здесь сформировался кустаренный вейниково-щучковый луг, возраст которого составил 30–35 лет. Всего в растительном сообществе выявлено 69 видов растений из 49 родов и 25 семейств. В древесном ярусе преобладают *Betula pendula* Roth (cop₂), *Populus tremula* L. (cop₂). Остальные виды немногочисленны: *Betula pubescens* Ehrh. (sp), *Pinus sylvestris* L. (sol), *Picea obovata* Ledeb. (un–sol), *Alnus incana* (L.) Moench (un gr). Сомкнутость крон небольшая, от 10 до 40 %. Кустарниковый ярус представлен 7 видами рода *Salix*, среди которых преобладают *Salix caprea* L. (sp–cop₁) и *S. myrsinifolia* Salisb. (cop₁). Общее проективное покрытие (ОПП) травянистого яруса составляет около 30 %, варьируя от 5 % до 60 %. В растительном сообществе доминируют: *Deschampsia cespitosa* (cop₂), *Calamagrostis epigeios* (cop₁ gr), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop (sp gr–cop₁), *Poa palustris* L. (sp gr–cop₁), *P. pratensis* L. (sp gr–cop₁). Обилие остальных видов растений не высокое. Обилие *Botrychium multifidum* – (sp–sp gr), встречаемость – 73 % (рис. 1А). Плотность особей данного вида изменяется от 0 до 16 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 3,8 шт./0,25 м²).

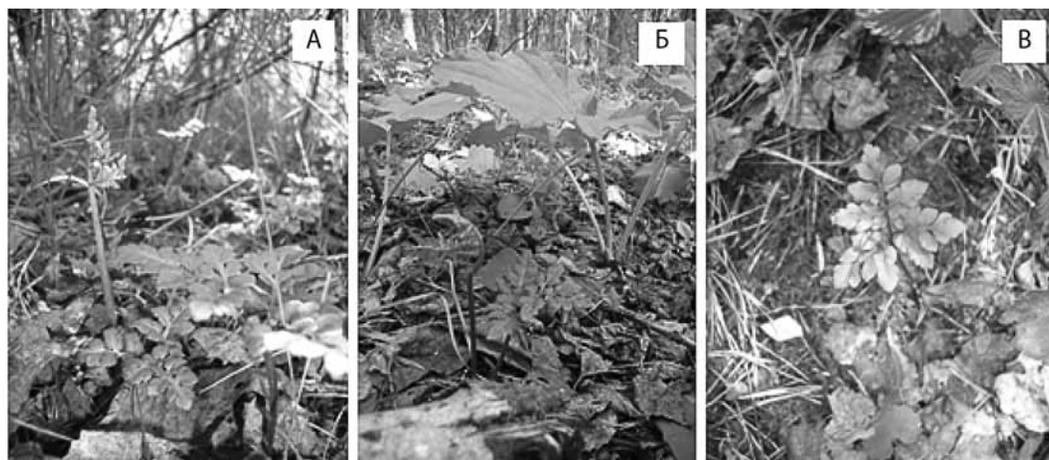


Рис. 1. *Botrychium multifidum* на исследуемых объектах: А – золоотвал ВТГРЭС, Б – дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота, В – лесопарк «Юго-западный»

На дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения золота *B. multifidum* впервые был встречен в 2005 году в формирующемся лесном фитоценозе с доминированием *Betula pendula*, *Populus tremula* и участием *Pinus sylvestris*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали *Pyrola rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Achillea millefolium* L., *Calamagrostis epigeios*.

К 2016 году на дамбе сформировался лесной фитоценоз, возраст которого около 30 лет. Всего в сообществе встречено 80 видов, принадлежащих к 54 родам и 20 семействам. Древесный ярус представлен *Betula pendula* (cop₂–cop₃), *Populus tremula* (cop₁–cop₂), *Pinus sylvestris* (sp gr–cop₁), *Picea obovata* (sol), *Betula pubescens* (sol), *Alnus incana* (un–sol). Сомкнутость крон 60–70 %. В кустарничковом ярусе доминируют *Salix caprea* (sp–cop₁), *S. cinerea* L. (sp–cop₁), *S. myrsinifolia* (sp–cop₁). ОПП травянистого яруса составляет 30 %, варьируя от 5 до 70 %. Травянистый ярус представлен *Lathyrus pratensis* L. (cop₁), *Tussilago farfara* L. (cop₁ gr), *Calamagrostis epigeios* (cop₁–cop₂), *Equisetum arvense* L. (sp gr), *Orthilia secunda* (sp gr), *Pyrola rotundifolia* (sol gr–sp), *Fragaria vesca* L. (sol gr), *Vicia sepium* L. (sol gr–sp). Обилие остальных видов растений не высокое. Обилие *Botrychium multifidum* (ЦП₂) – sol gr, встречаемость – 32 % (рис. 1Б). Плотность особей *Botrychium* изменяется от 0 до 6 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,49 шт./0,25 м²).

В качестве контроля была изучена ценопопуляция *B. multifidum* (ЦП₃) в лесном фитоценозе лесопарка «Юго-западный». Из древесных видов в растительном сообществе доминирует *Pinus sylvestris* (cop₃), содоминантами являются *Betula pendula* (cop₁) и *Populus tremula* (cop₁). Сомкнутость крон составляет 60 %. Нижний подполог состоит из *Salix caprea* (sp), *Sorbus aucuparia* L. (sol). В кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* L. (cop₁ gr–cop₂), *V. vitis-idaea* L. (cop₁), *Rubus idaeus* (cop₁ gr), *Rosa acicularis* (sol gr), *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková (sol–sp). ОПП травянистого яруса составляет 100 %. В травянистом ярусе встречаются *Aegopodium podagraria* L. (cop₁–cop₂), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop₁–cop₂), *Poa pratensis* (cop₁), *Amoria repens* (L.) C. Presl (sp gr), *Trifolium pratense* L. (sp gr), *Galium boreale* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp gr), *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. (sp), *Deschampsia cespitosa* (sp), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (sp). Обилие остальных видов растений не высокое. Всего встречено 84 вида из 71 рода и 32 семейств. *Botrychium multifidum* встречается небольшими группами с обилием un gr–sol. Проективное покрытие травянистых видов в местах произрастания *B. multifidum* варьирует от 25 до 80 %, в среднем составляя 53 %. Плотность особей в ЦП₃ изменяется от 0 до 11 шт./0,25 м² (средняя плотность –

2,1 шт./0,25 м²). Площадь, занимаемая ценопопуляцией, около 10 м² (рис. 1В).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K_J) показало, что коэффициенты имеют невысокие значения (изменяются от 0,25 до 0,46). Более близкими по флоре оказались сообщества техногенных местообитаний (K_J = 0,46).

Видовая насыщенность на учетных площадках в техногенных местообитаниях *B. multifidum* (ЦП₁ – 6,1; ЦП₂ – 6,6 вида/0,25 м²) почти в два раза меньше, чем в контроле (12,1 вида/0,25 м²).

Исследования показали, что все ЦП *B. multifidum* имеют групповой тип распределения особей в пространстве (S²/m составило соответственно 4,07; 3,50 и 6,29).

При анализе возрастных структур ЦП *B. multifidum* выявлено, что все они являются нормальными неполночленными (не обнаружены проростки спорофита, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты) (рис. 2). В ЦП₁ и ЦП₂ возрастные спектры являются одновершинными с преобладанием виргинильных спорофитов, а в ЦП₃ – двухвершинными с пиками в группе имматурных и молодых спороносящих спорофитов. Известно, что при неблагоприятных условиях растение *B. multifidum* может выпасть из травостоя на 1–4 года (иногда до 8 лет) и находиться под землей в виде микотрофно питающихся стеблей с корнями и почкой. Кроме того, *B. multifidum* в стадии проростков (Ps) и на 1-м этапе ювенильного онтогенетического состояния (J₁) ведет подземный образ жизни и в значительной степени зависит от микоризы [6].

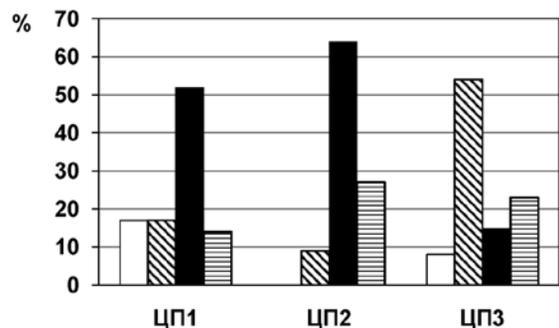


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Botrychium multifidum*. Возрастные состояния спорофитов: □ J – ювенильный; ▨ Im – имматурный; ■ V – виргинильный; ▤ Sp₁ – молодой спороносящий

Анализ индексов возрастности ($\Delta ЦП_1 = 0,10$; $\Delta ЦП_2 = 0,15$; $\Delta ЦП_3 = 0,11$) и эффективности ($\omega ЦП_1 = 0,35$; $\omega ЦП_2 = 0,50$; $\omega ЦП_3 = 0,35$) показал, что все ЦП являются молодыми. Индекс восстановления (J_v) представляет собой отношение плотности подростка к плотности генеративных растений. Установлено, что $J_v ЦП_1$ составляет 69,3, что в 25,7 и 21 раз выше $J_v ЦП_2$ и $J_v ЦП_3$.

Анализ изменчивости морфологических признаков особей *B. multifidum* показал, что наименьшей вариабельностью отличается длина корня. Остальные признаки

варьируют на среднем и высоком уровнях (табл. 1).

Наиболее крупные по высоте особи *B. multifidum*, находящиеся в виргинильном и генера-

Таблица 1

Некоторые биометрические показатели особей *Botrychium multifidum*

Показатель	Возрастное состояние	Статистические показатели	Объекты		
			ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃
Высота особи, см	Im	N	7	5	4
		Хср.±m _x	3,9±0,4	5,1±0,8	5,3±0,5
		lim	2,5–6,0	3,6–7,5	4,0–6,0
		Cv	29	34	18
		P	10,91	15,07	9,12**
		t _l	9,17****	6,64	10,97
	V*	N	22	26	6
		Хср.±m _x	7,4±0,6	9,7±0,5	8,9±1,1
		lim	4,0–16,0	4,5–14,3	6,0–12,5
		Cv	41	25	31
		P	8,69	4,90***	12,74
		t _l	11,50	20,40	7,85
	Sp ₁ *	N	6	5	3
		Хср.±m _x	12,3±1,5	14,2±1,2	6,7±1,6
		lim	8,0–16,5	10,5–18,0	3,5–9,0
		Cv	29	19	43
		P	12,04	8,58	24,62
		t _l	8,31	11,66	4,06
Длина корня, см	V	N	12	13	6
		Хср.±m _x	7,7±0,9	6,2±0,5	5,5±0,8
		lim	3,0–13,0	3,0–9,0	3,5–8,0
		Cv	42	31	34
		P	12,17	8,50	13,89
		t _l	8,22	11,76	7,20
	Sp ₁ *	N	4	5	3
		Хср.±m	11,0±0,8	5,8±0,3	7,3±0,3
		lim	9,7–13,1	5,0–6,5	7,0–8,0
		Cv	14	10	8
		P	7,02	4,40	4,55
		t _l	14,25	22,75	22,00
Длина вайи трофофора, см	Im*	N	7	5	4
		Хср.±m	0,8±0,1	2,2±0,5	0,7±0,2
		lim	0,4–1,0	1,0–4,0	0,5–1,3
		Cv	34	49	53
		P	12,87	21,99	26,64
		t _l	7,77	4,55	3,75
	V	N	22	13	6
		Хср.±m	3,0±0,3	3,3±0,4	3,2±0,3
		lim	1,4–8,3	0,4–5,5	2,0–4,0
		Cv	53	44	22
		P	11,28	12,07	8,81
		t _l	8,87	8,29	11,35
	Sp ₁ *	N	6	5	3
		Хср.±m	4,8±0,5	3,6±0,4	2,2±0,4
		lim	3,0–6,6	2,5–5,0	1,5–3,0
		Cv	28	27	35
		P	11,52	11,95	20,35
		t _l	8,68	8,37	4,91

Показатель	Возрастное состояние	Статистические показатели	Объекты		
			ЦП ₁	ЦП ₂	ЦП ₃
Ширина вайи трофофора, см	Im	N	7	5	4
		Xcp.±m	1,3±0,2	3,3±1,0	1,3±0,1
		lim	0,7–2,0	0,6–7,0	1,0–1,5
		Cv	36	71	18
		P	13,74	31,60	8,92
		t _i	7,28	3,16	11,21
	V	N	21	13	6
		Xcp.±m	4,2±0,5	4,2±0,5	4,3±0,4
		lim	1,5–10,7	0,6–6,5	3,0–6,0
		Cv	53	44	23
		P	11,60	12,24	9,35
		t _i	8,62	8,17	10,70
	Sp ₁ *	N	6	5	3
		Xcp.±m	6,2±0,5	4,2±0,3	3,2±0,9
		lim	5,0–7,8	3,0–5,0	2,2–5,0
		Cv	19	18	48
		P	7,65	8,07	27,45
		t _i	13,8	12,39	3,64

Примечание. * – признаки, имеющие достоверные отличия $p < 0,05$; ** – $P = 6–10\%$ – точность опыта удовлетворительная; *** – $P < 5\%$ – точность опыта высокая; **** – $t_i > 3$ – среднее значение достоверно.

тивном возрастном состоянии, произрастают на дамбе гидроотвала (ЦП₂) и имеют достоверные отличия ($p = 0,02$) от особей из ЦП₁ и ЦП₃ (табл. 2).

Средние значения длины и ширины вайи трофофора виргинильного спорофита в исследованных ЦП не имеют достоверных отличий. Достоверно крупнее вайи трофофора молодых спороносящих спорофитов на золоотвале ВТГРЭС ($p = 0,02$; $p = 0,007$ соответственно).

Известно, что во внепочечной фазе листья *B. multifidum* обладают верхушечным ростом. Коэффициент корреляции Пирсона между длиной и шириной вайи трофофора особей виргинильного (V) спорофита составил $r_p = 0,94 \pm 0,03$; $n = 21$, а молодого спороносящего спорофита (Sp₁) – $r_p = 0,89 \pm 0,06$; $n = 14$, что свидетельствует о равномерном нарастании вайи в длину и ширину.

Дискриминантный анализ молодых спороносящих спорофитов, проведенный по пяти количественным морфологическим признакам (высота особи, длина и ширина вайи трофофора, длина корня и количество порядков корней), разделил исследованные ценопопуляции и показал их зависимость от ценологических и эдафических факторов (рис. 3).

Дискриминантный анализ особей виргинильных спорофитов, проведенный также по тем же пяти количественным морфологическим признакам, показал сходство исследованных ценопопуляций *B. multifidum* (рис. 4).

Изучение микоризы особей *B. multifidum*, произрастающих как в техногенных, так и в естественном местообитании (ЦП₁–ЦП₃), показало, что

в корнях растений имеется арбускулярная микориза *Paris*-типа, для которой характерно активное развитие внутриклеточных клубков гиф; кроме гиф встречаются везикулы. Микориза *Paris*-типа встречается у представителей многих семейств Bryophytes (Мохообразных), Polypodiophyta (Папоротникообразных) и Gymnospermae (Голосеменных) [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Среднем Урале для *Botrychium multifidum* (редкий вид [3]) установлены новые местообитания на техногенно нарушенных территориях (золоотвал Верхнетагильской ГРЭС, дамба гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота), на которых происходит восстановление растительного покрова в процессе самозарастания, и в лесопарковой зоне г. Екатеринбург, испытывающей рекреационную нагрузку. Данные растительные сообщества характеризуются разреженным растительным покровом, отсутствием полного затенения, достаточной влажностью субстрата.

Показано, что ценопопуляции *B. multifidum* в растительных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах и в естественном фитоценозе, являются нормальными, неполноценными (не обнаружены проростки, средневозрастные спороносящие и стареющие спороносящие спорофиты), на золоотвале ВТГРЭС и на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота преобладают виргинильные, в лесопарке – иматурные спорофиты. Анализ индексов возрастности, эффективности

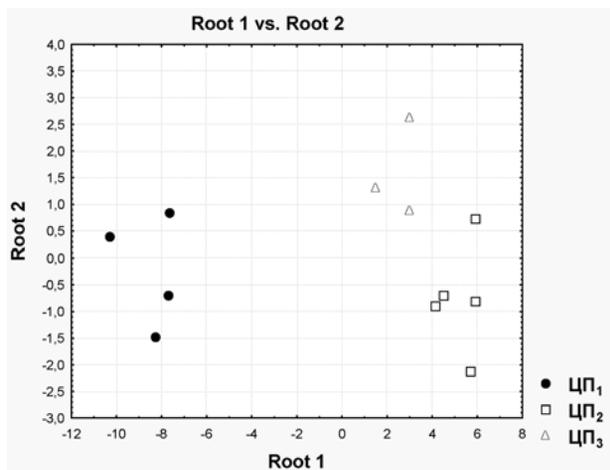


Рис. 3. Ординация ценопопуляций *Botrychium multifidum* (Sp₁) по пяти количественным признакам

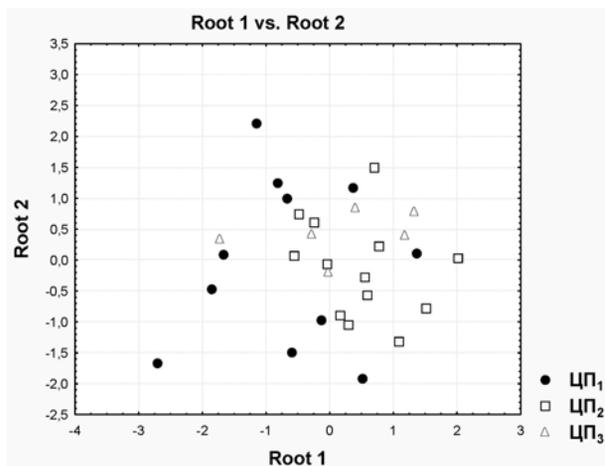


Рис. 4. Ординация ценопопуляций *Botrychium multifidum* (V) по пяти количественным признакам

и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. В изученных растительных сообществах *B. multifidum* имеет групповой тип распределения особей в пространстве. Исследования показали, что морфологические параметры спороносящих спорофитов зависят от ценогенетических и эдафических факторов. В корнях *B. multifidum* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена микориза

Paris-типа, представленная внутриклеточными клубками гиф, гифами и везикулами.

Дальнейшее развитие исследованных ценопопуляций *B. multifidum* зависит от особенностей трансформации фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (формирования древесного и травяно-кустарничкового яруса), изменения гидрологического режима субстратов, а также от антропогенной деятельности на этих объектах.

*Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2017/236, код проекта 7696.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н. П., Богоявленский Л. С., Смирнов С. Н. Лесопарки Екатеринбурга // Энциклопедия Екатеринбурга. Екатеринбург, 2002 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://enc-dic.com/enc_ekateryn/Lesoparki-ekaterinburga-170 (дата обращения 19.07.2017).
- Варлыгина Т. И., Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
- Криницын И. Г., Лебедев В. П. Онтогенез спорофита папоротника гроздовник многораздельный (*Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr). Деп. в КГПУ 24.01.1997. № 37. 3,5 с.
- Криницын И. Г. Поливариантность развития гроздовника полулуного // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. С. 169–174.
- Онтогенетический атлас растений. Т. V. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. 372 с.
- Разживина Т. В., Байдарова Е. Д. Папоротники класса Ужовниковые в Пензенской области // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2009. № 14 (18). С. 31–35.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Таршис Л. Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 195 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фардеева М. Б. Жизненность и многолетняя динамика популяций *Platanthera bifolia* (L.) Rich // Вестник Удмуртского университета. 2013. Вып. 4. С. 57–65.
- Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Орхидные в техногенных экосистемах Урала // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2014. Вып. 11. С. 68–75.

15. Филимонова Е. И., Уманова Н. Е., Рябухин Э. А. Начальные этапы формирования растительности на гидроротвалах Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Международного совещания. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 238–247.
16. Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. С. 47–48.
17. Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Анализ флоры техногенных ландшафтов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-т, 2012. 162 с.
18. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова [и др.]; Под ред. проф. Л. А. Жуковой; Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
19. Anderson D. G. (2005, November 29). *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. (leathery grapefern): a technical conservation assessment [Online]. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. Available at: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/botrychiummultifidum.pdf> (accessed 13.07.2017).
20. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
21. *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.: Описание таксона / Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран. 2008 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/6771.html> (accessed 13.07.2017).
22. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. London: Academic Press, 1997. 605 p.

Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

Fateeva S. S., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

***BOTRYCHIUM MULTIFIDUM* (S. G. GMEL.) RUPR IN NATURAL AND TECHNOGENEOUS HABITAT IN THE MIDDLE URAL**

The purpose of this work is to study the spatial and age structures of cenopopulations, as well the morphological parameters of individuals and mycorrhizas of the roots of *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. (Botrychiaceae Horan.) growing on the industrial lands of the Middle Urals (the ash dump of Verkhnetagilskaya power station, the dam of the Shuralino-Yagodnoye gold deposit) and in the natural forest community (the forest park “Yugo-Zapadny”, Yekaterinburg). *B. multifidum* – a relic fern, meadow circumboreal species, is listed in the Red Books of many regions and republics of the Russian Federation. This species is rare in the Urals; it disappears due to the disturbance of natural habitats. It is shown that cenopopulations of *B. multifidum* in plant communities that are formed on industrial dumps are normal, incomplete (sprouts, middle age sporophagous and aging sporophytes are not found); virginyl sporophytes prevail at the ash dump of VTGRES and at the dam of Shuralino-Yagodnoye deposit of gold, and in the forest park – species of immature age. The analysis of age indices, effectiveness and recovery showed that on all sites the cenopopulations in focus were young. It is shown that in the studied communities, *B. multifidum* grows in groups. Morphological parameters of sporophore sporophytes depend on cenotic and edaphic factors. In the roots of *B. multifidum*, mycorrhizas of Paris-type, represented by intracellular coils of hyphae, hyphae and vesicles, was found in all of the investigated cenopopulations.

Key words: *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr, industrial dumps, cenopopulation, mycorrhiza

REFERENCES

1. Arkhipova N. P., Bogoyavlenskiy L. S., Smirnov S. N. Yekaterinburg forest parks [Lesoparki Ekaterinburga]. *Entsiklopediya Ekaterinburga*. Ekaterinburg, 2002. Available at: www.enc-dic.com/enc_ekaterny/Lesoparki-ekaterinburga-170 (accessed 19.07.2017).
2. Varlygina T. I., Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V. *Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana)* [Orchids of Russia (biology, ecology and protection)]. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 437 p.
3. Gorchakovskiy P. L., Shurova E. A. *Redkie i ischezayushchie rasteniya Urala i Priural'ya* [Rare and endangered plants of the Urals]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 208 p.
4. Zhivotovskiy L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations [Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy rasteniy]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2001. № 1. P. 3–7.
5. Zhukova L. A., Polyanskaya T. A. Some approaches to the prediction of development prospects of coenopopulations of plants [O nekotorykh podkhodakh k prognozirovaniyu perspektiv razvitiya tsenopopulyatsiy rasteniy]. *Vestnik TvGU*. 2013. Issue 32. № 31. P. 160–171.
6. Krinitsyn I. G., Lebedev V. P. *Ontogenez sporofita paprotника grozdovnik mnogorazdel'nyy (Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr)* [Ontogenesis of fern sporophyte Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr]. Dep. v KGPU 24.01.1997. № 37. 3,5 p.
7. Krinitsyn I. G. Polivariant development of a Botrychium lunaria [Polivariantnost' razvitiya grozdovnika polulunnogo]. *Polivariantnost' razvitiya organizmov, populyatsiy i soobshchestv* [Polivariant development of organisms, populations, and communities]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. P. 169–174.
8. *Ontogeneticheskiy atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants: scientific publication]. Vol. V. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. 372 p.
9. Razzhivina T. V., Baydarova E. D. Fern Ophioglossopsida in Penza Region [Paporotniki klassa Uzhovnikovye v Penzenskoy oblasti]. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo*. 2009. № 14 (18). P. 31–35.

10. Selivanov I. A. *Mikosimbiotrofizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuzha* [Mycorrhiza as a form of links in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
11. Tarsis L. G. *Strukturnoe raznoobrazie podzemnykh organov vysshikh rasteniy* [Structural diversity of underground organs of higher plants]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2003. 195 p.
12. Uranov A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitosenopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov]. *Nauchye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975. № 2. P. 7–34.
13. Fardeeva M. B. Vitality and long-term population dynamics of *Platanthera bifolia* (L.) Rich [Zhiznennost' i mnogoletnyaya dinamika populyatsiy *Platanthera bifolia* (L.) Rich]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta* [Bulletin of the Udmurt university]. 2013. Issue 4. P. 57–65.
14. Filimonova E. I., Lukina N. V., Glazyrina M. A. Orchids in technogenic ecosystems of Ural [Orkhidnye v tekhnogennykh ekosistemakh Urala]. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*. 2014. Issue 11. P. 68–75.
15. Filimonova E. I., Umanova N. E., Ryabukhin E. A. Initial stages of vegetation formation at the hydrosfalls of the Shuralino-Berry deposit of alluvial gold [Nachal'nye etapy formirovaniya rastitel'nosti na gidrootvalakh Shuralino-Yagodnogo mestorozhdeniya rossypnogo zolota]. *Biologicheskaya rekul'tivatsiya narushennykh zemel': materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya*. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 1997. P. 238–247.
16. *Flora severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the northeast of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka. Leningr. otd-nie Publ., 1974. P. 47–48.
17. Chibrik T. S., Lukina N. V., Glazyrina M. A. *Analiz flory tekhnogennykh landshaftov: Uchebnoe posobie* [Analysis of flora of technogenic landscapes]. Ekaterinburg, Izd-vo Ural. un-ta, 2012. 162 p.
18. *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rasteniy* [Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants: monograph]. L. A. Zhukova, Y. A. Dorogova, N. V. Turmuhametova and others.; ed. by L. A. Zhukova. Yoshkar-Ola, Mariiskiy gos. un-t Publ., 2010. 368 p.
19. Anderson D. G. (2005, November 29). *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. (leathery grapefern): a technical conservation assessment [Online]. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. Available at: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/botrychiummultifidum.pdf> (accessed 13.07.2017).
20. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. *European Red List of Vascular Plants*. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
21. *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.: Описание таксона [Электронный ресурс] / Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран. 2008. Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/view/item/6771.html> (accessed 13.07.2017).
22. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis*. London: Academic Press, 1997. 605 p.

Поступила в редакцию 03.08.2017

ИГОРЬ НИКОЛАЕВИЧ БАХМЕТ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
igor.bakhmet@gmail.com

ТАМАРА ЮРЬЕВНА КУЧКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
kuchko@petrsu.karelia.ru

ЯРОСЛАВ АЛЕКСАНДРОВИЧ КУЧКО

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
y-kuchko@mail.ru

**ОСОБЕННОСТИ ВЫРАЩИВАНИЯ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (*PARASALMO MYKISS*)
В УСЛОВИЯХ БЕЛОГО МОРЯ***

Представлены результаты выращивания радужной форели в экспериментальном садковом хозяйстве, расположенном на акватории Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря. Полученные данные по росту и развитию форели подтверждают эффективность ее выращивания в морских условиях. Рекомендовано сезонное выращивание форели на отдельных участках Белого моря с мая по октябрь.

Ключевые слова: радужная форель, Белое море, садковое рыбоводство, рыбоводно-биологические показатели

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в Республике Карелия выращивается 23 тыс. т радужной форели, что составляет около 70 % от общего объема ее производства в России. В связи с достаточно высокой рентабельностью данного вида деятельности (до 25 %), на протяжении последних двух десятилетий наблюдается постоянное увеличение производства посадочного материала и товарной рыбы [7].

Несмотря на обилие озер (более 60 тысяч), расположенных на территории республики, по гидрологическим и гидрохимическим показателям только около 100 из них могут быть использованы для товарного выращивания форели.

Как показывают исследования, проведенные специалистами КарНЦ РАН, на водоемах Карелии без ущерба для окружающей среды возможно выращивание до 35 тыс. т товарной форели в год [4]. Превышение этого показателя может привести к необратимым отрицательным изменениям водных экосистем. Более того, уже сейчас отмечается ухудшение экологического состояния многих рыбохозяйственных водоемов [9]. Таким образом, остро встает вопрос о возможности расширения товарного производства форели без нанесения дальнейшего вреда пресноводным экосистемам как стратегическому ресурсу.

В настоящее время в странах с развитым промышленным рыбоводством преобладающее количество рыбоводных хозяйств базируется в прибрежной полосе территориальных морей (Норвегия, Финляндия, Шотландия, Чили и др.). На северо-западе Республики Карелия располагается обширный участок Белого моря, который простирается от реки Кемь до вершины Кандалакшского залива и практически не используется для выращивания радужной форели. Его береговая линия характеризуется сильной изрезанностью и многочисленными заливами (в особенности – северная часть), что удобно для размещения форелевых хозяйств. Благодаря отливно-приливным течениям, скорость которых изменяется от 0 до 30–32 см/с, снижается вероятность возникновения заморных явлений, которые часто наблюдаются в пресных водоемах. Наличие течений оказывает положительное влияние и на качество выращиваемой рыбы, так как благодаря постоянному сопротивлению потоку воды мышцы рыб становятся более упругими и плотными. Наконец, пребывание в морской воде положительно влияет на микроэлементный состав мяса форели [3].

Цель данной работы заключалась в экспериментальной проверке возможности выращивания радужной форели в Белом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальное садковое форелевое хозяйство располагалось на акватории Чупинской губы Кандалакшского залива в 30 км севернее поселка Чупа (район мыса Картеш) на базе Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Картеш». Всего было использовано шесть делевых садков глубиной 5 м и диаметром 7 м (объем – около 200 м³), расположенных на расстоянии 40 м от берега в две садковые линии. Расстояние между садками было около 12 м. Крепление садков осуществляли к 12 якорям по норвежской методике (рис. 1).

Глубина под садками составляла 20–25 м с уклоном в сторону центральной части залива, где максимальная глубина достигает 72 м. Такое расположение не позволяло скапливаться фекалиям рыб и остаткам корма непосредственно под садками.

Несмотря на достаточно открытое место расположения садковых линий (практически полностью было прикрыто только северо-западное направление ветров и частично – юго-восточное) и шторма с высотой волны до 1,5 м, не было отмечено ни одного случая повреждения крепежной системы форелевого хозяйства.

Посадочный материал (радужная форель в возрасте 8 месяцев) был приобретен на Кедрозерском форелевом заводе в количестве 68 тыс. штук со средним индивидуальным весом 158 г. Перевозка посадочного материала осуществлялась ночью в транспортных контейнерах емкостью 1500 л с постоянной оксигенацией.

По прибытии в поселок Чупа на побережье Белого моря температура воды в транспортных емкостях выравнивалась до температуры воды в заливе. После выполнения этой операции молодь выпускалась из контейнеров в два транспортировочных садка через гибкий шланг диаметром 25 см. Далее садки доставлялись по морю к месту

выращивания путем буксировки. Средняя скорость движения составляла 1,5 км/ч.

Отход рыбы за весь период транспортировки составил 0,2 %, при этом основная часть (167 шт.) была потеряна во время перегрузки мальков в садки.

К месту расположения форелевого хозяйства посадочный материал был доставлен 1 июля. Затем молодь была распределена в шесть садков с учетом индивидуальной навески. В садки № 1–3 поместили форель со средним весом 144 г, а в садки № 4–6 с весом 173 г. Плотность посадки составила от 9,0 до 11,5 кг/м³.

Кормление рыб проводилось вручную 4 раза в сутки гранулированным кормом фирмы NoqAqua с диаметром гранул 3 мм. После достижения рыбами среднего веса 300 г был осуществлен переход на кормление гранулами диаметром 4 мм, далее, при весе форели 400 г, – 6 мм. Один раз в две недели дель садков частично поднималась для очистки от обрастаний и изъятия отхода, при этом объемно-весовым методом определялся средний вес рыб (по 100 штук из каждого садка). Температура и соленость воды измерялись ежедневно.

Для оценки эффективности кормления рыб использовался показатель «оплаты корма» (ОК). Он показывает отношение веса заданного рыбам корма к общему приросту биомассы рыб (продукции) за определенный период времени [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За весь период выращивания (с 1 июля по 1 ноября) температурный режим водоема в районе размещения садков изменялся от 18 °С (1 июля) до 2,8 °С (1 ноября). Оптимальная температура для роста форели (выше 12 °С) держалась вплоть до 1 сентября. Соленость воды варьировала от 24,6 до 26,3 ‰.

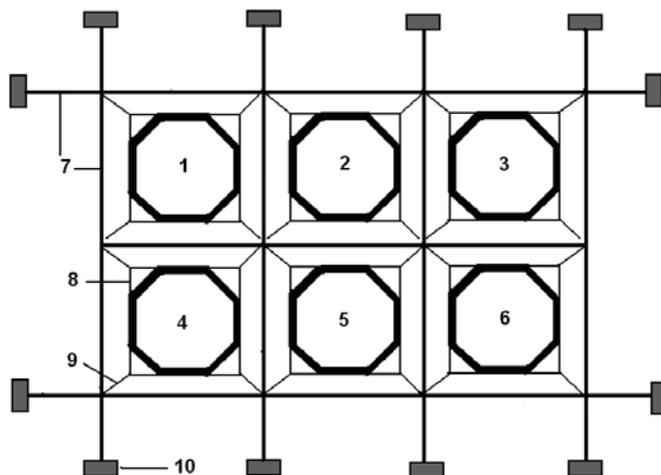


Рис. 1. Схема садковых линий: 1–6 – номера делевых садков; 7 – подводная рама из тросов; 8 – тросовые растяжки; 9 – концевые растяжки; 10 – якорь

Смертность рыб изменялась от 5 до 14 особей на садок (каждые две недели) и составила в конечном итоге 0,9 % от общего количества. Уровень смертности находился в положительной линейной зависимости от температуры морской воды с высокой достоверностью ($N = 7$; $r = 0,98$; $R^2 = 0,96$; $p = 0,001$).

Данный показатель был существенно ниже, чем на аналогичных фермах в условиях пресноводных озер Карелии [6]. Такое различие можно объяснить наличием отливно-приливных морских течений, что обеспечивает благоприятный кислородный и температурный режим. Если в местах расположения форелевых хозяйств на пресноводных озерах температура поверхностных вод (до 5 м) в летнее время может достигать $+20...+22$ °С и более, то в условиях Белого моря этот показатель не превышает 18 °С [8].

За 120 дней выращивания абсолютный привес индивидуальной массы тела форели в садках № 1–3 в среднем составил 492 г, в садках № 4–6 – 552 г (рис. 2).

Показатели среднесуточных привесов форели во всех шести садках первые две недели выращивания ($t = +18,0...+17,5$ °С) были незначительными (в среднем 0,55 г/сут). Начиная с 15 июля они резко возросли и изменялись в пределах от 3,5–4,4 до 6,3–8,04 г/сут вплоть до конца сентября. В октябре приросты массы тела снизились до 0,8–1,0 г/сут ($t = +7,8...+4,5$ °С), а начиная с 15 октября ($t = +4,5...+2,8$ °С) рыбы даже потеряли в весе в среднем до 15 г каждая.

Полученные данные согласуются с наблюдениями за пищевым поведением молоди лососевых рыб в природных условиях, активное питание которых начинается при температуре воды выше $+6$ °С, тогда как ниже данной температурной границы отмечается период покоя [1], [2].

Еще одно доказательство неблагоприятных условий выращивания форели при температуре

воды ниже $+6$ °С заключается в изменении коэффициента оплаты корма. Как правило, при кормлении рыб сухими гранулированными кормами величина ОК изменяется в пределах 0,9–1,4 [5]. Аналогичные показатели наблюдались в нашем экспериментальном форелевом хозяйстве. Коэффициент ОК варьировал от 1,0 до 1,5 вплоть до конца сентября. При температуре воды ниже $+6$ °С (10 октября) показатель ОК начал постепенно увеличиваться и достиг 7,4 при температуре воды $+4,5$ °С.

При выемке рыбы по завершении выращивания все стадо можно было разделить на два доминантных класса: весом от 0,62 до 0,74 кг (56,5 тыс. шт.) и весом от 0,08 до 0,16 кг (10,7 тыс. шт.). В среднем же вес товарной рыбы составил 0,67 кг.

Присутствие в садках молоди, не набравшей среднего веса (16,2 % от всего стада), может объясняться естественным отбором, а именно конкуренцией за корм, которую мелкие и недостаточно активные рыбы проигрывают. В дальнейшем же присутствие в непосредственной близости более крупных особей вызывает стресс, который существенно снижает усвоение пищи и, соответственно, лишает рыб возможности роста [10].

Как правило, отсадка отстающих в росте рыб в отдельный садок снимает главный стрессовый фактор и, таким образом, дает возможность рыбам набрать достаточную массу (сортировка по размеру). Еще одно возможное решение проблемы – уменьшение плотности посадки по мере увеличения веса и размеров форели.

В результате анализа паразитологической ситуации было зарегистрировано два основных заболевания (диплостомоз и сапролегниоз). Глаза у некоторых рыб (не более 1 %) в разной степени были поражены личинками *Dyplostomum* sp. (у отдельных особей до полной слепоты). Установлено негативное влияние этого заболевания

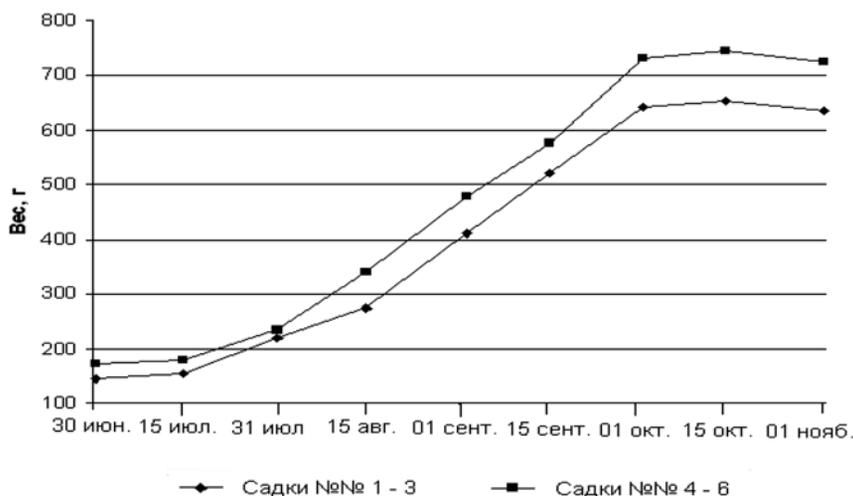


Рис. 2. Динамика весового роста форели (мыс Картеш)

на показатели потребления пищи и скорости роста рыб. В частности, при снижении остроты зрения ниже порогового значения пропадала реакция рыб на корм. Сапролегниоз был выражен в незначительной степени (2–3 %) и в основном на хвостовых плавниках. Таким образом, можно считать, что общая паразитологическая ситуация на форелевом хозяйстве была удовлетворительной.

Сравнение полученных нами результатов с садковыми хозяйствами, расположенными на пресных водоемах средней и северной Карелии, показало, что при одинаковых температурных условиях скорость роста рыб в морской воде (в среднем 202 г в месяц) в 1,5 раза превышает скорость роста форели, культивируемой в пресных озерах (в среднем 135 г в месяц). При этом, согласно органолептической оценке, мясо форели, выращенной в морской воде, характеризовалось более высоким качеством по срав-

нению с мясом рыб, выращенных в пресных водоемах.

ВЫВОДЫ

На основании полученных данных можно судить о перспективности выращивания радужной форели в акватории Белого моря, что также позволит снизить биогенную нагрузку на пресные водоемы.

В то же время необходимо обратить внимание на сроки выращивания рыбы. Поскольку активный рост форели происходит при температурах выше +6,0 °С, а средняя многолетняя температура воды в Чупинской губе Белого моря достигает этого показателя уже в середине мая, настоятельно рекомендуется начинать выращивание форели с середины мая. Учитывая наш опыт, можно предположить, что к концу сентября рыбы могут достигнуть веса 1,0–1,2 кг (при условии среднего веса посадочного материала 200 г).

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0038, программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0221-2015-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бахмет И. Н. Экспериментальное исследование поведенческих и физиологических реакций молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1998. 24 с.
2. Веселов А. Е. Распределение и поведение молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в потоке воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 30 с.
3. Гребенюк А. А., Базарнова Ю. Г. Особенности химического состава и показатели свежести лососевых рыб аквакультуры Норвегии и Карелии // Научный журнал НИУ ИТМО. Серия: «Процессы и аппараты пищевых производств». 2012. № 2. С. 12.
4. Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Озерные экосистемы Карелии в условиях антропогенной трансформации // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: Материалы II Всероссийской конф. с междунар. участием. Борок, 2014. С. 56–59.
5. Крюков В. И., Зарубин А. В. Рыбоводство. Садковое выращивание форели в Центральной России: Учебное пособие для сельскохозяйственных вузов. Орёл: Автограф, 2011. 32 с.
6. Кучко Т. Ю., Дзюбук И. М. Садковое форелеводство: Учебное электронное пособие для студентов эколого-биологического и агротехнического факультетов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 90 с.
7. Кучко Т. Ю., Ильмаст Н. В. Садковое форелеводство Республики Карелия (современная ситуация и перспективы развития) // Рыбоводство и рыбное хозяйство: Ежегодный научно-практический журнал. М., 2016. № 9 (129). С. 8–13.
8. Наумов А. Д. Двустворчатые моллюски *Белого моря*. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб., 2006. 367 с.
9. Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
10. Wahl M., Jormalainen V., Eriksson B. K., Coyer J. A., Molis M., Schubert H., Dethier M., Ehlers A., Karez R., Kruse I., Lenz M., Pearson G., Rohde S., Wikstrom S. A., Olsen J. L. Stress ecology in FUCUS: abiotic, biotic and genetic interactions // Adv. Mar. Biol. 2011. Vol. 59. P. 37–105.

Bakhmet I. N., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuchko T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuchko Ya. A., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE FEATURES OF RAINBOW TROUT (*PARASALMO MYKISS*) FARMING IN THE WHITE SEA CONDITIONS

The article presents the results of the rainbow trout (*Parasalmo mykiss*) growing in the experimental cage farm situated in the White Sea (Chupa inlet, Kandalaksha bay). The obtained data of the Rainbow trout growth and morphosis proved the efficiency of its rearing in the sea conditions. The obtained data of *Parasalmo Mykiss* growth and morphosis proved the efficiency of its rearing in the sea conditions. The authors recommend seasonal growth of *Parasalmo mykiss* in separate sites of the White Sea from May to October.

Key words: rainbow trout, the White Sea, cage culture fishery, fish-biological indicators

REFERENCES

1. Bahmet I. N. *Eksperimental'noe issledovanie povedencheskikh i fiziologicheskikh reaktsiy molodi atlanticheskogo lososya (Salmo salar L.): Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Investigational study of behavioural and physiologic response of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Author's abst. PhD biology sci. diss.]. Petrozavodsk, 1998. 24 p.
2. Veselov A. E. *Raspreделение i povedenie molodi atlanticheskogo lososya (Salmo salar L.) v potoke vody: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Distribution and behavior of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in water flow: Author's abst. PhD biology sci. diss.]. Moscow, 1993. 30 p.
3. Grebenyuk A. A., Bazarnova Yu. G. Special aspects of the chemical composition and indicators of freshness in salmon of the aquaculture of Norway and Karelia [Osobennosti khimicheskogo sostava i pokazateli svezhesti lososevykh ryb akvakul'tury Norvegii i Karelii]. *Nauchnyy zhurnal NIU ITMO. Seriya: "Protsessy i apparaty pishchevykh proizvodstv"* [Scientific magazine NRU ITMO. Part: "Processes and devices of food productions"]. 2012. № 2. P. 12.
4. Ilmast N. V., Sterligova O. P. Lake ecosystems of Karelia in the conditions of anthropogenic transformation [Ozernye ekosistemy Karelii v usloviyakh antropogennoy transformatsii]. *Materialy II Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennikh vodoemov"*. Borok, 2014. P. 56–59.
5. Krjukov V. I., Zarubin A. V. *Rybovodstvo. Sadkovoje vyrashchivanie foreli v Tsentral'noy Rossii: Uchebnoe posobie dlya sel'skokhozyaystvennykh vuzov* [Cage cultivation of of trout in the Central Russia: Work-book for agricultural higher education institutions]. Orel, Avtograf Publ., 2011. 32 c.
6. Kuchko T. Yu., Dzjubuk I. M. *Sadkovoje forelevodstvo: Uchebnoe elektronnoe posobie dlya studentov ekologo-biologicheskogo i agrotekhnicheskogo fakul'tetov* [Cage trout-breeding: An electronic work-book for students of ecological, biological and agrotechnical faculties]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2016. 90 p.
7. Kuchko T. Yu., Ilmast N. V. Cage trout-breeding of the Republic of Karelia (situation and development prospects) [Sadkovoje forelevodstvo Respubliki Kareliya (sovremennaya situatsiya i perspektivy razvitiya)]. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo: Ezhegodnyy nauchno-prakticheskij zhurnal* [Fish breeding and fishery: Annual scientific and practical magazine]. Moscow, 2016. № 9 (129). P. 8–13.
8. Naumov A. D. *Dvustvorchatye mollyuski Belogo morya. Opyt ekologo-faunisticheskogo analiza* [Bivalved mollusks of the White Sea. Results of the ekologo-faunistic analysis]. St. Petersburg, 2006. 367 p.
9. Ryzhkov L. P., Dzjubuk I. M. *Ekologicheskaya bezopasnost' sadkovogo rybovodstva* [Ecological safety of cage fish breeding]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2014. 98 c.
10. Wahl M., Jormalainen V., Eriksson B. K., Coyer J. A., Molis M., Schubert H., Dethier M., Ehlers A., Karez R., Kruse I., Lenz M., Pearson G., Rohde S., Wikstrom S. A., Olsen J. L. Stress ecology in FUCUS: abiotic, biotic and genetic interactions // *Adv. Mar. Biol.* 2011. Vol. 59. P. 37–105.

Поступила в редакцию 06.06.2017

ОЛЬГА СЕРГЕЕВНА ЛАВРУКОВА

кандидат медицинских наук, доцент кафедры анатомии, топографической анатомии и оперативной хирургии, патологической анатомии, судебной медицины Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olgalavrukova@yandex.ru

АЛЕКСЕЙ МИХАЙЛОВИЧ КОБЗЕВ

врач-эксперт ГБУЗ Республики Карелия «Бюро судебно-медицинской экспертизы» (Петрозаводск, Российская Федерация)
sudmed2007@inbox.ru

АЛЕКСЕЙ ЮРЬЕВИЧ ПОЛЯКОВ

врач-эксперт ГБУЗ Республики Карелия «Бюро судебно-медицинской экспертизы» (Петрозаводск, Российская Федерация)
polyakowalexey@gmail.com

МОРФОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПОСМЕРТНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ ЗУБАМИ СОБАК*

Семейство Псовые или Волчьи (*Canidae*) распространено на всех материках, а основные представители его – домашние собаки – проживают в непосредственной близости к человеку. Они обладают рядом травмирующих частей тела, основными из которых являются зубы и когти. В статье рассмотрены морфология и особенности посмертных повреждений мягких тканей и костей, причиняемых зубами собак. Подтверждено, что такие травмы имеют специфическую картину, позволяющую при качественно проведенном осмотре места происшествия, детальном исследовании трупа и его одежды легко дифференцировать их от других видов воздействия (тупых и острых предметов, взрывной травмы и т. д.). Кроме того, в повреждениях различных тканей тела человека достаточно полно отражаются не только признаки воздействия зубов собаки, но и его механизм, что позволяет высказываться об условиях образования травм. Данные знания необходимы каждому эксперту-танатологу в его практической работе.

Ключевые слова: повреждения зубами собаки, дефекты мягких тканей, повреждения костей, труп

Где бы ни находился труп – в лесу, поле, воде, в закрытых помещениях и др. – его часто используют для питания различные насекомые и позвоночные животные [4], [6], нанося порой серьезные повреждения, а иногда и полностью скелетируя его. Вследствие этого значительно усложняется решение вопросов о причине и давности наступления смерти, идентификации личности трупа, поскольку уничтожаются признаки прижизненности повреждений, а также особенности трупа, используемые для его опознания. Человеку, находящемуся в агональном состоянии или непосредственно после наступления смерти, представители животного мира могут наносить повреждения, которые трудно бывает отличить от повреждений, наносимых преступником прижизненно [6]. Определить происхождение таких травм иногда бывает затруднительно, особенно если тело уже находится в состоянии поздних трупных изменений, и судят о нем по повреждениям на коже, хрящах, костях, оставляемых зубами и когтями животных, по исследованию оставшихся волос этих животных и характерным особенностям их помета.

Многие авторы указывают, что различные представители семейства Псовые наиболее часто

оказываются теми, кто первым подходит к трупу и приступает к его поеданию, особенно если объект располагается на открытой местности. По частоте повреждений, причиняемых трупам, чаще собак это могут делать только крысы, но отмечается, что по соотношению частота-объем повреждений собаки все-таки находятся на первом месте [2], [8].

Целью работы было описание на примере случаев из судебно-медицинской экспертной практики морфологии и особенностей посмертных повреждений мягких тканей и костей, причиняемых зубами собак, знание которых необходимо эксперту-танатологу в его практической работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Повреждения, причиненные зубами собак, установлены при исследовании 6 трупов человека и его костных останков, произведенных в отделе судебно-медицинской экспертизы трупов ГБУЗ РК «Бюро судебно-медицинской экспертизы». При изучении повреждений использовались следующие методы:

1. Визуальный – без применения оптических приборов, непосредственная микроскопия (лупа

2х увеличения), стереомикроскоп МБС-1 с увеличением от 3,5× до 88×.

2. Анатомо-морфологический.

3. Измерительный – с помощью гибкой металлической миллиметровой ленты, штангенциркуля (цена деления 0,05 мм).

4. Фотографический – обзорное фотографирование с техническими условиями съемки: фотокамера «Canon» Power Shot SX20 IS со встроенной вспышкой Speed lite 22OEX, объектив – «Canon» 5,0 – 100/0 mm 1:2,8-5,7USM, карта памяти Kingston SD/2GB, источник питания – комплект аккумуляторов СВК4-300.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Труп гр-на Н. был обнаружен сыном в своей квартире, в положении лежа на боку на кровати, с повреждениями в области половых органов. В помещении также находилась собака породы американский стаффордширский терьер. По предварительным данным смерть наступила 19 июля 2016 года, исследование трупа произведено 21 июля 2016 года. На трупе из одежды находилась только футболка из трикотажной ткани темно-синего цвета, на передней поверхности которой, в нижней трети, на участке размером 20 × 8 см, имелись два больших дефекта ткани неопределенной формы, размерами 15 × 3 см и 4,5 × 1 см, а также 12 мелких неопределенной формы дефектов, размерами от 0,4 × 0,3 см до 2 × 0,5 см. Края их были неровными, с фрагментами разволокненных нитей, концы остроугольными. На трупе установлены повреждения в области наружных половых органов (рис. 1).



Рис. 1. Посмертные повреждения в области половых органов, причиненные собакой породы американский стаффордширский терьер

Кожа полового члена до его корня, а также частично передней поверхности мошонки отсутствовала. Края сохранной кожи были относительно ровными, местами с овальными выемками, без видимых кровоизлияний. Правое яичко вместе с семенным канатиком вытянуто до 3 см из пахово-

го канала, значительно уплощено, продолговатое, оболочки его целы, кровоизлияния отсутствуют. Левое яичко с фрагментом семенного канатика было подвергнуто травматической ампутации и доставлено отдельно с трупа, оболочки его были не повреждены, кровоизлияний не прослеживалось. Край семенного каната представлялся неровным, без кровоизлияний. Каких-либо других повреждений при наружном исследовании трупа не установлено.

2. Труп гр-ки С. был обнаружен 8 августа 2016 года в квартире в состоянии резко выраженных гнилостных изменений. В помещении находилась беспородная собака средних размеров. На полу квартиры обнаружено большое количество каловых масс различной давности, оставленных животным. При исследовании трупа 10 августа 2016 года установлено, что нос и кисти обеих рук трупа отсутствовали, окружающие мягкие ткани имели неровный край, дряблую консистенцию, красно-фиолетовый цвет, расплзались в руках. Запястные суставные поверхности лучевой и локтевой костей были обнажены (рис. 2). Каких-либо других повреждений при наружном исследовании трупа не установлено.



Рис. 2. Отделение кистей рук трупа собакой

3. В период с 2011 по 2016 год в городской черте на участках открытой местности (берегу водоема, около железнодорожного полотна и др.) обнаруживались различной сохранности костные останки трупов людей. В одном случае это были череп без нижней челюсти, два позвонка, плечевая кость, фрагменты лопатки и тазовой кости; в другом – череп с нижней челюстью, плечевая и бедренные кости, левые берцовые кости, лонное сочленение, два ребра; в третьем – правые большеберцовая и малоберцовая кости; в четвертом – череп с нижней челюстью, симфиз, левые бедренная и большеберцовая кости, правые большеберцовая и малоберцовая кости. Практически на всех объектах наблюдались сохраненные волокна мышечной и соединительной ткани. При исследовании дефектов, обнаруженных на костях, были установлены схожие признаки. Края дефектов плоских костей имели фестончатые

контуры и желобовидные стенки с размятием ячеистой структуры губчатого слоя костей. Края дефектов представлены выемками полукруглой, полуовальной и неопределенной формы размерами от 2×3 мм до 7×12 мм. На поверхностях костей, примыкающих к краям дефектов, наблюдались воронкообразные повреждения компактных пластинок неправильной круглой, овальной формы диаметром 1–3 мм, глубиной до 1 мм. От некоторых воронкообразных повреждений отходили в разные стороны желобовидные повреждения кортикальных слоев кости длиной до 5–15 мм, шириной 1–2 мм, глубиной до 1 мм. В трубчатых костях частично или полностью отсутствовали эпифизы, лодыжки, края повреждений были неровными, крупнозубчатыми с множественными сколами, смятиями и выемками полукруглой, полуовальной и неопределенной формы шириной в основании от 3 до 7 мм, глубиной до 4–6 мм (рис. 3).



Рис. 3. Повреждения головки правой бедренной кости зубами собаки

У части выемок отмечались радиально расходящиеся поверхностные трещины наружной костной пластинки, а на губчатом веществе – множественные участки смятия. На наружных костных пластинках костей близлежащих эпифизов наблюдались множественные взаимно пересекающиеся линейные повреждения протяженностью до 20 мм. Кроме того, на отдалении от краев дефектов имелись сквозные повреждения наружной компактной пластинки неправильно-овальной формы размерами от 4×2 мм до 10×8 мм. Края их были смяты кнутри, с периферическими концентрическими растрескиваниями, стенки конусовидно направлены кнутри к центру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Посмертные повреждения, причиняемые трупом животными, имеют существенное значение для судебно-медицинской экспертизы. Обстановка на месте обнаружения трупа, характер повреж-

дений на теле и одежде, ее состояние могут дать достаточную информацию о механизме травмы в случаях нападения представителей семейства Псовые [1]. Особое внимание следует обращать на повреждения одежды и их характер. И. В. Власюк, С. В. Леонов [2] указывают, что в случаях воздействия зубов собаки повреждения могут быть разнообразны – в виде надрывов, разрывов, лоскутов. В зависимости от вида плетения ткани повреждения могут иметь линейную, углообразную, Т-образную, волнистую или дугообразную форму. Края повреждений представлены вытянутыми, неровно прерванными разволокненными нитями с элементами сгущения и разрежения плетения, как по краям повреждения, так и на удалении в местах прокладки швов. По краям и в углах повреждений можно обнаружить спрессованность нитей (при статическом укусе) с элементами сглаживания в направлении разрыва, более выраженного в непосредственной близости к нему (динамический след). Однако в литературе не найдено упоминаний о следах, оставляемых на одежде когтями животного. Данный механизм образования повреждений также имеет возможным быть, так как собаки [7] лапами удерживают поедаемый объект, создавая определенную его неподвижность. Видимо, при таком варианте воздействия и образовались повреждения футболки в одном из описанных нами случаев.

Кроме того, несмотря на скудные ссылки в судебно-медицинской литературе, экскременты животных также могут иметь большую ценность для определения обстоятельств произошедшего, главным образом в отношении тех случаев, когда вблизи тела не обнаружено непосредственно самого животного. I. Galtés et al. [8] описывают случай гибели 90-летней женщины, чье мумифицированное, частично разрушенное тело было найдено в ее собственном доме. На полу в помещении обнаружено большое количество каловых масс собаки, при макроскопическом и гистологическом анализе которых выявлено присутствие мелких фрагментов костей, что подтвердило гипотезу о том, что животное питалось умершей жертвой после ее смерти.

При изучении повреждений мягких тканей [3] трупа установлено, что в теплое время года собаки в основном отрывают куски и только при необходимости отгрызают наиболее устойчивые к механической нагрузке ткани тела – сухожилия, кости. В первом описанном нами случае для питания животное, вероятнее всего, использовало технику отрыва куска в доступной области, во втором случае, в связи с развившимися процессами гниения в грудной и брюшной полостях, – отгрызание кистей рук и носа как наименее измененных на тот момент тканей.

Морфологическая картина повреждений, оставляемых собаками на костях, зависит от вида кости, ее анатомического строения и располо-

жения, что было подробно описано И. В. Власюком и С. В. Леоновым [2]. Утверждать точно, что дефекты на останках оставлены зубами собаки, можно только при обнаружении трупа в помещении и на территориях, находящихся в непосредственной близости к жилищу человека. В лесу схожие повреждения могут причинять и другие представители семейства Псовые. Однако слабые челюсти и мелкие зубы енотов и лисиц не могут разгрызать крупные кости скелета человека. А при исследовании крупных костей определить, волк или собака посмертно воздействовали на труп человека, можно зачастую только при исследовании волос животного, прилипших к останкам тела [5].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологическая картина повреждений мягких тканей и костей, причиняемых собаками, имеет специфику, позволяющую при качественно проведенном осмотре места происшествия, детальном исследовании трупа и его одежды легко дифференцировать их, прежде всего от повреждений в результате воздействия тупых и острых предметов, взрывной травмы, воздействия других видов животных. В повреждениях различных тканей тела человека достаточно полно отображаются признаки воздействия зубов собаки, механизм этого воздействия, что позволяет высказаться об условиях их образования.

* Статья подготовлена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках государственного задания 17.7416.2017/8.9. Выполнено в рамках реализации Программы развития опорного университета ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет» на период 2017–2021 годов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В л а с ю к И. В. Осмотр места происшествия в случае подозрения на причинение повреждений животными // Медицинская экспертиза и право. 2012. № 1. С. 20–22.
2. В л а с ю к И. В., Л е о н о в С. В. Материалы к судебно-медицинской оценке повреждений, причиненных некоторыми животными. Хабаровск: Редакционно-издательский центр ИПКСЗ, 2011. 349 с.
3. Г е й ц А. О прикусах собак // Охота и охотничье хозяйство. 1972. № 7. С. 23.
4. Л е о н о в С. В., В л а с ю к И. В. Морфологическая характеристика дефекта мягких тканей, причиненного собакой // Медицинская экспертиза и право. 2010. № 3. С. 7–10.
5. Л я б з и н а С. Н., Л а в р у к о в а О. С., П о п о в В. Л., П р и х о д ь к о А. Н. Беспозвоночные некрофилы в водной среде и их судебно-медицинское значение // Медицинская экспертиза и право. 2017. № 2. С. 16–20.
6. О д и н о ч к и н а Т. Ф. Криминалистическое исследование следов животных: Учебное пособие / Под ред. доктора юридических наук, профессора Н. П. Майлис. М.: Энциклопедия Судебной Экспертизы, 2016. 60 с.
7. П р о з о р о в с к и й В. И. О повреждениях трупов животными // Судебно-медицинская экспертиза. 1978. № 3. С. 52–53.
8. Х и ж н я к о в а К. И. Морфологические особенности повреждений мягких тканей трупов зубами некоторых животных (экспериментальное исследование) // Судебная стоматология: Сб. науч. работ. М., 1973. С. 105–107.
9. Х р о м о в Б. М., К о р о т к е в и ч Н. С., П а в л о в а А. Ф., П о л я к о в а М. С., Ш е й к о В. З. Анатомия собаки. Л.: Наука, 1972. 229 с.
10. G a l t e s I., G a l l e g o a M. A., G i m e e n e z a D., P a d i l l a V., S u b i r a n a M., M a r t i n - F u m a d o C., M e d a l l o J. A body, a dog, and a fistful of scats // Forensic Science International. 2014. Vol. 241. P. e1–e4.

Lavrukova O. S., Petrozavodsk State University
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Kobzev A. M., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Polyakov A. Yu., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia
(Petrozavodsk, Russian Federation)

MORPHOLOGY AND FEATURES OF POSTMORTEM INJURIES CAUSED BY DOGS' TEETH

The family of Canidae is common to all continents, and the main representatives of this breed – domestic dogs – live in close proximity to people. They have a number of traumatic parts of the body, the main of which are teeth and claws. The morphology and features of postmortem injuries of soft tissues and bones inflicted by the teeth of dogs are considered. It has been confirmed that such traumas have a specific picture allowing for a qualitative examination of the incident scene; a detailed study of the corpse and its clothes, as well as the ease to differentiate them from other types of exposures (blunt and sharp objects, explosive trauma, etc.). Moreover, in damages of various tissues of the human body, not only the signs of the dog's teeth impact but the mechanism of this effect, which allows to speak about conditions of their formation, are fully and sufficiently displayed. This knowledge is necessary for each expert-thanatologist in his practical work.

Key words: damage by the teeth of the dogs, soft tissue defects, bone damage, corpse

REFERENCES

1. V l a s y u k I. V. Inspection of the scene in case of suspected damage to animals [Osmotr mesta proisshestviya v sluchae podozreniya na prichinenie povrezhdeniy zhivotnymi]. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo*. 2012. № 1. P. 20–22.
2. V l a s y u k I. V., L e o n o v S. V. *Materialy k sudebno-meditsinskoj otsenke povrezhdeniy, prichinennykh некотoryми животными* [Materials for forensic evaluation of damage caused by some animals]. Khabarovsk, Redaktsionno-izdatel'skiy tsentr IPKSZ Publ., 2011. 349 p.
3. G e y t s A. About dogs' bites [O prikusakh sobak]. *Okhota i okhotnich'e khozyaystvo*. 1972. № 7. P. 23.
4. L e o n o v S. V., V l a s y u k I. V. Morphological characteristics of the soft tissue defect caused by a dog [Morfologicheskaya kharakteristika defekta myagkikh tkaney, prichinennogo sobakoy]. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo*. 2010. № 3. P. 7–10.
5. L y a b z i n a S. N., L a v r u k o v a O. S., P o p o v V. L., P r i k h o d k o A. N. Invertebrate necrobiosis of freshwater and its forensic medical meaning for practice [Bespozvonochnye nekrofil'y v vodnoy srede i ikh sudebno-meditsinskoe znachenie]. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo*. 2017. № 2. P. 16–20.
6. O d i n o c h k i n a T. F. *Kriminalisticheskoe issledovanie sledov zhivotnykh* [Forensic investigation of traces of animals]. Moscow, Entsiklopediya Sudebnoy Ekspertizy Publ., 2016. 60 p.
7. P r o z o r o v s k i V. I. Postmortem injuries inflicted by animals [O povrezhdeniyakh trupov zhivotnymi]. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza*. 1978. № 3. P. 52–53.
8. K h i z h n y a k o v a K. I. Morphological features of damages of soft tissues of corpses by the teeth of some animals (experimental study) [Morfologicheskie osobennosti povrezhdeniy myagkikh tkaney trupov zubami некотorykh zhivotnykh (eksperimental'noe issledovanie)]. *Sudebnaya stomatologiya: Sb. nauch. rabot*. Moscow, 1973. P. 105–107.
9. K h r o m o v B. M., K o r o t k e v i c h N. S., P a v l o v a A. F., P o l y a k o v a M. S., S h e y k o V. Z. *Anatomiya sobaki* [Fnatomy of a dog]. Leningrad, Nauka Publ., 1972. 229 p.
10. G a l t e s I., G a l l e g o a M. A., G i m e e n e z a D., P a d i l l a V., S u b i r a n a M., M a r t i n - F u m a d o C., M e d a l l o J. A body, a dog, and a fistful of scats. *Forensic Science International*. 2014. Vol. 241. P. e1–e4.

Поступила в редакцию 16.05.2017

УДК 556.115:579.8:556.555.5(470.22)

ЕЛЕНА МИХАЙЛОВНА МАКАРОВА

младший научный сотрудник лаборатории гидробиологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
emm777@bk.ru

ЗАХАР ИВАНОВИЧ СЛУКОВСКИЙ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории геохимии, четвертичной геологии и геоэкологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
slukovskii_z@igkrc.ru

АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ МЕДВЕДЕВ

младший научный сотрудник лаборатории геохимии, четвертичной геологии и геоэкологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
sanjam22@mail.ru

ДМИТРИЙ ГЕОРГИЕВИЧ НОВИЦКИЙ

старший лаборант-исследователь лаборатории геохимии, четвертичной геологии и геоэкологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nov.dimka@mail.ru

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ МАЛЫХ ОЗЕР Г. ПЕТРОЗАВОДСКА ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ПОДЛЕДНЫЙ ПЕРИОД*

Приводятся результаты исследования зимнего бактериопланктона двух малых озер, расположенных на территории г. Петрозаводска (Республика Карелия). Оба озера находятся в условиях техногенного влияния. На основе полученных в марте – апреле 2016 года данных представлена оценка качества вод озера Четырехверстного и озера Ламба. Анализ качества воды водоемов показал, что озера подвержены процессам эвтрофирования. По показателям численности бактериопланктона озера соответствуют мезотрофным типам водоемов. Морфологические характеристики клеток свидетельствуют о процессах гипертрофизации вод. В зимних условиях были отмечены низкие показатели углеродородокисляющих бактерий.

Ключевые слова: бактериопланктон, оценка качества воды, урбанизированные территории, малые озера

На территории Республики Карелия насчитывается 61,1 тыс. озер, из которых около 98 % характеризуются площадью водной поверхности менее 1 км² [23]. Региональные особенности карельских водоемов проявляются в слабой минерализации, большом содержании органического вещества (ОВ), низких значениях рН, высокой цветности [10]. На урбанизированных территориях водные объекты (в том числе малые озера) подвергаются антропогенному воздействию, что является причиной изменения в них кислородного режима, накопления биогенных элементов (азота и фосфора), приводящих в итоге к эвтрофированию водоемов и, как следствие, к изменению среды обитания гидробионтов [6], [24]. В результате водоемы на урбанизированных

территориях часто теряют свой рекреационный потенциал.

Водные микроорганизмы участвуют в процессах самоочищения озер, играя ключевую роль в жизни водоемов, а также служат надежными индикаторами загрязнения водной среды. Благодаря высокой скорости метаболизма и способности утилизировать вещества различного происхождения, микроорганизмы реагируют на любые незначительные изменения условий среды [22]. Количественное развитие бактерий в водоеме зависит от различных факторов: морфологии водоема, гидрологического, гидрофизического и гидрохимического режимов, а также от степени антропогенного влияния. Количественные показатели микробного сообщества позволяют оценить экологическое состояние водоемов

и концентрацию находящихся в воде органических веществ.

В Карелии малые водоемы покрыты льдом с ноября до середины мая [5]. Исследования подледного бактериопланктона малых водоемов урбанизированных территорий проводятся весьма редко. В настоящей работе представлен первый опыт подобных наблюдений на примере малых озер, расположенных на территории г. Петрозаводска. При низких температурных условиях бактериопланктон замедляет свои процессы жизнедеятельности [1]. Тем не менее в зимний пери-

од может быть получена важная информация для оценки качества воды малых озер, что и явилось целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микробиологические исследования проводились в период ледостава в 2016 году на малых озерах: Четырехверстном и озере Ламба (рисунок).

Оба озера отличаются по морфометрическим и химическим характеристикам (табл. 1, 2), относятся к мезотрофному типу озер [11], [20].



Схема расположения объектов исследования

Основные морфометрические и гидрологические характеристики оз. Четырехверстное и оз. Ламба [16]

Таблица 1

Характеристики	Оз. Четырехверстное	Оз. Ламба
Площадь зеркала, км ² (га)	0,118 (11,8)	0,0140 (1,4)
Длина береговой линии, км	1,5	0,58
Объем, млн м ³	0,373	0,047
Длина, км	0,6	0,24
Ширина, км	средняя	0,20
Глубина, м	наибольшая	0,23
	средняя	3,2
Площадь водосбора, км ²	наибольшая	4,6
	средняя	0,77

Химические показатели воды в зимний период оз. Четырехверстного и оз. Ламба [7]

Таблица 2

	Оз. Четырехверстное	Оз. Ламба
Робщ, мгР/л	0,023	0,104
Электропроводность, мк См/см	196,5	144,9
Цветность, град.	41	98

Озеро Четырехверстное расположено на юго-востоке от центра города в микрорайоне Ключевая. Котловина имеет простое строение с глубоководными участками в северной и центральной частях. Из озера вытекает ручей Каменный, который впадает в Онежское озеро. Показатели рН воды варьируют в пределах 7,2–8,0, при этом максимальные значения наблюдаются в весенний период [19].

В донных отложениях оз. Четырехверстного отмечен высокий уровень накопления свинца, что объясняется выбросами автотранспорта и близким расположением к озеру железной дороги [21].

Озеро Ламба находится в северо-западной части города в микрорайоне Сулажгора. Котловина имеет простое строение. Из озера вытекает ручей Студенец, который является притоком р. Томица, впадающей в оз. Логмозеро. Берега водоема низкие и заболоченные [7], как следствие – воды оз. Ламба отличаются высокой цветностью и низкой прозрачностью. Это является причиной низкого видового богатства и низкой плотности перифитона. В фитоперифитоне оз. Ламба обнаружено 29 видов синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей [6]. Оз. Ламба испытывает техногенное влияние Петрозаводской ТЭЦ, что подтверждается высоким накоплением в донных отложениях ванадия и никеля [21].

Оба водоема являются объектом рекреационного использования.

Согласно методическим указаниям [4], пробы воды отбирались в стерильную посуду с поверхностного слоя центральных и прибрежных участков озер. Температура поверхностного слоя воды изменялась в пределах 0,3–0,8 °С.

Исследования включали определение количественных показателей бактериопланктона: общую численность бактерий (ОЧБ) в воде, количество сапрофитного бактериопланктона (СБ), олигокарбофильных бактерий (ОКБ), а также численность фенолрезистентных (ФРБ) и углеводородокисляющих (УОБ) микроорганизмов, как показателей антропогенного загрязнения нефтяными углеводородами.

Общую численность бактерий определяли методом прямого счета, используя окрашенные суданом черным фильтры производства Whatmann®, предварительно окрашивая бактерии акридином оранжевым [26]. Учет численности сапрофитных микроорганизмов производили на среде РПА. Численность гетеротрофных бакте-

рий определяли на обедненной среде РПА 1:10. Количество фенолрезистентных и углеводородокисляющих микроорганизмов определяли на селективных средах [9], [14], [17]. Посевы проводили глубинным методом. Результаты были представлены как количество колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 мл воды. Объемы клеток бактерий рассчитывали как объем подходящих им по форме геометрических фигур (шар, эллипс, цилиндр). Измерения проводили при помощи компьютерной программы ММС (MultiMedia-Catalog).

Для экологической оценки трофности водоемов использовали индекс трофии (ИТ), рассчитанный как отношение групп бактерий ОКБ/СБ [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ полученных данных показал, что величины общей численности бактерий в исследуемых водоемах варьировали в пределах 1,96–3,22 млн кл./мл (табл. 3). Максимальная численность бактерий наблюдалась в прибрежной зоне оз. Четырехверстного, что может быть связано с поступлением аллохтонного органического вещества с водосборной территории [2].

Средние показатели численности бактериопланктона в обоих озерах были соизмеримы (см. табл. 3). По величине общей численности бактерий оз. Четырехверстное в период зимней стагнации соответствует мезотрофному типу [8]. По качеству воды озеро может быть оценено как умеренно загрязненное – загрязненное [3]. Оз. Ламба также является мезотрофным, а качество его воды соответствует умеренно загрязненному классу.

Микрофлора поверхностного слоя воды изученных озер была представлена различными формами бактерий. В пробах преобладали палочковидные формы, что указывает на присутствие в водоемах трудноразлагаемого органического вещества [12].

В оз. Четырехверстное доля палочковидных форм составляла 69 % от ОЧБ, в оз. Ламба – 75 % от ОЧБ. Соотношение палочковидных форм и кокковых составляло 2,6 и 5,6 соответственно, что демонстрирует низкую самоочистительную способность водоемов в зимний период [25].

Пределы колебаний величин средних размеров клеток бактерий составляли: 0,0002–4,57 мкм³ в оз. Четырехверстное и 0,009–3,3 мкм³ в оз. Ламба. Средний объем клеток в оз. Четырехверс-

Таблица 3

Средние показатели численности бактерий в озерах г. Петрозаводска

Озеро	ОЧ, млн кл./мл	Численность бактерий, КОЕ/мл				ИТ
		СБ	ОКБ	ФРБ	УОБ	
Четырехверстное	2,59	189	806	464	4	4,3
Ламба	2,47	844	1450	735	38	1,7

тное – 0,25 мкм³, в оз. Ламба – 0,29 мкм³. Данные по средним объемам клеток бактерий свидетельствуют о гипертрофизации озерных вод [8].

В поверхностном слое воды численность сапрофитных бактерий, которые растут на средах с большим содержанием органического вещества и являются его основными деструкторами, а также численность олигокарбофильных бактерий, нуждающихся в минимальных концентрациях ОВ, были высокими (см. табл. 3). В целом это свидетельствует о загрязнении водоемов органическим веществом. Для изученных озер установлены низкие величины индекса трофии (ИТ). Для водоемов олиготрофного типа этот показатель имеет значения 4–20 [13]. Значения ИТ для оз. Ламба свидетельствуют о его значительном эвтрофировании. Хотя показатель ИТ оз. Четырехверстного немногим выше 4, также можно говорить о загрязнении водоема легкоминерализуемым ОВ.

Индикаторами загрязнения воды нефтепродуктами являются показатели численности углеводородокисляющих микроорганизмов. Несмотря на то, что озера подвергаются техногенному загрязнению, величины численности углеводородокисляющих микроорганизмов в обоих озерах свидетельствуют о низком содержании в воде нефтепродуктов. Это может быть объяснено тем, что накопление и деструкция нефтепродуктов протекают в этих озерах преимущественно в иловых отложениях [15].

Высокая численность фенолрезистентных бактерий может указывать на загрязнение воды фенольными соединениями (их численность в изучаемых озерах варьировала в пределах 464–735 КОЕ/мл). Наблюдаемое явление в условиях Республики Карелия при высоких концентрациях гуминовых веществ в водоемах весьма

распространено. Кроме того, высокая численность фенолрезистентных бактерий может свидетельствовать о загрязнении воды нефтепродуктами, поскольку фенолы являются промежуточным звеном их неполной трансформации [2]. Численность фенолрезистентных бактерий в оз. Ламба выше, чем в оз. Четырехверстное, что свидетельствует, скорее всего, о высоком содержании в воде гумусовых веществ этого озера, цветность которого может достигать 180 град в зависимости от сезона [6].

Показатели численности углеводородокисляющих микроорганизмов были на уровне 4–38 КОЕ/мл. Поскольку о загрязнении воды нефтепродуктами можно судить по численности углеводородокисляющих бактерий, превышающей 10²–10³ КОЕ/мл [18], загрязнение водной толщи нефтепродуктами в период исследования было незначительным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состояния зимнего бактериопланктона в поверхностном слое воды показал, что малые озера на территории г. Петрозаводска соответствуют статусу мезотрофных. Несмотря на слабую активность бактериопланктона зимой, в озерах Четырехверстное и Ламба выявлены высокие показатели численности микроорганизмов. Это свидетельствует о загрязнении водоемов органическим веществом, которое определило низкое качество их вод. Проведенные исследования свидетельствуют о необходимости принятия мер по снижению антропогенной нагрузки на городские озера. Использование водоемов в рекреационных целях возможно весьма ограничено, в виде прогулок вдоль берегов, запрещены купание, использование воды в питьевых целях.

* Исследование проведено в рамках выполнения госзадания в Институте водных проблем Севера КарНЦ РАН по бюджетной теме № 0223-2014-0012 «Эволюция озерно-речных систем Севера России. Реакция озер на антропогенное воздействие и изменения климата в северном полушарии» (50 %), а также при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-35-00026 мол_а (50 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова Д. Н. Бактериопланктон и микрофлора донных отложений Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л.: Наука, 1973. С. 5–83.
2. Белкина Н. А., Рыжиков А. В., Тимаков Т. М. Распределение и трансформация нефтяных углеводородов в донных отложениях Онежского озера // Водные ресурсы. 2008. Т. 35. №. 4. С. 472–481.
3. ГОСТ 17.1.3.07-82. Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков. М., 1982.
4. ГОСТ 31942-2012. Вода. Отбор проб для микробиологического анализа. М., 2012.
5. Ефремова Т. В., Здорвеннова Г. Э., Пальшин Н. И. Ледовый режим озер Карелии // Водная среда: обучение для устойчивого развития. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. С. 31–40
6. Комулайнен С. Ф. Фитоперифитон в водоемах г. Петрозаводска (Республика Карелия) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2014. №. 2.
7. Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Сластина Ю. Л., Теканова Е. В., Клочкова М. А. Структура и функционирование сообществ водных организмов в малых водоемах города Петрозаводска // Водные объекты города Петрозаводска: Учебное пособие / Ред. А. В. Литвиненко, Т. И. Регеранд. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 67–73
8. Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоемов // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 176–181.
9. Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.

10. Лозовик П. А., Филатов Н. Н. Качество поверхностных вод // Водные ресурсы Республики Карелия и пути их использования для питьевого водоснабжения. Опыт карельско-финляндского сотрудничества. Петрозаводск; Куопио, 2006.
11. Лозовик П. А., Шкиперова О. Ф., Зобков М. Б., Платонов А. В. Геохимические особенности поверхностных вод Карелии и их классификация по химическим показателям // Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 9. С. 130–143.
12. Мамонтова Л. М. Основы микробиологического мониторинга водных экосистем и контроля питьевой воды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 1998. 40 с.
13. Марголина Г. Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 120 с.
14. Методические указания по санитарно-микробиологическому анализу воды поверхностных водоемов. Утвер. Главным санитарным эпидемиологическим управлением МЗ СССР 19 января 1981 № 2585-81. М., 1981. 36 с.
15. Михайлова Л. В. и др. Трансформация экосистемы таежной реки Ватинский Еган, хронически загрязняемой нефтью // Структурно-функциональные особенности биосистем севера (особи, популяции, сообщества): Материалы конф. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005. Ч. 2. С. 26.
16. Потахин М. С. Морфологические особенности водоемов г. Петрозаводска // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана: Материалы IV Школы-конференции молодых ученых с междунар. участием (26–28 августа 2011 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 180–183.
17. Родина А. Г. Методы водной микробиологии: Практическое руководство. М.: Наука, 1965. 364 с.
18. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Ред. В. А. Абакумов. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
19. Сластина Ю. Л., Клочкова М. А. Сезонная динамика фитопланктона оз. Четырехверстного // Материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием (26–28 августа 2011 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. С. 121–123.
20. Сластина Ю. Л., Комулайнен С. Ф. Динамика биомассы фитопланктона в малых водоемах г. Петрозаводска // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах. 2012. С. 226.
21. Слукровский З. И., Медведев А. С. Содержание тяжелых металлов и мышьяка в донных отложениях озер Четырехверстного и Ламбы (г. Петрозаводск, Республика Карелия) // Экологическая химия. 2015. Т. 24. № 1. С. 56–62.
22. Теканова Е. В., Макарова Е. М., Калинин Н. М. Оценка состояния воды притоков Онежского озера в условиях антропогенного воздействия по микробиологическим и токсикологическим показателям // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2015. № 9. С. 44–52.
23. Филатов Н. Н., Литвиненко А. В., Потахин М. С. Гидрографические особенности водоемов // Озера Карелии: Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова и В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 15–21.
24. Хендерсон-Селлерс Б. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 487 с.
25. Хмелевская И. А. Микробиологическая индикация загрязнения водной среды // Вестник Псковского государственного университета. Серия: Естественные и физико-математические науки. 2013. № 3.
26. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // Applied and environmental microbiology. 1977. Т. 33. № 5. С. 1225–1228.

Makarova E. M., Northern Water Problems Institute of Karelian Research Centre, RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Slukovskii Z. I., Institute of Geology of Karelian research center, RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Medvedev A. S., Institute of Geology of Karelian research center, RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Novitsky D. G., Institute of Geology of Karelian research center, RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ASSESSMENT OF WATER QUALITY IN SMALL LAKES OF PETROZAVODSK ACCORDING TO INDICATORS OF BACTERIAL PLANKTON IN THE SUBGLACIAL PERIOD

The paper presents the results of the study of winter bacterial plankton of two small lakes located on the territory of Petrozavodsk (Republic of Karelia). Both lakes are under technogenic influence. The assessment of the quality of the waters of Chetyrkhverstnoye Lake and Lamba Lake, based on the data obtained in March-April 2016, is presented. Analysis of the water quality in reservoirs has shown that the lakes are affected by eutrophication processes. According to the indicators of bacterial plankton abundance, the lakes correspond to the mesotrophic types of water bodies. Morphological characteristics of the cells indicate the processes of hypertrophy of water. In winter conditions, low indices of hydrocarbon-oxidizing bacteria were noted.

Key words: bacterial plankton, water quality assessment, The urbanized territories, small lakes

REFERENCES

1. Aleksandrova D. N. Bacterioplankton and microflora of bottom sediments of Onega Lake [Bakterioplankton i mikroflora donnykh otlozheniy Onezhskogo ozera]. *Mikrobiologiya i pervichnaya produkcija Onezhskogo ozera*. Leningrad, Nauka Publ., 1973. P. 5–83.
2. Belkina N. A., Ryzhakov A. V., Timakova T. M. Distribution and transformation of petroleum hydrocarbons in the sediments of Lake Onega [Распределение и трансформация нефтяных углеводородов в донных отложениях Онежского озера]. *Vodnye resursy*. 2008. Vol. 35. № 4. P. 472–481.

3. GOST 17.1.3.07-82. *Okhrana prirody. Gidrosfera. Pravila kontrolya kachestva vody vodoemov i vodotokov* [GOST 17.1.3.07-82. The Nature Conservancy. Hydrosphere. Rules for water quality control of water bodies and streams]. Moscow, 1982.
4. GOST 31942-2012. *Voda. Otkor prob dlya mikrobiologicheskogo analiza* [GOST 31942-2012. The water. Sampling for microbiological analysis]. Moscow, 2012.
5. Efremova T. V., Zdorovenova G. Je., Pal'shin N. I. The ice regime of Karelian lakes [Ledovyy rezhim ozer Karelii]. *Vodnaya sreda: obuchenie dlya ustoychivogo razvitiya*. Petrozavodsk, Karel'skiy NTs RAN Publ., 2010. C. 31–40
6. Komulajnen S. F. Phitoperiphyton in some small water bodies of the city of Petrozavodsk (Republic of Karelia) [Fitoperifiton v vodoemakh g. Petrozavodska (Respublika Kareliya)]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2014. № 2.
7. Komulajnen S. F., Kruglova A. N., Slastina Ju. L., Tekanova E. V., Klochkova M. A. The structure and functioning of aquatic communities' organisms in small water bodies of the city of Petrozavodsk [Struktura i funkcionirovanie soobshchestv vodnykh organizmov malyykh vodoemakh goroda Petrozavodska]. *Vodnye ob'ekty goroda Petrozavodska: Uchebnoe posobie* Ed. A. V. Litvinenko, T. I. Regerand. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2013. P. 67–73.
8. Kopylov A. I., Kosolapov D. B. Microbiological indicators of eutrophication of fresh water bodies [Mikrobiologicheskie indikatory evtrofirovaniya presnykh vodoemov]. *Bioindikatsiya v monitoringe presnovodnykh ekosistem*. St. Petersburg, LEMA Publ., 2007. P. 176–181.
9. Kuznetsov S. I., Dubinina G. A. *Metody izucheniya vodnykh mikroorganizmov* [Methods of studying aquatic organisms]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 288 p.
10. Lozovik P. A., Filatov N. N. Surface water quality [Kachestvo poverkhnostnykh vod]. *Vodnye resursy Respubliki Kareliya i puti ikh ispol'zovaniya dlya pit'evogo vodosnabzheniya. Opyt karel'sko-finlyandskogo sotrudnichestva*. Petrozavodsk, Kuopio, 2006.
11. Lozovik P. A., Shkiperova O. F., Zobkov M. B., Platonov A. V. Geochemical characteristics of the surface water in Karelia and its classification by chemical indicators [Geokhimicheskie osobennosti poverkhnostnykh vod Karelii i ikh klassifikatsiya po khimicheskim pokazatelyam]. *Trudy Karel'skogo NTs RAN*. Petrozavodsk, 2006. Issue 9. P. 130–143.
12. Mamontova L. M. *Osnovy mikrobiologicheskogo monitoringa vodnykh ekosistem i kontrolya pit'evoy vody: Avtoref. dis. ... d-ry biol. nauk* [Fundamentals of microbiological monitoring of aquatic ecosystems and control of drinking water]. Irkutsk, 1998. 40 p.
13. Margolina G. L. *Mikrobiologicheskie protsessy destruktivii v presnovodnykh vodoemakh* [Microbiological processes of destruction in freshwater reservoirs]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 120 p.
14. *Metodicheskie ukazaniya po sanitarno-mikrobiologicheskomu analizu vody poverkhnostnykh vodoemov* [Methodical instructions for the sanitary-microbiological analysis of the surface water]. Moscow, 1981. 36 p.
15. Mihajlova L. V. in dr. Transformation of the ecosystem of the taiga river Vatinsky Egan, chronically polluted by oil [Transformatsiya ekosistemy taezhnoy reki Vatinskiy Egan, khronicheski zagryaznyayemoy neft'yu]. *Strukturno-funktsional'nye osobennosti biosistem severa (osobi, populyatsii, soobshchestva): Materialy konf.* Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2005. Part 2. P. 26.
16. Potahin M. S. Morphological features of reservoirs in Petrozavodsk [Morfologicheskie osobennosti vodoemov g. Petrozavodska]. *Vodnaya sreda i prirodno-territorial'nye komplekсы: issledovanie, ispol'zovanie, okhrana: Materialy IV Shkoly-konferentsii molodykh uchenykh s mezhdunar. uchastiem (26–28 avgusta 2011 g.)*. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2011. P. 180–183.
17. Rodina A. G. *Metody vodnoy mikrobiologii: Prakticheskoe rukovodstvo* [Methods of aqueous microbiology]. Moscow, Nauka Publ., 1965. 364 p.
18. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem* [A guide to hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Ed. V. A. Abakumov. St. Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1992. 318 p.
19. Slastina Ju. L., Klochkova M. A. Seasonal dynamics of phytoplankton of the lake. Chetyrehverstnogo [Sezonnaya dinamika fitoplanktona oz. Chetyrehverstnogo]. *Materialy IV Shkoly-konferentsii molodykh uchenykh s mezhdunarodnym uchastiem (26–28 avgusta 2011 g.)*. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2011. P. 121–123.
20. Slastina Ju. L., Komulajnen S. F. Dynamics of phytoplankton biomass in small reservoirs of Petrozavodsk [Dinamika biomassy fitoplanktona v malyykh vodoemakh g. Petrozavodska]. *Organicheskoe veshchestvo i biogennyye elementy vo vnutrennikh vodoemakh i morskikh vodakh*. 2012. P. 226.
21. Slukovskij Z. I., Medvedev A. S. The content of heavy metals and arsenic in the sediments of lakes and Chetyrehverstnogo Lamba (Petrozavodsk, Republic of Karelia) [Soderzhanie tyazhelykh metallov i mysh'yaka v donnykh otlozheniyakh ozer Chetyrehverstnogo i Lamby (g. Petrozavodsk, Respublika Kareliya)]. *Ekologicheskaya khimiya*. 2015. Vol. 24. № 1. P. 56–62.
22. Tekanova E. V., Makarova E. M., Kalinkina N. M. Assessment of the state of the water tributaries of Lake Onega in the conditions of anthropogenic impact on the microbiological and toxicological indicators [Otsenka sostoyaniya vody pritokov Onezhskogo ozera v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya po mikrobiologicheskim i toksikologicheskim pokazatelyam]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya Limnologiya* [Proceedings of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences. Limnology Series]. 2015. № 9. P. 44–52.
23. Filatov N. N., Litvinenko A. V., Potahin M. S. Hydrographic features of water bodies [Gidrograficheskie osobennosti vodoemov]. *Ozera Karelii: Spravochnik*. Ed. N. N. Filatov, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2013. P. 15–21.
24. Henderson-Sellers B. *Umirayushchie ozera. Prichiny i kontrol' antropogennogo evtrofitsirovaniya* [The dying lakes. Causes and control of anthropogenic eutrophication]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1990. 487 p.
25. Hmelevskaja I. A. Microbiological indication of water pollution [Mikrobiologicheskaya indikatornaya zagryazneniya vodnoy sredy]. *Vestnik Pskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye i fiziko-matematicheskie nauki*. 2013. № 3.
26. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. The use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and environmental microbiology*. 1977. Vol. 33. № 5. P. 1225–1228.

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МАМОНТОВАкандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
*mamontova@petrsu.ru***ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЯПУШКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ *COREGONUS ALBULA* ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА**

В настоящее время паразитологическим исследованиям уделяется много внимания. Паразитологические данные довольно четко и наглядно отражают количественные и качественные перестройки в экосистеме водоема. Эти исследования помогают выявить новые или недостаточно изученные очаги заражения человека, домашних и диких животных паразитами, промежуточными хозяевами которых являются рыбы. В статье представлены результаты изучения паразитофауны ряпушки Ладожского озера. Проведен сравнительный анализ паразитофауны ряпушки из Ладожского и Онежского озер, выявлены специфичные виды паразитов, отмечены массовые виды. Определена экстенсивность и интенсивность инвазии, отмечены различия в паразитофауне ряпушки.

Ключевые слова: *Coregonus albula*, Ладожское озеро, паразитофауна, сравнительный анализ

Coregonus albula (ряпушка) – наиболее массовый вид семейства сиговых, отличается легко спадающей чешуей, а также верхним ртом, причем нижняя челюсть выступает за передний край верхней. В наших северных озерах ряпушка распространена довольно широко. Это одна из основных промысловых рыб Карелии. В Ладожском и Онежском озерах, помимо обычной ряпушки, живет ее особо крупная форма. На Онежском озере ее именуют кильцом, а на Ладожском – рипусом.

В фаунистическом отношении Ладожское озеро представляет исключительный интерес. В фауне озера до сих пор встречаются такие реликты, как ладожская нерпа, бокоплав (*Pontoporeia*, *Gammaracanthus*), морской таракан (*Mesidothea entomon*) [7]. По сравнению со многими другими внутренними водоемами России Ладожское озеро характеризуется относительно высокой рыбопродуктивностью, но вместе с тем выгодно отличается от них значительным удельным весом ценных видов рыб – сиговых и лососевых. Ряпушка, как и другие сиговые, – рыба холодолюбивая. В летний (нагульный) период миграции ряпушки в основном связаны с распределением в водоеме кормовых организмов, а также с температурным режимом воды.

Основу питания ряпушки в течение всего периода жизни составляют планктонные рачки – дафнии, личинки и куколки комаров, а также падающие в воду воздушные насекомые. Зимой, когда планктонных рачков очень мало, интенсивность питания ряпушки резко падает, и к весне она сильно теряет вес [1].

Размножается ряпушка, как и все наши аборигенные лососевые, осенью, во второй половине октября – начале ноября, то есть еще до ледоста-

ва. Сроки и места нереста могут меняться в зависимости от температуры воды, направления и силы ветра. В период нереста ряпушка образует наибольшие концентрации, отличается коротким жизненным циклом (предельный возраст 5–6 лет) и ранним созреванием. Мелкая ряпушка созревает уже на втором, реже на третьем году жизни, крупная – на год позже. Плодовитость меняется в зависимости от возраста и размера. Выклев икринок происходит в апреле [9].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на материалах паразитологических и ихтиологических исследований, которые проводились на Ладожском озере в районе острова Валаам. Методом полного паразитологического вскрытия было исследовано 30 экземпляров ряпушки европейской.

Сбор ихтиологического материала осуществлялся с помощью пассивных орудий лова (сети). Сбор и обработка материала проведены по общепринятой методике полного паразитологического вскрытия. Учитывались все группы паразитов, кроме простейших, локализирующихся в крови [3], [5]. Для количественной характеристики зараженности рыб использовались такие показатели, как экстенсивность зараженности, интенсивность инвазии и индекс обилия [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ряпушка Ладожского озера имеет в составе паразитофауны 26 видов паразитов (табл. 1).

Как видно из таблицы, наиболее распространенными видами паразитов являются: инфузория *Tripartiella copiosa*, монogeneя *Discocotyle sagittata*, цестода *Proteocephalus longicollis*, трематоды рода *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus erraticus* [4].

Паразитофауна ряпушки Ладожского озера

Таблица 1

Вид паразита	Интенсивность		Место локализации
	Ладожское озеро, р-н г. Сор-тавалы [8]	Валаамские острова [6]	
<i>Myxidium salvelini</i>	7	3 (+)	Мочевой пузырь
<i>Chloromyxum coregoni</i>	27	20 (+)	Желчный пузырь
<i>Myxobolus evdokimovae</i>	13	9 (+)	Внутренние органы
<i>Henneguya zchokkei</i>	7		Мышцы
<i>Capriniana piscium</i>	7 (0,1)		
<i>Apistosoma piscicolum</i>	7 (0,1)	5 (0,1)	Жабры, поверхность тела
<i>Trichodina nigra</i>	7 (0,2)	5 (0,1)	Жабры, поверхность тела
<i>Tripartiella copiosa</i>	40 (0,3)		
<i>Triaenophorus crassus</i>	27 (0,3)	15 (0,2)	Мышцы
<i>Eubothrium salvelini</i>	7 (0,1)	6 (0,1)	Кишечник
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	13 (0,1)	9 (0,1)	Стенка желудка
<i>Proteocephalus longicollis</i>	80 (2,4)	40 (2) 1–6	Кишечник
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	13 (0,7)		Мочеточник
<i>Diplostomum gasterostei</i>	80 (4,0)	40 (2,0) 1–20	Хрусталик, дно глаза
<i>D. spathaceum</i>	40 (0,5)		Хрусталик
<i>D. helveticum</i>	7 (0,1)		Хрусталик
<i>Tylodelphys clavata</i>	13 (0,1)	8 (0,1)	Стекловидное тело
<i>T. podicipina</i>	7 (0,1)		
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	60 (1,1)		
<i>Cystidicola farionis</i>	20 (0,3)	20 (0,2) 1–4	Плавательный пузырь
<i>Camallanus lacustris</i>	7 (0,1)		Кишечник
<i>Raphidascaris acus</i>	13 (1,7)	5 (1,0) 1–8	Стенка кишечника
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	13 (0,3)	10 (0,1) 1–1	Кишечник
<i>Ergasilus sieboldi</i>	20 (0,3)	8 (0,1) 1–1	Жабры
<i>Caligus lacustris</i>	47 (1,3)		
<i>Discocotyle sagittata</i>	40 (2,9)	30 (2,9) 2–20	Жабры
Итого видов	26	16	

Примечание. Первая цифра – экстенсивность инвазии (%), вторая цифра – интенсивность инвазии.

В разных районах паразитофауна характеризуется определенными различиями. В районе г. Сортавалы наблюдается более высокая зараженность инфузориями рода *Trichodina* и *Apistosoma*, а также трематодами *Diplostomum*. Зато в районе Усть-Обжанки (южная часть) чаще встречаются паразитические ракообразные *Ergasilus sieboldi* и *Caligus lacustris* [6].

В ходе исследований в районе Валаамских островов было обнаружено 16 видов паразитов. Наиболее часто встречающиеся виды: моногенея *Discocotyle sagittata*, цестода *Proteocephalus longicollis*, трематода *Diplostomum gasterostei*, нематода *Cystidicola farionis* [6].

Нами не были обнаружены инфузории *Capriniana piscium*, трематода *Phyllodistomum conostomum*, паразитические рачки *Camallanus*

lacustris. Из рачков зафиксированы только *Ergasilus sieboldi*. Эти результаты мы связываем с небольшим количеством вскрытых рыб, хотя основные представители паразитофауны нами были обнаружены.

Мы провели сравнение наших данных с данными А. Ф. Барышевой – О. Н. Бауера, которые были получены в первой половине XX века, то есть практически 60 лет назад [2] (табл. 2).

На основании их исследования можно сделать вывод о том, что ладожская ряпушка была заражена довольно слабо. Ими было обнаружено 13 видов паразитов. Наиболее характерные виды: *Proteocephalus exiguus*, *Tetracotyle intermedia*, рачок *Caligus lacustris* был обнаружен только в северной части. Ими не были обнаружены инфузории. В небольших количествах

Таблица 2
Паразитофауна ряпушки [2]

Название паразитов	Процент заражения (%)	
	южная часть	северная часть
<i>Discocotyle sagittata</i>	7	–
<i>Diplostomum spathaceum</i>	13	–
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	13	33
<i>Tetracotyle intermedia</i>	4	66
<i>Diphyllbothrium sp. «C»</i>	7	–
<i>Diphyllbothrium sp. «B»</i>	20	1
<i>Eubothrium crassum</i>	40	3
<i>Proteocephalus exiguus</i>	72	80
<i>Triaenophorus crassus</i>	20	7
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	7	–
<i>Cystidicola farionis</i>	–	13
<i>Raphidascaris sp.</i>	–	40
<i>Caligus lacustris</i>	–	13
Число исследов. рыб	17	15

вах встречались нематоды *Cystidicola farionis* и *Raphidascaris sp.*, а также моногенея *Discocotyle sagittata*.

За прошедший период произошло увеличение численности этих видов паразитов, были обнаружены новые виды, в частности инфузории родов *Apiosoma*, *Trichodina* и другие виды.

Если сравнивать паразитофауну ладожской ряпушки с таковой Онежского озера, то можно отметить наиболее широкое распространение в Онежском озере инфузории *Capriniana piscium*, цестоды *Proteocephalus longicollis*, трематоды *Diplostomum* и *Phyllodistomum conostomum* [8].

Паразитофауна ряпушки в обоих крупнейших озерах имеет исключительно большое сходство (табл. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований можно говорить о том, что паразитофауна рыб Онежского и Ладожского озер формируется одинаково. Наиболее частый путь заражения паразитами осуществляется с юга, через Волгу. Это относится к представителям как теплолюбивой, так и ледовитоморской фауны. Общность типологии Онежского и Ладожского озер и большое сходство их фауны вовсе не означают их идентичности. В их фауне имеются и весьма существенные различия. В первую очередь, Ладожское озеро по сравнению с Онежским имеет большее разнообразие фауны паразитов.

Самое главное отличие состоит в том, что в Ладожском озере сохраняются некоторые морские реликты фауны, такие как морской таракан

Таблица 3
Паразитофауна ряпушки в озерах олиготрофного типа [8]

Паразит	Ладожское озеро	Онежское озеро
<i>Myxidium salvelini</i>	7 (+)	–
<i>Leptotheca schulmani</i>	–	7 (+)
<i>Chloromyxum coregoni</i>	27 (+)	13 (+)
<i>Myxobolus evdokimovae</i>	13 (+)	–
<i>Henneguya zchokkei</i>	7 (+)	7 (+)
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	–	33 (+)
<i>Capriniana piscium</i>	7 (0,1)	80 (0,5)
<i>Apiosoma campanulatum</i>	–	–
<i>Apiosoma carpelli</i>	–	27 (0,1)
<i>Apiosoma piscicolum</i>	7 (0,1)	7 (0,05)
<i>Trichodina nigra</i>	7 (0,2)	40 (0,3)
<i>T. pediculus</i>	–	26 (0,2)
<i>Tripartiella copiosa</i>	40 (0,3) 0,1–1,0	53 (1,0)
<i>Paratrachodina incisa</i>	–	–
<i>Discocotyle sagittata</i>	40 (2,9) 2–24	7 (0,1)
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	–	–
<i>Triaenophorus crassus</i>	27 (0,3)	27 (0,5) 1–3
<i>Eubothrium salvelini</i>	7 (0,1)	13 (0,3) 1–3
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	13 (0,1)	7 (0,1)
<i>Proteocephalus longicollis</i>	80 (2,4) 1–8	67 (4,0) 1–15
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	–	13 (0,1)
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	13 (0,7) 3–8	53 (1,6) 1–8
<i>Crepidostomum farionis</i>	–	–
<i>Diplostomum gasterostei</i>	80 (4,0) 1–30	+
<i>D. spathaceum</i>	40 (0,5) 1–2	100 (14,0) 1–53
<i>D. helveticum</i>	7 (0,1)	+
<i>Tylodelphys clavata</i>	13 (0,1)	+
<i>T. podicipina</i>	7 (0,1)	–
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	60 (1,1) 1–4	13 (0,3)
<i>Cystidicola farionis</i>	20 (0,3) 1–4	+
<i>Camallanus lacustris</i>	7 (0,1) 1	–
<i>Raphidascaris acus</i>	13 (1,7) 1–24	13 (0,1)
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	13 (0,1) 1–1	7 (0,1)
<i>Ergasilus sieboldi</i>	20 (0,3) 1–3	20 (0,2)
<i>Caligus lacustris</i>	47 (1,3) 1–6	7 (0,1)
<i>Argulus coregoni</i>	–	13 (0,1)
Всего видов	26	28

Примечание. Первая цифра – экстенсивность инвазии (%), вторая цифра – интенсивность инвазии.

и нерпа. Из паразитов ладожских рыб к морским реликтам относятся скребни *Corynosoma semerme* и *C. strumosum*, которых нет в Онежском озере.

В Онежском озере по сравнению с Ладожским чаще всего встречаются те виды рыб, которые в своем жизненном цикле связаны с реликтовыми ракообразными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии: Учеб. пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 168 с.
2. Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Известия ВНИОРХ. 1957. Т. 40 (2). С. 175–226.
3. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л., 1985. 124 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., Мамонтова О. В. Паразиты пресноводных рыб: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 176 с.
7. Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск, 2007. 250 с.
8. Румянцев Е. А. Фауна паразитов рыб Онежского и Ладожского озер (черты сходства и различия) // Паразитология. СПб., 2002. Т. 36. Вып. 4. С. 310–315.
9. Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск, 1997. 120 с.

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

PARASITOFAUNA FEATURES OF THE LADOGA LAKE VENDACE *COREGONUS ALBULA*

Nowadays much attention has been paid to the parasitological research. Parasitological data show quantitative and qualitative changes in the ecosystem of the waterbody. It helps to determine both new and insufficiently studied sources/foci of parasite infection in people, domestic and wild animals (when its intermediate host is the fish). The research results of the Ladoga Lake vendace parasitofauna study are presented in the article. We performed a comparative analysis of both Ladoga and Onega vendace, identified specific and mass parasite species, defined the level of invasion extensiveness and intensiveness, noted the differences in vendace parasitofauna.

Key words: *Coregonus albula*, Ladoga Lake, parasitofauna, comparative analysis

REFERENCES

1. 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 RAN Publ., 2008. 168 p.
2. Barysheva A. F., Bauer O. N. The fish parasites the Lake Ladoga [Parazity ryb Ladozhskogo ozero]. *Izvestiya VNIORKh*. 1957. Vol. 40 (2). P. 175–226.
3. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. *Parazity ryb: Rukovodstvo po izucheniyu* [Fish parasite studies handbook]. Leningrad, 1985. 124 p.
4. *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb SSSR* [Determinant of the USSR freshwater fish parasites]. Pod red. B. E. Bykhovskogo. Moscow, Leningrad, 1962. 776 p.
5. *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR* [Determinant of the USSR freshwater fish parasites]. Pod red. O. N. Bauera. Leningrad, Nauka Publ., 1984. Vol. 1. 432 p., 1985. Vol. 2. 428 p., 1987. Vol. 3. 584 p.
6. Rumyantsev E. A., Mamontova O. V. *Parazity presnovodnykh ryb: Uchebnoe posobie* [Freshwater fish parasites (teaching aid/textbook)]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU Publ., 2008. 176 p.
7. Rumyantsev E. A. *Parazity ryb v ozerakh Evropeyskogo Severa* [Fish parasites in the lakes of European north]. Petrozavodsk, 2007. 250 p.
8. Rumyantsev E. A. Onego and Ladoga lake fish parasitofauna (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.
9. Rumyantsev E. A., Ieshko E. P. *Parazity ryb vodoemov Karelii* [Fish parasites in Karelian water bodies]. Petrozavodsk, 1997. 120 p.

Поступила в редакцию 31.05.2017

АНАСТАСИЯ ИВАНОВНА СИДОРОВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории гидробиологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
bolt-nastyia@yandex.ru

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА В ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Дана оценка современного состояния макрозообентоса глубоководной части Онежского озера. За последние 15 лет численность макрозообентоса снизилась в 5 раз, биомасса в 2 раза. Выявлен таксономический состав макрозообентоса. В Онежском озере в 2014 году обнаружены 32 таксономические единицы макрозообентоса, в 2015 году – 26. Показано, что доминируют амфиподы, олигохеты и хирономиды по частоте встречаемости и доле в общей биомассе. Доказано, что самые высокие индексы сапробности олигохет приурочены к зонам интенсивного антропогенного воздействия.

Ключевые слова: Онежское озеро, макрозообентос, таксономический состав, сапробность, олигохеты

ВВЕДЕНИЕ

Онежское озеро – это крупнейший после Ладожского озера пресный водоем Европы и европейского северо-запада России. Водоему свойственна высокая лимническая гетерогенность, обусловленная сложной морфометрией дна, изрезанной береговой линией. Для района Онежского озера характерны весьма низкие среднегодовые температуры воздуха (1,8–2,5 °С). Геохимические условия Карельского региона определили особый химический состав донных отложений в центральных глубоководных районах Онежского озера (повышенные уровни железа, марганца, меди и других микроэлементов) [9].

В связи с геоэкологическими и климатическими особенностями региона биота Онежского озера характеризуется высокой пространственно-временной изменчивостью. В рамках биомониторинга Онежского озера оценивали современное состояние макрозообентоса глубоководной части водоема. Зообентос использовали в ходе исследований, поскольку показатели его состояния удовлетворяют многим требованиям к биоиндикаторам, среди которых: повсеместная встречаемость, достаточно высокая численность, относительно крупные размеры, удобство сбора и обработки, сочетание приуроченности к определенному биотопу с определенной подвижностью, достаточно продолжительный срок жизни, чтобы аккумулировать загрязняющие вещества за длительный период [2]. Зообентос, как наиболее долгоживущий и стационарный компонент гидробиоценоза, наиболее четко отражает степень загрязнения, особенно хронического [2], [3].

Глубоководная часть (профундальная) и ультрапрофундальная занимают 46,5 % от общей площади Онежского озера [9]. Этот район включает Центральное Онего, открытые части Пове-

нецкого залива, а также Малое, Большое Онего и некоторые другие районы со значительными глубинами. Районы характеризуются минимальным антропогенным воздействием, незначительным влиянием речного стока, большими глубинами, круглогодичной низкой температурой и сезонным перепадом всего в несколько градусов, высокой насыщенностью кислородом. В донных осадках преобладают глинистые илы с рудной коркой, бедные органическими веществами. Количество видов, способных существовать в таких экстремальных условиях, невелико, и представлены они экологически пластичными формами [6].

Таким образом, цель настоящей работы – изучить современное состояние макрозообентоса и оценить состояние местообитаний глубоководных участков Онежского озера. Задачи: оценить современные количественные показатели (численность и биомассу) макрозообентоса, проанализировать таксономический состав и оценить состояние биотопов с учетом индекса сапробности олигохет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего обработано 36 проб, отобранных в глубоководных районах озера в 2014 году, 28 проб в 2015 году, а также на анализе архивных и литературных материалов. Количественные пробы бентоса отбирали дночерпателем автоматическим коробчатым (площадью 0,025 м²) на каждой станции по две пробы, промывали через сито № 23 и фиксировали 4 % формалином. Камеральная обработка включала разбор проб, согласно стандартным методикам сбора и первичной обработки материала [8]. Выбор организмов из грунта проводился с использованием микроскопа стереоскопического МСП-2 вариант 2 в модифицированной камере Богорова, специ-

ально изготовленной для разборки бентосных проб под микроскопом. Взвешивание организмов проводили в сыром виде с точностью 0,0001 г. Разобраный и взвешенный материал фиксировался 70 % этанолом. Таксономическая идентификация проводилась с использованием определителей [10], [11], [12], [13], [23].

Для оценки состояния донных местообитаний Онежского озера использовали индекс сапробности олигохет J_s , отражающий отношение массовых и устойчивых в разной степени к загрязнению видов олигохет к общему составу фауны олигохет, согласно данным В. И. Попченко [15]:

$$J_s = \frac{(N_t + N_h + N_f)}{N_o},$$

где J_s – индекс сапробности олигохет; N_t – средняя численность *Tubifex tubifex* (Müller, 1774); N_h – средняя численность *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862; N_f – средняя численность *Spirosperma ferox* Eisen, 1879; N_o – средняя численность всех олигохет в бентосе.

В Онежском озере по значению индекса сапробности олигохет J_s , отражающего отношение массовых и устойчивых в разной степени к загрязнению видов олигохет к общему составу фауны олигохет [16], выделены четыре градации качества воды: $J_s = 0,9-1,0$ – сильно загрязненная; $J_s = 0,5-0,89$ – загрязненная; $J_s = 0,30-0,49$ – слабо загрязненная; $J_s < 0,30$ – чистая и относительно чистая.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и биомасса макрозообентоса

В 2014 году средняя численность составила 492 экз./м², средняя биомасса – 1,7 г/м², в 2015 году – 1284 экз./м² и 4,2 г/м² соответственно (см. табл. 1). Доминируют амфиподы, олигохеты и хирономиды по частоте встречаемости и доле в общей биомассе. Более 75 % биомассы животных приходится на амфипод и олигохет.

Как известно, в последние десятилетия в пресноводных водоемах происходят трансформации из-за эвтрофикации и инвазий чужеродных видов, например, в оз. Тахо [20], оз. Эри [22] и оз. Ладожском [7]. В Онежском озере за последние 15 лет наблюдается заметное изменение экосистемы, связанное с действием климатического, антропогенного факторов и биоинвазий [5]. Многофакторное воздействие повлекло резкое снижение численности и биомассы глубоководных сообществ макрозообентоса. Результаты нашего исследования подтвердили, что в глубоководном районе Онежского озера в последние 15 лет численность бентоса снизилась в 5 раз, биомасса – в 2 раза (табл. 1). При этом изменения коснулись бентоса, обитающего на глубинах 30 м и более.

Отдельные заливы, Кондопожская и Петрозаводская губы испытывают наиболее сильное антропогенное воздействие, в результате чего

их экосистемы перешли в разряд мезотрофных, а по отдельным гидробиологическим показателям приобрели черты эвтрофии [9]. Особенно их вершинные районы испытывают наибольшие нагрузки, что определяет характер их донных сообществ. В этих районах произошли значительные изменения гидробиологического режима при наличии в каждом из них отличительных черт в масштабах воздействия на сообщества и степени нарушенности последних. Заливы выделяются в целом высоким количественным развитием макрозообентоса, обилие которого выше, чем в открытом плесе (рис. 1). В сообществах наблюдаются неблагоприятные структурные преобразования, в особенности заметные на участках непосредственного антропогенного влияния. Они проявляются в снижении качественного разнообразия за счет исчезновения наиболее чувствительных к ухудшению экологических условий типичных представителей фауны олиготрофных водоемов, которых замещали и постепенно формировали состав доминирующего комплекса наиболее толерантные эврибионтные формы [14], [21].

В Кондопожской губе основным загрязняющим фактором являются сточные воды ЦБК, содержащие большой набор органических и минеральных токсических веществ. Плотность донного населения губы в 2014 году составляла 1000 экз./м², биомасса – 2,6 г/м², в 2015 году численность макрозообентоса достигла 1376 экз./м² при биомассе 5,9 г/м². В районе, расположенном вблизи выпусков, кроме различных высокотоксичных химических соединений, сточные воды содержат и значительные количества взвешенных веществ, древесных остатков и древесной ваты, оседающих на дно толстым слоем и способствующих созданию здесь мертвой зоны [6], [19], [21]. На некотором расстоянии от выпуска сточных вод во все сезоны года доминируют олигохеты (см. рис. 1).

Вторым наиболее эвтрофируемым районом Онежского озера является Петрозаводская губа. Резкое увеличение фосфорной нагрузки ($P_{\text{общ}}$) на Петрозаводскую губу началось в 1980-е годы. До середины 1990-х годов ее величины от Петрозаводского промузла достигали 2,7, а с речным стоком – 1,2 г · м⁻² · год⁻¹. С конца 1990-х ситуация изменилась. Нагрузка $P_{\text{общ}}$ с речным стоком (1,6 г · м⁻² · год⁻¹) стала обладать над таковой от промузла – 1,4 г · м⁻² · год⁻¹ [18]. Активный гидродинамический режим, седиментация взвешенного стока рек Шуя, Неглинка и Лососинка, влияние промышленных и хозяйственных сточных вод г. Петрозаводска определяют разнородность в распределении и составе бентоса Петрозаводской губы [17]. Здесь средняя численность донных организмов в 2014 году составила 1000 экз./м² при биомассе 3,4 г/м², в 2015 году численность достигала 2680 экз./м² при средней биомассе 4,6 г/м². Макрозообен-

Таблица 1

Состав и среднегодовые количественные характеристики макрозообентоса Онежского озера в 2001–2015 годах (за пределами литоральной зоны)

Таксон	N	EN	N %	B	EB	B %	f %
2001–2006 *							
Hydrozoa	<1	0,35	0,01	0,08	0,06	< 0,01	1
Turbellaria	13	2,42	0,25	3,92	1,33	0,06	15
Oligochaeta	3283	441,76	68,43	2781,71	254,65	40,35	99
Hirudinea	<1	0,14	0,01	0,98	0,59	0,01	1
Aranei	<1	0,08	< 0,01	0,03	0,03	< 0,01	<1
Hydracarina	10	1,75	0,21	2,27	0,49	0,03	21
Amphipoda	816	75,04	17,85	2932,51	285,64	42,53	76
Bivalvia	91	14,55	1,91	114,95	18,4	1,67	37
Gastropoda	4	3,37	0,09	23,77	18,7	0,34	2
Ephemeroptera	<1	0,2	0,01	0,18	0,12	< 0,01	1
Trichoptera	1	0,39	0,01	1,48	1,39	0,02	2
Heteroptera	<1	0,08	< 0,01	0,01	0,01	< 0,01	<1
Coleoptera	<1	0,08	< 0,01	0,05	0,05	< 0,01	<1
Diptera	<1	0,16	< 0,01	0,08	0,08	< 0,01	<1
Chironomidae	538	50,18	11,18	1021,06	182,39	14,81	96
Ceratopogonidae	<1	0,12	< 0,01	0,08	0,06	< 0,01	1
Mysidacea	1	0,24	0,02	9,96	5,56	0,14	3
Chaoboridae	<1	0,24	0,01	1,64	0,73	0,02	2
Сумма	4759	452,05	100	6894,77	441,8	100,00	
2007–2013**							
Turbellaria	57	0,01	1,89	24,05	0,01	0,55	22
Oligochaeta	1526	0,23	50,61	1381,97	0,13	31,84	97
Hirudinea	44	0,02	1,46	205,50	0,21	4,74	1
Hydracarina	53	0,01	1,74	16,62	0,00	0,38	19
Amphipoda	836	0,06	27,72	1891,32	0,24	43,58	68
Bivalvia	78	0,00	2,57	32,91	0,01	0,76	21
Ephemeroptera	26	0,01	0,85	163,80	0,16	3,77	3
Trichoptera	14	0,01	0,46	7,00	0,00	0,16	1
Chironomidae	316	0,05	10,47	387,12	0,07	8,92	81
Mysidacea	11	0,01	0,36	89,00	0,09	2,05	1
Chaoboridae	35	0,01	1,15	128,86	0,03	2,97	5
Heleidae	22	0,01	0,72	11,80	0,00	0,27	3
Сумма	3016	0,42	100,00	4339,94	0,95	100,00	
2014							
Oligochaeta	228,33	0,05	46,39	524,78	0,10	30,95	86
Amphipoda	195,00	0,04	39,62	922,83	0,21	54,42	75
Bivalvia	1,67	0,00	0,34	17,44	0,02	1,03	6
Chironomidae	67,22	0,02	13,66	230,57	0,10	13,60	72
Сумма	492,22	0,11	100,00	1695,62	0,44	100,00	
2015							
Oligochaeta	827,14	0,36	64,40	1202,71	0,24	28,47	93
Amphipoda	307,14	0,10	23,92	2360,00	0,82	55,87	71
Chironomidae	150,00	0,05	11,68	661,14	0,28	15,65	75
Сумма	1284,29	0,51	100,00	4223,86	1,35	100,00	

Примечание. Объем выборки – 271 проба (2001–2006 годы), 151 проба (2007–2013 годы), 36 проб (2014 год), 28 проб (2015 год); N – средняя численность экз./м², EN – ее ошибка, N % – относительная численность; B – средняя биомасса, мг/м², EB – ее ошибка, B % – относительная биомасса; f % – встречаемость. * – по: [17]. ** – архивные данные Т. Н. Поляковой.

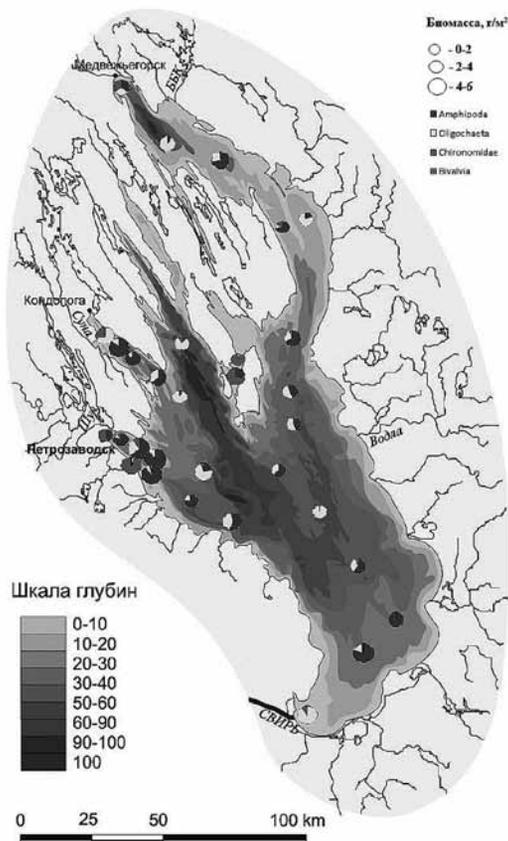


Рис. 1. Состав макрозообентоса и распределение его биомассы в 2014 году

тос был представлен тремя группами: олигохетами, личинками хирономид и амфиподами (см. рис. 1). Максимальными значениями выделяются бентические группировки внешней части губы, где плотность рачков достигала 11400 экз./м² в 2015 году.

Таксономический состав макрозообентоса Онежского озера

В Онежском озере в 2014 году обнаружены 32 таксономические единицы макрозообентоса, в 2015 году – 26. Всего в Онежском озере было обнаружено 14 видов олигохет в 2014 году и 10 видов в 2015 году (табл. 2). Самыми распространенными видами малощетинковых червей в 2014 году в Онежском озере стали стенотермные виды *Lamprodrillus isoporus* и *Lumbriculus variegatus*. Данные виды встречались повсеместно, кроме Кондопожской губы. Амфиподы в период исследования были представлены в основном видом *Monoporeia affinis*, единично были отмечены *Pallaseopsis quadrispinosa* и *Gammarus lacustris*. Из личинок хирономид в центральной части озера и Большом Онего был отмечен вид *Trissocladius parataticus*, данный вид является чувствительным индикатором загрязнения [21]. В Кондопожской губе преобладает по частоте встречаемости эвритопный род из личинок хирономид *Chironomus* sp.

Индекс сапробности олигохет

В рамках биомониторинга Онежского озера оценивали современное состояние донных местообитаний макрозообентоса глубоководной части водоема, применяя индекс сапробности олигохет (соотношения массовых и устойчивых к загрязнению олигохет к общей массе этой группы животных) [16]. Гидробиологи давно используют олигохет в качестве биоиндикаторов. Отмечено, что, обычно немногочисленные в чистых гидробиоценозах, они развиваются в местах спуска бытовых вод в огромном количестве. Поэтому массовое развитие олигохет даже без точного определения до вида рассценивается как показатель органического загрязнения [3].

Результаты показали, что наиболее высокие индексы сапробности приурочены к зонам интенсивного антропогенного воздействия (рис. 2).

Так, для зоны интенсивного антропогенного воздействия, вызывающего угнетение амфипод (вплоть до их исчезновения), рассчитаны высокие значения индекса сапробности олигохет, что соответствует загрязненной ($J_s = 0,5–0,89$) и сильно загрязненной ($J_s = 0,9–1,0$) среде. Значительное увеличение уровня антропогенного воздействия на водоем ведет к упрощению экологической структуры донных сообществ или к

Таблица 2

Представители макрозообентоса, характерные для Онежского озера (данные за 2014–2015 годы)

Группы	Таксоны	2014	2015
Oligochaeta	<i>Alexandrovina ringulata</i> (Sokolskaja, 1961)	+	+
	<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber, 1879	+	
	<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern, 1909)	+	
	<i>Lamprodrillus isoporus</i> (Michaelson, 1901)	+	+
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	+	+
	<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	+	+
	<i>Nais simplex</i> Piguët, 1906		+
	<i>Potamothrix heuscheri</i> (Bretschler, 1900)	+	
	<i>Pristina longiseta</i> Ehrenberg, 1828	+	
	<i>Propappus volki</i> Michaelson, 1916	+	
	<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Vejdovsky, 1875)	+	
	<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)		+
	<i>Sperosperma ferox</i> Eisen, 1879	+	+
	<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede, 1862	+	+
	<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	+	+
<i>Vejdovskiyella comata</i> (Vejdovsky, 1884)	+		
<i>Vejdovskiyella intermedia</i> (Bretschler, 1896)		+	
Chironomidae	Chironomidae pupi		+
	Chironomus sp.	+	+
	<i>Cryptochironomus defectus</i> (Kieffer, 1913)	+	+
	Heterotrissocladius gr. marcidus	+	+
	<i>Lauterbornia coracina</i> Kieffer, 1911	+	
	<i>Limnophyes karelicus</i> (Tshernovskij, 1949)	+	+
	Macropelopia sp.	+	
	Orthoclaadiinae pupi	+	
	<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer, 1913)	+	
	<i>Paratrichocladius inaequalis</i> Kieffer, 1926		+
	<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	+	
	<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank, 1803)	+	+
	Procladius sp.	+	+
	<i>Prodiamesa bathyphila</i> Kieffer, 1918	+	+
	Stictochironomus sp.		+
	Tanytarsus sp.		+
	Tanytarsus gr. gregarius	+	+
Thienemannimyia gr. Lentiginosa		+	
<i>Trissocladius parataticus</i> (Tshernovskij, 1949)	+	+	
Amphipoda	<i>Monoporeia affinis</i> (Lindström, 1855)	+	+
	<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1867	+	
	<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i> (G. O. Sars, 1867)	+	+
Bivalvia	Bivalvia	+	

их экологическому регрессу. Сообщества бентических животных при такой техногенной нагрузке адаптивно реагируют на изменения абиотических условий посредством системы регуляторных механизмов, достигая относительного соответствия своего механизма характеру изменяющихся условий обитания [1]. Для донных сообществ свойственны уменьшение числа видов, упрощение межвидовых отноше-

ний, упрощение пространственной структуры сообщества. При этом отмечается рост количественных показателей бентоса за счет немногих видов, преимущественно эврибионтных, большое развитие получают олигохеты [16]. Так, в Кондопожской губе под влиянием стоков ЦБК изменился состав донных сообществ. Лидирующая роль стала принадлежать малощетинковым червям эвритопных видов *Tubifex tubifex* и

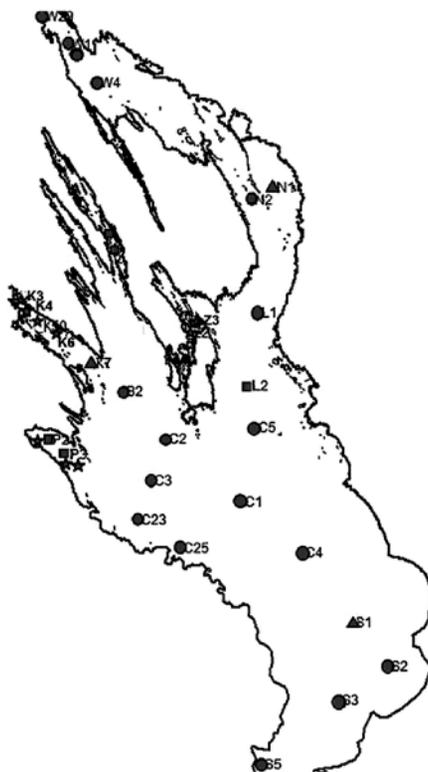


Рис. 2. Расположение станций и обозначения, для которых рассчитан индекс сапробности олигохет с градациями качества воды: звезда – сильно загрязненная ($J_s = 0,9-1,0$); квадрат – загрязненная ($J_s = 0,5-0,89$); треугольник – слабо загрязненная ($J_s = 0,30-0,49$); круг – чистая и относительно чистая ($J_s < 0,30$)

Limnodrilus hoffmeisteri. Указанные виды также были многочисленны в пробах из Петрозаводской губы и Кижских шхер. Самые низкие показатели индекса сапробности олигохет встречаются в глубоководных центральных районах Онежского озера.

Таким образом, индекс В. И. Попченко отражает один из ключевых факторов распространения бентоса на дне Онежского озера – загрязнение органическим веществом (сапробность). Значения индекса сапробности олигохет не противоречат разработанному ранее использованию амфиодно-олигохетного индекса [4].

ВЫВОДЫ

Как показали исследования, в обширном глубоководном районе Онежского озера за последние 15 лет численность бентоса снизилась в 5 раз, биомасса – в 2 раза. В Онежском озере в 2014 году обнаружены 32 таксономические единицы макрозообентоса, в 2015 году – 26. Доминируют амфиподы, олигохеты и хирономиды по частоте встречаемости и доле в общей биомассе. В антропогенно измененных Петрозаводской губе и Кондопожской губе преобладают эвритопные виды из малоцетинковых червей *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, из личинок хирономид *Chironomus sp.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. Система гидробиологического контроля качества природных вод СССР // Актуальные проблемы охраны окружающей природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии. Мюнхен, 1981. С. 491–528.
2. Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–82.
3. Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири: Аналит. обзор. Новосибирск, 2007. 87 с.
4. Калинкина Н. М., Белкина Н. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т. Биоиндикация состояния глубоководных участков Петрозаводской губы Онежского озера по показателям макрозообентоса // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. № 5. С. 488–495.
5. Калинкина Н. М., Сидорова А. И., Полякова Т. Н., Белкина Н. А., Березина Н. А., Литвинова И. А. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // Принципы экологии. 2016. № 2. С. 43–61. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5182
6. Кауфман З. С., Полякова Т. Н. Донная фауна // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. 1990. С. 216–230.

7. Курашов Е. А., Барбашова М. А., Дудакова Д. С., Капустина Л. Л., Русанов А. Г., Протопопова Е. В., Родионова Н. В., Саладина М. С., Алешина Д. Г. Трансформация экосистемы Ладожского озера в конце XX – начале XXI веков и ее современное состояние // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы V Международной научной конференции. 12–17 сентября 2016 г., Минск – Нарочь. Минск, 2016. С. 83–85.
8. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зообентос и его продукция. Л., 1984. 52 с.
9. Онежское озеро: Атлас / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.
10. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В. А. Алексеева и С. Я. Цалолихина. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 457 с.
11. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейств *Podonominae* и *Tanytopodinae* фауны СССР (*Diptera*, *Chironomidae*=*Tendipedidae*). Л., 1977. 153 с.
12. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства *Chironominae* фауны СССР (*Diptera*, *Chironomidae*=*Tendipedidae*). Л., 1983. 296 с.
13. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства *Orthoclaadiinae* фауны СССР (*Diptera*, *Chironomidae*=*Tendipedidae*). Л., 1970. 344 с.
14. Полякова Т. Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования // Онежское озеро. Экологические проблемы / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. С. 211–227.
15. Попченко В. И. Закономерности изменения сообществ донных беспозвоночных в условиях загрязнения природной среды // Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем: Труды советско-французского симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 135–141.
16. Попченко В. И. Использование сообществ донных беспозвоночных в биомониторинге пресных вод // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 1999. № 2. С. 212–217.
17. Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрозообентос озера и его роль в питании рыб // Биоресурсы Онежского озера. 2008. С. 67–91.
18. Сабелина А. В. Онежское озеро и его притоки. Внешняя нагрузка на Онежское озеро // Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. С. 19–21.
19. Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Литвинова И. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Изменение биоценозов Кондопожской губы Онежского озера под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Водные ресурсы. 2014. Т. 41. № 1. С. 74–82.
20. Cairns A. M., Chandra S., Hayford B. L., Wittmann M. E. Four decades of change: dramatic loss of zoobenthos in an oligotrophic lake exhibiting gradual eutrophication // *Freshwater Science*. 2013. Vol. 32(3). P. 692–705.
21. Kalinkina N. M., Kulikova T. P., Litvinova I. A., Polyakova T. N., Syarki M. T., Tekanova E. V., Timakova T. M., Chekryzheva T. A. Bioindication of Water and Bottom Sediment Pollution in the Kondopozhskaya Bay of Lake Onego // *Water Resources*. 2012. Vol. 39. № 7. P. 776–783.
22. Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Pennuto C., Ciborowski J., Karatayev V. A., Juette P., Clapsadl M. Twenty five years of changes in Dreissena spp. populations in Lake Erie // *Journal of Great Lakes Research*. 2014. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2014.04.010>.
23. Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia. International Journal of Faunistics and Floristics of European Inland Waters*. 2009. Vol. 66. P. 236.

Sidorova A. I., Northern Water Problems Institute Karelian Research Center Russian Academy of Science (Petrozavodsk, Russian Federation)

MODERN STATE OF MACROZOOBENTHOS IN DEEP AREAS OF ONEGO LAKE

The modern state of Onego Lake macrozoobenthos during the last 15 years was assessed. The macrozoobenthos taxonomic composition of Onego Lake was studied. In the structure of bottom communities, 32 taxa of one rank below the genus were found in 2014; 26 taxa were registered in 2015. Amphipods and oligochaetes, as well as Chironomid larvae prevail by the frequency of occurrence and general biomass.

Key words: Onego Lake, macrozoobenthos, taxonomic composition, saprobity, oligochaetes

REFERENCES

1. Abakumov V. A. A system of hydrobiological quality control of natural waters of the USSR [Sistema gidrobiologicheskogo kontrolya kachestva prirodnykh vod SSSR]. *Aktual'nye problemy okruzhayushchey prirodnoy sredy v Sovetskom Soyuze i Federativnoy Respublike Germanii*. Munich, 1981. P. 491–528.
2. Bakanov A. I. The use of zoobenthos for monitoring freshwater reservoirs (review) [Ispol'zovanie zoobentosa dlya monitoringa presnovodnykh vodoemov (obzor)]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2000. № 1. P. 68–82.
3. Bezmaternykh D. M. *Zoobentos kak indikator ekologicheskogo sostoyaniya vodnykh ekosistem Zapadnoy Sibiri: Analit. obzor* [Zoobenthos as an indicator of the ecological state of aquatic ecosystems in Western Siberia: analytic. Review]. Novosibirsk, 2007. 87 p.
4. Kalinkina N. M., Belkina N. A., Polyakova T. N., Syarki M. T. Bioindication of the state of deep-water areas in Petrozavodsk Bay, Lake Onega, by macrozoobenthos characteristics. *Water Resources*. 2013. Vol. 40. № 5. С. 528–534
5. Kalinkina N. M., Sidorova A. I., Polyakova T. N., Belkina N. A., Berezina N. A., Litvinova I. A. Decline in the deepwater benthic communities' abundance of Lake Onego under multifactor influence [Snizhenie chislennosti glubokovodnogo makrozoobentosa Onezhskogo ozera v usloviyakh mnogofaktornogo vozdeystviya]. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2016. Vol. 5. № 2. P. 43–61. DOI: [10.15393/jl.art.2016.5182](https://doi.org/10.15393/jl.art.2016.5182)

6. Kaufman Z. S., Polyakova T. N. Bottom Fauna [Donnaya fauna]. *Ekosistema Onezhskogo ozera i tendentsii ee izmeneniya*. Petrozavodsk, 1990. P. 216–230.
7. Kurashov E. A., Barbashova M. A., Dudakova D. S., Kapustina L. L., Rusanov A. G., Protopopova E. V., Rodionova N. V., Saladina M. S., Aleshina D. G. Transformation of the Lake Ladoga ecosystem in the late XX – early XXI centuries and its current state [Transformatsiya ekosistemy Ladozhskogo ozera v kontse XX – nachale XXI vekov i ee sovremennoe sostoyaniye]. *Ozernye ekosistemy: biologicheskie protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody: Materialy V Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii. 12–17 sentyabrya 2016 g., Minsk; Naroch*. Minsk, 2016. P. 83–85.
8. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zoobentos i ego produktiya* [Methodological recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zoobenthos and its products]. Leningrad, 1984. 52 p.
9. *Onezhskoe ozero: Atlas* [Lake Onego: Atlas]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2010. 151 p.
10. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeyskoy Rossii. T. 2. Zoobentos* [The determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia. Vol. 2. Zoobenthos]. Moscow, St. Petersburg, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2016. 457 p.
11. Pankratova V. Ya. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystv Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae)* [Larvae and pupae of mosquitoes of subfamilies Podonominae and Tanypodinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, 1977. 153 p.
12. Pankratova V. Ya. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae)*. [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Chironominae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, 1983. 296 p.
13. Pankratova V. Ya. *Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthocladiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae)*. [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthocladiinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)]. Leningrad, 1970. 344 p.
14. Polyakova T. N. Bottom Cenoses in the Conditions of Anthropogenic Eutrophication [Donnye tsenozy v usloviyakh antropogenno ego vtrofirovaniya]. *Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy*. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 1999. P. 211–227.
15. Popchenko V. I. Patterns of changes in communities of benthic invertebrates in conditions of environmental pollution [Zakonovernosti izmeneniya soobshchestv donnykh bespozvonochnykh v usloviyakh zagryazneniya prirodnoy sredy]. *Nauchnye osnovy biomonitoringa presnovodnykh ekosistem: Trudy sovetsko-frantsuzskogo simpoziuma*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1988. P. 135–141.
16. Popchenko V. I. The use of communities of benthic invertebrates in the biomonitoring of fresh water [Ispol'zovanie soobshchestv donnykh bespozvonochnykh v biomonitoringe presnykh vod]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Izvestiya Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 1999. № 2. P. 212–217.
17. Ryabinkin A. V., Polyakova T. N. Macrozoobenthos of the lake and its role in fish nutrition [Makrozoobentos ozera i ego rol' v pitanii rybn]. *Bioresursy Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2008. P. 67–91.
18. Sabylina A.V. Lake Onego and its tributaries. External load on the Onego Lake [Onezhskoe ozero i ego pritoki. Vneshnyaya nagruzka na Onezhskoe ozero]. *Sostoyaniye vodnykh ob'ektov Respubliki Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 gg.* Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2007. P. 19–21.
19. Timakova T. M., Kulikova T. P., Litvinova I. A., Polyakova T. N., Syrki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Changes in the biocenosis of Kondopoga bay of Onega Lake under the influence of sewage from a pulp and paper mill [Izmeneniye biotsenozov Kondopozhskoy guby Onezhskogo ozera pod vliyaniem stochnykh vod tsellyulozno-bumazhnogo kombinata]. *Vodnye resursy* [Water resources]. 2014. Vol. 41. № 1. P. 74–82.
20. Caires A. M., Chandra S., Hayford B. L., Wittmann M. E. Four decades of change: dramatic loss of zoobenthos in an oligotrophic lake exhibiting gradual eutrophication // *Freshwater Science*. 2013. Vol. 32(3). P. 692–705.
21. Kalinkina N. M., Kulikova T. P., Litvinova I. A., Polyakova T. N., Syrki M. T., Tekanova E. V., Timakova T. M., Chekryzheva T. A. Bioindication of the Water and Bottom Sediment Pollution in Kondopozhskaya Bay of Lake Onego // *Water Resources*. 2012. Vol. 39. № 7. P. 776–783.
22. Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Pennuto C., Ciborowski J., Karatayev V. A., Juette P., Clapsadl M. Twenty five years of changes in Dreissena spp. populations in Lake Erie // *Journal of Great Lakes Research*. 2014. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2014.04.010>.
23. Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of the Northern and Central Europe // *Lauterbornia. International Journal of Faunistics and Floristics of European Inland Wares*. 2009. Vol. 66. P. 236.

Поступила в редакцию 22.09.2017

МАРИЯ ТАГЕВНА СЯРКИ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
msyarki@yandex.ru

ЮЛИЯ ЮРЬЕВНА ФОМИНА

младший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
rambler7780@rambler.ru

ЗООПЛАНКТОН ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В ПОДЛЕДНЫЙ ПЕРИОД*

Подробные исследования подледного состояния зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера проходили в рамках проекта «Lake Ladoga: Life under ice» в марте 2015 и 2016 годов. Зимний зоопланктон характеризовался бедностью видового состава (24 вида) и количества (0,5 тыс. экз./м³ и 0,016 г/м³). Основу его по численности (91 %) и по биомассе (98 %) составляли взрослые веслоногие рачки и их науплиальные стадии. Биомасса зоопланктона в столбе воды увеличивалась с глубиной и уменьшалась в прибрежной зоне. Изучено вертикальное распределение зоопланктона и отдельных его видов. Количество зоопланктона достоверно различалось по годам. В 2015 году наблюдалась фаза конвективного перемешивания, а в 2016 году – нет, что связано со смещением фазы термического режима. Состав, структура и количество зоопланктона не изменились с 60-х годов прошлого века, что указывает на устойчивость его функционирования.

Ключевые слова: зоопланктон, зимний период, Онежское озеро, сезонная динамика

Зоопланктон является важной частью пелагической озерной экосистемы, и его функционирование тесно связано с цикличностью факторов среды [3]. Подледное состояние водных сообществ является важной частью годового цикла. В последние годы значительно возрос интерес к функционированию планктона в зимний период. Подробные исследования проводились в Новосибирском [1] и Рыбинском водохранилищах [5], озерах бассейна Верхней Волги (Стерж, Селигер, Белое и др.) [9], Телецком озере [7], в озере Байкал [17] и др.

Сокращение продолжительности ледового и снежного покрова в озерах и реках по всему миру [13], [17] делает все более актуальным изучение динамики планктона подо льдом и роли этого периода в процессах всей экосистемы. Показано, что характеристики зимнего льда влияют на весенний и летний рост водорослей в озерах [16]. В последние десятилетия на Онежском озере наблюдается сокращение продолжительности периода ледостава на 12 дней [11], что может вызвать сдвиги важных фенологических процессов, таких как весенняя сукцессия планктона, а также привести к изменениям в трофической сети и потоках углерода в экосистеме [15].

Специфические условия среды подо льдом обуславливают особое зимнее состояние зоопланктона, которое отличается бедностью со-

става, низкими количественными и функциональными характеристиками. Несмотря на это подо льдом продолжается активная жизнедеятельность планктонных животных, жизненные циклы которых зимой не прерываются.

Изученность зимнего зоопланктона значительно хуже, чем его динамика в период открытой воды. Отдельные исследования на Петрозаводской губе проводились в 1948–1950 [8], 1963 и 1969 годах [12].

Целью нашей работы являлось изучение подледного состояния зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера, его состава, структуры и пространственно-временного распределения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования подледного зоопланктона были проведены в марте 2015–2016 годов в рамках международного проекта «Lake Ladoga: Life under ice». Большая часть материала была отобрана на станции «Ледовый лагерь» (Ice camp, с координатами N 61°48' E 34°25'), расположенной в центре Петрозаводской губы. С 18 по 23 марта 2015 года были отобраны 16 проб, с 11 по 22 марта 2016 года – 60 проб. В 2015 году станции облавливались интегрально от нижней кромки льда до дна. В 2016 году отбирались пробы с детализацией в 5 или 10 м. В период 22–23 марта 2016 года была отобрана суточная станция с пе-

риодичностью в 4 часа. 20 марта 2016 года кроме Ледового лагеря по продольному разрезу залива были отобраны 3 дополнительные станции (рис. 1). Кроме того, для исследования прибрежной зоны привлекались данные отдельных съемок зимнего зоопланктона Петрозаводской губы за февраль – март 2009–2014 годов.

Обор проб производили сетью Джеди (с размером отверстий 100 мкм) по слоям. Камеральная обработка и расчет биомасс производились стандартными методами [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Всего в период исследований 2015–2016 годов в зоопланктоне Петрозаводской губы обнаружено 24 вида и группы с рангом ниже рода, из них: веслоногих рачков – 10, ветвистоусых рачков – 3, коловраток – 11 (таблица). Основу зоопланктона составляли как круглогодичные виды (*Limnocalanus macrurus* Sars, 1863, *Eudiaptomus gracilis* Sars, 1863, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)), так и типично зимние (*Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901, *Megacyclops gigas* (Claus, 1857), *Notholca cinetura* Skorikov, 1914, *Keratella hiemalis* Carlin, 1943). Также в планктоне отмечены *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) и *Asplanchna* sp. Кладоцеры встречаются редко и представлены в основном круглогодичным видом *Daphnia (Daphnia) cristata* (Sars, 1862).

Плотность зоопланктона по различным горизонтам варьировала от 0,2 до 1,3 тыс. экз./м³, в среднем составляя 0,50 тыс. экз./м³, а биомасса – от 0,9 до 48 мг/м³, в среднем 16 мг/м³. Для столба воды средняя за 2 года исследований численность составляла 14 тыс. экз./м², биомасса – 0,40 г/м².

По структуре зимний зоопланктон центральной части губы носил каланоидно-циклопоидный характер (91 % по численности и 98 % по биомассе). Основную его часть составляли науплии веслоногих рачков (50 %), взрослые рачки *Eudiaptomus gracilis* (30 %) и представители циклопид (12 %). Количество ветвистоусых рачков

Состав зоопланктона и частота встречаемости видов в зимний период (март 2015–2016 годов)

Вид	Частота встречаемости
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars, 1863	1
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	1
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	1
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	1
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	0,96
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	0,79
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	0,71
<i>Asplanchna</i> sp.	0,63
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	0,46
<i>Notholca cinetura</i> Skorikov, 1914	0,42
<i>Conochilus</i> sp.	0,42
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	0,33
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	0,29
<i>Eutytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	0,21
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	0,17
<i>Diacyclops abyssicola</i> (Lilljeborg, 1901)	0,125
<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	0,125
<i>Lecane</i> sp.	0,125
<i>Daphnia longiremis</i> Sars, 1862	0,08
<i>Bosmina coregoni lacustris</i> Sars, 1862	0,08
<i>Notholca caudata</i> Carlin, 1943	0,08
<i>Cyclops abyssorum taticus</i> Kozminski, 1927	0,08
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	0,04
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	0,04

было незначительным. Коловратки по численности в среднем составляли 8 % и менее 1 % по биомассе. В прибрежной части на глубинах <10 м отмечено заметное увеличение количества коловраток (до 20–30 % по численности), что связано с влиянием рек Лососинки и Неглинки.

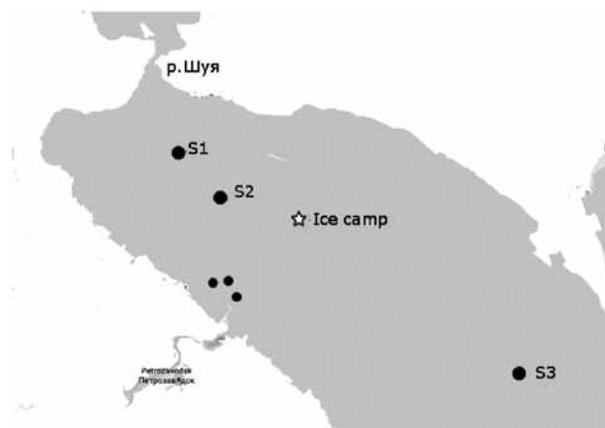


Рис. 1. Схема расположения станций и Ледового лагеря в Петрозаводской губе Онежского озера

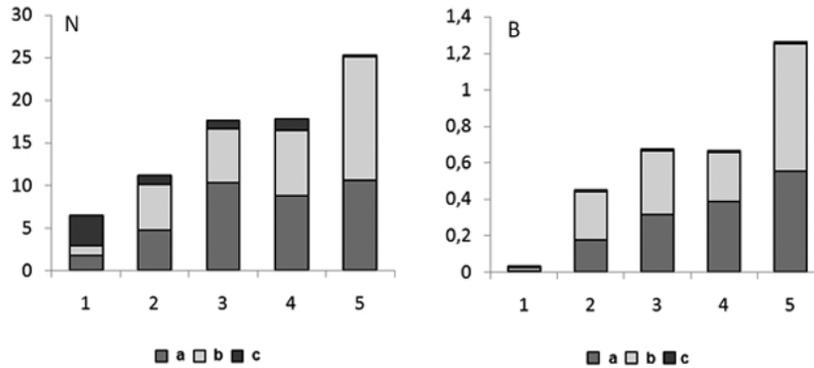


Рис. 2. Пространственное распределение численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона 20 марта 2016 года: 1 – прибрежная зона с глубиной <10 м, 2 – станция S1 (20 м), 3 – станция S2 (21 м), 4 – Ледовый лагерь (26 м), 5 – станция S3 (30 м). а – коловратки, б – циклопиды, с – коловратки

Пространственное распределение зоопланктона по заливу в этот период определяется глубинами. Неравномерное вертикальное распределение планктонных животных и приуроченность многих из них к глубоким слоям и ко дну вызывают увеличение общей численности и, особенно, биомассы с глубиной (рис. 2). В прибрежной зоне на глубинах менее 10 м количество зоопланктона не превышало 5–6 тыс. экз./м³, причем доля коловраток здесь достигала иногда 50 % общей численности. Крупные веслоногие рачки малых глубин избегают и встречаются в этом районе спорадически, что определяет меньшие, чем в центральной части залива, биомассы. На станциях с глубинами более 20 м преобладающую часть в сообществе играли веслоногие рачки, взрослые и науплии. Следует отметить, что количество зоопланктона постепенно увеличивается от станции S1 по направлению к открытой части губы, где отмечены максимальные величины зоопланктона в столбе воды. Причем доля коловраток здесь составляла менее 1 % (рис. 2).

Неравномерность в распределении планктона вызывает также влияние вод р. Шуя, которые распространяются подо льдом и несут большое количество гуминовых веществ. В зоне их перемешивания с водами залива наблюдаются фронтальные явления и происходит активизация функционирования микроорганизмов, что, в свою очередь, привлекает зоопланктон. В 2015 году за период исследования на станции в Ледовом лагере количество зоопланктона изменялось в 2 раза, а биомассы – в 6 раз. Так, 18–19 марта 2015 года численность колебалась в пределах 20–25 тыс. экз./м³, а биомасса варьировала в диапазоне 0,40–0,50 г/м³. В период 20–21 марта количество зоопланктона снизилось до 12–14 тыс. экз./м³ и 0,08–0,18 г/м³. Количество зоопланктона вновь увеличилось 22 марта – до 14–18 тыс. экз./м³ и 0,30–0,35 г/м³. По-видимому, эта изменчивость была обусловлена как движением вод, так и активными горизонтальными миграциями рачков.

В марте подо льдом наблюдается обратная температурная стратификация, при которой придонные температуры выше, чем температуры в поверхностных слоях.

Вертикальное распределение зоопланктона было связано с температурными и трофическими предпочтениями планктонов [14]. Так, большая часть науплий рачка *Limnocalanus macrurus* была сосредоточена в верхних слоях воды (до 10 м), науплии циклопид распределялись по вертикали более равномерно. Взрослые особи рачков *Eudiaptomus gracilis* и *Limnocalanus macrurus* собирались в стаи и концентрировались в нижних слоях (глубже 20 м).

Среднее количество зоопланктона в столбе воды по годам достоверно различалось (уровень значимости <0,05). Так, средняя численность зоопланктона в 2015 году составляла $17,0 \pm 3,0$ тыс. экз./м³, биомасса $0,30 \pm 0,1$ г/м³, а в 2016 году – $13,0 \pm 1,8$ и $0,46 \pm 0,09$ соответственно. Досто-

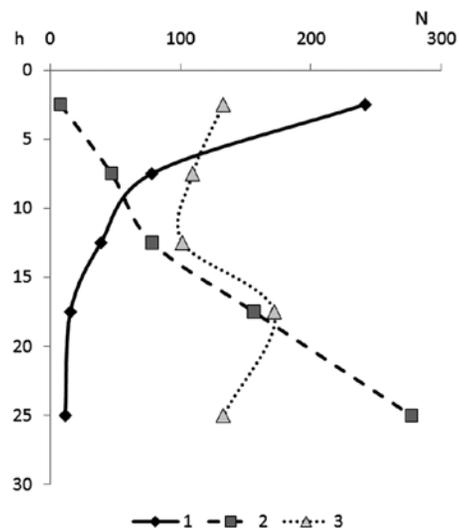


Рис. 3. Вертикальное распределение плотности (N, тыс. экз./м³) науплий *Limnocalanus macrurus* (1), науплий циклопид (3) и взрослых рачков *Eudiaptomus gracilis* (2) 22 марта 2016 года

верно различались и средние индивидуальные веса организмов (w_i). В 2015 году ($w_i = 0,017$ мкг) они были почти в два раза меньше, чем в 2016 году ($w_i = 0,036$). Подобные различия вызывались большей долей коловраток в 2015 году, достигающей в среднем 15 % (максимум 28 %) общей численности. В 2016 году доля коловраток в среднем составляла 8 % (максимум 14 %). Известно, что роль коловраток в сообществе отражает его трофические условия. Исследуемые годы различались по характеру ледового покрова и температурному режиму. В 2015 году лед был прозрачным, практически без снега, и подо льдом началась конвекция, активизирующая продукционные процессы [2]. В 2016 году лед был покрыт слоем снега, затрудняющего процессы прогревания, и конвективные перемешивания еще не начались.

Зимние показатели зоопланктона Петрозаводской губы в сезонном цикле невысоки и меньше летних показателей в десятки раз (в 40 раз по численности и в 60 – по биомассе) [10], тем не менее этот период важен для устойчивого функционирования сообщества в годовом цикле. В этот период размножается глубоководный реликтовый рачок *Limnocalanus*, начинает размножаться *Eudiaptomus*. Эти рачки являются основными кормовыми объектами для рыб-планктофагов (ряпушки, корюшки) в зимний, весенний и осенний периоды.

Сравнение современных данных с таковыми предыдущих лет исследования [3], [12] показало, что в марте состав зоопланктона и его количество были сходны. Так, по данным З. И. Филимоновой [12], в 60-е годы прошлого века численность зим-

него зоопланктона Петрозаводской губы колебалась по станциям от 0,014 до 1,4 тыс. экз./м³ при средней численности 0,61 тыс. экз./м³. В наших исследованиях при меньшем охвате акватории губы численность колебалась от 1 тыс. экз./м³ в прибрежной зоне до 0,30–0,50 тыс. экз./м³ в центральной части губы при среднем показателе 0,50 тыс. экз./м³. Сходные данные свидетельствуют об устойчивом функционировании зимнего планктона Петрозаводской губы Онежского озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зимний зоопланктон Петрозаводской губы характеризовался бедностью видового состава (24 вида) и количества, со средней численностью 0,5 тыс. экз./м³ и биомассой – 0,016 г/м³. Основу его по численности и биомассе составляли взрослые веслоногие рачки и их науплиальные стадии. Большая часть биомассы сообщества была сосредоточена в глубоких слоях, поэтому показатели зоопланктона в столбе воды увеличивались с глубиной и уменьшались в прибрежной зоне.

Количество зоопланктона достоверно различалось по годам, что связано со смещением фазы термического режима. В 2015 году в период исследования подо льдом наблюдалась фаза конвективного перемешивания, а в 2016 году снег, лежащий на льду, замедлил прогрев воды и конвекцию.

Состав, структура и количество зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера не изменились с 1960-х годов прошлого века, что указывает на устойчивость его функционирования.

* Исследование проведено за счет проекта «Lake Ladoga: life under ice. Interplay of under-ice processes by global change. A Russian-Swiss multi-disciplinary project» (50 %) и в рамках выполнения госзадания в Институте водных проблем Севера КарНЦ РАН № 0223-2014-0012 «Эволюция озерно-речных систем Севера России. Реакция озер на антропогенное воздействие и изменения климата в северном полушарии» (50 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ермолаева Н. И. Состав и функционирование зимних зоопланктонных сообществ Новосибирского водохранилища // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 165–171.
2. Здоровеннова Г. Э., Здоровеннов Р. Э., Пальшин Н. И., Ефремова Т. В., Волков С. Ю., Гавриленко Г. Г., Богданов С. Р., Тержевик А. Ю. Распределение хлорофилла «А» в Петрозаводской губе Онежского озера в период подледной конвекции // Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладужский симпозиум): Сборник научных трудов конференции. СПб.: Лема, 2016. С. 153–156.
3. Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 112 с.
4. Куликова Т. П., Сярки М. Т. Сезонная динамика зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы Онежского озера // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1993. С. 186–197.
5. Лазарева В. И., Соколова Е. А. Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2017. № 2. С. 136–146.
6. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
7. Митрофанова Е. Ю., Бурмистрова О. С. Разнообразие и обилие подледного планктона как показатели функционирования экосистемы глубокого олиготрофного Телецкого озера // МНКО. 2007. № 3. С. 31–34.
8. Поливанная М. Ф. Материалы к познанию зоопланктона Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1950. 18 с.

9. Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермьяков С. А., 2012. 390 с.
10. Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю. Сезонные изменения в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 63–68.
11. Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Влияние изменения климата на экосистемы озер Севера Европейской территории России // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2014. № 34. С. 48–55.
12. Филимонова З. И. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1974. С. 212–247.
13. Benson B. J., Magnuson J. J., Jensen O. P., Card V. M., Hodgkins G., Korhonen J., Livingstone D. M., Stewart K. M., Weyhenmeyer G. A., Granin N. G. Extreme events, trends, and variability in Northern Hemisphere lake-ice phenology (1855–2005) // *Clim. Change*. 2012. Vol. 112. P. 299–323.
14. Cunningham L. Vertical migrations of *Daphnia* and copepods under the ice // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 17. P. 301–303.
15. Hampton S. E., Moore M. V., Ozersky T., Stanley E. H., Poleshenski C. M., Galloway A. W. E. Heating up a cold subject: prospects for under-ice research in lakes // *Journal of Plankton Research*. 2015. Vol. 37. P. 277–284.
16. Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice // *Ecology Letters*. 2017. Vol. 20. P. 98–111.
17. Hampton S. E., Gray D. K., Izmet'eva L. R., Moore M. V., Ozersky T. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae and grazers in Lake Baikal, Siberia // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9. Issue 2. P. 1–10.

Syarki M. T., Northern Water problems Institute of Karelian Research Center, RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Fomina Yu.Yu., Northern Water Problems Institute of Karelian Research Center, RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

UNDER ICE ZOOPLANKTON IN PETROZAVODSK BAY OF ONEGO LAKE

A detailed study of the under-ice zooplankton in Petrozavodsk Bay of Onega Lake was made in the frames of the project “Lake Ladoga: Life under ice” in March of 2015 and 2016. The winter zooplankton was characterized by scarce species composition (24 species) and low quantity (0,5 th. ind./m³ and 0,016 g /m³). The basis of its numerical strength (91 %) and biomass (98 %) was presented by adult copepods and their naupliar stages. The zooplankton biomass in the water column increased with the depth of the water and decreased in the coastal zone. The vertical distribution of zooplankton and its some species has been studied. The zooplankton characteristics significantly differed by years. The phase of convective mixing was observed in 2015; in contrast, in 2016 it was not registered, which was conditioned by the shift in the thermal regime phase. The composition, structure and numerical strength of the studied zooplankton have not changed since the 60s of the last century, which indicates its functioning stability.

Key words: zooplankton, winter period, Lake Onega, seasonal dynamics

REFERENCES

1. Ermolaeva N. I. Composition and functioning of winter zooplankton communities of Novosibirsk reservoir [Sostav i funktsionirovanie zimnix zooplanktonnykh soobshchestv Novosibirskogo vodokhranilishcha]. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal* [Siberian Ecological Journal]. 2000. № 2. P. 165–171.
2. Zdorovenennova G. E., Zdorovenov R. E., Palshin N. I., Efremova T. V., Volkov S. Yu., Gavrilenko G. G., Bogdanov S. R., Terzhevik A. Yu. Dispersion of chlorophyll “A” in Petrozavodsk Bay of Onega Lake during under-ice convection period [Rasprezheniye khlorofilla “A” v Petrozavodskoy gube Onezhskogo ozera v period podlednoy konveksii]. *Vserossiyskaya konferentsiya po krupnym vnutrennim vodoemam (V Ladozhskiy simpozium): Sbornik nauchnykh trudov konferentsii*. St. Petersburg, Lema Publ., 2016. P. 153–156.
3. Kulikova T. P., Kustovlyankina N. B., Syarki M. T. *Zooplankton kak komponent ekosistemy Onezhskogo ozera* [Zooplankton as a component of the ecosystem of Onega Lake]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 1997. 112 p.
4. Kulikova T. P., Syarki M. T. Seasonal dynamics of zooplankton community in Petrozavodsk Bay of Onega Lake [Sezonnaya dinamika zooplanktonnogo soobshchestva Petrozavodskoy guby Onezhskogo ozera]. *Problemy lososevykh na Evropeyskom Severe*. Petrozavodsk, 1993. P. 186–197.
5. Lazareva V. I., Sokolova E. A. Composition and abundance of winter zooplankton in Rybinsk reservoir [Sostav i obilie zimnego zooplanktona v Rybinskom vodokhranilishche]. *Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal*. 2017. № 2. P. 136–146.
6. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov v gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktiya* [Methodical recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. Ed. G. G. Vinberg, G. M. Lavrentyev. Leningrad, GosNIORKh Publ., 1984. 33 p.
7. Mitrofanova E. Yu., Burmistrova O. S. Variety and abundance of under-ice plankton as indicators of functioning ecosystems in deep oligotrophic Teletskoye Lake [Raznoobrazie i obilie podlednogo planktona kak pokazateli funktsionirovaniya ekosistemy glubokogo oligotrofnogo Teletskogo ozera]. *MNKO*. 2007. № 3. P. 31–34.

8. Polivannaya M. F. *Materialy k poznaniyu zooplanktona Onezhskogo ozera: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Materials for knowledge about zooplankton of Onego Lake: Author's abstract. dis. for academic competition. degree of Cand. Biol. Sciences]. Petrozavodsk, 1950. 18 p.
9. Rivier I. K. *Kholodnovodnyy zooplankton ozer basseyna verkhney Volgi* [Cold-water zooplankton of lakes basin of the upper Volga]. Izhevsk, Izdatel' Permyakov S. A. Publ., 2012. 390 p.
10. Syarki M. T., Fomina Yu. Yu. Seasonal changes in zooplankton of Petrozavodsk Bay of Onego Lake [Sezonnnye izmeneniya v zooplanktone Petrozavodskoy guby Onezhskogo ozera]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences]. 2015. № 1. P. 63–68.
11. Filatov N. N., Rukhovets L. A., Nazarova L. E., Georgiev A. P., Efremova T. V., Palshin N. I. Influence of the climate change on the ecosystems of the Northern lakes in the European territory of Russia [Vliyanie izmeneniya klimata na ekosistemy ozer Severa Evropeyskoy territorii Rossii]. *Uchenye zapiski Rossiyskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 34. P. 48–55.
12. Filimonova Z. I. Zooplankton of Petrozavodsk Bay of Onego Lake [Zooplankton Petrozavodskoy guby Onezhskogo ozera]. *Okhrana i ispol'zovanie vodnykh resursov Karelii*. Petrozavodsk, Karel'skiy filial AN SSSR Publ., 1974. P. 212–247.
13. Benson B. J., Magnuson J. J., Jensen O. P., Card V. M., Hodgkins G., Korhonen J., Livingstone D. M., Stewart K. M., Weyhenmeyer G. A., Granin N. G. Extreme events, trends, and variability in Northern Hemisphere lake-ice phenology (1855–2005) // *Clim. Change*. 2012. Vol. 112. P. 299–323.
14. Cunningham L. Vertical migrations of *Daphnia* and copepods under the ice // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 17. P. 301–303.
15. Hampton S. E., Moore M. V., Ozersky T., Stanley E. H., Poleshenski C. M., Galloway A. W. E. Heating up a cold subject: prospects for under-ice research in lakes // *Journal of Plankton Research*. 2015. Vol. 37. P. 277–284.
16. Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice // *Ecology Letters*. 2017. Vol. 20. P. 98–111.
17. Hampton S. E., Gray D. K., Izmet'eva L. R., Moore M. V., Ozersky T. The rise and fall of plankton: long-term changes in the vertical distribution of algae and grazers in Lake Baikal, Siberia // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9. Issue 2. P. 1–10.

Поступила в редакцию 22.09.2017

ЛИДИЯ ВЛАДИМИРОВНА ТИМЕЙКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

timeiko.lidi@yandex.ru

ЕКАТЕРИНА СТАНИСЛАВОВНА ХОЛОПЦЕВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)

holoptseva@krc.karelia.ru

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ ЦИРКОНОМ НА РОСТОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ЗАВИСИМОСТИ CO_2 -ГАЗООБМЕНА РАСТЕНИЙ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ С. ВИК 9*

Приведены результаты исследования влияния различных концентраций препарата циркон на ростовые показатели и CO_2 -газообмен растений тимофеевки луговой с. ВИК 9. Показано, что в диапазоне изученных концентраций ($1 \times 10^{-1} \dots 1 \times 10^{-9}$) предпосевная обработка семян на начальных этапах развития может как стимулировать, так и ингибировать процессы прорастания, но достоверно усиливает ростовые процессы растений тимофеевки начиная с момента кущения. Данный эффект зависит от концентрации действующего вещества и сохраняется на протяжении всего эксперимента. Кроме того, обработка регулятором роста незначительно снижает интенсивность максимума и оптимума нетто-фотосинтеза растений, повышая их лабильность к свето-температурным условиям за счет расширения границ оптимума по исследуемым параметрам среды. Обработка растений цирконом способствовала увеличению соотношения грубо-фотосинтеза и дыхания в результате уменьшения дыхательной составляющей.

Ключевые слова: тимофеевка луговая, регуляторы роста, циркон, ростовые процессы, свет, температура, CO_2 -газообмен, нетто-фотосинтез, дыхание растений

Реализация максимальной продуктивности вида при повышении устойчивости растений к световым, водным, температурным и другим стрессам может быть осуществлена при использовании фиторегуляторов [9]. Чаще всего особенностью их действия как раз и является усиление физиолого-биохимических процессов в растениях на фоне повышения устойчивости к экстремальным факторам и болезням [13].

Одним из перспективных препаратов является циркон, созданный на основе гидроксикоричных кислот, растворенных в спирте. Этот биорегулятор имеет широкий спектр действия, обладает сильным иммуномодулирующим влиянием, индуцирует корнеобразование, цветение, повышает устойчивость к болезням и стрессам. Препарат действует при минимальных концентрациях и позволяет направленно регулировать важнейшие процессы в растительном организме, полнее реализовать потенциальные возможности сорта, заложенные в геноме природой и селекцией. Растения из обработанных препаратом семян отличаются высоким технологическим качеством

надземной части и мощной корневой системой [1], [7].

Оценить реакцию растений на действие некоторых факторов внешней среды, например свет, температуру, ростовые вещества, можно с помощью CO_2 -обмена растений, который является лабильным интегральным показателем процесса продуктивности. Указанный параметр быстро реагирует на изменения условий среды и удобен для дистанционной и непрерывной регистрации без контакта с растением [4]. Одним из методов получения ответной реакции растений и исследования их экофизиологической характеристики является постановка активного многофакторного планируемого эксперимента и определение интенсивности ведущих факторов внешней среды – света и температуры, обеспечивающих достижение оптимального уровня нетто-фотосинтеза и CO_2 -газообмена в целом [11].

Целью наших исследований было изучение влияния препарата циркон на ростовые параметры и свето-температурные зависимости CO_2 -газообмена растений тимофеевки луговой

при постановке эксперимента в условиях открытого грунта и лаборатории.

Объектом исследования являлись семена и растения тимopheевки луговой (*Phleum pratense* L.) с. ВИК 9, выведенной во ВНИИ кормов имени В. Р. Вильямса методом многократного переопыления образца тимopheевки из Вологодской области с лучшими сортами из Центральной Нечерноземной зоны с последующим многократным отбором в условиях сенокосно-пастбищного использования. Особенности сорта являются высокие зимостойкость и засухоустойчивость, средняя устойчивость к основным болезням. Сорт допущен к использованию по Северо-Западному региону, включен в Госреестр с 1973 года.

С целью изучения влияния препарата циркон в диапазоне концентраций от 1×10^{-1} до 1×10^{-9} % на лабораторную всхожесть подготовленные семена раскладывали по 100 штук в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную растворами изучаемого регулятора роста, согласно плану опыта. В каждую чашку приливали по 3 мл рабочего раствора с одной из указанных выше концентраций исследуемого препарата, контролем являлись семена, помещенные в дистиллированную воду. Семена проращивали в термостате типа ТС-80М-2 в темноте при температуре 21 °С. Энергия прорастания и всхожесть семян определялись согласно ГОСТ 12038-84.

В полевых условиях для оценки воздействия препарата циркон на фенологические и морфометрические показатели растений рендомизированно в четырех повторностях закладывали опыт на метровых делянках. Семена, предварительно обработанные в течение 18 часов ростовым веществом различной концентрации (согласно схеме опыта), подсушивали и высевали на делянки. В каждом варианте во всех повторностях было по 50 учетных растений. Проведены фенологические наблюдения (появление всходов, кущение, выход в трубку, колошение, цветение) и биометрические измерения (число и длина побегов, число междоузлий, масса листьев и площадь их поверхности). Полученные результаты обработаны статистически. Использовали агротехнику, рекомендованную для Северо-Запада. Химические анализы по определению сырого протеина (%), клетчатки (%), золы (%), каротина (мг/100 г зеленых листьев побегов) в растительном материале выполнены по общепринятым методикам [8].

Исследование CO_2 -газообмена проводили на интактных растениях. Перед посевом 3 г семян тимopheевки луговой в течение 18 часов замачивали в 6 мл 0,0001 % раствора циркона, а контрольные – в 6 мл дистиллированной воды. По завершении экспозиции семена подсушивали на фильтровальной бумаге, а затем высевали по 100 штук в сосуды с песком емкостью 0,5 л на глу-

бину 0,4–0,5 см, обеспечивая рассеянный полив питательным раствором. По мере роста нестандартные растения удаляли, оставляя по 50 штук на сосуд. Растения выращивали в течение 25–27 дней до фазы 5–6 листьев (начало кущения) под светоустановками при 14-часовом фотопериоде, освещенности 15–20 клк, температуре воздуха 22/20 °С (день/ночь) [5]. По достижении растениями заданной фазы развития сосуды помещали в фитотрон с регулированием света в диапазоне 0–40 клк и температуры воздуха от 5 до 40 °С. Эксперимент проводили по 11-точечному плану [2] с экспозицией в каждой точке в течение 30–40 минут. Газообмен определяли по разности концентрации CO_2 на входе и выходе ассимиляционной камеры включенным по дифференциальной схеме газоанализатором «InfraLyt-4» (Junkalor, Германия). Интенсивность нетто-фотосинтеза рассчитывали на единицу сухого веса целых растений. Затем с помощью регрессионного анализа экспериментальных данных для каждого варианта опыта получали уравнение, отражающее зависимость нетто-фотосинтеза от освещенности и температуры.

Анализ данных лабораторных опытов показывает, что действие циркона на энергию прорастания и всхожесть семян зависит от концентрации. В диапазоне изученных концентраций выявлен широкий спектр проявляемого действия циркона на процесс прорастания семян тимopheевки луговой. Так, ингибирующее действие выявлено в варианте с 1×10^{-1} % концентрацией, достоверного влияния на изучаемый процесс препарат не оказал в разбавлении 1×10^{-2} и 1×10^{-3} %. В среднем диапазоне концентраций 1×10^{-4} ... 1×10^{-6} % отчетливо просматривается стимулирующее воздействие, максимальный эффект проявился при намачивании семян в растворе 1×10^{-5} %. Стимулирующее воздействие от обработки семян ослабевает пропорционально уменьшению содержания действующего вещества в растворе, и в варианте 1×10^{-9} % показатели достоверно не отличаются от контроля.

Семена тимopheевки луговой начинают прорастать при температуре 1–2 °С. Весной начало вегетации совпадает с датой перехода средней суточной температуры через 5 °С. Оптимальная температура роста и развития 18–19 °С [3], [6]. Изучение фенологических процессов в полевых условиях показало сохранение выявленной тенденции всхожести семян тимopheевки луговой в условиях лабораторного опыта (табл. 1). Однако в условиях эксперимента в открытом грунте характерно некоторое расширение диапазона стимулирующих концентраций препарата – даже самый слабый раствор вызывал недостоверное, но сокращение периода от посева до всходов.

В условиях благоприятного сочетания температуры и влаги вегетационного сезона в год

Таблица 1

Влияние препарата циркон на фенологическое развитие тимOFFеевки луговой с. ВИК 9

Вариант, концентрация препарата, %	Дней от посева					Дней от посева	
	всходы единичные	фенофаза					
		всходы массовые	трубкование	колошение	цветение	первое скашивание	скашивание отавы
Контроль (дист. вода)	14	18	39	49	54	58	76
Циркон 1×10^{-1}	13	17	42	47	52	58	74
Циркон 1×10^{-2}	11	16	40	46	50	58	74
Циркон 1×10^{-3}	10	16	39	46	50	58	70
Циркон 1×10^{-4}	10	16	35	43	50	58	70
Циркон 1×10^{-5}	10	16	35	46	50	58	70
Циркон 1×10^{-6}	10	16	35	46	50	58	70
Циркон 1×10^{-7}	10	16	36	46	50	58	70
Циркон 1×10^{-8}	12	17	40	46		58	70
Циркон 1×10^{-9}	12	17	39	46	54	58	70

проведения эксперимента тимOFFеевка луговая при весеннем беспокровном посеве прошла фазы колошения и цветения в год посева. Препарат в концентрациях $1 \times 10^{-4} \dots 1 \times 10^{-7}$ % на 3–4 дня укорачивал продолжительность фенофаз, сохраняя положительное влияние вплоть до получения отавы.

Хозяйственная ценность растений определяется их кормовыми достоинствами, урожайностью, пригодностью для конкретных видов использования, сроками использования и другими характеристиками. При изучении органогенеза растений тимOFFеевки луговой с. ВИК 9 выявлено положительное влияние циркона в широком спектре концентраций как на число стеблей, их длину, так и на количество междоузлий, массу и облиственность одного растения (табл. 2). Увеличение числа побегов, междоузлий, площади листьев приводит к общему росту доли листового высокопитательного и охотно поедаемого животными компонента в сене и других видах

заготавливаемых кормов и обеспечивает, таким образом, улучшение качества получаемой продукции.

В современном животноводстве большое внимание уделяется обеспечению сбалансированного питания животных всех групп. Значение протеина в кормлении чрезвычайно высоко, так как все жизненные процессы в организме животного связаны с белковым обменом. Необходимо систематическое поступление белков с кормом, поскольку протеин тела непрерывно расходуется, и в случае длительного полного исключения его из рациона животное погибает [12].

Кроме того, в кормлении отдельно рассматривают каротиновую питательность, поскольку это соединение – предшественник витамина А, жизненно необходимого для нормального роста и воспроизводства, а также для повышения устойчивости организма к возбудителям различных заболеваний. Бета-каротин поступает исключительно с растительными кормами или путем

Таблица 2

Влияние препарата циркон на биометрические показатели тимOFFеевки луговой с. ВИК 9 (58-й день после посева)

Вариант, концентрация препарата, %	Число побегов у растения, шт.	Длина побега, см	Число междоузлий на 1 вегетативном побеге, шт.	Масса листьев с 1 растения, г	Площадь 1 листа, см ²
Контроль (дист. вода)	3,2	57,8	6,4	104,3	32,1
Циркон 1×10^{-1}	3,7	67,2	7,1	104,2	32,6
Циркон 1×10^{-2}	4	70,0	7,4	109,7	34,2
Циркон 1×10^{-3}	4	68,8	7,5	115,5	35,0
Циркон 1×10^{-4}	7,5	73,2	8,4	126,2	39,9
Циркон 1×10^{-5}	7,5	71,9	9,9	115,4	38,2
Циркон 1×10^{-6}	6,6	69,9	9,7	130,2	36,9
Циркон 1×10^{-7}	4,5	73,1	8,6	129,5	38,5
Циркон 1×10^{-8}	4,3	70,4	7,9	129,3	36,9
Циркон 1×10^{-9}	4,1	68,9	8,1	130,4	38,0

Таблица 3
Влияние препарата циркон на химический состав абсолютно сухой массы растений тимopheевки луговой с. ВИК 9 (90 дней от посева)

Вариант, препарат, %	Показатель				
	сырой протеин, %	клетчатка, %	зола, %	каротин, мг/100 г зеленых	
				листьев	побегов
Контроль (дист. Вода)	5,9	32,5	4,0	79,9	13,7
Циркон 1×10^{-1}	7,4	28,1	7,3	80,2	15,6
Циркон 1×10^{-2}	7,6	27,4	6,8	84,1	
Циркон 1×10^{-3}	9,5	27,5	5,9	80,5	16,0
Циркон 1×10^{-4}	9,4	27,3	5,8	86,1	15,9
Циркон 1×10^{-5}	10,0	26,1	6,4	89,0	16,4
Циркон 1×10^{-6}	9,2	25,9	6,1	81,0	14,9

кормовых добавок на основе β -каротина, так как организм животных не может самостоятельно его синтезировать [12].

Химический анализ позволяет составить представление о кормовой ценности тимopheевки луговой (табл. 3). В проведенных исследованиях циркон в изученных концентрациях достоверно повышает содержание сырого протеина и каротина, способствует накоплению зольных элементов и препятствует огрубению растительного сырья, что проявляется меньшим содержанием клетчатки относительно контроля.

Продуктивность растений непосредственно связана с основополагающим процессом накопления энергоемких соединений – фотосинтезом, а также эффективным их использованием при дыхании [10]. Оба этих процесса находятся под влиянием факторов внешней среды, для комплексной оценки которого нами был проведен многофакторный эксперимент. Полученное в результате исследования CO_2 -газообмена уравнение связи позволяет определить максимальные значения видимого фотосинтеза, при естественном содержании в воздухе CO_2 , области оптимума (90 % от максимума), интенсивность света и температуры, их обеспечивающих, как для контрольных, так и для обработанных растений.

Исследования CO_2 -газообмена показали, что контрольные растения имели максимум нетто-фотосинтеза (26,36 мг CO_2 /г сух. массы ч) при температуре воздуха 23,1 °C и освещенности 47,1 клк (рис. 1а). Обработка цирконом привела к уменьшению максимума (25,53 мг CO_2 /г сух. массы ч) и изменению требований растений тимopheевки луговой, снижая температуру его наступления до 22,5 °C, а освещенности – до 44,1 клк (рис. 1б).

Однако следует отметить, что в естественных условиях сочетания факторов внешней среды, поддерживающие максимальные значения фотосинтеза, бывают весьма редко, а их обеспечение в защищенном грунте требует значительных средств [15]. Поэтому наилучшими условиями произрастания вида или сорта являются те,

которые обеспечивают достижение оптимума процесса – то есть условия (температурные и световые), при которых, судя по экспериментальным данным, возможно получение более 90 % от потенциального максимума интенсивности нетто-фотосинтеза [14]. Влияние циркона привело к уменьшению оптимума нетто-фотосинтеза (25,12 мг CO_2 /г сух. массы ч контроль и 23,58 мг CO_2 /г сух. массы ч опыт) и расширению границ температурного (16,7–29,6 °C контроль, 13,4–31,5 °C опыт) и светового (34,7–59,4 клк контроль, 31,0–57,2 клк опыт) диапазонов его наступления (см. рис. 1а, 1б). Последнее показывает усиление устойчивости растений к исследуемым факторам среды в широком диапазоне воздействий.

Исследование интенсивности дыхания растений тимopheевки в зависимости от температуры показывает значительное уменьшение процесса в последствии обработки цирконом при всех уровнях температуры воздуха. В то же время, несмотря на снижение показателей как фотосинтеза, так и дыхания, общее соотношение этих процессов имеет положительную динамику, что способствует нарастанию биомассы растений [10]. Наблюдаемое увеличение соотношения gross-фотосинтеза к дыханию (рис. 2), особенно при температурах оптимума (10–25 °C), может свидетельствовать о более экономном расходовании энергии, запасенной в процессе фотосинтеза.

Кроме того, баланс дыхательных составляющих в последствии циркона, вероятно, сдвигается в сторону составляющей дыхания роста, что подтверждается увеличением надземной массы растений (0,017 г сух массы/1 растение в контроле и 0,024 г сух массы/1 растение в опыте). Обработка цирконом сильно стимулирует рост корневой сферы [7] и способствует устойчивости растений к дефициту влаги, увеличению площади питания растений, что в итоге приводит к увеличению массы надземной части тимopheевки луговой.

Таким образом, лабораторные и полевые исследования показали, что обработка цирконом семян тимopheевки луговой значительно увеличи-

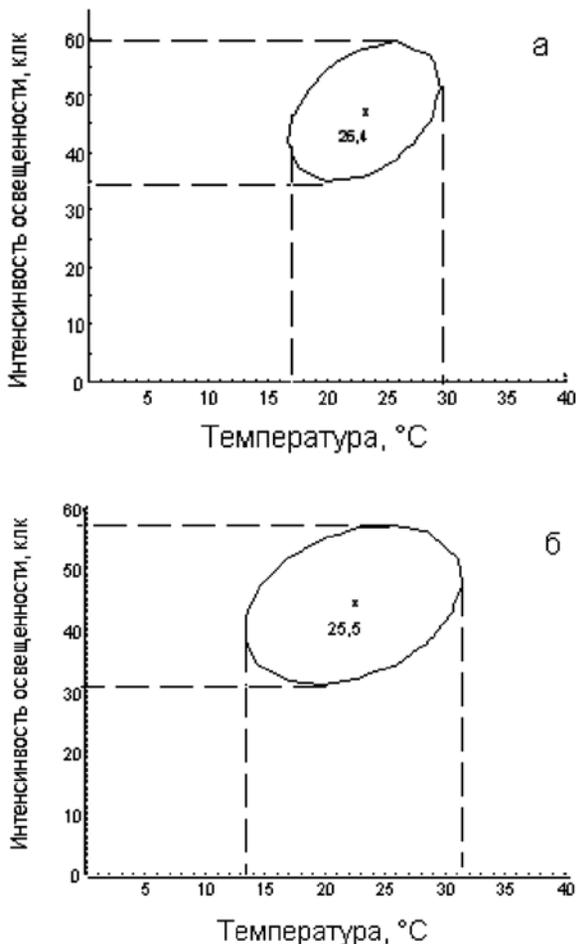


Рис. 1. Потенциальный максимум и границы оптимума нетто-фотосинтеза растений тимфеески луговой с. ВИК 9 и свето-температурные условия, обеспечивающие их достижение в условиях выращивания (а) и в последствии обработки цирконом (б)

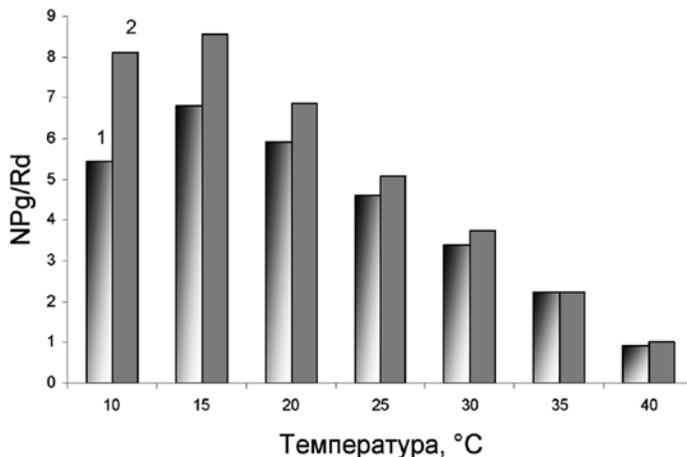


Рис. 2. Температурная зависимость изменений соотношения интенсивностиgross-фотосинтеза (NPg) и дыхания (Rd) растений тимфеески луговой с. ВИК 9 в условиях выращивания (1) и в последствии обработки цирконом (2)

чивает их энергию прорастания и лабораторную всхожесть, изменяет биометрические показатели растений, а также улучшает химический состав и питательную ценность зеленой массы корма, в частности, за счет большей облиственности побе-

гов. Диапазон концентраций, вызывающих примерно одинаковую по выразительности реакцию растений, находится в интервале $1 \times 10^{-4} \dots 1 \times 10^{-7} \%$ и подтверждается как в полевых, так и в лабораторных опытах. Кратковременное воздействие

цирконом в концентрации 1×10^{-4} % снижает интенсивность максимума и оптимума нетто-фотосинтеза растений, но повышает их приспособляемость к свето-температурным условиям за счет расширения границ оптимума по исследуемым параметрам среды. Снижение фотосинтеза не

сказывается на наращивании высокопитательной биомассы растений, которая увеличивается в последствии обработки цирконом за счет вероятного перераспределения энергетических запасов в процессе дыхания между составляющими дыхания роста и поддержания.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0032.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Б удыкина Н. П., Тимейко Л. В., Коробичина Л. Н. Применение нового регулятора роста циркон на цветной капусте в условиях Карелии // *Аграрная наука*. 2009. № 2. С. 25–26.
2. Голикова Т. И., Панченко Л. А., Фридман М. З. Каталог планов второго порядка. М.: Изд-во МГУ, 1974. 387 с.
3. Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.
4. Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 160 с.
5. Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
6. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
7. Малеванная Н. Н. Циркон на службе растений // *Гавриш*. 2001. № 1. С. 21.
8. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
9. Прусакова Л. Д., Малеванная Н. Н., Белоухов С. Л., Вакуленко В. В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами // *Агрохимия*. 2005. № 11. С. 76–86.
10. Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // *Физиология растений*. 2009. Т. 56 (3). С. 340–350.
11. Холопцева Е. С., Дроздов С. Н., Попов Э. Г. Нетто-фотосинтез растений как показатель экологической характеристики биоразнообразия // *Сельскохозяйственная биология*. Серия «Биология растений». 2008. Т. 3. Май – июнь. С. 106–109.
12. Хохрин С. Н. Корма и кормление животных. СПб.: Лань, 2002. 512 с.
13. Шевелуха В. С., Ковалев В. М., Груздев Л. Г., Блиновский И. К. Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве // *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1985. № 9. С. 57–65.
14. Gerhard Wagenitz. Wörterbuch der Botanik. 2. Erweiterte Auflage. Hamburg: Nikol, 2008. 166 p.
15. Hans Joachim Conert. Pareys Gräserbuch. Die Gräser Deutschlands erkennen und bestimmen. Berlin: Parey, 2000. 84 p.

Timeiko L. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Holoptseva E. S., Institute of Biology of Karelian Research Center of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE EFFECT OF ZIRCON TREATMENT ON GROWTH INDICATORS AND LIGHT-TEMPERATURE DEPENDENCIES OF THE CO₂-GAS EXCHANGE IN THE PLANTS OF TIMOTHY GRASS (PHLEUM PRATENSE L.) VAR. VIC 9

The results of the investigations of the effect of different concentrations of zircon preparations on the growth parameters and CO₂-gas exchange of Timothy meadow s. VIC 9 plants are provided. It was shown that in the studied range of concentrations (1×10^{-1} ... 1×10^{-9}) presowing treatment of the seeds at the initial stage of development can stimulate or inhibit the process of germination and significantly enhance the growth of Timothy grass starting from the time of tillering. This effect depends on the concentration of active substances and is maintained throughout the experiment. Besides that, the treatment with growth regulators slightly reduces the intensity of the maximum and the optimum of the net photosynthesis in plants, raising their lability to light and temperature conditions by expanding the boundaries of the optimum in the studied environment parameters. A change in the ratio of the gross photosynthesis and respiration caused by the reduction of the respiratory component was noted.

Key words: Timothy grass, growth regulators, zircon, growth processes, light, temperature, CO₂-gas exchange, net photosynthesis, respiration of plants

REFERENCES

1. Budykina N. P., Timeiko L. V., Korobitsina L. N. The application of the new growth regulator zircon in cauliflower in conditions of Karelia [Primenenie novogo regulatora rosta tsirkon na tsvetnoy kapuste v usloviyakh Karelii]. *Agrarnaya nauka* [Agrarian science]. 2009. № 2. P. 25–26
2. Golikova T. I., Panchenko L. A., Fridman M. Z. *Katalog planov vtorogo poryadka* [Catalogue of plans of the second order]. Moscow, MGU Publ., 1974. 387 p.
3. Drozdov S. N., Kurets V. K., Titov A. F. *Termorezistentnost' aktivno vegetiruyushchikh rasteniy* [Thermal resistance of actively vegetating plants]. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 168 p.

4. Drozdov S. N., Kurets V. K. *Nekotorye aspekty ekologicheskoy fiziologii rasteniy* [Some aspects of ecological physiology of plants]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2003. 160 p.
5. Kurets V. K., Popov E. G. *Statisticheskoe modelirovanie sistemy svyazey rastenie – sreda* [Statistical modeling of the system of plants – environment]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 152 p.
6. Larcher V. *Ekologiya rasteniy* [Ecology of plants]. Moscow, Mir Publ., 1978. 384 p.
7. Malevannaya N. N. Zircon in the service of plants [Tsirkon na sluzhbe rasteniy]. *Gavrish*. 2001. № 1. P. 21.
8. *Metody biokhimitskogo issledovaniya rasteniy* [Methods of biochemical research of plants] / Ed. by A. I. Ermakova. Leningrad, Agropromizdat Publ., 1987. 430 p.
9. Prusakova L. D., Malevannaya N. N., Belopukhov S. L., Vakulenko V. V. Plant growth regulators with anti-stress and immunoprotektornoe properties [Regulatory rosta rasteniy s antistressovymi i immunoprotekturnymi svoystvami]. *Agrokhiimiya* [Agricultural Chemistry]. 2005. № 11. P. 76–86.
10. Semikhatova O. A., Ivanova T. I., Kirpichnikova O. V. Plants of the North: the breath and its relationship to production process [Rasteniya Severa: dykhanie i ego svyaz' s produktsionnym protsessom]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2009. Vol. 56 (3). P. 340–350.
11. Holoptsev E. S., Drozdov S. N., Popov E. G. Net photosynthesis as an indicator of the ecological characteristics of biodiversity [Netto-fotosintez rasteniy kak pokazatel' ekologicheskoy kharakteristiki bioraznoobraziya]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. Seriya "Biologiya rasteniy"* [Agricultural Biology]. 2008. Vol. 3. May – June. P. 106–109.
12. Khokhrin S. N. *Korma i kormlenie zivotnykh* [Feed and feeding of animals]. St. Petersburg, Lan' Publ., 2002. 512 p.
13. Shevelukha V. S., Kovalev V. M., Gruzdev L. G. Plant growth regulators in agriculture [Regulatory rosta rasteniy v sel'skom khozyaystve]. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 1985. № 9. P. 57–65.
14. Gerhard Wagenitz. Wörterbuch der Botanik. 2. erweiterte Auflage. Hamburg: Nikol, 2008. 166 p.
15. Hans Joachim Conert. Pareys Gräserbuch. Die Gräser Deutschlands erkennen und bestimmen. Berlin: Parey, 2000. 84 p.

Поступила в редакцию 21.06.2017

АННА СЕРГЕЕВНА ОЛЬКОВА

кандидат технических наук, доцент кафедры экологии и природопользования Института химии и экологии, Вятский государственный университет (Киров, Российская Федерация)
morgan-abend@mail.ru

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ТЕСТ-ОРГАНИЗМОВ К МИНЕРАЛЬНЫМ ФОРМАМ АЗОТА

Проведено моделирование загрязнения природной воды питьевого качества минеральными формами азота (ионы аммония, нитрат-ионы, нитрит-ионы). Модельные среды тестировались с помощью *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia affinis*, *Paramecium caudatum*, тест-системы «Эколюм» для определения рядов чувствительности тест-организмов к азотному загрязнению. Показано, что 5 и 10 ПДК_{р-х} всех исследуемых форм азота не оказывали острого токсического действия на *D. magna*, но достоверно угнетали плодовитость особей спустя 24 дня опыта. В биотесте по угнетению плодовитости *C. affinis* эффект аналогичных доз нитрат- и нитрит-ионов был значительнее: наблюдали снижение показателя до 3,8 раза. Действие ионов аммония в дозах 5 и 10 ПДК для *C. affinis* оказалось летальным. В интервале доз 25–100 ПДК по действующему иону эффекты для низших ракообразных *D. magna* и *C. affinis* были летальными. Для бактерий «Эколюм» 5 и 10 ПДК нитрат- и нитрит-ионов оказывали стимулирующее действие на биолюминесценцию, и только действие ионов аммония значительно угнетало тест-функцию (III группа токсичности). Дальнейшее увеличение тестируемых доз подтвердило, что сила воздействия минеральных форм азота для «Эколюм» возрастала в ряду: $(\text{NO}_2^-) < (\text{NO}_3^-) < (\text{NH}_4^+)$. Реакция инфузорий *P. caudatum* на загрязнение водной среды ионами аммония также оказалась наиболее значительной (II группа токсичности для 5 и 10 ПДК). Построены ряды чувствительности тест-организмов при загрязнении нитрат- и нитрит-ионами: *C. affinis* → *D. magna* → *P. caudatum* → тест-система «Эколюм». При загрязнении ионами аммония соблюдается ряд: *C. affinis* → *D. magna* → тест-система «Эколюм» → *P. caudatum*.

Ключевые слова: биотестирование, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia affinis*, *Paramecium caudatum*, тест-система «Эколюм», загрязнение вод, нитрат-ионы, нитрит-ионы, ионы аммония

ВВЕДЕНИЕ

Минеральные формы азота представлены нитратами, нитритами, ионами аммония. В соответствии с требованиями глобальной системы мониторинга состояния окружающей среды (ГСМОС/GEMS) нитрит- и нитрат-ионы входят в программы обязательных наблюдений за составом питьевой воды и являются важными показателями степени загрязнения и трофического статуса природных водоемов [6].

Наиболее типичными промышленными источниками поступления минеральных форм азота в окружающую среду, в частности поверхностные воды, являются производства минеральных удобрений, а также те предприятия химической промышленности, которые используют азотную кислоту в качестве сырья. Сельское хозяйство как основной потребитель минеральных удобрений в условиях промывного режима является важным антропогенным источником поступления техногенного азота в водные объекты [4].

Авторами [1] на примере озер Ямало-Ненецкого автономного округа показано, что даже водные объекты, не имеющие прямого сброса в них сточных вод, подвергаются закислению из-за

формирования кислотных осадков под влиянием выбросов азота и серы.

В природных поверхностных и сточных водах нередко содержание минерального азота выше установленных нормативов [2]. По этой причине данные соединения наряду с фосфатами являются одними из основных причин эвтрофикации водоемов. При биотестировании природных и сточных вод, загрязненных соединениями азота, могут наблюдаться противоположные друг другу эффекты – как стимуляция, так и угнетение функций организмов, поскольку азот относится к основным биогенным элементам и его эффект закономерно подвергается инверсии. Следовательно, установление ответных реакций и рядов информативности тест-организмов может способствовать последующей интерпретации результатов биотестирования.

Целью нашей работы стало установление рядов чувствительности тест-организмов *Daphnia magna* Straus 1820, *Ceriodaphnia affinis* Liljeborg 1900, *Paramecium caudatum* Ehrenberg 1838 и тест-системы «Эколюм» (бактериальный препарат на основе *Escherichia coli* Magula 1895) к загрязнению природных вод нитрат-ионами, нитрит-ионами и ионами аммония в модельных экспериментах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для установления рядов чувствительности моделировалось загрязнение артезианской воды питьевого качества нитратом натрия, нитритом натрия и хлоридом аммония. Данные вещества были выбраны целенаправленно: после диссоциации солей токсический эффект минеральных форм азота будет превалировать над биологическим действием сопутствующих им ионов. Этот факт подтверждается установленными предельно допустимыми концентрациями (ПДК): ПДК_{р-х} нитратов – 40 мг/дм³, для нитритов и ионов аммония нормативы гораздо строже – 0,08 мг/дм³ и 0,5 мг/дм³ соответственно, тогда как допустимое содержание натрия и хлорид-ионов значительно выше (120 мг/дм³ и 350 мг/дм³ соответственно). По причине наличия ПДК_{р-х} в качестве ориентира действующих доз потребности в широком диапазоне тестируемых концентраций не было.

В первой серии экспериментов тестировались относительно невысокие дозы загрязнения, не оказывающие летального действия. Вещества вводились в воду до достижения 5 и 10 ПДК в расчете на действующий ион. Ориентировались на ПДК¹ для водоемов рыбохозяйственного назначения, поскольку дальнейшее тестирование проводили в основном на гидробионтах, а также бактериальной тест-системе «Эколюм». Контрольной средой служила питьевая вода без добавок.

В качестве биотестов были выбраны наиболее распространенные в природоохранных лабораториях методики и соответствующие им тест-организмы. Биотестирование на низших ракообразных *D. magna* и *C. affinis* предполагает определение острой токсичности по показателю гибели особей и хронической токсичности по плодовитости по сравнению с контролем². Дафний в процессе эксперимента ежедневно кормили суспензией водорослей *Scenedesmus quadricauda*, контролировали уровень pH (7,0–8,5 ед. pH) и растворенного кислорода (не менее 6 мг/дм³) контрольной и тестируемых сред. Оптимизация растворов по этим параметрам не требовалась.

В биотесте с использованием *Paramecium caudatum* устанавливают три группы токсичности в

зависимости от степени угнетения хемотаксической реакции инфузорий³. Биотест с использованием бактериальной тест-системы «Эколюм» относится к биолюминесцентным методам: результаты анализа также классифицируются на три группы по величине угнетения биолюминесценции препарата «Эколюм»⁴.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Низшие ракообразные *D. magna* и *C. affinis* различались по чувствительности к тестируемым веществам, наиболее значительно в отношении загрязнения ионами аммония. Для цериодафний запланированные изначально дозы в 5 и 10 ПДК оказались летальными, поэтому в части опыта с внесением в воду ионов (NH₄⁺) для данных организмов концентрации уменьшили до 1 и 2,5 ПДК (табл. 1, 2).

Реакция *D. magna* на загрязнение минеральными формами азота в нелетальных дозах ярче всего отражается на показателе плодовитости. Несмотря на отнесение азота к биогенным элементам, загрязнение его минеральными формами в большинстве случаев угнетало способность рачков к размножению (см. табл. 1). Нитрат-ионы оказывали наименьшее воздействие: доза в 5 ПДК угнетала плодовитость, но различия с контролем оказались не достоверны. На втором месте по силе воздействия оказались нитрит-ионы, снизившие показатель в 2,6 (5 ПДК) и 2,2 (10 ПДК) раза. Максимальное же подавление размножения *D. magna* вызвали добавки ионов аммония.

Кроме смертности и плодовитости *D. magna* за 24 дня эксперимента учитывали количество абортивных яиц и мертворожденной молоди. Эти явления не носили массовый характер, поэтому число фактов приводится в целом на вариант (сумма по трем стаканам). Количество мертвой молоди было единичным во всех вариантах. Без оценки достоверности различий отметим, что максимальное количество абортивных яиц отмечено при воздействии ионами (NH₄⁺).

У цериодафний учитывали только рекомендованные методикой показатели (см. табл. 2).

Таблица 1
Реакции *D. magna* на загрязнение вод нитрат-, нитрит-ионами и ионами аммония

Показатели	Вариант						
	Контроль	Нитрат-ионы (NO ₃ ⁻)		Нитрит-ионы (NO ₂ ⁻)		Ионы аммония (NH ₄ ⁺)	
		5 ПДК	10 ПДК	5 ПДК	10 ПДК	5 ПДК	10 ПДК
Смертность, % к контролю**	0	5	5	7,5	0	2,5	5
Плодовитость, шт./ 1 самку	9,3 ± 0,7	7,3 ± 1,1	5,7 ± 0,1*	3,6 ± 1,1*	4,2 ± 0,1*	2,9 ± 0,5*	2,1 ± 0,2*
Абортивные яйца, шт./вариант	0	5	1	8	6	4	12
Мертворожденные особи, шт./ вариант	0	1	4	0	1	1	0

Примечание. * – различия достоверны в сравнении с контролем, ** – погрешность в пределах норматива методики.

Таблица 2
Реакции *C. affinis* на загрязнение вод нитрат-, нитрит-ионами и ионами аммония

Показатели	Вариант						
	Контроль	Нитрат-ионы (NO ₃ ⁻)		Нитрит-ионы (NO ₂ ⁻)		Ионы аммония (NH ₄ ⁺)	
		5 ПДК	10 ПДК	5 ПДК	10 ПДК	2,5 ПДК	1 ПДК
Смертность, % к контролю**	0	10	0	0	0	10	20
Плодовитость, шт./1 самку	25,3 ± 3,4	6,7 ± 2,2*	8,3 ± 3,5*	13,3 ± 5,7*	12,7 ± 5,9*	14,6 ± 4,3*	24,7 ± 8,0

Примечание. * – различия достоверны в сравнении с контролем, ** – погрешность в пределах норматива методики.

Культура *C. affinis* оказалась чувствительнее ко всем формам азота. Про наибольший эффект ионов аммония сказано выше. Сравнивая действие 1 и 2,5 ПДК (NH₄⁺), отметим, что, допустимая концентрация действительно не оказывает эффекта по показателю плодовитости, но по смертности взрослых особей достигнут критический предел для опыта на хроническую токсичность – 20 %. Незначительное повышение дозы ионов аммония до 2,5 ПДК привело к снижению размножения в 1,7 раза ($p < 0,05$), но смертность была на уровне случайной – 10 %.

При сравнении действия нитрит-ионов и нитрат-ионов приходим к заключению, что в отличие от *D. magna*, на *C. affinis* больший угнетающий эффект оказывают нитрат-ионы. Плодовитость в ответ на (NO₃⁻) снижается в 3,8 (5 ПДК) и 3,1 (10 ПДК) раза, тогда как при воздействии (NO₂⁻) примерно в 2 раза (без значимых отличий между дозами).

Анализ вышеизложенных фактов свидетельствует о высокой чувствительности *C. affinis* к минеральным формам азота. В литературе имеются сведения о целесообразности использования *C. affinis* для контроля азотного загрязнения, что объясняется принадлежностью этих рачков к олиготрофным организмам⁵. Другие исследователи рекомендуют комбинировать биотесты на *C. affinis* и *D. magna* в зависимости от сезона года: в весенне-летний период использовать *C. affinis*, в осенне-зимний – *D. magna*, что связано с особенностью реакции этих ракообразных к составу вод, свойственному разным сезонам года [3]. Эту гипотезу в отношении загрязнения вод минеральными формами азота еще предстоит доказать или опровергнуть.

Модельные растворы с добавками нелетальных для низших ракообразных доз далее

тестировались с помощью экспресс-биотестов (табл. 3, 4). Инфузории и бактерии тест-системы «Эколюм» рекомендованы авторами совместно с цеериодафниями для биотестирования речных и очищенных вод [5].

Для бактерий «Эколюм» сила воздействия минеральных форм азота возрастала в ряду: (NO₂⁻) < (NO₃⁻) < (NH₄⁺). Причем воздействие нитрат- и нитрит-ионов стимулировало биолюминесценцию бактерий. Такие эффекты крайне сложно интерпретировать при биотестировании нативных сред. Именно поэтому необходимо обращать внимание на ответные реакции нескольких организмов, оперируя фактами о чувствительности каждого из них.

По классификации индексов токсичности для тест-системы «Эколюм» воздействие нитрит- и нитрат-ионов характеризовалось I группой токсичности (пробы нетоксичны), а ионов аммония – III группой токсичности (пробы сильно токсичны).

Как и для других организмов, реакция инфузорий *P. caudatum* на загрязнение водной среды ионами аммония оказалась наиболее значительной (см. табл. 4).

Отличительной особенностью инфузорий стало то, что невысокие дозы нитрат- и нитрит-ионов, нелетальные для низших ракообразных, оказывали на простейших эффект стимуляции их хемотаксиса. Объяснением этому факту является тяготение инфузорий в естественных местообитаниях к водоемам с высоким индексом сапробности⁶. Угнетение тест-функции вызвала добавка соли аммония, но реакция оказалась слабее, чем у бактериальной тест-системы «Эколюм»: по индексам токсичности модельные пробы относятся ко II группе токсичности из

Таблица 3
Ответные реакции бактериальной тест-системы «Эколюм» на минеральные формы азота

Концентрация действующего вещества (ПДК)	Вариант		
	Нитрат-ионы (NO ₃ ⁻)	Нитрит-ионы (NO ₂ ⁻)	Ионы аммония (NH ₄ ⁺)
5	(-2,3) ± 1,1 I группа	(-155,2) ± 8,8 I группа	66,1 ± 1,9 III группа
10	(-15,3) ± 5,7 I группа	(-181,3) ± 10,8 I группа	70,9 ± 2,3 III группа

Таблица 4

Ответные реакции *P. caudatum* на минеральные формы азота

Концентрация действующего вещества (ПДК)	Вариант		
	Нитрат-ионы (NO ₃ ⁻)	Нитрит-ионы (NO ₂ ⁻)	Ионы аммония (NH ₄ ⁺)
5	(-0,21) ± 0,08 I группа	(-0,16) ± 0,05 I группа	0,44 ± 0,02 II группа
10	(-0,29) ± 0,03 I группа	(-0,11) ± 0,04 I группа	0,53 ± 0,03 II группа

Таблица 5

Ответные реакции тест-организмов на дозы минерального азота в интервале от 25 до 100 ПДК по действующему иону

Вариант	Нитрат-ионы (NO ₃ ⁻), ПДК			Нитрит-ионы (NO ₂ ⁻), ПДК			Ионы аммония (NH ₄ ⁺), ПДК		
	25	50	100	25	50	100	25	50	100
Смертность <i>D. magna</i> , %	66,7	100 (5 ч.)	100 (1 ч.)	100 (3 ч.)	100 (0,5 ч.)	100 (0,25 ч.)	100 (2 ч.)	100 (0,25 ч.)	100 (10 мин.)
Смертность <i>C. affinis</i> , %	100 (3 ч.)	100 (1 ч.)	100 (0,25 ч.)	100 (5 ч.)	100 (2 ч.)	100 (1 ч.)	100 (15 мин.)	100 (10 мин.)	100 (5 мин.)
Индекс Т по «Эколюм», у. е.	0 (-44,5 ± 8,4) I группа	0 (-112,9 ± 12,8) I группа	0 (-113,9 ± 10,3) I группа	7,8 ± 1,6 I группа	8,6 ± 1,7 I группа	13,1 ± 1,5 I группа	60,4 ± 4,0 III группа	69,1 ± 5,3 III группа	60,7 ± 6,6 III группа
Индекс Т <i>P. caudatum</i> , у. е.	0 (-0,35 ± 0,15) I группа	0,15 ± 0,05 I группа	0,34 ± 0,08 I группа	0 (-0,40 ± 0,1) I группа	0,1 ± 0,02 I группа	0,20 ± 0,05 I группа	0,61 ± 0,1 II группа	0,75 ± 0,09 III группа	0,77 ± 0,2 III группа

трех возможных – «умеренная степень токсичности».

Дальнейший поиск доз, летальных для низших ракообразных, а также тестирование этих растворов с помощью экспресс-биотестов подтвердили наметившийся ряд чувствительности (табл. 5).

Биотестирование модельных растворов с добавками минеральных форм азота в интервале от 25 до 100 ПДК по действующему иону показало, что для низших ракообразных *D. magna* и *C. affinis* такие дозы являются в большинстве случаев летальными. Только при содержании в воде 25 ПДК нитрат-ионов несколько особей *D. magna* остались живы спустя 96 часов эксперимента. В остальных опытных вариантах варьировало время наступления 100%-й гибели рачков, которое закономерно сокращалось в ответ на увеличение концентрации действующих веществ.

Анализ времени гибели ракообразных с учетом вышеописанных данных подтверждает наибольшую чувствительность *C. affinis* к загрязнению минеральным азотом по сравнению с *D. magna*. Тест-организмы, используемые в экспресс-биотестах, оказались устойчивее к воздействию минеральных форм азота.

Биолюминесценция бактерий возрастала в ответ на увеличивающуюся концентрацию нитрат-ионов. При увеличении добавки нитрат-ионов до 150 и 200 ПДК стимуляция сохранилась. Этот эффект был подтвержден и при моделировании загрязнения дистиллированной воды (в основном эксперименте для всех тест-орга-

низмов использовалась артезианская вода питьевого качества). Отметим, что аналогичные концентрации (NO₃⁻) в дистиллированной воде вызывали еще более усиленную стимуляцию биолюминесценции. Например, индекс токсичности Т для варианта 100 ПДК в дистиллированной воде был равен (-244,6) ± 27,7, а в питьевой воде (-113,9) ± 10,3.

По сравнению с бактериальной тест-системой «Эколюм» инфузории оказались чувствительнее к нитрат-ионам. Начиная с дозы в 50 ПДК наблюдался рост положительных индексов Т, свидетельствующий об угнетении хемотаксиса простейших.

Реакция на нитрит-ионы у инфузорий и бактерий «Эколюм» оказалась схожей. Наблюдался закономерный рост индексов токсичности, однако модельные пробы с добавками 25–100 ПДК относились к I группе токсичности. Дальнейшее увеличение тестируемых концентраций до 150 и 200 ПДК закономерно увеличило токсичность до II группы токсичности для «Эколюм» (24,9 ± 7,1 и 26,0 ± 2,5 соответственно). В биотесте по хемотаксису инфузорий II группа была достигнута только при 200 ПДК (0,44 ± 0,06).

Максимальное угнетение тест-функций наблюдалось при тестировании растворов с ионами аммония. Основная часть проб была отнесена к III группе токсичности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты показали, что диагностика загрязнения природных вод минеральными формами азота должна проводиться

с учетом инверсии ответных реакций тест-организмов. Низшие ракообразные выгодно отличаются от экспресс-биотестов возможностью исследования отсроченных эффектов – изменения плодовитости особей, находящихся под воздействием. В случае диагностики техногенного поступления биогенных элементов в окружающую среду такие эффекты проявляются чаще всего. Летальные эффекты, к счастью, для природных вод остаются редкостью благодаря значительному разбавлению сточных и ливневых вод природной составляющей.

В результате двух серий экспериментов, в которых ориентировались, во-первых, на нелетальные дозы для низших ракообразных, во-вторых,

на летальные концентрации для них, удалось построить следующие ряды чувствительности организмов к загрязнению вод минеральными формами азота:

1) при загрязнении нитрат- и нитрит-ионами соблюдается ряд

C. affinis → *D. magna* → *P. caudatum* → тест-система «Эколюм»;

2) при загрязнении ионами аммония следующий ряд чувствительности тест-организмов:

C. affinis → *D. magna* → тест-система «Эколюм» → *P. caudatum*.

Эксперименты будут продолжены для выяснения эффектов совместного действия минеральных форм азота.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Приказ Росрыболовства от 18.01.2010 № 20 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения».

² ФР 1.39.2007.03222. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. М.: Акварос, 2007. 48 с.; ФР 1.39.2007.03221. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости периодафний. М.: Акварос, 2007. 54 с.

³ ФР 1.39.2015.19242. ПНД Ф Т 16.2:2.2-98 (изд. 2015 г.). Методика определения токсичности проб природных, питьевых, хозяйственно-питьевых, хозяйственно-бытовых сточных, очищенных сточных, сточных, талых, технологических вод экспресс-методом с применением прибора серии «Биотестер». СПб.: ООО «СПЕКТР-М», 2015. 21 с.

⁴ ПНДФ Т 14.1:2:3:4.11-04. Т.16.1:2:3:3.8-04. Методика определения интегральной токсичности поверхностных, в том числе морских, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных экстрактов почв, отходов, осадков сточных вод по изменению бактериальной биолюминесценции тест-системой «Эколюм». М.: ООО «Нера-С», 2010. 30 с.

⁵ Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 320 с.

⁶ Там же.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агбалян Е. В., Хорошавин В. Ю., Шинкарук В. Е. Оценка устойчивости озерных экосистем Ямало-Ненецкого автономного округа к кислотным выпадениям // Вестник Тюменского государственного университета. 2015. Т. 1. № 1 (1). С. 45–54.
2. Ашихмина Т. Я., Дабах Е. В., Кантор Г. Я., Лемешко А. П., Скугорева С. Г., Адамович Т. А. Изучение состояния природного комплекса в зоне влияния Кирово-Чепецкого химического комбината // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 18–26.
3. Нефедова С. А., Коровушкин А. А., Минин Д. Г., Зутова Л. Б., Ипатов И. А. К вопросу выбора чувствительных гидробионтов для биотестирования воды в лабораторных производственных и полевых условиях // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 3. С. 14–20.
4. Соколов О. А., Семенов В. М., Агаев В. А. Нитраты в окружающей среде. Пушкино: Отдел научно-технической информации Научного центра биологических исследований АН СССР, 1990. 316 с.
5. Щеголькова Н. М., Козлов М. Н., Данилович Д. А., Канцера Т. А. Сравнительная оценка методов биотестирования речных и очищенных вод // Вода и экология: проблемы и решения. 2001. № 2 (7). С. 2–8.
6. Gallo way J. N. Acid deposition: perspectives in time and space // Water, Air and Soil Pollut. 1995. Vol. 85. P. 15–24.

Olkova A. S., Vyatka State University (Kirov, Russian Federation)

SENSITIVITY OF TEST-ORGANISMS TO MINERAL NITROGEN FORMS

Modeling of the natural drinking water pollution with mineral forms of nitrogen (ammonium ions, nitrate ions, nitrite ions) was carried out. The modeled waters were tested using *D. magna*, *C. affinis*, *P. caudatum*, the “Ecolum” test system to determine the series of sensitivity of test-organisms to nitrogen contamination. It is shown that 5 and 10 MPC of all nitrogen forms studied did not exert acute toxic effect on *D. magna*, but significantly inhibited the fecundity of individuals after 24 days of the experiment. In the bioassay on the oppression of the fertility of *C. affinis*, the effect of similar doses of nitrate and nitrite ions was more significant: a decrease in the index up to 3,8 times was observed. The effect of ammonium ions at doses of 5 and 10 MPC for *C. affinis* was lethal. In the dose range of 25–100 MPC, the effects for the lower crustaceans *D. magna* and *C. affinis* were lethal according to the

acting ion. For bacteria “Ecolum” 5 and 10 MPC, nitrate and nitrite ions exerted a stimulating effect on the bioluminescence, and only the action of ammonium ions significantly inhibited the test function (group III toxicity). A further increase in the test doses confirmed that the strength of the effect of the mineral forms of nitrogen for “Ecolum” increased in the series: $(\text{NO}_2^-) < (\text{NO}_3^-) < (\text{NH}_4^+)$. The reaction of infusorians of *P. caudatum* to the contamination of the aquatic environment with ammonium ions was also very significant (group II of toxicity for 5 and 10 MPC). The series of sensitivity of test organisms for contamination of nitrate and nitrite by ions are constructed: *C. affinis* → *D. magna* → *P. caudatum* → “Ecolum” test-system. When contaminated with ammonium ions, the following series is observed: *C. affinis* → *D. magna* → Test-system “Ecolum” → *P. caudatum*.

Key words: bioassay, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia affinis*, *Paramecium caudatum*, test-system “Ecolum”, water pollution, nitrate ions, nitrite ions, ammonium ions

REFERENCES

1. Agbalyan E. V., Horoshavin V. Yu., Shinkaruk V. E. Estimation of the stability of the lake ecosystems of the Yamal-Nenets Autonomous District to acid deposition [Otsenka ustoychivosti ozernykh ekosistem Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga k kislotnym vypadeniyam]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. Vol. 1. № 1 (1). P. 45–54.
2. Ashihmina T. Ya., Dabah E. V., Kantor G. Ya., Lemeshko A. P., Skugoreva S. G., Adamovich T. A. Study of the state of the natural complex in the zone of influence of the Kirovo-Chepetsk chemical plant [Izuchenie sostoyaniya prirodnogo kompleksa v zone vliyaniya Kirovo-Chepetskogo khimicheskogo kombinata]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2010. № 3. P. 18–26.
3. Nefedova S. A., Korovushkin A. A., Minin D. G., Zutova L. B., Ipatov I. A. On the selection of test-sensitive hydrobionts for biotesting water in laboratory production and field conditions [K voprosu vybora test-chuvstvitel'nykh gidrobiontov dlya biotestirovaniya vody v laboratornykh proizvodstvennykh i polevykh usloviyakh]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2014. № 3. P. 14–20.
4. Sokolov O. A., Semenov V. M., Agaev V. A. *Nitraty v okruzhayushchey srede* [Nitrates in the environment]. Puschino, Otdel nauchno-tehnicheskoy informatsii Nauchnogo tsentra biologicheskikh issledovaniy AN SSSR Publ., 1990. 316 p.
5. Schegolkova N. M., Kozlov M. N., Danilovich D. A., Kantserova T. A. Comparative assessment of methods for biotesting river and treated waters [Sravnitel'naya otsenka metodov biotestirovaniya rechnykh i ochishchennykh vod]. *Voda i ekologiya: problemy i resheniya*. 2001. № 2 (7). P. 2–8.
6. Galloway J. N. Acid deposition: perspectives in time and space. *Water, Air and Soil Pollut.* 1995. Vol. 85. P. 15–24.

Поступила в редакцию 16.05.2017

УДК 811.161.1

ТАМАРА ЮРЬЕВНА ДЬЯЧКОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
tdyachkova@mail.ru

Рец. на кн.: Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря : (полевой атлас) / Е. Ф. Марковская [и др.] ; Мин-во образования и науки Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. образования Петрозавод. гос. ун-т. – Петрозаводск : Издательство ПетрГУ, 2016. – 191, [1] с. : ил.

Растительный покров приливно-отливной зоны северных морей – одна из важнейших составляющих биоразнообразия Арктики. Он сформирован видами и сообществами, обладающими специфическими характеристиками, позволяющими им произрастать в зоне контакта моря и суши. Инвентаризация флоры и изучение биологии доминантных и широко распространенных видов растений и лишайников баренцевоморского побережья Кольского п-ова послужили материалом для написания коллективом авторов из Петрозаводского госуниверситета и Кольского научного центра РАН полевого атласа «Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря», изданного в Издательстве ПетрГУ.

При составлении атласа проанализирован очень большой объем материала, полученного авторами в ходе полевых исследований приморской растительности и лишайников побережья Баренцева моря в окрестностях пос. Дальние Зеленцы (губы Зеленецкая, Ярнышная и Прибойная) в 2009 и 2013 годах. При составлении атласа также были использованы архивные материалы и литературные данные, фонды гербариев БИН РАН (LE), Петрозаводского госуниверситета (PTZ), Ботанического музея г. Осло (O), Государственного гербария г. Лейдена (L).

Изучены основные экотопы, эколого-биологические особенности доминантных и широко распространенных видов макрофитных водорослей, сосудистых растений и эпилитных лишайников, обитающих на приливно-отливной зоне побережья.

Атлас состоит из предисловия, 4 глав, глоссария, списка литературы и алфавитного указателя латинских и русских названий видов водорослей, сосудистых растений и лишайников.

В главе 1 «Район и методы исследования» приведены характеристика обследованных экотопов (рельеф, гранулометрический и химичес-

кий состав субстрата, основные типы сообществ) и методы исследования отдельно водорослей, сосудистых растений и лишайников.

В главе 2 «Водоросли» общая характеристика включает фитогеографическую характеристику флоры водорослей, фенологический календарь и описание основных типов структуры слоевища (нитчатой, разноритчатой и пластинчатой). В разделе по характеристике основных представителей даны особенности морфологии слоевища, экологии и ареала каждого вида водорослей из трех отделов – Зеленые водоросли (23 вида), Бурые водоросли (28 видов), Красные водоросли (25 видов).

В главе 3 «Сосудистые растения» в общей части приводится характеристика приморской флоры Баренцева моря и особенности выделенных трех групп биотопов приливно-отливной зоны. Здесь же дана характеристика жизненных форм сосудистых растений, произрастающих в этих биотопах, и их экологические группы. Детальные описания биологии касаются 42 видов сосудистых растений.

Еще одной наиинтереснейшей группе биоты приморских местообитаний – эпилитным лишайникам посвящена глава 4. В ней, так же как и в предыдущих главах, в первом разделе дана общая характеристика лишайников, обитающих в пределах супралиторали, литорали и сублиторали, во втором разделе – описания биологии 29 видов. Для каждого вида приведены особенности структуры слоевища, экологические условия произрастания, географическое распространение.

Атлас отличает продуманный методический подход авторов. Главы, посвященные описанию основных изученных групп биоты, одинаково структурированы: сначала дана общая характеристика группы, затем биология основных доминантных и широко распространенных видов. При описании соблюдается единый традиционный

план, включающий систематику, морфологию, экологию и географию вида; для видов, имеющих большое практическое значение, указываются области их применения.

Далее в атласе, что тоже хотелось бы отметить в качестве достоинства данного издания, помещен глоссарий, включающий основные термины, используемые в тексте. Это позволяет читателям, не очень владеющим ботанической терминологией, а также специалистам-биологам и экологам других научных направлений пополнить свои знания о растениях и лишайниках таких особых природных экотопов, как приливно-отливная зона морей.

Авторам удалось изложить материал доступно для читателя. Облегчает знакомство с основными представителями приморских местообитаний и размещенный в конце атласа алфавитный указатель латинских и русских названий представленных в нем видов.

В атласе даны иллюстрации высокого качества, что очень важно при знакомстве и детальном изучении любых биологических объектов, позволяя правильно их определить и провести ботанический анализ.

Особо нужно отметить и общий дизайн книги, который включает оригинальное оформление обложки книги и каждой страницы с иллюстративным представлением положения вида на приливно-отливной зоне, удачно подобранным фотоматериалом, что делает книгу современным академическим изданием.

В заключение подчеркнем, что данный атлас высокопрофессионального коллектива авторов представляет собой уникальное издание, которое может быть и учебным пособием для студентов и школьников, и руководством к изучению приморской растительности, и может представлять интерес для более широкого круга специалистов в области экологии и биологии, а также для всех любителей природы.

Поступила в редакцию 05.09.2017



8 июля 2017 года исполнилось 60 лет доктору сельскохозяйственных наук, доценту, профессору кафедры технологии и организации лесного комплекса Института лесных, горных и строительных наук Петрозаводского государственного университета *Ольге Ивановне Гавриловой*.

ОЛЬГА ИВАНОВНА ГАВРИЛОВА

К 60-летию со дня рождения

О. И. Гаврилова родилась в г. Петрозаводске. После окончания средней школы № 35 поступила на лесоинженерный факультет Петрозаводского государственного университета (специальность «Лесное и лесопарковое хозяйство»). В 1979 году по окончании университета получила диплом с отличием инженера лесного хозяйства. По распределению работала в Институте леса КарНЦ РАН, затем 9 лет инженером в Петрозаводском мехлесхозе. В 1993 году окончила аспирантуру при Санкт-Петербургской лесотехнической академии (диплом кандидата сельскохозяйственных наук) и начала работать на кафедре лесного хозяйства лесоинженерного факультета Петрозаводского государственного университета. Пройшла годичную стажировку на лесном факультете в г. Йозсуу (Финляндия). В 2012 году защитила докторскую диссертацию на тему «Лесовосстановление вырубок и продуктивность лесных культур хвойных пород Республики Карелия» в Северном (Арктическом) федеральном университете имени М. В. Ломоносова (г. Архангельск). С 2014 по 2017 год возглавляла кафедру лесного хозяйства и ландшафтной архитектуры.

Научные интересы Ольги Ивановны связаны с закономерностью роста сеянцев и саженцев, моделированием роста хвойных пород, биоэкологическими основами создания лесных культур, опытом выращивания лесных культур в Республике Карелия. Она читает следующие курсы: «Лесные культуры, лесное семеноводство, лесные питомники», «Лесомелиорация ландшафтов», «Цветоводство», «Озеленение интерьеров». Ею написаны более 120 статей, 10 учебных и учебно-методических пособий.

О. И. Гаврилова награждена Почетной грамотой Министерства образования и науки Российской Федерации, знаком «Почетный работник высшего профессионального образования Российской Федерации».

Поздравляем Ольгу Ивановну с юбилеем, желаем здоровья и успехов в научно-педагогической деятельности!



12 сентября 2017 года исполнилось 70 лет доктору биологических наук, члену-корреспонденту РАН, профессору кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета *Ивану Тарасовичу Кищенко*.

ИВАН ТАРАСОВИЧ КИЩЕНКО

К 70-летию со дня рождения

И. Т. Кищенко родился в г. Пудожье. В 1971 году окончил с отличием ПетрГУ и начал работать в должности инженера-лесопатолога в Суоярвском мехлесхозе Министерства лесного хозяйства КАССР, а затем в должности старшего инженера. В 1973 году поступил в аспирантуру Института леса Карельского филиала АН СССР по специальности «экология». С 1976 по 1984 год работал младшим научным сотрудником в Институте леса. В 1981 году защитил кандидатскую диссертацию на тему «Сезонный рост сосны в южной Карелии в связи с экологическими факторами», в 2000 году – докторскую «Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии». С 1985 года – доцент, а с 2001 года – профессор кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета.

И. Т. Кищенко опубликовал более 200 научно-педагогических работ, в том числе около 20 монографий и учебников, 40 статей в рецензируемых журналах, имеет 3 авторских свидетельства на изобретения. Трём учебным пособиям присвоены грифы УМО по классическому университетскому образованию Министерства образования и науки РФ. Под его руководством защищены 2 кандидатских и 1 докторская диссертации.

Область научных интересов Ивана Тарасовича: экология, интродукция, дендрофлора. Его исследования внесли значительный вклад в теорию и практику интродукции растений, лесного и садово-паркового хозяйства. Он руководитель трех российских и внутривузовских грантов, принимает активное участие в научных республиканских, российских и международных конференциях.

И. Т. Кищенко – заслуженный деятель науки Республики Карелия, член-корреспондент РАН. Награжден медалью им. Н. И. Вавилова РАН, а также нагрудным знаком «Почетный работник высшей школы РФ».

Поздравляем Ивана Тарасовича с юбилеем, желаем здоровья и дальнейших профессиональных успехов!

Региональная конференция

«НОВЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВЕ ПРОДУКЦИИ ЖИВОТНОВОДСТВА, РАСТЕНИЕВОДСТВА И РЫБОВОДСТВА»



1 ноября 2017 года планируется проведение региональной конференции «Новые технологии в селекции и производстве продукции животноводства, растениеводства и рыбоводства», посвященной 95-летию со дня рождения основателя кафедры зоотехнии Петрозаводского государственного университета Екатерины Петровны Кармановой и 95-летию основателя кафедры агрономии Петрозаводского государственного университета Милиции Михайловны Изергиной, а также 65-летию кафедр.

Участники

Для участия в конференции приглашаются преподаватели, научные сотрудники, аспиранты, зарубежные специалисты.

Контакты

Анатолий Ефремович Болгов,
заведующий кафедрой зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства

bolg@petrsu.ru



МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
МИНИСТЕРСТВО ПО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЮ И ЭКОЛОГИИ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
МИНИСТЕРСТВО ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ФИНЛЯНДИИ
АГЕНТСТВО ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ШВЕЦИИ
АССОЦИАЦИЯ ЗЕЛЕННОГО ПОЯСА ЕВРОПЫ
БАРЕНЦ-ОТДЕЛЕНИЕ WWF РОССИИ (ВСЕМИРНЫЙ ФОНД ПРИРОДЫ)

Европейский Север является обширным регионом с ярко выраженными климатическими, географическими и социальными особенностями, с уникальными природными комплексами и историко-культурным и ресурсным потенциалом. На протяжении многих лет странами и регионами Европейского Севера ведется планомерная работа по формированию системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на основе сложившихся межрегиональных и межгосударственных отношений. В основу этой системы положены зеленые пояса (меридианы), объединяющие ООПТ в единую систему.

Одним из наиболее значимых событий в процессе формирования системы ООПТ Европейского Севера было подписание 17 февраля 2010 года Меморандума о взаимопонимании между Министерством окружающей среды Королевства Норвегия, Министерством окружающей среды Финляндской Республики и Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации о сотрудничестве в области развития Зеленого пояса Фенноскандии (ЗПФ). Этот документ придал новый импульс развитию не только самого ЗПФ, но и всей природоохранной деятельности, что, в частности, проявилось в увеличении количества международных проектов.

Учитывая большой интерес со стороны науки, власти, бизнеса и некоммерческого сектора к проблеме развития системы ООПТ на Европейском Севере, было решено провести в рамках объявленного в Российской Федерации Года ООПТ, охраны природы и экологии международную научно-практическую конференцию **«Международная и межрегиональная сопряженность охраняемых природных территорий Европейского Севера» 13–17 ноября 2017 года в Петрозаводске на базе Карельского научного центра РАН.**

Цель конференции – предложить участникам обсудить возможности развития системы ООПТ Европейского Севера не только с точки зрения сохранения их уникальных природных комплексов (биоразнообразия), но и с учетом их роли в устойчивом развитии и решении социально-экономических проблем северных территорий. Планируется, что отдельное внимание на конференции будет уделено обсуждению возможностей развития экологических инноваций, экосистемных услуг с привлечением современных технологий, более эффективного использования для этого научно-исследовательского потенциала регионов Европейского Севера.

Подробнее: <http://conf.krc.karelia.ru/index.php/protect/protect2017>



Международная конференция YOUNG BIOLOGISTS SCIENCE WEEK – 2017

Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук

20–25 ноября 2017

Целью конференции является организация на территории Северо-Запада России современной междисциплинарной флагманской научной площадки для повышения уровня информационного обмена в области рационального природопользования и наук о жизни. Для участия в конференции мы приглашаем молодых ученых, аспирантов и студентов из ведущих научных центров, научно-исследовательских институтов и учреждений высшего профессионального образования Российской Федерации и других стран.

На конференции будут обсуждаться проблемы биоразнообразия, рационального природопользования и охраны окружающей среды, глобальные и региональные вопросы восстановления и сохранения популяций редких и исчезающих видов растительного и животного мира, закономерности функционирования и динамика живых систем в условиях Европейского Севера, современные методы и подходы при проведении комплексных исследований в области экологии, этологии, физиологии, морфологии, паразитологии, экологической биохимии и генетики, а также некоторые вопросы биомедицины.

Направления работы конференции

1. Комплексные исследования механизмов и закономерностей устойчивости, функционирования и динамики живых систем (популяций, видов, сообществ, экосистем): экология, этология, физиология, морфология, паразитология, экологическая биохимия и генетика.
2. Глобальные и региональные вопросы сохранения биоразнообразия, рационального природопользования и охраны окружающей среды; восстановление и сохранение популяций редких и исчезающих видов растительного и животного мира; разработка научных основ воспроизводства естественных популяций животных и растений.
3. Биотехнологический потенциал объектов животного и растительного мира северных широт; разработка технологий безотходной переработки водорослей, рыбы и морских беспозвоночных.
4. Изучение взаимосвязи генетических и средовых факторов в формировании этиологии и патогенезе мультифакторных заболеваний человека, здоровье нации.

Организаторы

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

СОВЕТ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ

ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА

РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Контактная информация: Институт биологии Карельского научного центра РАН

Сайт <http://ib.krc.karelia.ru/>

УВАЖАЕМЫЕ КОЛЛЕГИ!

Представляемые рукописи должны соответствовать тематике журнала и содержать материалы, не опубликованные ранее в других изданиях.

Статья предоставляется в распечатанном виде на бумаге формата А4 (в двух экземплярах) и в электронном виде. Печатная версия статьи подписывается всеми авторами.

Объем оригинальной и обзорной статьи не должен превышать один печатный лист. Статья набирается в текстовом редакторе Microsoft Word и сохраняется с расширением.doc. **Поля:** верхнее и нижнее – 2 см, правое и левое – 3 см. Абзацный отступ – 0,5 см. **Шрифт:** Times New Roman, размер – 14 пунктов, список литературы – 12 пт, межстрочный интервал – полуторный. Нумерация страниц – справа внизу страницы.

Статья должна состоять из следующих элементов:

УДК (индекс Универсальной десятичной классификации) в левом верхнем углу.

Сведения об авторе: имя, отчество, фамилия автора(ов) полностью прописными буквами; ученая степень и звание; место работы: должность, кафедра, факультет, вуз, город, страна; электронный адрес, а также контактный телефон и почтовый адрес.

Название статьи жирным шрифтом прописными буквами.

Аннотация (объем от 120 до 250 слов) является кратким резюме большей по объему работы. Аннотация может публиковаться самостоятельно и, следовательно, должна быть понятной без обращения к самой публикации. Она является основным источником информации в отечественных и зарубежных информационных системах и базах данных, индексирующих журнал. Структура аннотации должна повторять структуру статьи и включать введение, цели и задачи, методы, результаты, заключение (выводы). Результаты работы описывают предельно точно и информативно. Приводятся основные теоретические и экспериментальные результаты, фактические данные, обнаруженные взаимосвязи и закономерности. Выводы могут сопровождаться рекоменда-

циями, оценками, предложениями, гипотезами, описанными в статье. Сведения, содержащиеся в заглавии статьи, не должны повторяться в тексте аннотации. Следует избегать лишних фраз (например, «автор статьи рассматривает...»), не включать несущественные детали, применять значимые слова из текста статьи. Исторические справки, если они не составляют основное содержание документа, описание ранее опубликованных работ и общеизвестные положения в аннотации не приводятся. В тексте аннотации следует употреблять синтаксические конструкции, свойственные языку научных и технических документов, избегать сложных грамматических конструкций. Аннотация предназначена для компетентной аудитории, включая международную, поэтому можно использовать техническую (специальную) терминологию дисциплины. Текст аннотации должен быть связным с использованием слов «следовательно», «более того», «например», «в результате» и т. д. («consequently», «moreover», «for example», «the benefits of this study», «as a result» etc.), либо разрозненные излагаемые положения должны логично вытекать один из другого. Необходимо использовать активный, а не пассивный залог (“The study tested”, но не “It was tested in this study”).

Ключевые слова – от 3 до 8 слов (или словосочетаний, несущих в тексте основную смысловую нагрузку).

Список литературы должен быть представлен на отдельных листах в 2 вариантах:

1) на русском языке в соответствии с ГОСТ 7.1–84 «Библиографическое описание документа. Общие требования и правила составления». Цитируемая в статье литература (автор, название, место, издательство, год издания и страницы (от и до или общее количество)) приводится в алфавитном порядке, сначала отечественные, затем зарубежные авторы;

2) список литературы должен быть записан на языке оригинала латинскими буквами (References). Если русскоязычная статья была переведена на английский язык и опубликована

в английской версии, то необходимо указывать ссылку из переводного источника. Как правило, библиографические описания российских публикаций составляются в следующей последовательности: авторы (транслитерация), перевод названия статьи на английский язык, название статьи в транслитерированном варианте в квадратных скобках, название источника (транслитерация, курсив), выходные данные с обозначениями на английском языке.

В тексте статьи ссылка дается в квадратных скобках, через точку с запятой – цитируемая страница, если это необходимо.

Примечания (в том числе архивные и другие источники) даются в виде концевых сносок.

На **английский язык** необходимо перевести ФИО автора(ов), место работы, город, страну; название статьи (оформляется прописными буквами и не содержит артиклей), аннотацию и ключевые слова и разместить данные после списка литературы перед References.

Таблицы – каждая печатается на отдельной странице, нумеруется соответственно первому упоминанию ее в тексте и снабжается заголовком. Таблицы предоставляются в текстовом редакторе Microsoft Word (форматы.doc или docx) или табличном редакторе Microsoft Excel (форматы.xls или.xlsx). **Иллюстрации** (рисунки, фотографии, схемы, диаграммы) нумеруются, снабжаются подписями и предоставляются в виде отдельных растровых файлов (в формате.tif, bmp). В бумажной версии на обороте каждой иллюстрации ставится номер и пометка «верх», «низ». В тексте статьи указывается место таблицы или рисунка. Таблиц и иллюстраций не должно быть более 5.

Правила предоставления иллюстраций. Растровые форматы: рисунки и фотографии должны иметь разрешение не менее 300 dpi (формат.tif), без LZW уплотнения, в градациях серо-

го. Векторные форматы: рисунки должны иметь толщину линий не менее 0,2 мм, текст в них может быть набран шрифтом Times New Roman или Arial.

Правила предоставления диаграмм и графиков. Графики и диаграммы должны быть созданы в табличном процессоре Excel и присылаться вместе с исходными численными данными в одном файле с расширением.xls. При создании графиков и диаграмм следует использовать черный, белый цвета и градации серого, различного типа штриховку; избегать применения трехмерной графики, градиентных заливок и т. д. Все надписи и числа на графиках желательно делать, используя жирный шрифт ArialСyr, размер 14. На самом графике не должно быть названия, оно должно быть отражено в подрисуночной подписи. В виде растрового изображения могут быть представлены графики, полученные с помощью специальных программ статистической обработки.

Требования к математическим формулам. Формулы должны быть набраны в Microsoft Equation (присутствует в составе Word), MathType или символьным шрифтом (надстрочные и подстрочные символы, меню «Вставка», «Символ»). Настоятельно рекомендуется не использовать русские буквы в формулах, набираемых в специальных редакторах. Формулы в виде картинок любого формата не принимаются.

Статьи, поступившие в редакцию, подлежат обязательному рецензированию.

Редакция оставляет за собой право внесения в текст редакторских изменений, не искажающих смысла статьи.

Материалы, не соответствующие предъявленным требованиям, редакция не рассматривает.

Решение о публикации принимается редакционными коллегами журнала.

Более подробная информация для авторов дана на сайте журнала: uchzap.petrSU.ru.

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

- Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Nemova N. N.*
THE CONTENT OF LIPID COMPONENTS IN JUVENILES OF *SALMO TRUTTA* L. FROM THE ORZEGA RIVER (ONEGA LAKE BASIN): II. DYNAMICS OF THE LEVEL OF LIPIDS IN THE JUVENILE PERIOD OF DEVELOPMENT 7
- Nazarova M. A., Vasil'eva O. B., Nemova N. N.*
SEASONAL CHANGES IN THE LIPID COMPOSITION OF TISSUES OF RAINBOW TROUT *RARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792), GROWN ON DIFFERENT FEEDSTUFFS 12
- Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Shulgina N. S., Nemova N. N.*
ACTIVITY OF ENZYMES OF ENERGY AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* AT DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT. 21
- Artemev S. N., Novoselov A. P., Levitsky A. L.*
THE TAXONOMIC AND SPECIES DIVERSITY OF MACROZOOBENTHOS IN THE ONEGA BAY OF THE WHITE SEA 27
- Ermolaeva O. V., Shmakova N. Yu.*
GROWTH AND MASS ACCUMULATION OF *POLYTRICHUM COMMUNE* IN Khibiny Mountains Forest Belt 38
- Chukina N. V., Lukina N. V., Glazyrina M. A., Borisova G. G., Butyrin K. V.*
THE SUBSTRATE IMPACT ON THE MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND MYCORRHIZA FORMATION OF *PLANTAGO MEDIA* L. AND *ERIGERON ACRIS* L. IN TECHNOGENICALLY TRANSFORMED HABITATS 45
- Glazyrina M. A., Filimonova E. I., Lukina N. V., Fateeva S. S.*
BOTRYCHUM MULTIFIDUM (S. G. GMEL.) RUPR IN NATURAL AND TECHNOGENEOUS HABITAT IN THE MIDDLE URAL 53
- Bakhmet I. N., Kuchko T. Yu., Kuchko Ya. A.*
THE FEATURES OF RAINBOW TROUT (*PARASALMO MYKISS*) FARMING IN THE WHITE SEA CONDITIONS 62
- Lavrukova O. S., Kobzev A. M., Polyakov A. Yu.*
MORPHOLOGY AND FEATURES OF POST-MORTEM INJURIES CAUSED BY DOGS' TEETH 67
- Makarova E. M., Slukovskii Z. I., Medvedev A. S., Novitsky D. G.*
ASSESSMENT OF WATER QUALITY IN SMALL LAKES OF PETROZAVODSK ACCORDING TO INDICATORS OF BACTERIAL PLANKTON IN THE SUBGLACIAL PERIOD 72
- Mamontova O. V.*
PARASITOFAUNA FEATURES OF THE LADOGA LAKE VENDORACE *COREGONUS ALBULA* 78
- Sidorova A. I.*
MODERN STATE OF MACROZOOBENTHOS IN DEEP AREAS OF ONEGO LAKE 82
- Syarki M. T., Fomina Yu. Yu.*
UNDER ICE ZOOPLANKTON OF PETROZAVODSK BAY OF ONEGO LAKE 90
- Timeiko L. V., Holoptseva E. S.*
THE EFFECT OF ZIRCON TREATMENT ON GROWTH INDICATORS AND LIGHT-TEMPERATURE DEPENDENCIES OF THE CO₂-GAS EXCHANGE IN THE PLANTS OF TIMOTHY GRASS VAR. VIC 9 96

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

- Olkova A. S.*
SENSITIVITY OF TEST-ORGANISMS TO MINERAL NITROGEN FORMS 103

Reviews

- D'yachkova T. Yu.*
The book review: The plants and lichens of the Murmansk coast of the Barents Sea: (the field atlas) 109

Jubilations

- To the 60th birthday anniversary of O. I. Gavrilova 111
- To the 70th birthday anniversary of I. T. Kischenko 112

Scientific information 113

Info for the authors 116