ISSN 2542-1077 (Print)
ISSN 1994-5973 (Online)

Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 8 (169). Декабрь, 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.petrsu.ru

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ)», 2017

Редакционный совет

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

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

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

Ю. ИНОУЭ
профессор (Токио, Япония)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

К. СКВАРСКА
доктор философии (Прага, Чешская Республика)

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

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

Редакционная коллегия

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

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

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

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

Т. О. ВОЛКОВА
доктор биологических наук (Петрозаводск)

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

С. П. МАСЛОВА
доктор биологических наук (Сыктывкар)

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

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

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

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

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

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

ISSN 2542-1077 (Print)
ISSN 1994-5973 (Online)

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal

PROCEEDINGS OF PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY

(following up 1947–1975)

№ 8 (169). December, 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. Syunev, Doctor of Technical Sciences, Professor

Executive Secretary
Nadezhda V. Rovenko, Candidate of Philological Sciences

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

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

uchzap.petrsu.ru

© FBSEI «Petrozavodsk State University (PetrSU)», 2017

Editorial Council

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

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

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

Y. INOUE
Professor (Tokyo, Japan)

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

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

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

T. LÖNNGREN
Doctor of Philosophy (Tromsø, Norway)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Editorial Board

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

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

V. VAPIROV
Doctor of Chemistry, Professor
(Petrozavodsk)

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

T. VOLKOVA
Doctor of Biological Sciences (Petrozavodsk)

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

S. MASLOVA
Doctor of Biological Sciences (Syktyvkar)

A. MEYGAL
Doctor of Medical Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

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

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

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Бахмет О. Н.
Биохимический состав органического вещества почв сосновых лесов Карелии 7

Ивантер Э. В., Жулинская О. Ю., Курхинен Ю. П.
Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) в коренных и антропогенных ландшафтах Восточной Фенноскандии 13

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н.
Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря 21

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Мурзина С. А., Немова Н. Н.
Особенности энергетического метаболизма у люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* разных заливов Белого моря 28

Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Перевозчикова Е. Н.
Fragaria vesca L. на золоотвалах Среднего Урала. 35

Глазунов Ю. Б., Мерзленко М. Д., Лобова С. Л.
Результат 60-летнего опыта уникальных географических посадок лиственницы. 44

Дьячкова Т. Ю., Кузнецов О. Л.
Видовой состав сообществ с *Epipactis palustris* (L.) Crantz на болотах Карелии 49

Евстратова Л. П., Евсеева Г. В., Смирнов С. Н., Николаева Е. В., Евстратов И. В.
Особенности структуры взаимосвязей *Phleum pratense* L. с другими компонентами многолетних травостоев в условиях Карелии . . 54

Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л.
Факультативная полигамия и экстрапарное отцовство пеночки-веснички в разных частях ареала 59

Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Лесонен М. А., Клюкина Е. А.
Питание и рост речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) у форелевых садков 65

Дзюбук И. М., Клюкина Е. А.
Биологические особенности плотвы (*Rutilus rutilus* (L)), обитающей в районе форелевого садкового хозяйства озера Вохтозеро 72

Лаврукова О. С., Игракова С. Н.
Морфология и особенности посмертных повреждений грызунами. 76

Леонтьев И. А., Якимова А. Е., Бугмырин С. В.
К гельминтофауне полевок рода *Microtus* (Rodentia: Muridae) Карелии. 81

Фёдоров Ф. В.
К вопросу о негативной роли бобра в сфере хозяйственной деятельности человека 88

Барсова А. В., Сергеева Т. И.
Промысловые уловы и биологические показатели корюшки (*Osmerus eperlanus* (L.)) Онежского озера в современных условиях 95

Лебедева Т. П.
К методике сбора этноботанических данных 98

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Здоровеннова Г. Э., Здоровеннов Р. Э., Пальшин Н. И., Тержевик А. Ю.
Динамика температуры и растворенного кислорода в мелководном озере на фоне погодной изменчивости 106

Юбилеи

К 80-летию С. В. Горанской 115

К 65-летию Г. С. Антипиной 116

К 60-летию В. С. Сюнёва 117

Contents 118

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

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

Журнал включен в Реферативный журнал и Базы данных ВИНИТИ РАН

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

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

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

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

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

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

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

Дата выхода в свет 26.12.2017. Формат 60×90 1/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 85 экз.). Изд. № 228

Индекс 66094. 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

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 7–12 **Общая биология** **2017**

УДК 630*114.27

ОЛЬГА НИКОЛАЕВНА БАХМЕТ
доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
obahmet@mail.ru

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ КАРЕЛИИ*

В экологическом ряду подзолистых почв под сосновыми лесами исследован биохимический состав органического вещества, определено содержание как лабильных соединений, так и устойчивых к трансформации. В исследованных почвах водорастворимые соединения (моно- и дисахара) составляют незначительную часть углеводов, наибольшее их содержание отмечено в подзоле иллювиально-железистом под сосняком черничным. По мере увеличения или уменьшения увлажненности почв условия для трансформации опада ухудшаются, происходит накопление медленно минерализумых нерастворимых полимеризованных углеводов (целлюлозы и стабильных гемицеллюлоз). Для состава органического вещества изученных почв характерно полное отсутствие гуминовых и фульвокислот, связанных с кальцием (II фракция), и очень незначительное или полное отсутствие гуминовых и фульвокислот, прочно связанных с полуторными окислами (III фракция). В подзолах как гуминовые, так и фульвокислоты представлены подвижными формами, связанными с полуторными окислами или находящимися в свободном состоянии, что в целом характерно для подзолистых почв Карелии. Сравнительный анализ биохимического состава органического вещества почв хвойных и лиственных лесов показал, что поступление лиственного опада обусловливает высокую интенсивность трансформации растительных остатков. Такие почвы в сравнении с почвами под хвойными древостоями отличаются высоким содержанием лабильных соединений углеводов и преобладанием гуминовых кислот во фракционном составе гумусовых кислот.

Ключевые слова: органическое вещество, почвы, тайга, биохимический состав, углеводы, целлюлоза, гумусовые кислоты

Органическое вещество почв в значительной степени определяет направленность процессов почвообразования. Более того, биосферные и средообразующие функции лесных экосистем во многом определяются количественным и качественным составом органического вещества почв. Так, например, после вырубки древостоев уменьшается количество поступающего в почву органического вещества, снижается биологическая и биохимическая активность лесных подстилок и почв, что может привести к изменению естественных циклов углерода и азота в экосистеме и, следовательно, к потере экосистемой стабильности.

Многообразие форм органического вещества почв на всех этапах его образования и трансформации все еще остается мало изученным. Работ в области изучения химической природы гумусовых веществ довольно много – как российских ученых [2], [4], [5], [7], [8], [11], [12], так и зарубежных [14], [15], [16], [17], [18]. Однако остаются невыявленными особенности процессов минерализации и гумификации органического вещества в разных климатических подзонах. В Карелии исследования фракционного состава почв проводила Р. М. Морозова [6], углеводного состава лесных подстилок – Л. М. Загуральская [3]. Но во многом биохимический состав почв Карелии остается мало изученным.

Поэтому целью настоящего исследования являлось изучение особенностей формирования и трансформации органического вещества лесных почв путем определения их биохимического состава.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН. Изучение органического вещества проводилось в подзолистых и торфяных почвах государственного природного заповедника «Кивач». В качестве объектов исследования был подобран ряд почв на водно-ледниковых песчаных отложениях под сосновыми лесами: подзол иллювиально-железистый под сосняком брусничным, подзол иллювиально-железистый под сосняком черничным и торфяная почва переходного типа под сосняком кустарничково-сфагновым. Для сравнения особенностей биохимического состава почв под хвойными и мелколиственными лесами был подобран еще один объект исследования – подзолистая почва под березняком злаково-разнотравным. Таксационная характеристика древостоев приведена в табл. 1.

© Бахмет О. Н., 2017

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев пробных площадей

Состав	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Кол-во стволов, шт./га	Полнота	Сомкнутость крон	Запас, м³/га	Класс бонитета
Сосняк брусничный								
10С	170	26,0	34,6	324	0,88	0,5	404	II,5
Сосняк черничный								
10С	170	28,0	33,2	458	0,92	0,5	460	II,0
Сосняк кустарничково-сфагновый								
10С	120	9,0	10,5	1960	0,65	0,6	88	Vб
Березняк злаково-разнотравный								
10Б, ед. С	60	24,0	20,4	740	0,81	0,7	258	I

Автоморфные подзолистые почвы пробных площадей характеризовались четкой дифференциацией профиля на горизонты, мощность которых значительно варьировала в зависимости от растительности, элемента рельефа и условий увлажнения.

Подзолистые почвы отличаются высокой кислотностью, особенно низкие значения pH наблюдаются в лесной подстилке и подзолистом горизонте (табл. 2). Гидролитическая кислотность очень высока в лесной подстилке, с глубиной она резко снижается. Степень насыщенности основаниями отличается низкими значениями.

Почвы пробных площадей характеризуются довольно высокой обеспеченностью подвижными соединениями фосфора и калия, а также высокими показателями содержания углерода и общего азота в лесных подстилках. Однако отношение C : N в органогенных горизонтах значительно > 20, что свидетельствует о замедленном разложении органических остатков опада.

По сравнению с подзолами сосновых лесов подзолистая супесчаная почва под березняком характеризуется более низкой кислотностью и высоким содержанием гумуса в минеральных горизонтах и постепенным уменьшением содер-

Таблица 2

Физико-химические показатели почв пробных площадей

Горизонт	Глубина, см	pH		P_2O_5	K_2O	ГК	V	C	N	C : N
		H_2O	KCl	мг/100г		мг экв./100 г	%			
Сосняк брусничный, подзол иллювиально-железистый песчаный										
O	0–4(5)	3,5	2,7	26,8	78,1	151,9	4,2	43,10	1,08	39,9
E	4(5)–7(8)	4,0	3,0	1,7	1,8	8,7	0	0,81	0,08	10,12
Bf	7(8)–30	4,5	4,0	15,7	1,6	7,0	0	0,50	0,11	4,50
B2	30–50(60)	5,1	4,6	17,2	1,6	2,3	0	0,68	0,05	13,6
Сосняк черничный, подзол иллювиально-железистый песчаный										
O	0–3(7)	4,3	3,3	40,0	100,0	51,5	33,7	47,4	1,290	36,0
E	3(7)–10	4,3	3,3	1,0	1,7	5,7	14,9	0,80	0,084	9,5
Bhf	10–27	4,9	3,9	34,0	1,5	5,3	13,7	1,80	0,095	18,9
Bf	27–43	5,8	4,8	12,3	0,8	2,5	12,5	0,50	0,075	6,5
Сосняк кустарничково-сфагновый, торфяная переходная почва										
OT1	0–5	3,8	2,9	21,2	92,3	132,3	0	52,1	1,00	52,0
OT2	5–17	3,6	2,7	23,8	110,0	287,1	0	52,5	1,07	49,1
T1	17–30	3,6	2,6	18,9	84,6	210,5	9,6	48,74	1,75	27,9
Березняк злаково-разнотравный, почва подзолистая супесчаная на суглинках										
O	0–2	4,99	4,20	70,8	102,8	87,39	42,67	45,67	2,174	21,0
AE	2–8	4,81	3,79	18,5	5,06	8,47	28,88	1,69	0,148	11,4
E	8–12	4,99	3,87	6,7	1,81	4,68	0	0,53	0,030	17,7
B1	12–19	5,36	4,38	12,5	6,52	7,10	18,67	1,27	0,108	11,8

Примечание. ГК – гидролитическая кислотность, V – степень насыщенности основаниями.

жания его с глубиной. В подзолистом горизонте повышенное содержание гумуса связано с накоплением в нем грубого гумуса.

На пробных площадях были сделаны опорные почвенные разрезы, на которых выполнены подробные макро- и мезоморфологические описания. Для биохимического анализа образцы лесных подстилок отбирались во второй половине сентября (в конце вегетации растений), определение показателей проводили по методике Ястрембович, Килинина [13], в модификации Софроновой и др. [10]. Групповой и фракционный состав органического вещества почв определяли по методу [9] со спектрофотометрическим окончанием.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Интенсивность биохимических процессов в почве во многом зависит от содержания углеводов, которые являются источниками питания микроорганизмов, высших растений, служат материалом, из которого синтезируются гумусовые кислоты. Это наиболее подвижная часть углеводов, и уменьшение их содержания может быть связано как с миграцией вниз по профилю, так и с потреблением микроорганизмами. В исследованных почвах водорастворимые соединения (моно- и дисахара) составляют незначительную часть углеводов (рис. 1). Подгоризонты лесных подстилок различаются по количеству растворимых углеводов. В более минерализованных слоях уменьшается накопление моно- и дисахаров, что связано с активным потреблением их микроорганизмами и почвенными животными как энергетического материала.

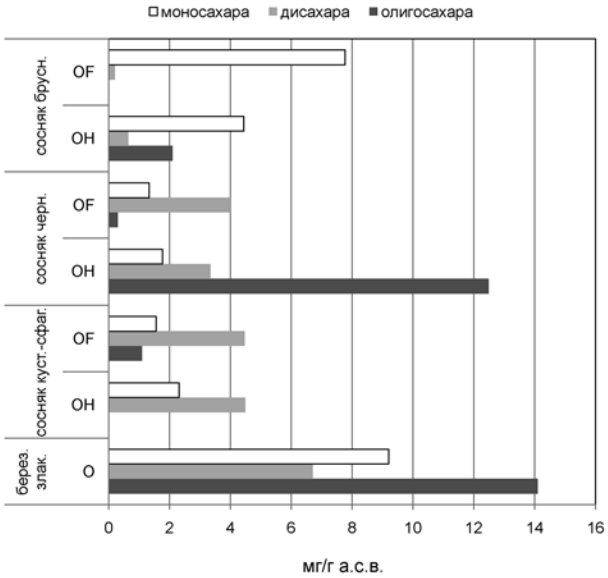

Рис. 1. Содержание водорастворимых углеводов в лесных подстилках

В ряду почв под сосняками оптимальные условия для гумификации и минерализации растительного опада создаются в подзоле иллювиально-железистом под сосняком черничным, в подстилке которого концентрируется повышенное количество растворимых углеводов. По мере увеличения или уменьшения увлажненности почв условия для трансформации опада ухудшаются.

На этой же пробной площади отмечено наибольшее содержание лабильных гемицеллюлоз в лесной подстилке, что свидетельствует о сравнительно благоприятных условиях для трансформации органического вещества (рис. 2). В целом содержание лабильных гемицеллюлоз возрастает от верхних к нижним подгоризонтам лесных подстилок, что связано с большей интенсивностью процессов трансформации органического вещества в этой части почвенного профиля.

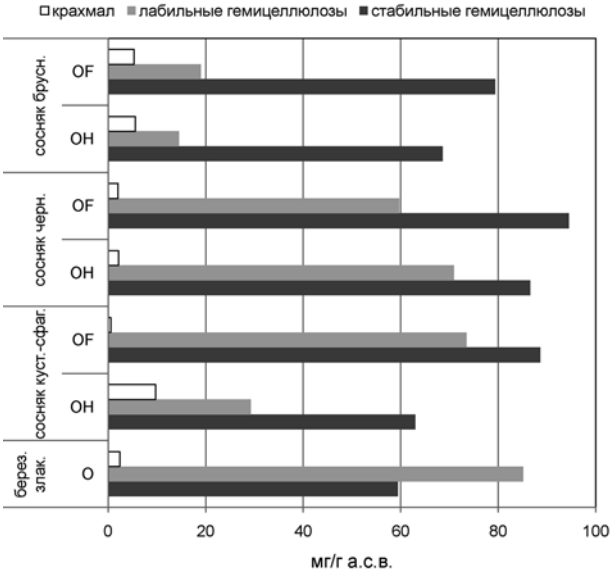

Рис. 2. Содержание крахмала, лабильных и стабильных гемицеллюлоз в лесных подстилках

Содержание крахмала в органогенном горизонте изученных почв было в целом невелико.

Важным для питания растений и микроорганизмов компонентом органического вещества являются медленно минерализуемые нерастворимые полимеризованные углеводы (целлюлоза и стабильные гемицеллюлозы). Как показали проведенные исследования, наибольшее содержание целлюлозы отмечено в верхних подгоризонтах подстилки, с глубиной оно постепенно уменьшается, то есть снижается количество слаботрансформированного растительного материала. В гидроморфных условиях такой закономерности не отмечается. В целом содержание целлюлозы в органогенном горизонте зависит от того, насколько благоприятны условия для разложения растительного опада, чем они лучше, тем меньше содержание целлюлозы. Большое количество стабильных гемицеллюлоз отмечено в верхних подгоризонтах лесных подстилок исследованных почв.

В органогенном горизонте подзолистой почвы березняка складываются наиболее благоприятные условия для трансформации органического вещества, поэтому и содержание трудно разлагаемых веществ в нем наименьшее.

Для состава органического вещества изученных почв характерны полное отсутствие гуминовых и фульвокислот, связанных с кальцием (II фракция), и очень незначительное или полное отсутствие гуминовых и фульвокислот, прочно связанных с полуторными окислами (III фракция). Таким образом, в подзолах как гуминовые, так и фульвокислоты представлены подвижными формами, связанными с полуторными окислами или находящимися в свободном состоянии (табл. 3). Эта картина в целом характерна для подзолистых почв Карелии.

Горизонты изученных почв значительно различаются по составу гумуса. Так, в минеральных горизонтах содержание фульвокислот превышает количество гуминовых кислот в 2–3 раза. С глубиной относительное содержание фульвокислот увеличивается, а гуминовых снижается. В минеральных горизонтах отношение $C_{ГК}/C_{ФК}$ всегда меньше 1, а с глубиной снижается до 0,1.

В лесных подстилках состав органического вещества несколько иной, чем в минеральных горизонтах, и обусловлен в основном составом растительного опада. Качественный состав опада определяет скорость его дальнейшей минерализации и состав органического вещества лесных подстилок. В них наблюдается иное соотношение между гуминовыми и фульвокислотами. Содержание гуминовых кислот увеличивается, и отношение Сгк/Сфк превышает 1.

Относительное накопление гуминовых кислот в лесных подстилках связано как с высокой подвижностью фульвокислот и выносом их в минеральные горизонты, так и с закреплением гуминовых кислот в результате насыщения их кальцием и железом, освобождающимися при минерализации растительного опада. Возможно, достаточно высокое соотношение Сгк/Сфк (более 1) связано со значительным содержанием протогумусовых соединений, что отмечалось и в работах [1], [7].

В процессе гумификации и минерализации растительного опада происходит накопление битумов (негидролизуемый остаток), которых содержится в подстилках тем больше, чем хуже условия для минерализации. Как показали данные биохимического анализа, наихудшие условия для трансформации органического вещества складываются в сосняке кустарничково-сфагновом.

ВЫВОДЫ

Исследование особенностей биохимического состава органического вещества почв Карелии под сосновыми лесами позволило разделить их на следующие группы: 1) автоморфные с низкой интенсивностью трансформации органического вещества; 2) автоморфные с относительно высокой скоростью разложения растительных остатков; 3) почвы в гидроморфных условиях, характеризующиеся замедленными процессами трансформации органического вещества. Все они значительно отличаются по биохимическим характеристикам органического вещества от почв под мелколиственным лесом.

В почвах первой группы минерализация опада происходит медленно, что подтверждается и биохимическим составом лесных подстилок, в которых отмечается особенно много воскосмол и веществ типа битумов (негидролизуемого остатка) и мала доля водорастворимых углеводов.

Наиболее благоприятные условия для трансформации поступающего в почву органическо-

Таблица 3

Состав органического вещества изученных почв

Горизонт	Содержание общего углерода в почве,	Фракции гуминовых кислот				Фракции фульвокислот					Сумма фракций	ГК/ФК
	%	1	2	3	сумма	1а	1	2	3	сумма		
Сосняк брусничный, подзол иллювиально-железистый												
O	39,8	8	4	1	13	0,2	9	0	1	10,2	23,2	1,3
Bf1	0,6	16	0	3	19	25	14	0	0,4	39,4	58,4	0,5
B2	0,3	0	4	0	4	40	0	0	1	41,0	45,0	0,1
Сосняк черничный, подзол иллювиально-гумусово-железистый												
O	45,0	10,1	0,6	12,7	23,4	1,1	8,6	6,4	8,0	24,1	47,5	1,0
E	1,3	18,2	1,0	2,3	21,5	24,6	12,7	4,0	7,2	48,5	70,0	0,4
Bhf	1,2	15,4	3,0	1,3	19,7	22,5	14,6	2,1	6,0	45,2	64,9	0,4
Сосняк кустарничково-сфагновый, торфяная почва переходного типа												
OT	42,7	25,3	2,1	3,4	30,8	5,3	1,8	0,8	8,1	16,0	46,8	1,9
Березняк злаково-разнотравный, подзолистая почва												
O	45,7	3,4	1,5	3,8	8,7	1,0	4,7	2,4	2,2	10,3	19,0	0,8
AE	1,7	21,3	1,8	11,2	34,3	8,9	13,6	4,7	1,8	29,0	63,3	1,2
Bhf	1,3	11,8	3,2	4,7	19,7	26,8	7,8	7,9	4,7	47,2	66,9	0,4

го вещества складываются в центральной части экологического ряда с оптимальными условиями увлажнения. По сравнению с предыдущей группой в этих условиях отмечается другой состав опада – появляется больше зеленых частей растений (от кустарничков), поэтому происходит более глубокая трансформация опада. Морфологически это выражается в большей разложенности органического материала, более интенсивном иллювиировании гумуса вниз по профилю. Изучение биохимического состава лесной подстилки показало повышенное количество растворимых углеводов.

В гидроморфных условиях разложение растительных остатков вновь замедляется. Значительную долю опада составляют долгомошные и сфагновые мхи. Данные биохимического анализа показали, что в таких условиях снижается доля водорастворимых углеводов, увеличивается доля целлюлозы, отмечаются высокие значения негидролизуемого остатка.

Значительно отличается от перечисленных выше органопрофиль подзолистой почвы под березняком. Благодаря лиственному опаду трансформация органического материала в верхних горизонтах почвы идет достаточно интенсивно. Анализ биохимического состава органического вещества показал значительное содержание водорастворимых углеводов в верхних горизонтах почвы, изменился и состав гумуса. Гуминовые кислоты органогенного горизонта и следующего переходного к минеральной массе в значительной степени окислены. Для фульвокислот переходного горизонта отмечено высокое содержание углерода. По сравнению с почвами под сосняками процессы трансформации органического вещества в этих условиях протекают с большей скоростью, в результате чего органическое вещество более интенсивно вовлечено в биологический круговорот.

Проведенные исследования показали, что данные морфологического строения и биохимического состава лесных подстилок, а также органического вещества в почве в целом хорошо коррелируют друг с другом.

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М., 1986. 202 с.
2. Дергачева М. И. Система гумусовых веществ в почве. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 35 с.
3. Загуральская Л. М. Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. СПб.: Наука, 1993. 136 с.
4. Кононова М. М. Органическое вещество почв. Его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 315 с.
5. Лодыгин Е. Д., Безносиков В. А., Чуков С. Н. Структурно-функциональные параметры гумусовых веществ подзолистых и болотно-подзолистых почв. СПб.: Наука, 2007. 145 с.
6. Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.
7. Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв. М., 1974. 315 с.
8. Перминова И. В. Анализ, классификация и прогноз свойств гумусовых кислот: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 2000. 50 с.
9. Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 1980. 222 с.
10. Софронова Г. И., Трубино Г. И., Шредерс С. М., Макаревский М. Ф. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны обыкновенной // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978. С. 119–133.
11. Фокин А. Д., Князев Д. А., Кузяков Я. В. Включение 14C и 15N аминокислот и нуклеиновых оснований в гумусовые вещества и скорость обновления их атомно-молекулярного состава // Почвоведение. 1993. № 12. С. 39–46.
12. Чуков С. Н. Изучение гумусовых кислот антропогенно нарушенных почв методом 13C-ЯМР // Почвоведение. 1998. № 9. С. 1085–1093.
13. Ястрембович Н. И., Калинин Ф. Л. Определение углеводов и растворимых соединений азота в одной навеске растительного материала // Научные труды Украинской академии сельскохозяйственных наук. 1962. Вып. 23. С. 119–126.
14. Bayer C., Neto L. M., Mielniczuk J. et al. C and N stocks and the role of molecular recalcitrance and organomineral interaction in stabilizing soil organic matter in a subtropical Acrisol managed under no-tillage // Geoderma. 2006. Vol. 133. P. 258–268.
15. Felbeck G. T. Structural hypotheses of soil humic acids // Soil Sci. 1971. Vol. 111. № 1. P. 42–48.
16. Kawahigashi M., Sumida H., Yamamoto K. Size and shape of soil humic acids estimated by viscosity and molecular weight // J. Colloid and Interface Science. 2005. Vol. 284. P. 463–469.
17. Kogel-Knabner I. 13C and 15N NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter studies // Geoderma. 1997. Vol. 80. P. 243–270.
18. Stevenson F. J. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. N.-Y., 1982. P. 172–194.

Bakhmet O. N., Forest Research Institute of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

BIOCHEMICAL COMPOSITION OF THE SOIL ORGANIC MATTER IN PINE FORESTS OF KARELIA

The ecological series of podzolic soils in pine forests was studied for the biochemical composition of organic matter and the content of both labile and stable compounds. In the surveyed soils, water soluble compounds (mono- and disaccharides) account for a minor part of the carbohydrate pool; their highest contribution is observed in the ferric Podzol in bilberry pine forests. Both the decrease and the increase of moisture in the soil deteriorate conditions for litter transformation. As a result a process of slow accumulation of mineralizable insoluble polymerized carbohydrates (cellulose and stable hemicelluloses) occurs. In the studied soils the organic matter contained no calcium-bound humic or fulvic acids (fraction II), and very little, if any, humic and fulvic acids tightly bound to sesquioxides (fraction III). Both humic and fulvic acids of Podzols were represented by labile forms either bound to sesquioxides or in free state, which is generally typical of podzolic soils in Karelia. A comparative analysis of the biochemical composition of the soil organic matter in coniferous and deciduous forests showed that the input of deciduous litter fall creates a higher rate of plant residues' transformation. In contrast to the coniferous forest substrate, these soils contain more labile carbohydrates, and humic acids prevail over fulvic acids.

Key words: organic matter, soil, taiga, biochemical composition, carbohydrates, cellulose, humic acids

REFERENCES

1. G r i s h i n a L. A. *Gumusoobrazovanie i gumusnoe sostoyanie pochv* [Humus formation and humus condition of soils]. Moscow, 1986. 202 p.
2. D e r g a c h e v a M. I. *Sistema gumusovykh veshchestv v pochve: Aftoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [The system of humic substances in the soil: Author's abst. Dr. biol. sci. diss.]. Novosibirsk, 1987. 35 p.
3. Z a g u r a l ' s k a y a L. M. *Mikrobnaya transformatsiya organicheskogo veshchestva v lesnykh pochvakh Karelii* [Microbial transformation of organic matter in forest soils of Karelia]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1993. 136 p.
4. K o n o n o v a M. M. *Organicheskoe veshchestvo pochv. Ego priroda, svoystva i metody izucheniya* [Organic matter of soils. Its nature, properties and methods of study]. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1963. 315 p.
5. L o d y g i n E. D., B e z n o s i k o v V. A., C h u k o v S. N. *Strukturno-funktsional'nye parametry gumusovykh veshchestv podzolistykh i bolotno-podzolistykh pochv* [Structural and functional parameters of humus substances of podzolic and peat-podzolic soils]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2007. 145 p.
6. M o r o z o v a R. M. *Lesnye pochvy Karelii* [Forest soils of Karelia]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 184 p.
7. O r l o v D. S. *Gumusovye kisloty pochv* [Humic acids of soils]. Moscow, 1974. 315 p.
8. P e r m i n o v a I. V. *Analiz, klassifikatsiya i prognoz svoystv gumusovykh kislot: Aftoref. dis. ...d-ra sel'skokhozyaystvennykh nauk* [Analysis, classification and prognosis of the properties of humic acids: Author's abst. Dr. agricul. sci. diss.]. Moscow, 2000. 50 p.
9. P o n o m a r e v a V. V., P l o t n i k o v a T. A. *Gumus i pochvoobrazovanie* [Humus and soil formation]. Leningrad, Nauka Publ., 1980. 222 p.
10. S o f r o n o v a G. I., T r u b i n o G. I., S h r e d e r s S. M., M a k a r e v s k i j M. F. On the method of quantitative determination of carbohydrates in vegetative organs of Scots pine [K metodike kolichestvennogo opredeleniya uglevodov v vegetativnykh organakh sosny obyknovennoy]. *Fiziologo-biokhimicheskie issledovaniya sosny na Severe*. Petrozavodsk, 1978. P. 119–133.
11. F o k i n A. D., K n j a z e v D. A., K u z j a k o v J a . V. Inclusion of 14C and 15N amino acids and nucleic bases in humic substances and the rate of renewal of their atomic-molecular composition [Vklyuchenie 14C i 15N aminokislot i nukleinovykh osnovaniy v gumusovye veshchestva i skorost' obnovleniya ikh atomno-molekulyarnogo sostava]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 1993. № 12. P. 39–46.
12. C h u k o v S. N. The study of humic acids of anthropogenically disturbed soils by the 13C-NMR method [Izuchenie gumusovykh kislot antropogenno narushennykh pochv metodom 13S-YaMR]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 1998. № 9. P. 1085–1093.
13. J a s t r e m b o v i c h N. I., K a l i n i n F. L. Determination of carbohydrates and soluble nitrogen compounds in a single sample of plant material [Opredelenie uglevodov i rastvorimykh soedineniy azota v odnoy naveske rastitel'nogo materiala]. *Nauchnye trudy Ukrainskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk* [Scientific works of the Ukrainian Academy of Agricultural Sciences]. 1962. Issue 23. P. 119–126.
14. B a y e r C., N e t o L. M., M i e l n i c z u k J. et al. C and N stocks and the role of molecular recalcitrance and organomineral interaction in stabilizing soil organic matter in subtropical Acrisol managed under no-tillage. *Geoderma*. 2006. Vol. 133. P. 258–268.
15. F e l b e c k G. T. Structural hypotheses of soil humic acids. *Soil Sci.* 1971. Vol. 111. № 1. P. 42–48.
16. K a w a h i g a s h i M., S u m i d a H., Y a m a m o t o K. Size and shape of soil humic acids estimated by viscosity and molecular weight. *J. Colloid and Interface Science.* 2005. Vol. 284. P. 463–469.
17. K o g e l - K n a b n e r I. 13C and 15N NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter studies. *Geoderma*. 1997. Vol. 80. P. 243–270.
18. S t e v e n s o n F. J. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. N.-Y., 1982. P. 172–194.

Поступила в редакцию 05.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 13–20 **Общая биология** **2017**

УДК 599.33:591.5

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivanter@petrsu.ru

ОЛЬГА ЮРЬЕВНА ЖУЛИНСКАЯ
аспирант кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
zhulinskaya@petrsu.ru

ЮРИЙ ПАВЛОВИЧ КУРХИНЕН
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем, Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
kurhinenJ@gmail.com

РЫЖАЯ ПОЛЕВКА (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.) В КОРЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

На основании многолетних стационарных и экспедиционных исследований в Восточной Фенноскандии рассматриваются популяционно-экологические особенности рыжей полевки в условиях антропогенной трансформации, динамика численности таежных экосистем, закономерности пространственной структуры популяции, изменений численности, взаимоотношения с видами-конкурентами. Численность рыжих полевок находится под контролем большого числа факторов (демографический состав популяции в настоящий и предыдущий моменты времени, погодные и кормовые условия, состояние популяции совместно обитающих видов, качество местообитания и т. д.). Установлено, что концентрированные рубки лесов приводят к усилению нестабильности и крайнему упрощению популяционной организации и экологической структуры видового населения рыжей полевки.

Ключевые слова: биотоп, вырубки, экосистема, популяция, грызуны

ВВЕДЕНИЕ

К числу наиболее важных факторов, воздействующих на таежные экосистемы Северной Евразии, относятся интенсивные рубки леса. Их активное влияние на природные комплексы началось уже довольно давно: в Скандинавских странах и Финляндии – во второй половине XIX века, в Карелии – в 1930-е годы. Промышленное освоение лесных ресурсов с применением тяжелой техники достигло пика в середине XX века. Все это не могло пройти мимо профессионального внимания экологов, однако оно было сосредоточено преимущественно на явлении трансформации самих лесных древостоев, тогда как судьба обитающих здесь животных, и в частности мелких лесных грызунов (а они всегда были и остаются весьма существенными компонентами лесного биоценоза), подчас не входила в их поле зрения.

Исследования в этом направлении проводились, были и публикации [5], [6], [13], [15], но все же вопросов оставалось не меньше, чем ответов. Это и определило главную цель настоящей работы – восполнить образовавшийся пробел, по крайней мере, в отношении изучения мелких лесных грызунов, и прежде всего повсеместно доминирующей европейской рыжей полевки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учеты мелких грызунов проводились по унифицированной методике [1], [2], [4], [7], сочетавшей работу на полевых стационарах (Ладожский, Гомсельгский, Картешский, Каскеснаволок, Агробаза, заповедники «Кивач» и «Костомукшский») с широкими экспедиционными обследованиями, охватившими значительную часть так называемой Восточной Фенноскандии. К этой территории мы относим восточную часть Балтийского кристаллического щита: Кольский п-ов, Финляндию, Карелию и Карельский перешеек Ленинградской области.

Кроме того, в одном из наиболее исследованных в экологическом отношении Кондопожском районе Карелии (на территории Гомсельгского стационара) в пределах ландшафта одного типа (сельговый среднезаболоченный с преобладанием

© Ивантер Э. В., Жулинская О. Ю., Курхинен Ю. П., 2017

сосняков) было выделено 4 категории коренных сосновых лесов в соответствии со степенью их фрагментации: крупные массивы (25–30 га), относительно небольшие участки (6–7 га) и совсем мелкие (по 1–2 га) островки соснового леса. Для сравнения использовались данные учетов зверьков, полученные в крупных массивах нефрагментированных сосняков заповедника «Кивач» (общей площадью около 3 тыс. га). На всех этих участках работы велись одновременно, в равных объемах и по единой методике, а сравниваемые территории разделяли всего 20 км. При этом все фрагменты сосняков обладали здесь близкими характеристиками рельефа, почв, исходного типа растительности и были окружены сходными по структуре экосистемами (производные лиственные и смешанные насаждения). Это позволило осуществить достаточно корректный сравнительный анализ данных за большой временной ряд (более 30 лет) синхронных наблюдений.

Общий объем проведенных учетов превысил за период работы 470000 ловушко-суток и 8500 канавко-суток, а общее число добытых и исследованных грызунов составило 8900 экз., из которых 6270 приходится на исследованный вид.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рыжая полевка – один из наиболее распространенных и многочисленных в регионе видов мелких млекопитающих, а среди лесных грызунов и вовсе абсолютный доминант. Средний (1966–2016 годы) многолетний показатель его учета (табл. 1) составил за весь период наблюдений 1,55 экз. на 100 ловушко-суток (с долей уловов среди грызунов – 79,2 %). В отловах же канавками показатель численности рыжей полевки равнялся 1,1 экз. на 10 канавко-суток, что составляет 44,0 % от общего числа пойманных грызунов.

Что же касается влияния концентрированных рубок хвойных лесов на население рыжих полевок, то в целом оно отрицательное. На свежих лесосеках возрастом до 1 года численность этой полевки сокращается в 5 раз. Правда, в первые 3–4 года после рубки показатель учета заметно возрастает, однако продолжает (причем в 1,5 раза) уступать таковому в старовозрастных хвойных лесах. Тем не менее через 5–6 лет после рубки численность вида восстанавливается (табл. 2). Очень сильные изменения происходят с индексом доминирования рыжей полевки, особенно при расчетах этого показателя в долях улова мышевидных грызунов. Наблюдения за динамикой численности видов в биотопах сукцессионного ряда с различной давностью рубки (от 1 до 25 лет) доказали позитивную связь между этим показателем и индексом доминирования вида (коэффициент корреляции $r = +0{,}95$, $p < 0{,}05$). При этом высокая численность рыжей полевки в недорубах и опушечных зонах сохраняется. Здесь создаются своеобразные резерваты и центры дальнейшего расселения и восстановления видового населения, что в результате существенно сглаживает отрицательное воздействие концентрированных рубок леса на состояние популяций рыжих полевок.

В антропогенном ландшафте «пики» и «депрессии» численности рыжей полевки не столь четко выражены, как на заповедной территории. Здесь обычно наблюдается более резкий подъем ее численности в начале лета, но к осени скорость роста популяции заметно снижается. Полученные данные показывают, что этот вид сравнительно легко переносит такие последствия рубок, как фрагментации хвойных лесов. Более того, в массивах сосняков экспериментальной территории (слабая степень фрагментации) численность рыжей полевки в среднем оказалась несколько выше, а коэффициент вариации – ниже, чем в нефрагментированных лесах (рис. 1). Сильная степень фрагментации (до мелких массивов) сокращает численность зверьков и нарушает ее стабильность (рост *CV*). Тем не менее рыжая полевка абсолютно доминирует даже на небольших участках сосняков (семенных куртинах), окруженных свежими и зарастающими

Таблица 1

Сводные данные о численности и соотношении видов лесных мышевидных грызунов в Приладожье (1966–2016 годы)

Вид	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	Общее число отловленных зверьков, экз.	Экз. на 100 ловушко-суток	Доля вида в уловах, %	Общее число отловленных зверьков, экз.	Экз. на 10 канавко-суток	Доля вида в уловах, %
Рыжая полевка	5845	1,55	79,5	871	1,1	44,0
Красная полевка	180	0,05	2,5	17	0,02	0,9
Темная полевка	1123	0,31	15,3	298	0,38	15,0
Полевка-экономка	65	0,02	0,9	41	0,05	2,0
Лесной лемминг	7	0,002	0,1	162	0,21	8,2
Лесная мышовка	131	0,03	1,7	589	0,75	29,9
Всего	7357	1,962	1000,0	1978	2,51	100,0

Таблица 2

Изменение численности и соотношения фоновых видов мышевидных грызунов в коренных и трансформированных рубками леса биотопах

Биотоп	Рыжая полевка			Темная полевка			Полевка-экономка		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
А. Учеты на ловушко-линиях:									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,8	60	94	0,14	2,5	5	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	2,8	62	98	0,02	0,4	0,7	0	0	0
Открытые вырубки	1,9	22	37	2,3	26	45	0,8	8	16
Молодняки 6–20 лет	2,9	39	66	10	14	23	0,4	5	9,1
21–40 лет	2,0	72	100	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	2,1	43	92	0,06	1	2,6	0,1	3	4,4
Семенные куртины	2,3	58	96	0,1	2	4,2	0	0	0
Недорубы	3,8	55	89	0,4	5	9,4	0	0	0
Экотоны (лес-вырубка)	4,7	39	55	2,9	25	34	0,9	8	10,6
Б. Учеты ловчими конусами									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,2	40	95	0,6	10	26	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	1,0	27	100	0	0	0	0	0	0
Открытые вырубки	0,1	2	5	1,4	32	76	0,1	3	5,4
Молодняки 6–20 лет	0,5	9	40,6	0,6	14	49	0	0	0
20–30 лет (смешанные)	2,0	45	77	0,6	10	23	0	0	0
30–40 лет (хвойные)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	1,1	24	50	0	0	0	0,2	4	9,1
Семенные куртины	1,6	23	59	0,8	14	29,6	0	0	0
Недорубы	0,7	12	70	0,2	3	20	0	0	0

Примечание. I – численность (экз. на 100 ловушко-суток – А, на 10 конусо-суток – Б), II – % от улова мелких млекопитающих, III – % от улова мышевидных грызунов.

вырубками. Это происходит несмотря на то, что на вырубках многочисленны другие виды полевок (см. табл. 2).

Реакция рыжей полевки на концентрированную рубку хвойных лесов зависит также от породного состава вырубаемого древостоя (типа

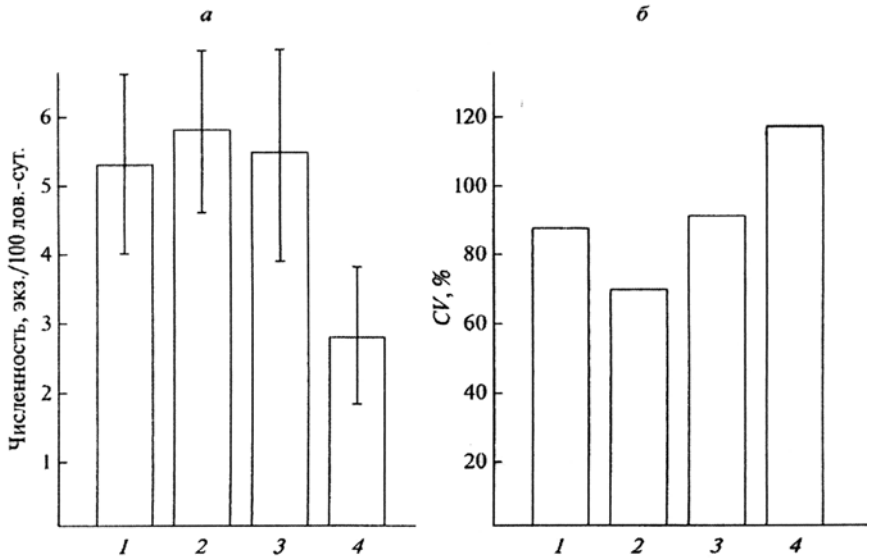

Рис. 1. Численность рыжей полевки и ее динамика в сосняках различной степени фрагментации: А – средние многолетние показатели учета (экз./100 ловушко-суток), Б – коэффициент вариации (CV, %); 1 – заповедные территории, 2 – крупные массивы (> 30 га), 3 – небольшие массивы (6–7 га), 4 – мелкие выделы до 2 га

леса) и характера последующей сукцессии растительности. В средней тайге (Южная Карелия) при рубке высокопроизводительных сосняков и ельников и формировании злаковых типов вырубок происходит значительное снижение численности и индекса доминирования рыжей полевки. Близкий тип изменений численности рыжей полевки характерен также для вырубок в северной тайге Карелии. Он также преобладает при рубках хвойных лесов в таежных регионах к востоку от Карелии. При этом следует учитывать способ и степень очистки лесосек. На плохо очищенных вырубках численность этого вида и представленность его в уловах зверьков выше.

Большое значение имеет и близость стены леса, и наличие недорубов и семенных куртин. Заселение вырубок рыжей полевкой идет в первую очередь из недорубов, даже маленьких по площади. И в дальнейшем эти участки захламленного хвойного леса служат своеобразным «резерватом», который гарантирует сохранение популяции зверьков, особенно в годы с резкими изменениями погодных условий, увеличивающими гибель полевок в открытых стациях.

При анализе данных по изменениям численности рыжей полевки во время трехлетнего эксперимента (рис. 2) прослеживаются некоторые ее особенности, связанные с рубкой леса. Прежде всего уровень численности вида на открытых и зарастающих лесосеках все эти годы был ниже, чем на «контроле» (в коренном лесу) и участках на более поздних стадиях сукцессии. При этом амплитуда многолетних колебаний численности зверьков в молодняках и недорубах, как правило, была более резко выражена, чем в зрелых сосняках. Промежуточное положение между «контролем» и «опытом» занимают 40–50-летние древостои.

Сезонная динамика численности рыжей полевки в бесснежный период в молодняках (рис. 3) характеризуется более резким, чем в «контроле», нарастанием численности зверьков к июлю – августу и высоким ее уровнем в середине лета. К осени показатель учета рыжей полевки в молодняках оказывается ниже, чем в сосняке-зеленомошнике. Снижение же численности зверьков в молодняках в период межсезонья, возможно, связано с ухудшением экологических условий в этом биотопе в «переходные» периоды.

На открытой злаковой вырубке рыжие полевки отсутствовали в начале сезона, но в небольшом количестве появлялись к осени (молодые расселяющиеся животные).

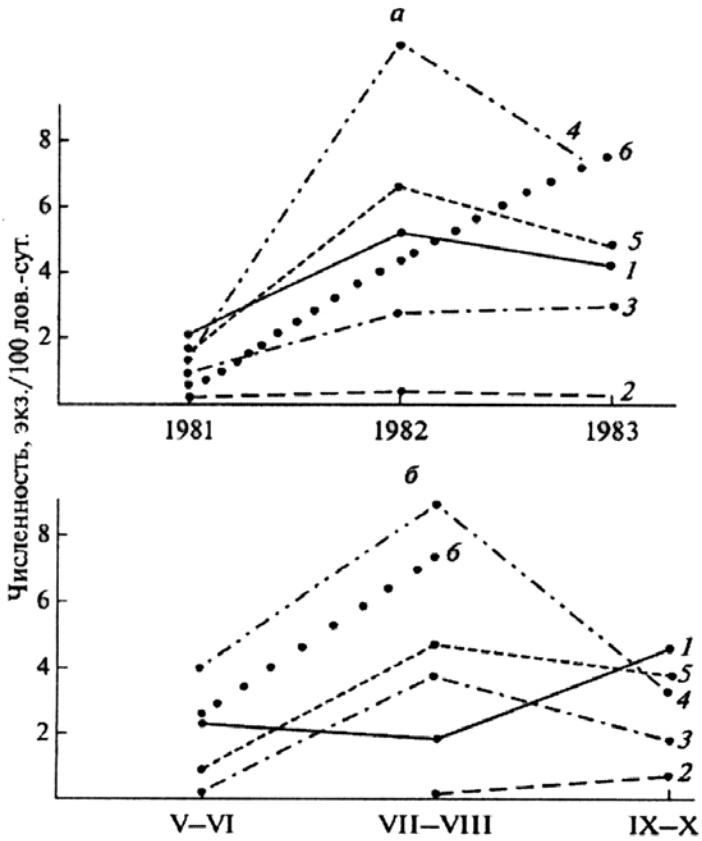

Рис. 2. Изменение численности рыжей полевки в различных биотопах по годам (а) и по средним данным в течение бесснежного периода (б): 1 – сосняк зеленомошный, 2 – открытая вырубка, 3 – молодняк 6–15 лет, 4 – молодняк 16–20 лет, 5 – древостой 50–70 лет, 6 – недорубы и семенные куртины

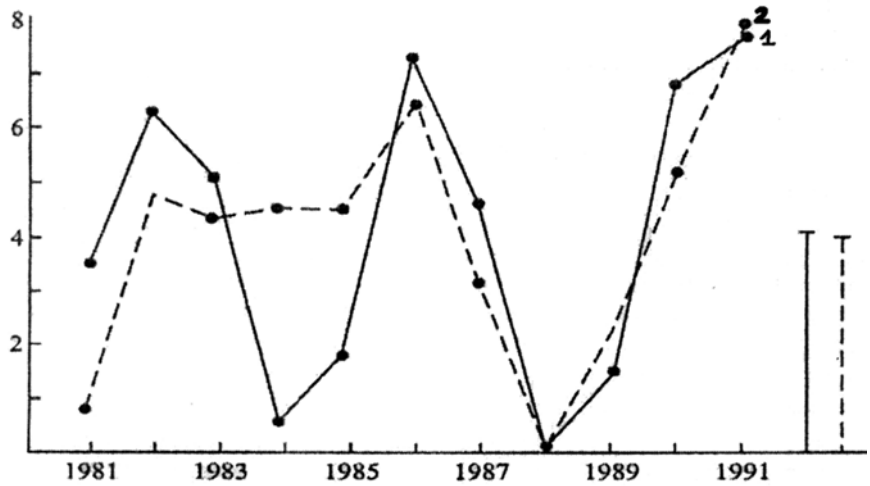

Рис. 3. Изменение численности рыжей полевки на заповедной территории (1) и в трансформированном рубками ландшафте (2)

Анализ возрастной структуры населения показывает, что с увеличением давности рубки доля зимовавших особей возрастает от 0 на вырубках до 33 % в сомкнутых молодняках (что, возможно, связано со снижением здесь зимней смертности зверьков). Сомкнутые древостои вообще характеризуются более высокой долей зимовавших рыжих полевок (17,2–33,3 %), чем открытые вырубки и молодняки 5–10 лет (0–7,6 %). Доля участвующих в размножении самок (из числа прибылых ранних выводков) в молодняках выше, но снижение численности вида к концу сезона может указывать на повышенную смертность зверьков или перемещение части животных в коренные хвойные леса.

Статистически достоверное преобладание самцов среди прибылых зверьков отмечено только в недорубах и семенных куртинах. Очевидно, именно в эти биотопы мигрирует наиболее подвижная часть популяции, тем более, что среди взрослых особей (составляющих почти 30 % всех отловленных в недорубах рыжих полевок) преобладают самки (около 55 %). Средняя величина выводка у рыжих полевок несколько выше в стациях с благоприятными условиями жизни в молодняках 16–20 лет, в старовозрастных сосняках, а также во вторичных смешанных и лиственных лесах 40–50 лет.

Анализ данных по другим регионам показал, что сходная реакция рыжей полевки (как и большинства остальных представителей наших лесных полевок) на сплошную рубку леса наблюдается и в других частях лесной зоны Европейской России [5], [8], [9], [10], а также в Финляндии [15] и Польше [12].

Таким образом, в первые годы после концентрированной рубки леса происходит снижение численности и доминирования рыжей полевки, особенно заметное на злаковых вырубках. В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности, численность вида возрастает. Лишь в жердняках (древостои возрастом 20–40 лет) отмечен минимальный показатель численности рыжей полевки при сохранении высокого индекса доминирования в отловах грызунов.

Амплитуда колебаний численности вида в смежные годы, а также от весны к лету и осени в молодняках была несколько выше, чем на «контроле» (старовозрастные сосняки). Сохранение при рубке семенных куртин, недорубов, а также успешное лесовосстановление способствуют более быстрому заселению вырубок рыжей полевкой, особенно при формировании незлаковых типов лесосек с обилием порубочных остатков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Говоря об общих экологических последствиях наблюдающейся после рубки фрагментации коренных лесов и формирования мозаичного ландшафта, можно выделить два последовательных этапа трансформации таежных экосистем после начала интенсивной лесоэксплуатации. На первом этапе трансформации крупных массивов лесов происходит их существенная фрагментация, сопровождающаяся инсуляризацией местообитаний лесных видов животных. На втором этапе, спустя некоторое время после начала фрагментации, формируется мозаичный ландшафт, представляющий собой совокупность вырубок, молодняков, производных лиственных и смешанных лесов, а также сравнительно небольших фрагментов сохранившихся хвойных лесов.

Соответственно выделенным этапам, рассмотрение данной проблемы следует вести в двух аспектах – по пути сравнительной оценки изменений видового состава, разнообразия и численности животных в ходе фрагментации массивов хвойных (сосновых) лесов и анализа изменений в фаунистических комплексах и численности животных, происшедших после формирования

массивов мозаичного, трансформированного рубками ландшафта. В Средней Европе териологические исследования в этой области чаще публикуются в виде кратких обзоров и, как правило, либо вовсе не касаются таежной зоны, либо связаны исключительно с экзотическими группами, например с летучими мышами. Работы же, выполненные в таежной Скандинавии, чаще всего носят гипотетический или обзорный характер [11], [14] и обычно не опираются на конкретный экспериментальный материал. Скорее всего, это связано и с тем, что в этом регионе не просто найти достаточно большую серию расположенных рядом, в сходных условиях массивов незатронутых рубками таежных лесов. Тем более, актуально изучение данной проблемы там, где такие массивы еще сохранились, и прежде всего в таежных сосновых лесах российской части Восточной Фенноскандии.

Анализ связанных с рубками леса характерных процессов трансформации населения доминирующей здесь рыжей полевки позволил вскрыть как внутривидовые, так и межвидовые изменения в общей массе формирующихся здесь биоценотических группировок мелких млекопитающих. Эти исследования, в частности, показали, что с сокращением размеров фрагментов хвойных лесов сокращается и количество видов, зафиксированных в среднем за год (фактически это индекс видового богатства), причем наиболее резкий переход (в 2 раза) наблюдается от крупных к небольшим (6–7 га) массивам. Последовательно растет и индекс Паркера – Бергера (доминирование наиболее многочисленного вида, в данном случае рыжей полевки), что свидетельствует о росте «несбалансированности» сообщества в пользу одного доминирующего вида. Характерно, что показатель обилия мелких млекопитающих в небольших и мелких участках сосняков также оказался примерно в 1,5 раза ниже, чем в крупных массивах. Заметные изменения наблюдаются и при сокращении размеров фрагментов от 20–30 до 6–7 га. При этом не только снижается показатель учета, но и растет коэффициент его вариации, рассчитанный за 11 лет наблюдений. Это можно рассматривать как еще одно, хотя и косвенное, свидетельство связанного с рубками снижения стабильности населения зверьков.

Симптоматично и то, что тренды многолетней динамики численности мелких млекопитающих в сосняках различной степени фрагментации в целом имеют сходную направленность. При этом следует отметить два аспекта. Во-первых, размах колебаний (особенно максимумы) даже в слабо фрагментированных сосняках (20–30 га) оказался несколько выше, чем на заповедной территории, во-вторых, подчеркнута закономерность, согласно которой дальнейшая фрагментация сосняков (до 6–7 га и особенно до 1–2 га) резко усиливает отклонения в характере динамики популяций мелких млекопитающих от общих тенденций, характерных для крупных лесных массивов. Это прежде всего проявляется в ином чередовании пиков обилия и в размахе колебаний.

Четкие различия выявляются и при сопоставлении уровней численности двух фоновых видов-содоминантов (обыкновенной бурозубки и рыжей полевки), которые вместе составляют более 90 % суммарного отлова. С сокращением размеров лесных массивов показатель обилия обыкновенной бурозубки растет, а рыжей полевки падает. Показатель же коэффициента вариации этих видов демонстрирует обратную зависимость. Характерные различия наблюдаются и в динамике численности. В крупных массивах заповедника волны популяционной динамики обыкновенной бурозубки имеют более сглаженный характер, а спады численности выражены слабее, чем в небольших по площади сосняках. Сходные тенденции в общих чертах отмечаются и для рыжей полевки, однако уровень численности этого вида в больших массивах «опытного» участка оказался несколько выше, а коэффициент вариации и размах колебаний в смежные годы – ниже, чем даже в сосняках заповедника. Это можно объяснить соседством и влиянием в целом благоприятных для вида резервных местообитаний типа молодняков и опушечных лент, характерных для мозаичного ландшафта опытного участка. На популяцию рыжей полевки это, по-видимому, оказывает стабилизирующее влияние. Дальнейшая фрагментация сосняков приводит к сокращению показателя численности рыжей полевки, причем особенно сильно (в 2 раза) в семенных куртинах сосны площадью 1–2 га. Что же касается периодов депрессии численности, то в мелких лесных массивах у обоих видов они выражены более резко и нередко принимают многолетний характер.

В сосняках разной степени фрагментации у рыжей полевки зафиксировано неполное совпадение волн динамики численности. В основном это касается пиков, но в некоторых случаях – и периодов депрессии численности. Таким образом, фрагментация сосняков в целом приводит к обеднению видового состава, сокращению численности видов, усилению нестабильности населения и упрощению структуры сообществ мелких млекопитающих. Максимальная степень фрагментации (сокращение размеров участков до 1–2 га) приводит к формированию довольно нестабильных и упрощенных группировок с 1–2 абсолютно доминирующими видами. Характерно, что при сохранении собственной структуры даже мелких массивов сосняков (ярусность, сомкнутый полог, специфичный напочвенный покров) массового заселения семенных куртин сосны зверьками с окружающей территории молодняков не наблюдалось. В итоге острова сосняков существенно

отличаются по составу населения и численности мелких млекопитающих от смежных территорий.

Доминирующая повсеместно рыжая полевка несколько легче, чем землеройки, переносит дробление массивов спелых сосняков, хотя изменения все же значительны. Характерно, что, как и в случае с землеройками, заселения небольших по площади участков сосняков другими видами полевок (темная, экономка) не наблюдалось, хотя они и присутствовали на прилегающих территориях производных лесов. Лишь однажды в небольшом массиве сосняка-черничника площадью всего 2 га удалось обнаружить изолированное поселение лесного лемминга – вида, известного своим тяготением к крупным массивам коренных хвойных лесов Фенноскандии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
2. Ивантер Э. В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 72–99.
3. Ивантер Э. В., Курхинен Ю. П. Влияние антропогенной трансформации лесных экосистем Восточной Фенноскандии на популяции малой и средней бурозубок // Принципы экологии. 2014. № 2. С. 21–25. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3561.
4. Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск, 2001. 271 с.
5. Керзина М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.
6. Курхинен Ю. П. Воздействие сплошных концентрированных рубок на кормовые ресурсы и численность растительноядных млекопитающих // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 18–31.
7. Курхинен Ю. П., Данилов Ю. П., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях анетропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 206 с.
8. Наумов С. П., Руковский Н. Н. Влияние рубки леса и его возобновления на полевок рода *Clethrionomys* и *Microtus* // Новые проблемы зоологической науки. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 303–306.
9. Попов И. Ю. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в Европейской тайге: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1998. 27 с.
10. Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием рубок // Труды Коми филиала АН СССР. Вып. 4. 1956. С. 112–115.
11. Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A revie // Oikos. 1966. Vol. 71. P. 355–366.
12. Bonach F., Kazakewicz M. Tentative comparison of small mammals communies in poor pine stand of various // Bulletin of Polish Academy of Sciences. 1980. Vol. 28. P. 43–48.
13. Glowacinski Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bulletin of Polish Academy of Sciences. 1979. Vol. 27. P. 169–177.
14. Hansson Z. Landscape ecology of boreal forest // Trends in ecology and evolution. 1992. Vol. 7. P. 299–302.
15. Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Ivanter E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Zhulinskaya O. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kurhinen Yu. P., Forest Institute of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.) IN INDIGENOUS AND ANTHROPOGENIC LANDSCAPES OF EASTERN FENNOSCANDIA

Rodents are widespread in terrestrial ecosystems. These animals are bio indicators of the environmental conditions; therefore, it is convenient to use them for solving a number of applied and theoretical problems of animal ecology. The main aim of the research is to study comprehensively the ecology of the bank vole inhabiting Karelia. In the study, the following methods of counting the number of small mammals were used: trap-lines and trapping grooves. The abundance of voles is controlled by a large number of factors (weather and feed conditions, habitat quality, the status of coexisting species etc.). It was revealed that concentrated forest felling leads to the increased instability and extreme simplification of the population organization, to the streamlining of the ecological structure of the population of the Bank vole species.

Key words: biotope, felling, ecosystem, population, rodents

REFERENCES

1. Ivanter E. V. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR* [Population ecology of small mammals of the taiga Northwest of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 244 p.

2. I v a n t e r E. V. Ecological structure and dynamics of the population of small mammals of Lake Ladoga [Ekologicheskaya struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh Priladozh'ya]. *Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1983. P. 72–99.
3. I v a n t e r E. V., K u r h i n e n Y u . P. Influence of anthropogenic transformation of forest ecosystems of Eastern Fennoscandia on populations of small and medium shrews [Vliyanie antropogennoy transformatsii lesnykh ekosistem Vostochnoy Fennoskandii na populyatsii maloy i sredney burozubok]. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. Petrozavodsk. 2014. № 2. P. 21–25. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3561.
4. I v a n t e r E. V., M a k a r o v A. M. *Territorial'naya ekologiya zemleroek-burozubok* [Territorial ecology of shrews]. Petrozavodsk, 2001. 271 p.
5. K e r z i n a M. N. Influence of felling and burning on the formation of forest fauna [Vliyanie vyrubok i garey na formirovanie lesnoy fauny]. *Rol' zhivotnykh v zhizni lesa*. Moscow, Izd-vo MGU, 1956. P. 21–304.
6. K u r h i n e n Y u . P. The impact of continuous concentrated felling on food resources and the number of herbivorous mammals in Karelia [Vozdeystvie sploshnykh kontsentrirovannykh rubok na kormovye resursy i chislennost' rastitel'noyadnykh mlekopitayushchikh Karelii]. *Vliyanie khozyaystvennogo osvoeniya lesnykh territoriy Evropeyskogo Severa na naselenie zhivotnykh*. Moscow, Nauka Publ., 1987. P. 18–31.
7. K u r h i n e n Y u . P, D a n i l o v P. I., I v a n t e r E. V. *Mlekopitayushchie Vostochnoy Fennoskandii v usloviyakh antropogennoy transformatsii taezhnykh ekosistem* [Mammals of Eastern Fennoscandia under anthropogenic transformation of taiga ecosystems]. Moscow, Nauka Publ., 2006. 208 p.
8. N a u m o v S. P., R u n o v s k i y N. N. The impact of logging and its renewal on the voles of the genus Clethrionomys and Microtus [Vliyanie rubki lesa i ego vozobnovleniya na polevok roda *Clethrionomys* i *Mocrotus*]. *Novye problemy zoologicheskoy nauki*. Stavropol, 1979. Part 2. P. 303–306.
9. P o p o v I. Y u . *Struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh v svyazi s suktsessiyami rastitel'nosti v Evropeyskoy tayge: Aftoref. dis. .... kand. biol. nauk* [Structure and dynamics of the population of small mammals in connection with succession of vegetation in the European taiga. Author's abst. PhD. biol. sci. dis.]. Moscow, 1998. 27 p.
10. T u r i e v a V. V. Fauna of mouse-shaped rodents of different types of forest and its changes under the influence of felling [Fauna myshevidnykh gryzunov razlichnykh tipov lesa i ee izmeneniya pod vliyaniem vyrubok]. *Trudy Komi filiala AN SSSR* [Proceedings of Komi Branch of the Academy of Sciences of the USSR]. 1956. P. 112–115.
11. A n d r e n H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A revie // Oikos. 1966. Vol. 71. P. 355–366.
12. B o n a c h F., K a z a k e w i c z M. Tentative comparison of small mammals communities in various poor pine stands // Bulletin of Polish Academy of Sciences. 1980. Vol. 28. P. 43–48.
13. G l o w a c i n s k i Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bulletin of Polish Academy of Sciences. 1979. Vol. 27. P. 169–177.
14. H a n s s o n Z. Landscape ecology of boreal forest // Trends in ecology and evolution. 1992. Vol. 7. P. 299–302.
15. H e n t t o n e n H., K a i k u s a l o A., T a s t J., V i i t a l a J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Поступила в редакцию 25.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 21–27 **Общая биология** **2017**

УДК 577.115.3:591.36:597.558.253(268.46)

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)
znefed@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

ДМИТРИЙ ЛЮДВИГОВИЧ ЛАЙУС
кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
dlajus@gmail.com

ТАТЬЯНА СОСЛАНОВНА ИВАНОВА
ассистент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
tut2000@gmail.com

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, 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

ВАРИАЦИИ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИПИДНОГО МЕТАБОЛИЗМА У МОЛОДИ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ*

Проведено исследование липидов и жирных кислот молоди трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) из двух биотопов в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря – высокопродуктивного нерестилища колюшки с плотными зарослями морской травы зостеры (губа Сельдяная) и нерестилища в мелководной лагуне с менее плотными зарослями зостеры (в проливе Сухая Салма). Показаны различия между молодью из двух биотопов по содержанию запасных триацилглицеринов, структурных фосфолипидов, полиеновых, физиологически значимых, 22:6ω-3 и 20:5ω-3 жирных кислот, а также по показателям отношений эссенциальных 18:3ω-3/18:2ω-6 кислот и суммарных полиненасыщенных жирных кислот семейств ω-3/ω-6. Полученные результаты можно связать как с различием в питании (на уровне видового состава кормовых объектов, их массовости и доли в питании, с разным содержанием липидов и липотропных веществ), так и с воздействием абиотических факторов (температуры прежде всего), что в конечном счете может влиять на интенсивность метаболических процессов у молоди колюшки.

Ключевые слова: молодь, колюшка, липиды, жирные кислоты, питание

© Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н., 2017

ВВЕДЕНИЕ

Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) в настоящее время является наиболее многочисленным видом в Белом море [17], хотя она и не входит в число промысловых рыб. Половозрелой она становится в возрасте одного года, продолжительность ее жизни три-четыре года. Взрослые особи проводят большую часть жизни в открытом море, где питаются планктоном, в период нереста (с мая по июль) подходят к берегам, где также поедают бентос и икру как других видов рыб, так и свою собственную [1].

В Белом море на протяжении последнего столетия численность колюшки сильно менялась, причем в теплые периоды увеличивалась [11]. Последний подъем наблюдается с конца 1990-х годов. В связи с массовостью вида в настоящий период колюшка играет большую роль в трофических цепях экосистемы Белого моря, и флуктуации ее численности связаны с изменением во всей экосистеме Белого моря, что, в частности, подтверждается данными о питании хищных рыб в периоды высокой и низкой численности [11]. Поэтому важно иметь представление о факторах и механизмах изменения численности колюшки. Такие сведения могут быть получены при комплексных исследованиях разных аспектов как аут-, так и синэкологии колюшки. К настоящему времени проведены исследования, дающие представление о пространственном распределении вида в Белом море [17], о роли колюшки в трофических цепях прибрежной зоны Белого моря [11], [12], зараженности паразитами [21], связи молоди с подводной растительностью [22].

С применением эколого-биохимических методов исследования можно получить важную информацию о жизнедеятельности организма и его адаптации к локальным условиям [5], [6], [7]. Изменение биохимических характеристик часто предваряет морфологические, генетические, физиологические ответы, поэтому такого рода данные представляют большой интерес в контексте более глубокого и всестороннего исследования биологии данного вида. Следует отметить, что биохимические исследования липидного, в том числе и жирнокислотного, статуса колюшки, обитающей в Белом море, в настоящее время отсутствуют.

С другой стороны, трехиглая колюшка – очень популярный объект исследований в области генетики, эволюционной биологии, паразитологии, этологии, экспериментальной биологии, является одним из наиболее часто изучаемых модельных видов рыб, заслуживших статус «супермодели» [15]. В связи с этим можно полагать, что колюшка имеет высокий потенциал для того, чтобы стать модельным объектом и в области экологической биохимии.

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению профиля и содержания липидов, в том числе жирных кислот (ЖК), молоди трехиглой колюшки, обитающей в двух разных биотопах в Белом море, различающихся трофоэкологическими факторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая работа проводилась в два этапа: полевой и экспериментальный.

Полевые сборы

Пробы молоди были собраны 20 августа 2014 года в губе Сельдяная и безымянной лагуне в проливе Сухая Салма («лагуна Сухая»). Общая длина тела колюшек составляла 22,1 ± 0,6 и 21,7 ± 0,5 мм, а численность – 210 и 40 экз./м^2 в губе Сельдяная и лагуне Сухая соответственно.

Губа Сельдяная (66°33’80,66’’ N, 33°62’25,16’’ E) – залив треугольной формы с широким входом глубиной до 8 м. Вершина губы мелководная с небольшим пресным стоком. В губе имеется плотное поселение зостеры (плотность побегов – около 1500–2000 экз./кв. м, М. В. Иванов, неопубл. дан.), на литорали дно каменистое, глубже – илистое. Это сравнительно более высокопродуктивное нерестилище колюшки. В таких биотопах плотность производителей может превышать 100 экз./кв. м [17]. В губе довольно много хищных рыб, питающихся колюшкой [11]. Питание молоди исследовано в [12].

Лагуна Сухая (66°31’32,62’’ N, 33°64’59,53’’ E) – полуизолированный залив площадью 0,064 кв. км, глубиной до 4 м и с обширными мелководьями, соединяющийся с морем мелководной протокой. Незначительное опреснение за счет слабого берегового стока и атмосферных осадков. Дно илистое. Заросли зостеры менее плотные, чем в губе Сельдяной (300–500 экз./кв. м, М. В. Иванов, неопубл. дан.), обильны зеленые нитчатые водоросли. Плотность колюшки здесь обычно несколько ниже, чем в губе Сельдяная (Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубл. дан.). Здесь имеется одна преобладающая форма планктона – копепода *Acartia longiremis* (Н. В. Полякова, неопубл. дан.). Плотность молоди колюшки в лагуне обычно ниже, чем в губе Сельдяная [21].

Экспериментальный этап

Липидный статус молоди колюшки оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС) и жирных кислот (ЖК) общих липидов: насыщенные жирные кислоты (НЖК), мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК), а также полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК).

Индивидуальные пробы молоди фиксировали 96 % спиртом по 1 мл, затем гомогенизировали в 10-кратном объеме смеси хлороформ : метанол (2 : 1) и хранили при температуре +4 °С до анализа. Липиды экстрагировали в системе растворителей хлороформ : метанол (2 : 1 по объему)

по методу Фолча [14] и фракционировали на пластинках «Silufol» (Kavalier, Чехия) в системе растворителей петролейный эфир : серный эфир : уксусная кислота (90 : 10 : 1 по объему). Количественное определение суммарных ФЛ, ТАГ, ЭХС проводили гидроксаматным методом [9], [24], ХС – методом Энгельбрехта [13] и выражали в процентах сухой массы.

После экстракции и очистки общих липидов проводили метанолиз жирных кислот общих липидов [10], после чего метиловые эфиры жирных кислот разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа «Кристалл 5000.2» (ЗАО «ХРОМАТЭК», Йошкар-Ола, Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA). Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей, имеющихся на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов) с таковыми для стандартных ЖК, при этом использовали стандартные растворы метиловых эфиров жирных кислот (Sigma Aldrich, USA) при помощи компьютерной программы по обработке хроматограмм «Хроматэк Аналитик».

Работа проведена с использованием научного оборудования центра коллективного пользования «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера» (ЦКП ИБ КарНЦ РАН).

Статистическая обработка

Результаты проведенных экспериментов были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [3] с помощью компьютерных программ Excel и Stadia.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Липидный статус

У молоди колюшки из двух исследованных местообитаний уровень суммарных липидов достоверно не различался (9,75 и 9,98 % сухой массы, в губе Сельдяная и лагуне Сухая соответственно), большую их долю составляют структурные липиды – ФЛ и ХС (табл. 1). Молодь, обитающая в Сухой лагуне, по сравнению с таковой из Сельдяной губы, отличалась достоверно более высоким уровнем ФЛ (6,40 и 5,18 соответственно), но значительно более низкой долей запасных ТАГ (0,50 и 1,32 % соответственно) и показателями отношений: ТАГ/ФЛ (0,08 и 0,27 соответственно) и ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС (0,13 и 0,29 соответственно).

Жирнокислотный спектр

Жирнокислотный спектр общих липидов молоди колюшки из двух местообитаний заметно различался. Рыбы из Сельдяной губы по сравнению с таковыми из Сухой лагуны характеризуются доминированием и более высоким содержанием ПНЖК (44,08 и 34,10 % от суммы ЖК соответственно) с превалированием ПНЖК ω-3 семейства, в основном за счет докозагексаеновой 22:6ω-3 (23,30 и 13,03 % от суммы ЖК соответственно), а также эйкозапентаеновой 20:5ω-3 (8,03 и 5,30 % соответственно) кислот (табл. 2). У молоди колюшки из Сельдяной губы установлен и более высокий показатель отношения суммарных ПНЖК семейств ω-3/ω-6 (7,92 и 4,65 соответственно). У особей из Сельдяной губы была ниже доля эссенциальной линоленовой 18:3ω-3 кислоты (0,74 и 2,29 % от суммы ЖК соответственно) и более низкий показатель отношения эссенциальных 18:3ω-3/18:2ω-6 кислот, что указывает на ее пониженный уровень в кормовых организмах. Однако, несмотря на низкий уровень пищевой 18:3ω-3 кислоты у молоди из Сельдяной губы, содержание ее метаболического производного 22:6ω-3 кислоты было в 1,8 раза выше, чем у таковых из Сухой лагуны.

Таблица 1

Содержание общих липидов и липидных классов (фосфолипиды, триацилглицерины, эфиры холестерина, холестерин) (% суммы; % сухого вещества) у молоди трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Место обитания	Сельдяная	Сухая
n	14	14
% сухого вещества		
ОЛ	9,75 ± 0,44	9,98 ± 0,60
ФЛ	5,18 ± 0,39	6,40 ± 0,43*
ТАГ	1,32 ± 0,15	0,50 ± 0,08*
ЭХС	0,86 ± 0,11	0,67 ± 0,14
ХС	2,39 ± 0,16	2,42 ± 0,32
ХС/ФЛ	0,49 ± 0,05	0,40 ± 0,06
ТАГ/ФЛ	0,27 ± 0,04	0,08 ± 0,02*
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,29	0,13

Примечание. Значения представлены в виде: M ± m; n – число проб, ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ЭфХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин; * – значение достоверно отличается от такового у молоди Сельдяной губы ($p \leq 0,05$; ANOVA).

Не выявлено достоверных различий среди двух группировок рыб по содержанию суммарных МНЖК, в которых превалируют «пищевые» ЖК – фитопланктонная 18:1ω-9, а также 20:1ω-9, 22:1ω-11 кислоты, которые синтезируются только веслоногими рачками – копеподами, однако установлены достоверные различия по специфическим минорным кислотам (17:1ω-7 и 20:1ω-7, бактериальное происхождение) – повышенная их доля отмечена у особей из Сухой лагуны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Более высокое содержание запасных ТАГ (в 2,6 раза), а также показателей отношений запасных липидов (ТАГ + ЭХС) к структурным

Таблица 2

Жирнокислотный состав молоди (% суммы ЖК) трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Место обитания	Сельдяная	Сухая
n	14	14
14:0	2,67 ± 0,12	3,81±0,37*
16:0	17,91 ± 0,40	20,24±0,96*
18:0	5,83 ± 0,18	7,61 ± 0,46*
20:0	1,80 ± 0,13	2,36 ± 0,24
∑ НЖК	30,23 ± 0,54	37,10 ± 1,69*
16:1ω-9	0,99 ± 0,05	1,20 ± 0,10
16:1ω-7	2,68 ± 0,15	2,90 ± 0,34
16:1ω-5	0,22 ± 0,01	0,17 ± 0,01
17:1ω-7	0,62 ± 0,03	1,06 ± 0,14*
18:1ω-9	7,48 ± 0,17	7,89 ± 0,33
18:1ω-7	2,29 ± 0,11	2,47 ± 0,12
20:1ω-9	5,30 ± 0,88	6,08 ± 0,65
20:1ω-7	0,18 ± 0,02	0,27 ± 0,03*
22:1ω-11	5,06 ± 0,91	5,78 ± 0,71
22:1ω-9	0,74 ± 0,11	0,90 ± 0,20
∑ МНЖК	25,56 ± 1,75	28,73±3,45
18:2ω-6	1,03 ± 0,08	1,37 ± 0,18
20:4ω-6	1,16 ± 0,09	1,62 ± 0,19*
∑ ω-6 ПНЖК	5,06 ± 0,44	6,18 ± 0,77
18:3ω-3	0,74 ± 0,10	2,29 ± 0,39*
18:4ω-3	1,04 ± 0,11	0,89 ± 0,12
20:5ω-3	8,03 ± 0,33	5,30 ± 0,61*
22:5ω-3	2,22 ± 0,13	2,33 ± 0,25
22:6ω-3	23,30 ± 0,66	13,03 ± 1,53*
∑ ω-3 ПНЖК	37,24 ± 1,18	26,09 ± 2,51*
∑ ПНЖК	44,08 ± 1,39	34,10 ± 2,83
(ω-3)/(ω-6)	7,92 ± 0,59	4,65 ± 0,54*
16:0/18:1(ω-9)	2,40 ± 0,04	2,57 ± 0,09*

Примечание. Значения представлены в виде: M ± m; n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; * – значение достоверно отличается от такового у молоди Сельдяной губы ($p \leq 0,05$; ANOVA).

(ФЛ + ХС) у молоди из Сельдяной губы в период роста отражает, скорее всего, более благоприятные условия питания (как качественный состав пищи, так и ее обилие) и обеспечивает создание энергетических резервов в форме ТАГ и ЭХС. Накопление у молоди энергетического потенциала (в форме липидов) в физиологических пределах имеет функциональное значение, определяя их высокую физическую активность и возможность находить и потреблять больше корма, что способствует их быстрому росту и развитию [5], [7]. На процессы запасания и расходования липидов, главным образом энергетических ТАГ, в организме рыб оказывает влияние комплекс факторов, среди которых ведущую роль играют экологические – температурный режим и кормовая база (разнообразие видов, их массовость и питательная ценность) [8], [16], [18].

Проведенные ранее исследования кормовой базы молоди колюшки в данном биотопе показали, что в составе питания в двух исследованных биотопах встречались как планктонные организмы (инфузория *Helicostomella subulate*, копеподы *Acartia longiremis, Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*), так и бентосные (Oligochaetae и Orthocladiinae). В двух местообитаниях копеподы составляли основной объект питания, хотя в лагуне это была *A. longiremis*, а в губе Сельдяной – *T. longicornis* и *M. norvegica*. Не исключено, что эта разница приводит к обнаруженным различиям в составе липидов у молоди. При этом необходимо помнить и о том, что эти местообитания несколько отличаются и по другим характеристикам. В частности, небольшое, но статистически достоверное различие в содержании ФЛ у молоди из разных биотопов может являться следствием адаптивных реакций на разные условия среды обитания, в частности на более высокую температуру в мелководной лагуне.

Итак, условия обитания (трофоэкологические факторы) молоди колюшки во многом влияют на их физиолого-биохимическое состояние, в том числе на уровень липидов (в большей степени энергетических ТАГ), выполняющих важные функции в метаболических процессах как в целом организме, так и на клеточном уровне. Здесь необходимо отметить, что в генетическом отношении колюшка из нерестилищ, расположенных на расстоянии нескольких километров друг от друга, отличаться не может, так как она зимует довольно далеко от берегов, а в лагуне остаются только единичные экземпляры (Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубл. дан.). Поэтому предпосылки для популяционной структурированности колюшки в столь небольших географических масштабах отсутствуют.

Функции тех или иных липидов во многом определяются спектром их жирных кислот, которые наиболее быстро включаются в адаптивные реакции организма. Высокий уровень физиологически значимой 22:6ω-3 кислоты у личинок колюшки, возможно, связан с потреблением ими планктонных простейших (инфузорий, составляющих первые звенья детритной пищевой цепи и обладающих способностью синтезировать ПНЖК, в том числе докозагексаеновую 22:6ω-3 и другие кислоты) [2]. Действительно, доля инфузории *H. subulate* в питании молоди из Сельдяной губы была заметно выше, чем в Сухой лагуне [21]. В литературе имеются сведения о тесной

корреляции между содержанием 22:6ω-3 кислоты в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и личинок рыб [19], [23]. Более высокий показатель отношения суммарных ПНЖК семейств ω-3/ω-6 у молоди колюшки из губы Сельдяная имеет определенное функциональное значение для роста и развития молоди рыб, что было показано и в других работах [6], [7], [20].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном исследовании показано, что молодь трехиглой колюшки из разных местообитаний в Белом море различается по количественным характеристикам липидов, в том числе жирных кислот. Эти различия, скорее всего, отражают адаптивный ответ на разные условия обитания, поскольку генетические отличия колюшки из исследованных районов практически исключены.

Можно полагать, что наиболее вероятным фактором установленных различий у молоди колюшки является специфика липидного и ЖК состава доминирующих видов кормовых объектов в каждом из биотопов.

Полученные результаты дают основания предположить, что стабильность регуляции жизненных функций в различных экологических условиях обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма, которые являются следствием изменения соотношений отдельных классов липидов и жирных кислот. Это свидетельствует о перспективности исследований липидов и жирных кислот как инструмента для изучения механизмов адаптаций колюшки к изменениям условий среды.

* Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0033). Участие Д. Л. Лайуса поддержано грантом РФФИ 17-04-00027.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдель-Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 31–36.
2. Жукова Н. В. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Владивосток, 2009. 50 с.
3. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
4. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
5. Немова Н. Н., Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Рипатти П. О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea palasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады Академии наук. 2015. Т. 460. № 4. С. 475–480.
6. Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д.С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–212.
7. Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 4. С. 639–645.
8. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
9. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии: Сб. науч. тр. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. С. 150–163.
10. Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
11. Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evolutionary Ecology Research. 2016. № 3. P. 317–334.
12. Demchuk A. S, Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2015. Vol. 95. № 8. P. 1635–1643.
13. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // South African Medical Journal. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
14. Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // The journal of biological chemistry 1957. Vol. 226. № 5. P. 497–509.
15. Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // Science. 2005. № 307. P. 1890–1891.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. NY: Oxford University press, 2002. 466 p.
17. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // Evolutionary ecology research 17. 2016. № 3. P. 301–315.
18. Iverson S. J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (Eds.). Lipids in aquatic ecosystems, Springer, 2009. P. 281–309.
19. Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // Comp. Biochem. and Physiol. 1984. Vol. B79. № 3. P. 331–334.

20. P i c k o v a J., K i e s s l i n g A., P e t t e r s o n A., D u t t a P. C. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from three Swedish river stocks // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 1998. № 120. P. 265–271.
21. R y b k i n a E. V., D e m c h u k A. S., L a j u s D. L., I v a n o v a T. S., I v a n o v M. V., G a l a k t i o n o v K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evolutionary ecology research. 2016. Vol. 17. № 3. P. 335–354.
22. R y b k i n a E. V., I v a n o v a T. S., I v a n o v M. V., K u c h e r y a v y y A. V., L a j u s D. L. Habitat preference of three–spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2016. URL: http://dx.doi.org/10.1017/S0025315416000825 (accessed 9.06.2016).
23. T o c h e r D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
24. W a l s h D. E., B a n a s i k O. J., G i l l e s K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // Journal of Chromatography. 1965. № 17. P. 278–287.

Murzina S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre 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)
Lajus D. L., St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russian Federation)
Ivanova T. S., St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russian Federation)
Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

VARIATIONS OF CERTAIN PARAMETERS OF LIPID METABOLISM IN JUVENILE STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) FROM DIFFERENT BIOTOPES OF KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEA

The study is concerned with the lipid and fatty acids profile in juveniles of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from two spawning grounds in Keret Archipelago of Kalandalaksha Bay of the White Sea: a highly productive inlet with the dense eelgrass population (Seldyanaya Inlet) and a shallow lagoon with eelgrass population of average density (Sukhaya Salma). The differences in juveniles from these habitats in the content of reserve triacylglycerols, membrane phospholipids, polyenic, physiologically important, 22:6ω-3 and 20:5ω-3 fatty acids, and indexes of essential 18:3ω-3/18:2ω-6 and ω-3/ω-6 polyenic fatty acids were revealed. The obtained results can be explained by the differences in food composition (on the level of species composition and abundance of forage organisms and their lipid and lipotrophic composition) or by the effect from abiotoc factors (mainly temperature), which influence the intensity of metabolic processes in juvenile stickleback.

Key words: juveniles, stickleback, lipids, fatty acids, nutrition

REFERENCES

1. Abdel-Malek S. A. Feeding of the adult three spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Kandalaksha Bay [Pitanie vzrosloy trekhigloy kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v Kandalakshskom zalive]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific reports of high shool. Biological sciences]. 1963. № 3. P. 31–36.
2. Z h u k o v a N. V. *Zhirnye kisloty morskikh organizmov: taksonomicheskie i tropicheskie markery: Aftoref. dis. … d-ra biol. nauk* [Fatty acids of marine organisms: taxonomic and trophic markers. Author's abst. Dr. biol. sci. diss.]. Vladivostok, 2009. 50 p.
3. I v a n t e r E. V., K o r o s o v A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Textbook]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2011. 302 p.
4. L a j u s D. L., I v a n o v a T. S., S h a t s k i k h E. V., I v a n o v M. V. "Waves of life" of the three spine stickleback ["Volny zhizni" belomosrkoy kolyushki]. *Priroda* [Nature]. 2013. № 4. P. 43–52.
5. N e m o v a N. N., M u r z i n a S. A., N e f e d o v a Z. A., P e k k o e v a S. N., R i p a t t i P. O. Lipid status of larvae and adults of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Cludeiformes, Clupeidae) [Lipidnyy status molody i vzroslykh osobey belomorskoy sel'di *Clupea palasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae)]. *Doklady Akademii nauk* [Reports of the Academy of Science]. 2015. Vol. 460. № 4. P. 475–480.
6. N e m o v a N. N., N e f e d o v a Z. A., M u r z i n a S. A., V e s e l o v A. E., R i p a t t i P. O., P a v l o v D. S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [Vliyanie ekologicheskikh usloviy obitaniya na dinamiky zhirnykh kislot u atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.)]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2015. № 3. C. 206–212.
7. N e f e d o v a Z. A., M u r z i n a S. A., V e s e l o v A. E., R i p a t t i P. O., N e m o v a N. N. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size [Raznokachestvennost' lipidnykh i zhirnokislotnykh spektrov u segoletok atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L., razlichayushichikhsya razmerno-vesovymi kharakteristikami]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Contemporary problems of ecology]. 2014. Vol. 21. № 4. P. 639–645.
8. S i d o r o v V. S. *Ekologicheskaya biokhimiya ryb. Lipidy* [Ecological biochemistry of fish. Lipids]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 240 p.

9. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Fish lipids. 1. Methods of analysis. Tissue specificity of the lipids of the vendace of *Coregonus albula* L. [Lipidy ryb. 1. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' lipidov ryapushki *Coregonus albula* L.]. *Lososevye Karelii: Sb. nauch. tr.* Petrozavodsk, Karel. filial AN SSSR Publ., 1972. P. 150–163.
10. Tsyganov E. P. Direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel [Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem]. *Laboratornoe delo.* 1971. № 8. P. 490–493.
11. Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evolutionary Ecology Research. 2016. № 3. P. 317–334.
12. Demchuk A. S, Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2015. Vol. 95. № 8. P. 1635–1643.
13. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // South African Medical Journal. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
14. Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // The journal of biological chemistry 1957. Vol. 226. № 5. P. 497–509.
15. Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // Science. 2005. № 307. P. 1890–1891.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. NY: Oxford University press, 2002. 466 p.
17. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // Evolutionary ecology research 17. 2016. № 3. P. 301–315.
18. Iverson S. J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (Eds.). Lipids in aquatic ecosystems, Springer, 2009. P. 281–309.
19. Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // Comp. Biochem. and Physiol. 1984. Vol. B79. № 3. P. 331–334.
20. Pickova J., Kiessling A., Petterson A., Dutta P. C. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from three Swedish river stocks // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 1998. № 120. P. 265–271.
21. Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evolutionary ecology research. 2016. Vol. 17. № 3. P. 335–354.
22. Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three–spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2016. URL: http://dx.doi.org/10.1017/S0025315416000825 (accessed 9.06.2016).
23. 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.
24. Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // Journal of Chromatography. 1965. № 17. P. 278–287.

Поступила в редакцию 12.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 28–34 **Общая биология** **2017**

УДК 577:[574.24: 597.556.33]

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА
кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (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 Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
o-mesch@yandex.ru

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

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, 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

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА У ЛЮМПЕНУСА ФАБРИЦИЯ *LUMPENUS FABRICII* РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ*

Исследована активность ферментов цитохром с оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ) в мышцах и печени у люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* из Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов Белого моря, различающихся трофоэкологическими и гидрологическими условиями (по температуре, солености, характеру течений, уровню продуктивности бактерио- и фитопланктона). Выявлены различия исследуемых показателей энергетического и углеводного метаболизма у ювенильных особей по сравнению с половозрелыми. Установлено, что особенности метаболизма люмпенуса из Онежского и Кандалакшского заливов связаны с различиями уровня аэробного энергетического обмена в мышцах и печени; особи из Двинского залива отличались по уровню окисления углеводов в гликолизе. Обнаруженные вариации метаболических процессов у рыб из разных заливов Белого моря указывают на различия в их энергетических потребностях, направленных на поддержание энергетического гомеостаза в специфических гидрологических, экологических и кормовых условиях каждого из заливов.

Ключевые слова: люмпенус Фабриция, энергетический обмен, активность ферментов, заливы Белого моря

ВВЕДЕНИЕ

Люмпенус Фабриция *Lumpenus fabricii* является одним из представителей семейства Стихеевых (Stichiaedae), который обитает в морских экосистемах северных широт, в том числе в Белом море. Люмпенус Фабриция рассматривается как важное промежуточное звено в пищевой цепи субарктических и арктических экосистем, в которой этот вид (главным образом, личинки) является дополнительным высокоэнергетическим компонентом питания морских хищников, включая рыб, млекопитающих и птиц [7], [12], [16]. Жизненный цикл люмпенуса, как и других видов этого семейства, представлен пелагической молодью и придонными взрослыми особями.

Экосистема Белого моря уникальна и связана с комплексом особых гидрологических, климатических и экологических особенностей, которые различаются в разных заливах. Наличие градиента глубин, рельефа дна, температур и солености, связь с речными системами, а также разнообразие видового состава кормовых организмов приводят к формированию многочисленных биотопов со специфичными гидрологическими и трофоэкологическими условиями [1], [2]. Известно, что многие виды рыб (например, сельдь *Clupea pallasii marisalbi* Berg) представлены несколь-

© Чурова М. В., Мещерякова О. В., Мурзина С. А., Немова Н. Н., 2017

кими морфоэкологическими группировками, в зависимости от местообитания в Белом море, различающимися размерно-возрастными параметрами и сроками нереста [1], [10]. Кроме того, эти морфоэкологические группировки различаются по активности ферментов энергетического и углеводного обмена, что было показано нами для беломорской сельди, обитающей в Онежском, Двинском и Кандалакшском заливах Белого моря [8], [17]. Люмпенус Фабриция встречается во всех заливах моря, однако сведения о биологии данного вида и об особенностях биохимического статуса его различных экологических групп немногочисленны. Эколого-биохимические исследования этого вида рыб позволят получить новую информацию, способствующую глубокому пониманию метаболических аспектов его адаптации и стратегии широкого расселения и выживания в неоднородной среде Белого моря. Следует отметить, что сведения о биохимических адаптациях на уровне липидного обмена у данного вида в Белом море за последние годы представлены только нашими исследованиями [16].

Одним из важнейших факторов, определяющих функциональную активность клеток различных органов и, соответственно, процессы роста, развития рыб и адаптации метаболизма в условиях изменения факторов среды, является уровень энергетического обмена [9]. Исследуя параметры энергетического и углеводного обмена, можно оценить уровень важнейших процессов образования энергии – аэробного синтеза АТФ, гликолиза, а также участие углеводов в процессах образования энергии и синтезе различных промежуточных соединений. На основании этого можно установить метаболические особенности организма рыб, способствующие формированию адаптационного потенциала жизнедеятельности и выживания в конкретных условиях водной среды.

В связи с вышесказанным целью данной работы было изучение активности некоторых ферментов энергетического и углеводного обмена в печени и мышцах у особей люмпенуса Фабриция, обитающих в Онежском, Двинском и Кандалакшском заливах Белого моря, различающихся по гидрологическим и экологическим условиям.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особи люмпенуса Фабриция были собраны в октябре в трех заливах Белого моря – Онежском, Двинском и Кандалакшском. Характеристики районов сбора представлены в табл. 1.

Особи были разделены на группы по стадии зрелости (ювенильные и половозрелые). При этом неполовозрелые были разделены на группы по размерам. Размерно-весовые характеристики особей представлены в табл. 2.

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена определяли в мышцах (группы 1–4) и печени (группы 2–4) люмпенуса. Активность цитохром с оксидазы (КФ 1.9.3.1.) определяли по методу Смита [19], измеряя увеличение количества окисленного цитохрома с. Активность ЦО выражали в k/г ткани, где k – константа реакции 1-го порядка. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, 1.1.1.49) определяли, измеряя количества восстановленного НАД и НАДН по общепринятым методикам [4]. Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Beck в модификации Ананьева и Обуховой [3]. Активность ферментов выражали в мкмоль/мин/г ткани.

Таблица 1

Характеристика района сбора проб

Залив	Координаты сбора проб		Температура воды, °С	Соленость, ‰	Глубина, м
Двинский	65°13.3’N	39°39.5’E	8,50	26,5	39
Онежский	64°32.6’N	35°27.9’E	9,07	24,98	12
Кандалакшский	66°52.5’N	32°27.7’E	5,96	26,39	27

Таблица 2

Средняя длина (см) особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря

Группа	Залив		
	Кандалакшский	Онежский	Двинский
неполовозрелые особи			
1	7,63 ± 0,51	9,13 ± 0,91	н. о.
2	11,58 ± 1,12	11,95 ± 1,66	н. о.
3	13,50 ±1,31	14,45 ± 1,22	н. о.
половозрелые особи			
4	16,24 ±1,75	18,53 ± 1,81	16,20 ± 1,1

Примечание. н. о. – не определялся.

Статистический анализ полученных результатов производили с помощью критерия Краскела – Уоллиса с последующим сравнением выборок с использованием критерия Манна – Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ активности исследуемых ферментов в мышцах и печени у особей люмпенуса из трех заливов Белого моря указывает на метаболические различия, обусловленные двумя факторами: процессами созревания и условиями обитания.

У ювенильных и половозрелых особей люмпенуса показаны различия в активности ЦО в мышцах (рис. 1а). Характер таких различий между половозрелыми и неполовозрелыми особями был разный в зависимости от биотопа. Для люмпенуса из Онежского залива уровень активности ЦО был выше у неполовозрелых особей, при этом уровень активности фермента снижался с массой. Цитохромоксидаза – ключевой фермент дыхательной цепи митохондрий, и его активность является показателем уровня аэробного метаболизма [14]. Снижение активности ЦО у рыб из Онежского залива указывает на снижение аэробного обмена с массой рыб. Известно, что в онтогенезе рыб с увеличением массы происходит снижение тканевого дыхания, интенсивности потребления кислорода и в целом уровня стандартного обмена [9], [13]. С возрастом снижаются темпы роста рыб и, следовательно, энергетические затраты, связанные с синтезом структурных веществ.

Для люмпенуса из Кандалакшского залива характер изменений ЦО в зависимости от стадии зрелости был противоположный: у половозрелых особей уровень активности ЦО был выше по сравнению с неполовозрелыми (см. рис. 1а). При этом у неполовозрелых особей уровень активности увеличивался вместе с массой особей. Таким образом, для люмпенуса из Кандалакшского залива характерно увеличение уровня аэробного обмена с массой особей и у половозрелых рыб. Принимая во внимание, что в этом заливе на момент сбора проб температура воды ниже, чем в других заливах, вероятно, усиление интенсивности аэробного обмена необходимо для обеспечения энергией АТФ биосинтетических процессов

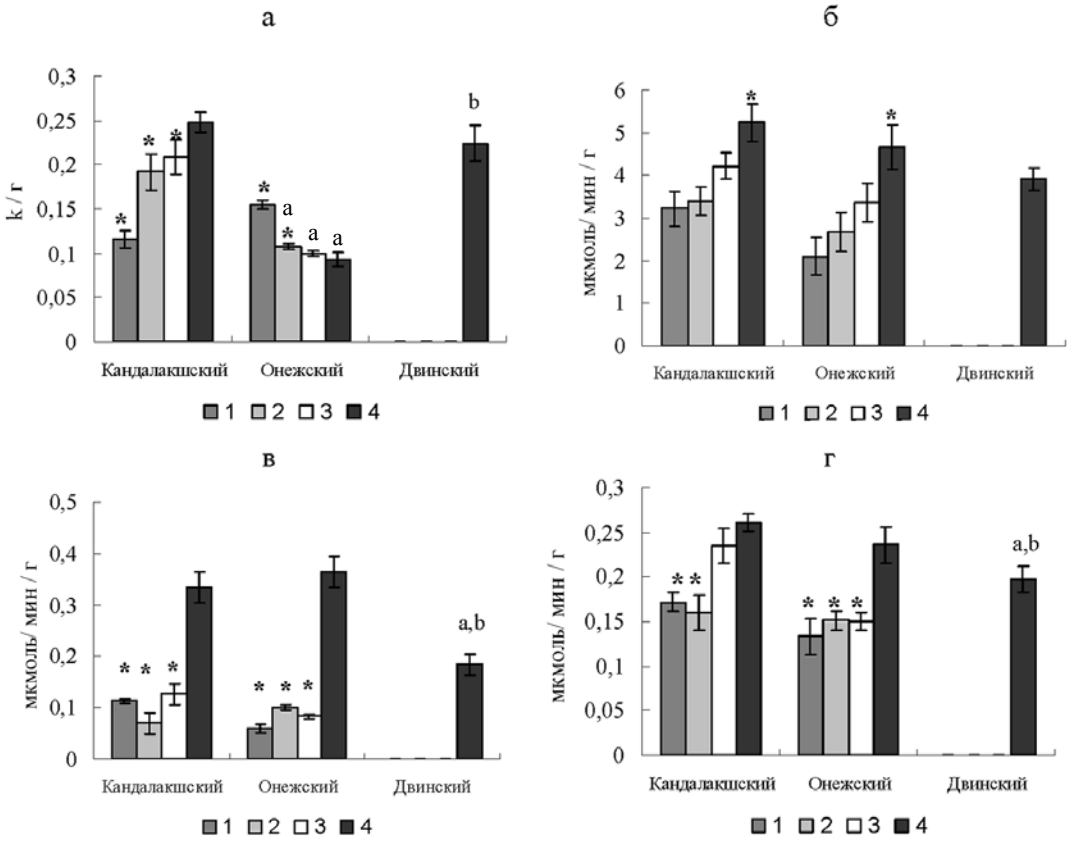

Рис 1. Активность ферментов ЦО (k/г) (а), ЛДГ (б), альдолазы (в), 1-ГФДГ (г) (мкмоль/мин/г) в мышцах ювенильных и половозрелых особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря (Кандалакшский, Онежский, Двинский). 1, 2, 3 – группы ювенильных особей; 4 – половозрелые особи. * – различия между неполовозрелыми и половозрелыми особями достоверны, $p < 0,05$. [a] – различия достоверны в сравнении с Кандалакшским заливом, $p < 0,05$. [b] – различия достоверны в сравнении с Онежским заливом, $p < 0,05$

и активности у более крупных рыб в условиях низких температур этого залива. Известно, что у рыб, обитающих в условиях низких температур, более высокая концентрация и, соответственно, активность фермента компенсирует низкую скорость реакций метаболизма [5].

Установлены высокие значения активности ферментов ЛДГ, 1-ГФДГ и альдолазы в мышцах для половозрелых особей люмпенуса из всех исследуемых заливов по сравнению с неполовозрелыми. Также показано увеличение активности ферментов с массой особей в группах неполовозрелых рыб (см. рис. 1б, в, г). Активность фермента ЛДГ в белых мышцах рыб связана преимущественно с участием в гликолизе, который является главным процессом энергообеспечения этих типов мышц при интенсивных сокращениях [20]. Повышение активности ЛДГ в белых мышцах у более крупных особей, по-видимому, связано с необходимостью поддержания высокого уровня образования АТФ для обеспечения физической активности [6], [11], например в поисках пищи. Активность альдолазы характеризует степень использования углеводов в гликолизе [15]. Согласно полученным результатам, высокий уровень использования углеводов в мышцах более крупных ювенильных и половозрелых особей, вероятно, связан с повышением уровня анаэробного обмена. Фермент 1-ГФДГ катализирует реакцию образования 1-глицерофосфата, который является предшественником структурных и запасных липидов. Наблюдаемое увеличение активности 1-ГФДГ может свидетельствовать о более высоком уровне синтеза и запасания липидов в мышцах у более крупных особей [6]. Ранее было показано, что уровень липидов в мышцах люмпенуса Фабриция достигает 11,6 % сухого вещества [16], при этом доминирующим классом являются фосфолипиды.

Сравнение активности ферментов в печени у неполовозрелых и половозрелых рыб показало более низкую активность ЦО и ЛДГ у половозрелых особей (рис. 2а, б). Это указывает на снижение интенсивности процессов аэробного и анаэробного образования энергии с увеличением массы особей и в целом на снижение интенсивности биосинтетических процессов с возрастом и функциональную активность печени.

Обнаруженные различия в активности ферментов у ювенильных и половозрелых особей могут быть связаны с особенностями обитания. Так, молодь люмпенуса является пелагической, в то время как взрослые особи ведут придонный образ жизни. В процессе перехода происходит

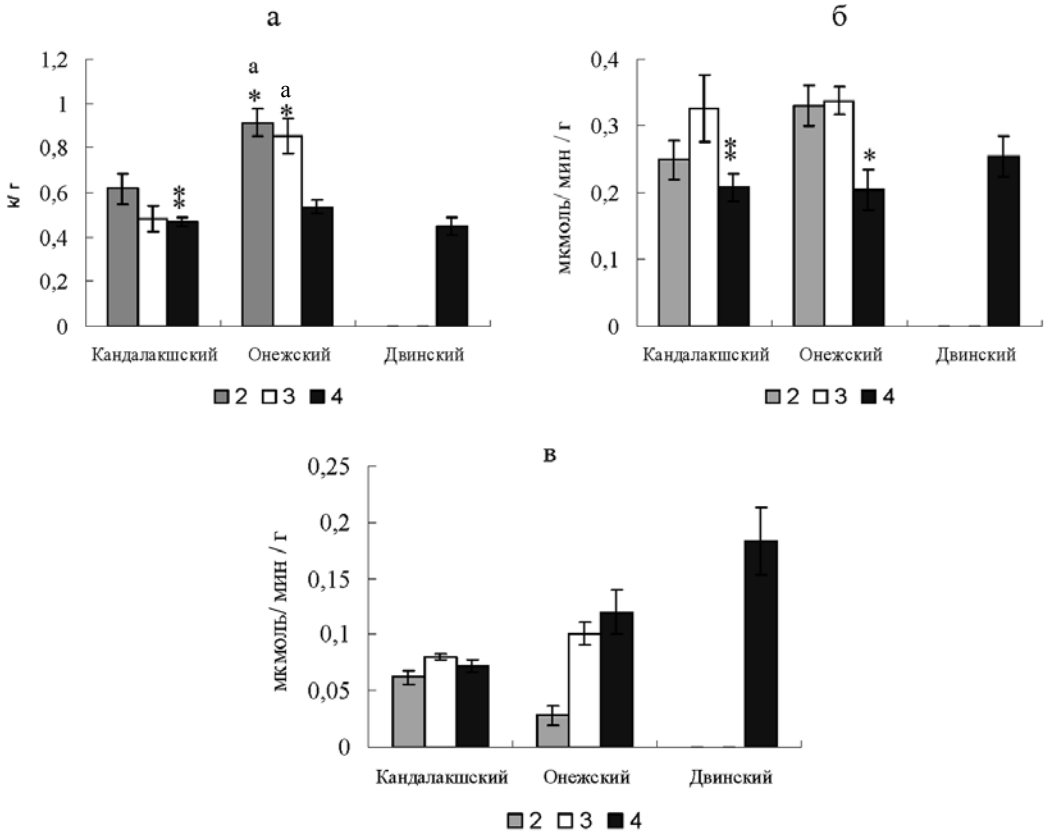

Рис. 2. Активность ферментов ЦО (k/г) (а), ЛДГ(б), альдолазы (в) (мкмоль/мин/г) в печени ювенильных и половозрелых особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря (Кандалакшский, Онежский, Двинский). 2, 3 – группы ювенильных особей; 4 – половозрелые особи. * – различия между неполовозрелыми и половозрелыми особями достоверны, $p < 0,05$. [a] – различия достоверны в сравнении с Кандалакшским заливом, $p < 0,05$

смена объектов питания, а также гидрологических условий (главным образом, температуры), что напрямую поддерживается перестройками в метаболизме в целом и изменением интенсивности процессов энергетического обмена в частности.

При сравнении активности ферментов у люмпенуса в зависимости от биотопа установлены различия в активности ферментов как в мышцах, так и в печени. Различия у особей из Онежского и Кандалакшского заливов касались уровня аэробного энергетического обмена. Уровень активности ЦО в мышцах неполовозрелых особей люмпенуса из Онежского залива был ниже, чем в Кандалакшском. Для половозрелых особей из Онежского залива значения были также ниже по сравнению с рыбами Кандалакшкого и Двинского заливов (см. рис. 1а). Полученные результаты указывают на более низкий уровень аэробного обмена в мышцах люмпенуса из этого залива. Ранее при оценке биохимического статуса у сельди из разных заливов Белого моря [8] наиболее высокий уровень ЦО был установлен в мышцах сельди из Кандалакшского залива, так же как и в нашем исследовании у люмпенуса.

В условиях обитания разных заливов Белого моря ведущими факторами, которые могут влиять на уровень аэробного обмена, являются температура и соленость воды. Как было отмечено выше, компенсация пониженной скорости реакций метаболизма при низких температурах связана с повышением эффективности работы цитохромоксидазы путем увеличения ее активности (концентрации) [18]. Известно, что адаптация к обитанию в соленой воде характеризуется повышенными энергетическими затратами для обеспечения регуляции и интенсификации ионного транспорта у рыб. У рыб в условиях повышенной солености наблюдается более высокий уровень потребления кислорода и аэробного энергетического обмена [5], [8], [21]. Ранее [16] было показано, что компенсаторные реакции липидного метаболизма к абиотическим факторам среды, температура и соленость у люмпенуса из Онежского залива проявляются вариациями минорных фракций фосфолипидов – фосфатидилинозитола, фосфатидилсерина и лизофосфатидилхолина, что свидетельствует об их особой роли в обеспечении адаптаций рыб к условиям данного залива.

В печени у особей из Онежского залива активность ЦО была выше (см. рис. 2а), но это было характерно только для неполовозрелых особей. При этом уровень активности у ювенильных особей был выше по сравнению с половозрелыми. Такие различия, вероятнее всего, связаны с особенностями метаболизма и уровнем процессов биосинтеза у ювенильных особей.

У половозрелых особей люмпенуса из Двинского залива по сравнению с рыбами из других заливов установлен более низкий уровень активности ферментов углеводного обмена, альдолазы и 1-ГФДГ в мышцах, а также наблюдалась тенденция более низкой активности ЛДГ (см. рис. 1б, в, г). Данные результаты указывают на более низкий уровень использования углеводов в энергетическом обмене и в процессах биосинтеза (снижение синтеза глицерофосфата), что может быть связано с особенностями использования энергетических субстратов в мышцах у рыб из этого залива. Одной из причин, на наш взгляд, могут быть качественные и количественные различия в составе объектов питания люмпенуса в исследуемых заливах.

Таким образом, установлено, что особенности метаболизма люмпенуса из Онежского и Кандалакшского заливов связаны с различиями уровня аэробного энергетического обмена в мышцах и печени, а особи из Двинского залива отличались по уровню окисления углеводов в гликолизе. Обнаруженные вариации метаболических процессов у люмпенуса из данных заливов Белого моря указывают на различия в протекании у них важнейших процессов образования энергии, в участии в них углеводов и особенности поддержания энергетического гомеостаза в зависимости от комплекса гидрологических, экологических и кормовых условий залива, в котором они обитают.

* Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0033), а также РФФИ № 17-04-00466 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014–2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации», проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата» (№ г.р. 114061940010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов К. А., Михайловская А. А., Мухомедияров Ф. Б., Надежин В. М., Новиков П. И., Паленичко З. Г. Рыбы Белого моря. Петрозаводск, 1958. 162 с.
2. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование // Исследование фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2012. Т. 69 (77). С. 7–33.
3. Колб В. Г., Камышников 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., Немова Н. Н. Взаимосвязь активности ферментов энергетического и углеводного обмена с размерно-весовыми характеристиками некоторых видов сиговых и лососевых рыб // Сибирский экологический журнал. 2016. № 2. С. 237–245.
7. Мурзина С. А., Немова Н. Н., Нефедова З. А., Фальк-Петерсен С. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* на липидный состав печени и мышц // Экология. 2010. Т. 41. № 1. С. 51–54.
8. Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Мурзина С. А. Особенности энергетического метаболизма беломорской сельди Clupea pallasii marisalbi berg (Clupeiformes, Clupeidae) Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря // Доклады академии наук. 2016. Т. 469. № 1. С. 173–177.
9. Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
10. Семенова А. В., Андреева А. П., Карпов А. К., Фролов С. Б., Феоктистов Е. И., Новиков Г. Г. Генетическая изменчивость сельдей рода Clupea Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 207–217.
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. 304–312.
12. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I. B., Sargent J. R. Structure and function of an unusal lipid storage organ in the Arctic fish Lumpenus maculatus Fries // Sarsia. 1986. Vol. 71 (1). P. 1–6.
13. Goolish E. M. The metabolic consequence of body size // Biochemistry and molecular biology of fishes. P. W. Hochachka, T. P. Mommsen (Ed.). Elsevier, 1995. Vol. 4. P. 335–366.
14. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth // Physiological Zoology. 1987. Vol. 60. P. 454–464.
15. 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.
16. Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // International Journal of Molecular Sciences. 2013. Vol. 14. P. 7048–7060.
17. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ripatti P. O., Semushin A. V., Nemova N. N. Lipids and Fatty Acids of the White Sea Herring Clupea pallasi marisalbi Berg (Clupeiformes, Clupeidae) from Different Habitats of the White Sea // Fishes. 2016. Vol. 1. № 1. P. 65–76.
18. O'Brien K. M. Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fishes // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 275–285.
19. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
20. 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.
21. Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C. 2008. Vol. 148. P. 419–429.

Churova M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Meshcheryakova O. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Murzina S. A., 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)

CHARACTERISTIC FEATURES OF ENERGY METABOLISM IN SLENDER EELBLENNY *LUMPENUS FABRICII* FROM DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA

The study is concerned with the activity of cytochrome c oxidase (CO), lactate dehydrogenase (LDH), aldolase, 1-glycerophosphate dehydrogenase (1-GDDH) in the muscles and liver of slender eelblenny *Lumpenus fabricii* from Kandalaksha, Onega and Dvina Bays of the White Sea. The bays differ in trophic-ecological and hydrological conditions (temperature, salinity, flow patterns, bacterio- and phytoplankton productivity). The differences in the studied parameters of energy and carbohydrate metabolism in juveniles and mature individuals were established. It was revealed that the features of slender eelblenny metabolism from Onega and Kandalaksha Bays are associated with the differences in the level of aerobic energy metabolism in the muscles and liver; the individuals from the Dvina Gulf differed in the level of oxidation of carbohydrates in glycolysis. The observed variations in metabolic processes of the fish from different bays of the White Sea are indicative of the differences in their energy needs, aimed at the maintenance of energy homeostasis in specific hydrological, ecological and trophical conditions of the bays in focus.

Key words: slender eelblenny, energy metabolism, enzyme activity, the White Sea bays

REFERENCES

1. Altuchov K. A., Michaylovskaya A. A., Muchomediarov F. B., Nadezhin V. M., Novikov P. I., Palenichko Z. G. *Ryby Belogo morya* [Fish of the White Sea]. Petrozavodsk, 1958. 162 p.
2. Biological resources of the White Sea [Biologicheskie resursy Belogo morya]. *Issledovanie fauny morey.* St. Petersburg, ZIN RAN Publ., 2012. Vol. 69 (77). P. 7–33.
3. Kolb V. G., Kamyshnikov V. S. *Klinicheskaya biokhimiya* [Clinic biochemistry]. Minsk, Belarus' Publ., 1976. 311 p.

4. Kochetov G. A. *Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii* [A Practical Guide in Enzymology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 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 fish in the North-Western Russia [Mezhvidovye, vozrastnye i polovye razlichiya v aktivnosti tsytokhrom c-oksidazy belykh myshts ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii]. *Trudy Karl'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2013. № 3. P. 136–143.
6. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Correlation for the activities of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism with the size and weight parameters of some coregonidae and salmonidae fish. *Contemporary Problems of Ecology.* 2016. Vol. 9. № 2. P. 203–209.
7. Murzina S. A., Nemova N. N., Nefedova Z. A., Falk-Petersen S. Effects of ecological conditions on lipid composition of the liver and muscles in the daubed shanny, Leptoclinus maculates. *Russian journal of ecology.* 2010. Vol. 41 (1). P. 51–54.
8. Nemova N. N., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Murzina S. A. Characteristics of the energy metabolism of the White Sea herring Clupea pallasii marisalbi Berg (Clupeiformes, Clupeidae) of Onega Bay, Dvina Bay, and Kandalaksha Bay of the White Sea. *Doklady Biological Sciences*. 2016. Vol. 469. № 1. P. 173–177.
9. Ozernyk N. D. *Energeticheskiy obmen v rannem ontogeneze ryb* [Energy metabolism in early ontogeny of fish]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 175 p.
10. Semenova A. V., Andreeva A. P., Karpov A. K., Frolov S. B., Feoktistov E. I., Novicov G. G. Genetic variation of herrings of the genus Clupea from the White Sea [Geneticheskaya izmenchivost' sel'dey roda Clupea Belogo morya]. *Voprosy ikhtiologii* [Journal of ichthyology]. 2004. Vol. 44. № 2. P. 207–217.
11. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., & Nemova N. N. The activity of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism and the level of some molecular-genetic characteristics in young salmons (*Salmo salar* L.) with different age and weight. *Russian journal of developmental biology.* 2015. Vol. 46. № 5. 254–262.
12. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I. B., Sargent J. R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish Lumpenus maculatus Fries // Sarsia. 1986. Vol. 71 (1). P. 1–6.
13. Goolish E. M. The metabolic consequence of the body size // Biochemistry and molecular biology of fishes. P. W. Hochachka, T. P. Mommsen (Ed.). Elsevier, 1995. Vol. 4. P. 335–366.
14. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth // Physiological Zoology. 1987. Vol. 60. P. 454–464.
15. 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.
16. Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // International Journal of Molecular Sciences. 2013. Vol. 14. P. 7048–7060.
17. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ripatti P. O., Semushin A. V., Nemova N. N. Lipids and Fatty Acids of the White Sea Herring Clupea pallasi marisalbi Berg (Clupeiformes, Clupeidae) from Different Habitats of the White Sea // Fishes. 2016. Vol. 1. № 1. P. 65–76.
18. O'Brien K. M. Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fish // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 275–285.
19. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
20. 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.
21. Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C. 2008. Vol. 148. P. 419–429.

Поступила в редакцию 12.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 35–43 **Общая биология** **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

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

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

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

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

ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВНА ПЕРЕВОЗЧИКОВА
бакалавр департамента наук о Земле и космосе Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
zhenya_per@bk.ru

FRAGARIA VESCA L. НА ЗОЛООТВАЛАХ СРЕДНЕГО УРАЛА*

Целью данной работы являлось изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *Fragaria vesca* L., семейство Rosaceae Juss. (земляника лесная, сем. Розоцветные), произрастающих в разновозрастных техногенно нарушенных местообитаниях Среднего Урала (золоотвалы Нижнетуринской и Верхнетагильской государственных районных электростанций) и в естественном лесном сообществе. *F. vesca* начинает поселяться на золоотвалах Урала на начальных этапах формирования лесных фитоценозов. Показано, что все исследованные ценопопуляции *F. vesca* являются нормальными, неполночленными, имеют групповой тип распределения особей в пространстве. Анализ индексов возрастности, эффективности и восстановления показал, что на всех объектах ценопопуляции являются молодыми. С увеличением возраста ценопопуляций наблюдаются уменьшение доли имматурных особей и увеличение доли генеративных особей. Преобладающей биоморфой у *F. vesca* в исследованных местообитаниях является моноцентрическая. С увеличением возраста растительных сообществ наблюдаются уменьшение доли особей с явнополицентрической биоморфой и увеличение значений морфологических параметров *F. vesca* (высота растения, вес воздушно-сухой надземной фитомассы, длина черешка, площадь листовой пластинки). В корнях *F. vesca* во всех исследованных ценопопуляциях обнаружена арбускулярная микориза, показатели микоризации корней зависят от степени сформированности растительных сообществ.

Ключевые слова: *Fragaria vesca* L., золоотвалы, разновозрастные ценопопуляции, микориза

© Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Чукина Н. В., Борисова Г. Г., Перевозчикова Е. Н., 2017

ВВЕДЕНИЕ

Восстановление биологического разнообразия как основы устойчивости биогеоценозов и биосферы в целом на землях, нарушенных промышленной деятельностью человека, является приоритетной задачей национальной политики многих государств в области экологии. Эта проблема особенно актуальна для индустриально развитых регионов России, где сосредоточены значительные площади нарушенных промышленностью земель. Анализ флористического состава, исследование формирования растительных сообществ, изучение видов растений на популяционном уровне на нарушенных землях имеют огромное значение. Полученные данные о потенциале видов растений, способных произрастать на техногенных объектах, в дальнейшем могут быть использованы для наиболее эффективного восстановления растительного покрова [15], [20].

Одним из таких видов является *Fragaria vesca* L., поселяющаяся на нарушенных промышленностью землях на ранних стадиях формирования лесных фитоценозов. По данным Т. С. Чибрик и Ю. А. Елькина [16], исследовавших сукцессионные изменения на техногенных объектах таежной зоны Урала, *F. vesca* имеет довольно высокий балл постоянства (37), что может свидетельствовать об активности расселения вида на нарушенных промышленностью землях.

Целью данной работы являлось изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров и микоризы корней особей *F. vesca* (земляника лесная), произрастающих в разновозрастных техногенно нарушенных местообитаниях Среднего Урала (золоотвалы Нижнетуринской и Верхнетагильской государственных районных электростанций) и в естественном лесном сообществе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

F. vesca (сем. Rosaceae Juss.) – многолетнее, поликарпическое, розеточное, короткокорневищное наземностолонообразующее растение, мезофит, факультативный гелиофит. Типичными местообитаниями являются светлые изреженные леса, опушки, поляны и вырубки, а также лесные луга, заросли кустарников; нетипичные местообитания – каменистые осыпи, скалы, песчаные и галечные отмели [1], [6].

Исследования проводили в июле 2016 года на Среднем Урале. Район исследований находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Район исследования – типично лесной, относится к южно-таежному округу Среднеуральской низкогорной провинции. Здесь преобладают южно-таежные темнохвойные леса и производные от них хвойно-лиственные, березовые, отчасти осиновые. Сосновые леса с *Larix sibirica* Ledeb. и *Picea obovate* Ledeb. встречаются, главным образом, вблизи долин рек на эффузивных плотных породах и известняках. Леса успешно возобновляются.

Были изучены ценопопуляции (ЦП) *F. vesca*, произрастающие на золоотвалах Нижнетуринской (НТГРЭС) и Верхнетагильской (ВТГРЭС) государственных районных электростанций. В качестве контроля исследована ценопопуляция *F. vesca*, произрастающая в естественном лесном фитоценозе.

Золоотвал НТГРЭС расположен в 19 км от г. Нижняя Тура, площадь его – около 440 га.

Золоотвал заливался пульпой с 1992 по 2015 год. После завершения работы каких-либо рекультивационных мероприятий на нем не проводилось. Агрохимический анализ золы показал, что в ней практически отсутствует азот, высокое содержание подвижных фосфатов (до 30 мг/100 г золы) и среднее – доступного калия (11,4 мг/100 г золы), реакция среды слабощелочная.

Золоотвал находится на месте бывшего Вогульского болота. Зарастание золоотвала осуществляется за счет заноса семян из окружающих его со всех сторон сосновых лесов и с заболоченных территорий, при этом антропогенное влияние на процесс самозарастания минимально.

Золоотвал ВТГРЭС расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (бассейн р. Тобол). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Зола крайне бедна азотом (практически его не содержит), достаточно хорошо обеспечена подвижными фосфатами (23,5 мг/100 г золы) и имеет низкое обеспечение доступным калием (7,0 мг/100 г золы). Реакция среды слабощелочная.

Биологическая рекультивация на золоотвале ВТГРЭС была начата в 1968–1970 годах и продолжалась в последующие годы. На высохшую часть золоотвала был нанесен глинистый грунт, взятый из расположенного рядом карьера. Глина наносилась полосами шириной 8–10 м, толщина наносимого слоя – 15–20 см. Полосы с покрытием чередовались с полосами золы такого же размера. 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 %; P_2O_5 – 9,0 мг/100 г субстрата; K_2O – 10,7 мг/100 г субстрата [17], [18].

Естественный лесной фитоценоз расположен в 5 км от г. Верхний Тагил.

Обследование растительных сообществ проводили по общепринятым геоботаническим методикам: определялось общее проективное покрытие растительностью, сомкнутость древесного яруса, обилие видов по шкале Друде. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *F. vesca* в исследуе-

мых растительных сообществах случайным образом закладывали по 25 учетных площадок (0,25 м^2).

Возрастное состояние особей определялось с помощью ключей [8]. Были определены индексы возрастности (Δ) [11], эффективности (ω) [4] и восстановления ($I_в$) ценопопуляций [5].

Для анализа морфологической структуры популяций *F. vesca* были отобраны 20 генеративных растений каждой ценопопуляции. Морфометрический анализ особей *F. vesca* проводили по следующим признакам: высота особи, см; число розеток на растении, шт.; длина надземных столонов, см; количество листьев, шт.; длина черешка листа, см; количество плодов, шт.; масса надземной части, г.

Площадь средней доли листа определяли весовым методом [7]. Количество устьиц определяли у 15 листьев с каждого местообитания в поле зрения микроскопа «Микмед 5».

Содержание общего азота и фосфора в листьях *F. vesca* измеряли колориметрически после мокрого озоления растительного материала смесью кислот: H_2SO_4 и $HClO_4$. Определение общего азота проводили с помощью реактива Несслера, а общего фосфора – с молибдатом аммония в кислой среде. Анализ проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Для изучения микоризы были отобраны корни 20 особей *F. vesca* в каждой ценопопуляции, которые затем были обработаны по стандартной методике: мацерация в 15%-ном КОН с последующей окраской анилиновой синью [9]. Приготовленные препараты просматривали в поле зрения микроскопа при увеличении 120 раз. 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).

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики с использованием программных пакетов MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5$ %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования ЦП проводили в следующих растительных сообществах:

– ЦП$_1$ *F. vesca* изучена на нерекультивированном участке золоотвала НТГРЭС (58°68’32’’ с. ш., 60°00’26’’ в. д.), где наблюдаются начальные этапы формирования смешанного лесного фитоценоза с преобладанием *Betula pendula* Roth и *Pinus sylvestris* L. Возраст растительного сообщества около 20 лет. Древесный ярус не сомкнут, высота деревьев достигает 3,5 м, встречается подрост *Populus tremula* L. и *Betula pubescens* Ehrh., *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* Du Tour. Участок активно зарастает кустарниками, общее проективное покрытие (ОПП) варьирует от 20 до 60 %. Преобладают виды рода Salix, такие как *S. myrsinifolia* Salisb. (cop$_1$ gr), *S. phylicifolia* L. (sp–cop$_1$), *S. caprea* L. (sp gr), *S. triandra* L., *S. cinerea* L. (sol–sp), встречаются единичные особи *Sorbus aucuparia* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *Rubus idaeus* L. Травянистый ярус занимает открытые участки между древесными растениями, его ОПП составляет в среднем 25 %, изменяясь от 10 до 50 % (табл. 1). Из травянистых видов доминируют *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (cop$_3$), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Trifolium pratense* L., *Equisetum arvense* L. (sp gr), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (sol–sp). Всего на участке произрастает 71 вид, принадлежащий к 51 роду, 17 семействам. Видовое богатство составляет в среднем 5,1 вида на 0,25 м^2, варьирует от 3 до 8 видов.

На поверхности золы участка повсеместно формируется мохово-лишайниковый покров, ОПП которого достигает местами 100 %. Наибольшее распространение имеют мхи родов Polium и Brium, лишайники родов Peltigera и Cladonia.

Таблица 1

Характеристика местообитаний ценопопуляций *Fragaria vesca* L.

Характеристики	ЦП$_1$	ЦП$_2$	ЦП$_3$	ЦП$_4$ (контроль)
Субстрат	зола	зола	зола + грунт	почва (подзол)
Возраст растительного сообщества, лет	20	35	45	100–120
Сомкнутость крон, %	–	60–70	60–80	60–70
Общее проективное покрытие кустарникового яруса, %	20–60	15–20	10–15	10–15
Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	25	25–30	30–35	60–80
Общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса, %	60 (100)	0–5	10–30	40
Общее число видов	71	90	116	43
Видовое богатство, 0,25 м^2, (min–max)	5,1 (3–8)	5,7 (3–10)	6,1 (3–10)	7,6 (5–11)

– ЦП$_2$ *F. vesca* изучена в мелколиственном лесном фитоценозе, формирующемся на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС (57°34’60” с. ш., 59°94’61” в. д.), возраст растительного сообщества около 35 лет. Лесной фитоценоз характеризуется довольно высокой сомкнутостью – 60–70 % и сложной вертикальной структурой. В верхнем древесном ярусе доминируют мелколиственные породы, такие как *Populus tremula* (cop$_2$), *Betula pendula* (cop$_2$) и *B. pubescens* (cop$_1$). Высота древостоя 10–16 м. Хвойные породы – *Pinus sylvestris* (sol) и *Picea obovata* (sol) – образуют нижний подполог, куда также входят *Salix caprea* и *S. cinerea*. Кустарниковый ярус сложен из *Salix myrsinifolia* и *S. pentandra* L., подроста *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus* L., *Padus avium* Mill., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klaskova, *Rosa acicularis* Lindl., высота которых варьирует от 0,7–0,8 до 3,5 м (ОПП – 15–20 %). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Orthilia secunda* (L.) House (sp gr–cop$_1$), *Pyrola rotundifolia* L. (sp gr), *P. media* Sw. (sol gr–sp), *Festuca rubra* L. (sp–cop$_1$), *Calamagrostis epigeios* (sp), *Poa pratensis* L. (sp–cop$_1$), *Lathyrus pratensis* L. (sp), *Vicia cracca* L. (sp), ОПП составляет 25–30 %. Моховой покров не развит, отдельные пятна мха приурочены к основаниям стволов деревьев. Всего на участке произрастает 90 видов, принадлежащих к 69 родам и 23 семействам. Видовое богатство составляет в среднем 5,6 вида на 0,25 м^2 (от 3 до 10 видов).

– ЦП$_3$ *F. vesca* изучена в лесном фитоценозе, формирующемся в процессе самозарастания на рекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС с полосным нанесением грунта (57°33’88” с. ш., 59°94’21” в. д.). Возраст растительного сообщества около 45 лет. Древесный ярус сложен в основном *Betula pendula* (cop$_2$), *Pinus sylvestris* (cop$_1$), *Populus tremula* (sp–cop$_1$) и *Picea obovata* (sp gr). Сомкнутость крон древесных видов 60–80 %. В подросте встречаются *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula* и *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус представлен *Sorbus aucuparia*, *Chamaecytisus ruthenicus* и *Salix myrsinifolia,* ОПП 10–15 %. Отмечается формирование травяно-кустарничкового яруса с участием видов полукустарничков *Pyrola rotundifolia* (sp gr–cop$_1$), *Orthilia secunda* (cop$_1$ gr), *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (sol gr), доминируют виды *Lathyrus pratensis* (cop$_1$), *Fragaria vesca* (cop$_1$), *Festuca rubra* (sp–cop$_1$), *Amoria repens* (L.) C. Presl (sp–cop$_1$). ОПП травянистого яруса 30–35 %. Проективное покрытие мохово-лишайникового покрова находится в пределах 10−30 %. Мох произрастает преимущественно у стволов. На участке выявлено 116 видов (82 рода, 28 семейств). Видовое богатство растительного сообщества выше по сравнению с сообществами, формирующимися на золе, но ниже, чем на контрольном участке, составляет в среднем 6,1 вида на 0,25 м^2, варьируя от 3 до 10 видов на учетную площадку.

– ЦП$_4$ *F. vesca* изучена в естественном лесном фитоценозе (контрольное растительное сообщество, 57°36’51” с. ш., 60°00’34” в. д.). В древесном ярусе с сомкнутостью 60–70 % преобладают *Pinus sylvestris* (cop$_2$), *Picea obovata* (cop$_1$) и *Abies sibirica* Ledeb. (cop$_1$), *Betula pendula* (sp gr). ОПП кустарникового яруса составляет 10–15 %, он представлен преимущественно *Rosa acicularis* (sp), *Rubus idaeus* (sp), *Juniperus communis* L. (sol). В травяно-кустарничковом ярусе широко распространены группировки (синузии) ягодных кустарничков *Vaccinium myrtillis* L. (sp gr–cop$_1$), *V. vitis-idaea* L. (sol gr–sp) и полукустарничков – *Orthilia secunda* (sp–cop$_1$), *Pyrola media* (sp), *Linnaea boreale* L. (sol gr). Из травянистых видов преобладают *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth (cop$_2$), *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. (sp–cop$_1$), *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt (sp gr), *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (sp gr), *Rubus saxatilis* L. (sp gr), *Veronica officinalis* L. (sol gr–sp). ОПП травяно-кустарничкового яруса составляет 40–55 %. Моховое покрытие до 40 %. На рассмотренном участке выявлено 43 вида (36 родов, 20 семейств). На учетной площадке произрастает в среднем 7,6 вида (от 5 до 11 видов).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K_j) показало, что наиболее сходны по видовому составу растительные сообщества на золоотвале ВТГРЭС (K_j = 0,61), наименее сходны – растительные сообщества, формирующиеся на золоотвале НТГРЭС и в естественном лесном фитоценозе (K_j = 0,19).

Исследования показали, что все ЦП *F. vesca* имеют групповой тип распределения особей в пространстве (S^2/m составило соответственно 7,16; 14,59; 6,73 и 3,67).

Наибольшая плотность особей *F. vesca* наблюдалась в ЦП$_2$, где она составляла в среднем 6,4 шт./0,25 м^2, что более чем в 2 раза выше, чем в естественном лесу (2,7 шт./0,25 м^2) и ЦП$_3$. Наименьшая плотность особей наблюдалась в ЦП$_1$ – 1,6 шт./0,25 м^2.

Исследования возрастной структуры ценопопуляций *F. vesca* показали, что все они являются нормальными и неполночленными (рис. 1).

В ЦП$_1$ значительно преобладают особи в имматурном (im) возрастном состоянии, что, вероятно, связано с малым возрастом данной популяции. ЦП$_2$ и ЦП$_3$, произрастающие на золоотвале ВТГРЭС, имеют бимодальные спектры с пиками – в im и молодом генеративном (g_1) состояниях. ЦП$_4$ имеет максимум в виргинильном (v) возрастном состоянии.

Анализ индексов возрастности (ΔЦП$_1$ = 0,07; ΔЦП$_2$ = 0,15; ΔЦП$_3$ = 0,19; ΔЦП$_4$ = 0,09) и эффективности (ωЦП$_1$ = 0,26; ωЦП$_2$ = 0,45; ωЦП$_3$ = 0,54; ωЦП$_4$ = 0,36) показал, что все ЦП являются мо-

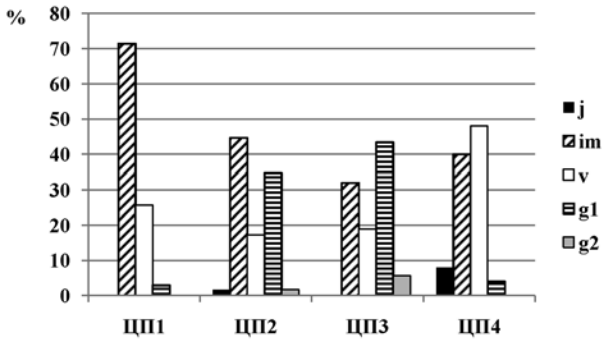

Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Fragaria vesca* L.

лодыми. Доля прегенеративных особей в ценопопуляциях выше доли генеративных (рис. 2). Индекс восстановления ($J_в$), представляющий собой отношение плотности подроста к плотности генеративных растений, значительно выше в ЦП$_1$ ($J_в$ = 34,0) и ЦП$_4$ ($J_в$ = 24,0).

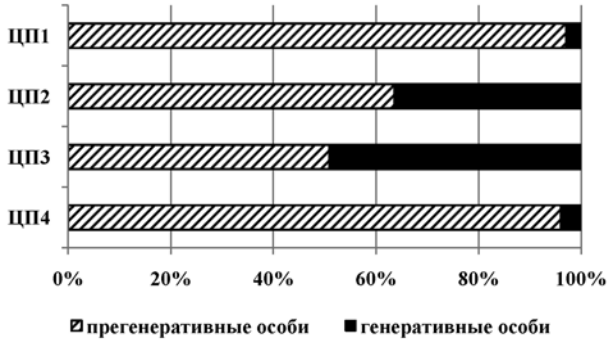

Рис. 2. Долевое участие прегенеративных и генеративных особей в ценопопуляциях *Fragaria vesca* L.

Преобладающей биоморфой у *F. vesca* в исследованных сообществах является моноцентрическая, доля которой изменяется от 74,3 % (ЦП$_1$) до 77,5 % (ЦП$_4$) (рис. 3). Доля биоморфы переходного типа в целом невелика, при этом она выше в ЦП$_3$ (8,4), наименьшая – в ЦП$_1$ (2,9). Доля явнополицентрической биоморфы изменяется от 15,5 % (ЦП$_3$) до 22,8 % (ЦП$_1$). Неявнополицентрической биоморфы у *F. vesca* в данных растительных сообществах не обнаружено.

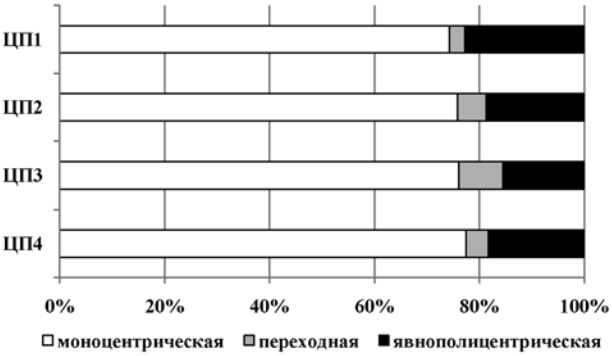

Рис. 3. Долевое участие биоморф в ценопопуляциях *Fragaria vesca* L.

Анализ биометрических параметров генеративных особей *F. vesca* показал, что в ЦП$_1$–ЦП$_3$ наблюдалось увеличение высоты особей, длины черешка, площади средней доли листа и веса воздушно-сухой надземной фитомассы (табл. 2). Это связано, на наш взгляд, с разной степенью сформированности лесных фитоценозов на золоотвалах: снижением освещенности вследствие увеличения сомкнутости древесного и травяно-кустарничкового яруса и улучшением обеспеченности элементами минерального питания, в частности азотом. Изучение содержания общего азота в листьях *F. vesca* показало закономерное его увеличение в ряду ЦП$_1$–ЦП$_4$ (от 1,96 до 2,11 % от сухой массы). В контрольном местообитании на размеры особей существенное влияние помимо затенения древесным пологом оказывает фитоценотический фактор (высокая плотность травяно-кустарничкового яруса). Такие показатели, как количество розеток на одно растение, количество листьев и средняя длина надземных столонов, в исследованных ЦП *F. vesca* существенно не различались. Наибольшее количество плодов наблюдалось у особей в ЦП$_2$ (до 5 плодов) по сравнению с другими ЦП (от 1 до 3). Это может быть связано с разным содержанием общего фосфора в листьях *F. vesca* (ЦП$_1$ – 0,39 %; ЦП$_2$ – 0,63 %; ЦП$_3$ – 0,54 %; ЦП$_4$ – 0,46 % от сухой массы), поскольку, как известно, от степени обеспеченности растений фосфатами зависит скорость созревания плодов [19].

Во всех исследованных ценопопуляциях коэффициенты вариации биометрических параметров изменялись от средних до высоких величин. Наиболее вариабельными признаками у *F. vesca* оказались: фитомасса надземной части, длина надземных столонов, количество плодов.

Известно, что анатомическая структура листа растений зависит как от природных факторов, таких как влага, свет, солевой состав почвы и др., так и от загрязненности атмосферы, гидросферы, почвы [3].

Изучение толщины листа, толщины мезофилла и эпидермиса у листьев *F. vesca* показало, что они уменьшались в ряду ЦП$_1$–ЦП$_2$–ЦП$_3$–ЦП$_4$ (см. табл. 2). Тип строения мезофилла листьев *F. vesca* во всех популяциях – дорсовентральный. В листьях ЦП$_1$ (золоотвал НТГРЭС) слой палисадного мезофилла состоит из вытянутых, плотно прилегающих клеток; на золоотвале ВТГРЭС (ЦП$_2$ и ЦП$_3$) и в контроле (ЦП$_4$) – из округлых и овальных клеток, что может быть связано с меньшей освещенностью.

В работах по изучению реакции фотосинтетического аппарата на стрессовые антропогенные влияния было показано, что средняя толщина

Таблица 2

Некоторые биометрические показатели генеративных особей *Fragaria vesca* L.

Показатели	$ЦП_1$	$ЦП_2$	$ЦП_3$	$ЦП_4$ (контроль)
Высота особей, см (n = 20)				
Xср. ± m_x	11,10 ± 0,50 **b**	12,10 ± 0,40 **bc**	14,20 ± 0,50 **a**	11,40 ± 0,50 **b**
min–max	9,50–14,50	6,70–18,80	9,10–20,10	9,40–15,70
Cv, %	14	24	20	16
Вес воздушно-сухой надземной фитомассы, г (n = 20)				
Xср. ± m_x	0,24 ± 0,02 **bc**	0,28 ± 0,02 **abc**	0,30 ± 0,02 **a**	0,22 ± 0,02 **b**
min–max	0,15–0,40	0,08–0,70	0,05–0,51	0,06–0,39
Cv, %	28	61	41	38
Длина черешка самого большого листа, см (n = 20)				
Xср. ± m_x	7,9 ± 0,4 **bc**	8,6 ± 0,3 **c**	10,1 ± 0,4 **a**	7,2 ± 0,4 **b**
min–max	4,7–9,1	4,1–13,4	5,8–15,9	4,3–9,7
Cv, %	16	26	22	19
Площадь средней доли листа, $см^2$ (n = 10)				
Xср. ± m_x	3,85 ± 0,23 **cb**	4,98 ± 0,36 **b**	6,80 ± 0,46 **a**	5,35 ± 0,43 **ab**
min–max	1,28–4,40	1,46–11,80	1,71–12,15	2,17–7,93
Cv, %	13	49	40	28
Толщина листа, мкм (n = 10)				
Xср. ± m_x	120,75 ± 3,56 **a**	112,40 ± 1,73 **d**	106,50 ± 1,55 **c**	103,13 ± 1,51 **b**
min–max	103,50–131,25	104,25–120,00	99,00–114,75	96,00–109,50
Cv, %	9	5	4	4
Толщина мезофилла, мкм (n = 10)				
Xср. ± m_x	80,18 ± 1,74 **a**	78,00 ± 1,45 **ac**	71,93 ± 1,12 **b**	69,68 ± 1,22 **b**
min–max	73,50–88,50	70,50–86,25	66,75–78,00	64,50–77,25
Cv, %	7	6	5	5
Толщина нижнего эпидермиса, мкм (n = 10)				
Xср. ± m_x	20,29 ± 1,09 **a**	17,21 ± 0,67 **bc**	17,29 ± 0,47 **bc**	16,73 ± 0,53 **b**
min–max	15,00–24,75	13,13–21,00	14,63–19,13	14,25–19,50
Cv, %	16	12	8	9
Число устьиц / $мм^2$ (n = 150)				
Xср. ± m_x	175,22 ± 3,17 **a**	134,66 ± 1,25 **c**	132,81 ± 1,80 **c**	108,19 ± 1,55 **b**
min–max	66,27–283,13	108,43–192,77	96,39–216,87	66,27–150,60
Cv, %	22	11	17	18

Примечание. **a-b, b-c, a-c, a-d** – достоверность различий между средними значениями по критерию Манна – Уитни при $p < 5$ %.

палисадного и губчатого мезофилла листовой пластинки некоторых видов древесных растений существенно увеличивалась в неблагоприятных условиях произрастания [10], [12].

У *F. vesca* устьица располагаются только на нижней стороне листа. Наибольшее число устьиц у *F. vesca* наблюдалось на золоотвале НТГРЭС, наименьшее – в контрольном местообитании (см. табл. 2). Известно, что освещенность является одним из важнейших факторов, влияющих на количество и размер устьиц; с ростом освещенности у растений, как правило, уменьшается размер устьиц и увеличивается их количество [14]. Кроме того, увеличение числа устьиц может происходить под воздействием техногенных эмиссий [13].

Изучение анатомического строения показало, что на золоотвале ВТГРЭС и в контроле листья *F. vesca* имеют типичное мезоморфное строение. На золоотвале НТГРЭС наблюдались признаки ксероморфизма листовой пластинки: увеличение толщины листа за счет увеличения толщины мезофилла и эпидермиса, увеличение плотности тканей палисадной паренхимы, увеличение чис-

ла устьиц на единицу площади, что может быть связано как с особенностями зольного субстрата, так и с освещенностью (отсутствие сомкнутости древесного яруса, слабая сформированность травяно-кустарничкового яруса).

К настоящему времени многочисленными исследованиями установлено, что микосимбиотические связи имеют широкое распространение в сообществах высших растений. Более 80 % высших растений образуют микоризы различных типов [9]. Микоризные грибы, увеличивая адсорбционную поверхность корня, участвуют в поглощении питательных веществ из почвы (особенно фосфора), улучшают снабжение водой, действуют на морфогенез корневой системы, влияют на интенсивность фотосинтеза, выполняют защитную роль в борьбе с патогенными инфекциями, участвуют в регуляции роста и развития растения-хозяина [9].

На нарушенных промышленностью землях, характеризующихся низким содержанием доступных для растений питательных веществ (особенно фосфора и азота), микоризные растения имеют преимущества перед немикоризными.

Нами было проведено изучение микоризы в ценопопуляциях *F. vesca*, произрастающих на золоотвалах НТГРЭС и ВТГРЭС и в естественном лесу (контроль).

Исследования показали, что в корнях *F. vesca* во всех местообитаниях ($ЦП_1$–$ЦП_4$) имеется арбускулярная микориза, представленная гифами гриба, везикулами и арбускулами. В контрольном местообитании ($ЦП_1$) у *F. vesca* 80,0 % корней занято микоризными грибами; на золоотвале ВТГРЭС – 62,0 % и 66,7 % в $ЦП_2$ и $ЦП_3$ соответственно; на золоотвале НТГРЭС – 45,0 %.

Наиболее высокие показатели микоризы (D, баллы, и C, %) у *F. vesca* в естественном лесу (контроль), значительно меньше эти показатели в лесных фитоценозах, формирующихся на золоотвале ВТГРЭС (особенно на золе – $ЦП_2$), и самые низкие значения микоризации корней – на золоотвале НТГРЭС (табл. 3). На наш взгляд, это объясняется неблагоприятными свойствами зольного субстрата (низким содержанием питательных веществ, слабощелочной реакцией), а также слабо сформированными микоризными связями на начальных этапах формирования растительных сообществ [21].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что на золоотвалах Урала *F. vesca* начинает поселяться в 12–15-летних растительных сообществах. Более раннему вселению вида препятствуют высокая влажность и щелочная реакция золы, поскольку *F. vesca* предпочитает подсушенные слабокислые почвы.

Все исследованные ЦП *F. vesca* имеют групповой тип распределения особей в пространстве. По возрастной структуре все ЦП относятся к нормальным и неполночленным. Все ЦП являются молодыми: доля прегенеративных особей выше доли генеративных. С увеличением возраста ЦП наблюдаются уменьшение доли имматурных и увеличение доли генеративных особей.

Преобладающая биоморфа у *F. vesca* в исследованных сообществах – моноцентрическая. С увеличением возраста растительного сообщества наблюдается уменьшение доли особей с явнополицентрической биоморфой. Известно, что при низкой освещенности и хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе у *F. vesca* проявляется толерантный тип стратегии: происходит снижение вегетативного размножения [2].

С увеличением возраста формирующихся на золоотвалах растительных сообществ, с усложнением их пространственной структуры (увеличением сомкнутости древесного и травяно-кустарничкового яруса) наблюдается тенденция увеличения значений морфологических параметров *F. vesca*: высоты растения, веса воздушно-сухой надземной фитомассы, длины черешка, площади листовой пластинки.

В корнях растений *F. vesca* во всех исследованных растительных сообществах обнаружена арбускулярная микориза. С увеличением возраста и степени сформированности растительных сообществ происходит увеличение микоризации корней.

Морфологическая изменчивость особей *F. vesca*, являясь проявлением адаптивной пластичности вида в своеобразных эдафических и фитоценотических условиях, обеспечивает устойчивое существование вида в растительных сообществах, формирующихся на золоотвалах.

Таблица 3

Показатели микоризы *Fragaria vesca* L. в разновозрастных растительных сообществах

Показатель	Золоотвалы			$ЦП_4$ (контроль)
	$ЦП_1$	$ЦП_2$	$ЦП_3$	
Возраст, лет	20	35	45	100–120
Частота встречаемости микоризной инфекции, %	45,0	62,0	66,7	80,0
Интенсивность микоризной инфекции, %	16,5	32,8	43,3	56,0
Степень микотрофности, баллы	0,8 ± 0,14	1,6 ± 0,12	2,0 ± 0,23	2,2 ± 0,11

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 6.7696.2017/БЧ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горышина Т. К. Экология растений: Учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.
2. Дубровная С. А. Динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Fragaria vesca* (Rosaceae) // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47. № 1. С. 3–15.
3. Ендонова Г. Б., Анцупова Т. П. Анатомическая структура органов *Scabiosa comosa* // Ученые записки ЗабГГПУ. 2010. № 1. С. 124–127.
4. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
5. Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
6. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С. А. Овеснов, Е. Г. Ефимик, Т. В. Козьминых и др. Пермь: Книжный мир, 2007. 743 с.
7. Мустафина В. В. Способ оценки площади листовой поверхности плодового дерева // Новости науки Казахстана. 2010. № 1. С. 122–127.
8. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. 268 с.
9. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
10. Улицкая Ю. Ю. Влияние интегрального технохимического загрязнения на анатомическое строение мезофилла листьев *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. // Экология промышленного региона и экологическое образование: Сб. материалов Всерос. научно-практ. конф. Н. Тагил, 2004. С. 54.
11. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
12. Фазлиева Э. Р., Киселева И. С. Структурно-функциональные особенности листьев травянистых видов растений из местообитаний с разным уровнем техногенного загрязнения // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3–5. С. 1475–1479.
13. Хан Л. В., Астафурова Т. П. Морфофункциональные адаптации хвойных деревьев к условиям городской среды // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке: Материалы Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 245.
14. Хроленко Ю. А. Особенности анатомического строения эпидермиса листьев некоторых растений острова Сахалин // Вестник КрасГАУ. 2010. № 7. С. 44–47.
15. Чибрик Т. С. Восстановление фиторазнообразия на нарушенных техногенных объектах таежной зоны Урала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель: Материалы Междунар. науч. конф., 4–8 июня 2007 г. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. С. 743–762.
16. Чибрик Т. С., Елькин Ю. А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (биологическая рекультивация). Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. 220 с.
17. 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.
18. Чукина Н. В., Лукина Н. В., Борисова Г. Г., Ярина Ю. С. Структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата растений сем. Pyrolaceae в техногенных местообитаниях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 81–89.
19. Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 889 p.
20. Pandey V. C., Bajpai O., Singh N. Plant regeneration potential in fly ash ecosystem // Urban Forestry and Urban Greening. 2016. Vol. 15. P. 40–44.
21. Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Perevozchikova E. N., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

FRAGARIA VESCA L. ON THE ASH DUMPS OF THE MIDDLE URALS

The purpose of this work is to study both spatial and age structures of the coenopopulations, as well as the morphological parameters and mycorrhizal roots of *Fragaria vesca* L., the family Rosaceae Juss. (forest strawberry, the family of Rosaceae) growing on the uneven-aged ash dumps of the Middle Urals (ash dumps of the Nizhneuturinskaya and Verkhnetagilskaya state district power stations) and in the natural forest community. *F. vesca* begins to settle on the ash dumps of the Urals at the initial stages of the forest phytocoenoses formation. It is shown that all investigated coenopopulations of *F. vesca* are normal, incomplete, and have a group type of distribution for individuals in space. The analysis of the indices of age, effectiveness and recovery showed that coenopopulations are young at all sites. As the age of the examined coenopopulations increases, the proportion of immature individuals decreases and the proportion of generative individuals increases. The predominant biomorph in *F. vesca* in the investigated coenopopulations is monocentric. With the increase of age, a decrease in the proportion of individuals with a clearly polycentric biomorph is observed. Our study registered the increase in the following morphological parameters of *F. vesca*: the plant height, the weight of the air-dry aboveground phytomass, the length of the petiole, the area of the leaf. In all studied populations, the ar-

buscular mycorrhiza was found in the roots of *F. vesca*. All parameters of the root mycorrhization depended on the degree of the plant communities' formation.

Key words: *Fragaria vesca* L., ash dumps, coenopopulation, mycorrhiza

REFERENCES

1. G o r y s h i n a T. K. *Ekologiya rasteniy: ucheb. posobie* [Ecology of Plants: Textbook]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1979. 368 p.
2. D u b r o v n a j a S. A. Dynamics of ontogenetic and spatial structure of *Fragaria vesca* (Rosaceae) coenopopulations [Dinamika ontogeneticheskoy i prostranstvennoy struktury tsenopopulyatsiy *Fragaria vesca* (Rosaceae)]. *Rastitel'nye resursy.* 2011. Vol. 47. № 1. P. 3–15.
3. E n d o n o v a G. B., A n t s u p o v a T. P. Anatomical structure of the organs *Scabiosa comosa* [Anatomicheskaya struktura organov *Scabiosa comosa*]. *Uchenye zapiski Zabaykal'skogo gosudarstvennogo universiteta* [Scholarly Notes of Transbaikal State University]. 2010. № 1. P. 124–127.
4. Z h i v o t o v s k i y 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. Z h u k o v a L. A., P o l y a n s k a y a 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. *Illyustrirovannyy opredelitel' rasteniy Permskogo kraya* [Illustrated determinant of plants of the Perm region]. S. A. Ovesnov, E. G. Efimik, T. V. Kozminykh et al. Perm, Knizhnyy mir Publ., 2007. 743 p.
7. M u s t a f i n a V. V. A method for estimating the area of a leaf surface of a fruit tree [Sposob otsenki ploshchadi listovoy poverkhnosti plodovogo dereva]. *Novosti nauki Kazakhstana*. 2010. № 1. P. 122–127.
8. *Ontogeneticheskiy atlas rasteniy* [Ontogenetic atlas of plants]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2000. 268 p.
9. S e l i v a n o v I. A. *Mikosimbiotrofizm kak forma konsortivnykh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuza* [Mycorrhiza as a form of links in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p.
10. U l i t s k a y a Y u . Y u . Effect of integral technochemical contamination on the anatomical structure of the mesophyll of *Betula pendula* Roth leaves. and *Tilia cordata* Mill. [Vliyanie integral'nogo tekhnokhimicheskogo zagryazneniya na anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev *Betula pendula* Roth. i *Tilia cordata* Mill.]. *Ekologiya promyshlennogo regiona i ekologicheskoe obrazovanie: Sb. materialov Vseros. nauchno-prakt. konf.* N. Tagil, 2004. P. 54.
11. U r a n o v A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes [Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov]. *Nauchye doklady vysshey shkoly biologicheskoy nauki*. 1975. № 2. P. 7–34.
12. F a z l i e v a E. R., K i s e l e v a I. S. Structural and functional characteristics of leaves of grassy plant species habitat with different levels of contamination [Strukturno-funktsional'nye osobennosti list'ev travyanistykh vidov rasteniy iz mesto-obitaniy s raznym urovnem tekhnogennogo zagryazneniya]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2013. Vol. 15. № 3–5. P. 1475–1479.
13. K h a n L. V., A s t a f u r o v a T. P. Morphofunctional adaptations of coniferous trees to urban conditions [Morfofunktsional'nye adaptatsii khvoynykh derev'ev k usloviyam gorodskoy sredy]. *Aktual'nye voprosy ekologicheskoy fiziologii rasteniy v XXI veke: Materialy Muzhdunar. konf.* Syktyvkar, 2001. P. 245.
14. K h r o l e n k o Y u . A. Peculiarities of leaf epidermis anatomical structure of some Sakhalin island plants [Osobennosti anatomicheskogo stroeniya epidermisa list'ev nekotorykh rasteniy ostrova Sakhalin]. *Vestnik KrasGAU* [The bulletin of KrasGAU]. 2010. № 7. P. 44–47.
15. C h i b r i k T. S. Restoration of phytorrhoea on disturbed technogenic objects of the taiga zone of the Urals [Vosstanovlenie fitoraznoobraziya na narushennykh tekhnogennykh ob''ektakh taezhnoy zony Urala]. *Biologicheskaya rekul'tivatsiya i monitoring narushennykh zemel': Materialy Mezhdunar. nauch. konf.* Ekaterinburg, 2007. P. 743–762.
16. C h i b r i k T. S., Y e l k i n Y u . A. *Formirovanie fitotsenozov na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh (biologicheskaya rekul'tivatsiya)* [Formation of phytocoenoses on industrialized lands (biological re-cultivation)]. Sverdlovsk, Izd-vo Ural. un-ta, 1991. 220 p.
17. C h i b r i k T. S., L u k i n a N. V., F i l i m o n o v a E. I., G l a z y r i n a M. A. *Ekologicheskie osnovy i opyt biologicheskoy rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu zemel'* [Ecological bases and experience of the biological land reclamation industry]. Ekaterinburg, Izd-vo Ural'skogo un-ta, 2011. 268 p.
18. C h u k i n a N. V., L u k i n a N. V., B o r i s o v a G. G., Y a r i n a U. S. Structural and functional features of photosynthetic apparatus in Pyrolaceae family plants from technogenic habitats [Strukturno-funktsional'nye osobennosti fotosinteticheskogo apparata rasteniy sem. Pyrolaceae v tekhnogennykh mestoobitaniyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2017. № 4 (165). P. 81–89.
19. M a r s c h n e r H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 889 p.
20. P a n d e y V. C., B a j p a i O., S i n g h N. Plant regeneration potential in fly ash ecosystem // Urban Forestry and Urban Greening. 2016. Vol. 15. P. 40–44.
21. S m i t h S. E., R e a d D. J. Mycorrhizal symbiosis (Third Edition). N. Y.: Academic Press, 2008. 787 p.

Поступила в редакцию 03.08.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 44–48 **Общая биология** **2017**

УДК 630*232.12

ЮРИЙ БОРИСОВИЧ ГЛАЗУНОВ
кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией лесоводства и биологической продуктивности, Институт лесоведения Российской академии наук (Успенское, Российская Федерация)
glazunov@ilan.ras.ru

МИХАИЛ ДМИТРИЕВИЧ МЕРЗЛЕНКО
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Институт лесоведения Российской академии наук (Успенское, Российская Федерация)
md.merzlenko@mail.ru

СВЕТЛАНА ЛЬВОВНА ЛОБОВА
аспирант лаборатории лесоводства и биологической продуктивности, Институт лесоведения Российской академии наук (Успенское, Российская Федерация)
root@ilan.ras.ru

РЕЗУЛЬТАТ 60-ЛЕТНЕГО ОПЫТА УНИКАЛЬНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОСАДОК ЛИСТВЕННИЦЫ

Приведены результаты сравнительного исследования роста четырех провениенций лиственницы в 60-летних географических культурах на территории Лесной опытной дачи ТСХА, в том числе лиственницы европейской шотландской формы, польского подвида лиственницы европейской, лиственницы сибирской и широкочешуйчатой (гибрида лиственницы европейской и лиственницы японской). Диапазон исходного географического расположения крайних провениенций составляет более 5,5 тыс. км. Установлено, что по комплексу показателей роста лидирует лиственница польская. Несколько уступает ей лиственница гибридная широкочешуйчатая. Значительно отстает в росте лиственница сибирская. Шотландская форма лиственницы европейской немного превосходит лиственницу сибирскую по высоте и диаметрам деревьев, однако имеет заметно бóльшую густоту древостоя. Вместе с тем наличие в провениенции лиственницы шотландской большой доли (27 %) усыхающих деревьев, существенно превышающей таковую в других провениенциях, позволяет предположить, что в этой популяции изреживание произойдет в обозримой перспективе, приблизив ее по совокупности показателей роста к лиственнице сибирской. Лиственница польская, дающая в посадках средней полосы России высокие показатели роста и производительности, является перспективной породой для искусственного лесовосстановления. Область естественного распространения лиственницы польской входит в область оптимума в ареале рода *Larix*.

Ключевые слова: географические посадки, провениенции, род *Larix*, лесоводственный эффект, виды и формы лиственницы

ВВЕДЕНИЕ

Лиственница является одной из наиболее перспективных пород при искусственном лесовыращивании. Она отличается быстрым ростом, высокой производительностью, качественной древесиной, хорошими почвозащитными и водоохранными свойствами, устойчивостью к болезням и вредителям[1] [2], [6], [9].

В настоящее время лиственница в центральных и южных районах европейской части России не произрастает. Вместе с тем, по результатам споропыльцевого анализа, в плейстоцене лиственница росла на территории современного Подмосковья[2] [7].

В разных странах накоплен большой опыт выращивания высокопродуктивных лесных культур лиственницы. Тем не менее доля насаждений с преобладанием в составе этой породы составляет крайне незначительный процент от лесопокрытой площади этих стран, и многие лесоводы, в том числе и в России, поднимают вопрос об ее увеличении. Однако по площади создаваемых культур лиственница до сих пор значительно уступает другим породам [4]. В первую очередь это обусловлено значительной дифференциацией различных популяций лиственницы по основным таксационным показателям и качеству стволов деревьев даже в пределах одного вида, которая затрудняет создание семенных плантаций с гарантированно высоким качеством получаемых семян.

К роду *Larix* относится около 20 видов, статус многих из которых остается дискуссионным. Разные виды лиственниц, произрастая в ботанических садах и в географических посадках, переопыляясь, легко скрещиваются между собой, давая фертильное потомство, которое, в свою очередь, продолжает гибридизировать. При этом основные морфологические признаки, используемые при определении отдельных видов, значитель-

© Глазунов Ю. Б., Мерзленко М. Д., Лобова С. Л., 2017

но варьируют. Высокая межвидовая скрещиваемость лиственниц в свое время поставила под сомнение правомерность выделения различных ее видов, и до настоящего времени нет общего мнения об их числе. Еще в первой половине XX века высказывалось мнение, что лиственница является одним полиморфным видом, подразделенным на подвиды различных порядков. Располагаясь в пределах огромного ареала, лиственница образует географические расы, а точнее – множество климароэдафотипов, адаптированных к местным условиям. Именно факторы абиотической среды эволюционно способствовали формированию многочисленных географических рас лиственницы [1], [2], [5].

Лиственница отличается весьма высокой адаптивной способностью. На примере географических посадок получены сведения, что второе и третье поколения лиственниц изменяют свой фенологический спектр, приспосабливаясь к новым условиям среды [9].

С практической точки зрения принципиальное значение имеет не столько обоснованность выделения тех или иных таксонов лиственницы, сколько свойственные этому роду различия между отдельными популяциями как по средним характеристикам роста и качеству стволов деревьев, так и по дифференциации деревьев внутри популяций. При этом существенные различия могут наблюдаться в пределах одного вида у популяций, территориально близко расположенных друг к другу. Длительное изолированное существование таких популяций в процессе эволюции привело к появлению генетически закрепленных различий, которые проявляются при искусственном лесоразведении в новых условиях произрастания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследованные нами географические культуры были созданы проф. В. П. Тимофеевым на территории Лесной опытной дачи ТСХА (ныне РГАУ – МСХА) саженцами по сплошь обработанной почве. Саженцы высаживались по углам квадратов 3 × 3 м, густота посадки составила 1100 экз.·га$^{-1}$.

Уникальность данных посадок состоит в том, что диапазон исходного расположения крайних провениенций составляет более 5,5 тыс. км, а лиственница европейская шотландской формы нигде больше в России не интродуцирована.

Культуры включают четыре провениенции:

1) польский подвид лиственницы европейской (*L. decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)), Польша, местечко Skarżysko;

2) лиственница широкочешуйчатая (гибрид лиственниц европейской (*L. decidua* Mill.) и японской (*L. leptolepis* (Sieb & Zucc) Gordon), происхождением из Великобритании, Birkhill Estate;

3) лиственница европейская, форма шотландская (*L. decidua* Mill. var. scotica), происхождением из Великобритании, Carron Estate Drum;

4) лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), происхождением из Сонского лесхоза, Республика Хакасия.

Площадь участков составляет 0,044 га для лиственницы сибирской и 0,045 га для остальных провениенций.

Агротехнических и лесоводственных уходов не было. До возраста 50 лет периодически удалялся только сухостой.

Исследования выполнены по достижении лиственницей биологического возраста 60 лет. При перечетах были измерены длины окружности всех деревьев на высоте 1,3 м, высоты 25–30 деревьев для каждой провениенции, учитывали класс Крафта и категорию состояния дерева. С использованием измеренных высот были получены зависимости высоты от диаметра деревьев, по которым рассчитаны средние высоты для каждой провениенции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обследование показало, что представленные в географических культурах провениенции существенно различаются по основным показателям роста (табл. 1). Наилучшим ростом и производительностью отличалась лиственница польская. Средний диаметр деревьев в этой провениенции был равен 34,3 см, средняя высота – 30,4 м, запас стволовой древесины составил 1105 м^3·га$^{-1}$. Ненамного уступала ей лиственница широкочешуйчатая. Шотландская провениенция лиственницы европейской и лиственница сибирская были близки по средним диаметрам и высотам деревьев на пробных площадях: 27,0 и 25,3 см; 25,9 и 25,5 м соответственно. Однако сохранность лиственницы сибирской оказалась значительно меньшей, чем у других провениенций (53,3 %), в результате запас стволовой древесины составил только 366 м^3·га$^{-1}$, в то время как у лиственницы шотландской он был равен 612 м^3·га$^{-1}$. Заметно уступала лиственница сибирская и по значению средней категории состояния деревьев – 1,8 против 1,2 у трех других климатипов.

Следует отметить, что очень хороший рост и производительность отмечены у лиственницы польской и в других географических посадках, как в Московской области [3], так и в пределах естественного ареала [10], [12]. Также высокий лесоводственный эффект присущ и лиственнице европейской судетской формы[1] [2], [7], [8], [11].

Статистические показатели распределения исследованных провениенций по диаметрам были следующими. Ошибка определения среднего диаметра незначительна, она составила от 0,92 см у лиственницы шотландской до 1,49 см у лиственницы польской (табл. 2). Лиственница польская заметно превосходила другие провениенции по

Таблица 1

Таксационная характеристика 60-летних лиственничных лесных культур

Средние				Класс бонитета	Число стволов, шт./га	Сохранность, %	Сумма площадей сечений, м²/га	Запас стволовой древесины, м³/га
высота, м	диаметр, см	класс Крафта	категория состояния					
Лиственница европейская, форма польская (*Larix decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)), Польша, местечко Skarżysko								
30,4	34,3	II,7	I,2	Iб	844	76,1	78,1	1105
Лиственница широкочешуйчатая (гибрид лиственниц европейской (*Larix decidua* Mill.) и японской *L. leptolepis* (Sieb & Zucc) Gordon), Великобритания, Birkhill Estate								
29,9	29,7	II,5	I,2	Iб	800	72,1	55,3	823
Лиственница европейская, форма шотландская (*Larix decidua* Mill. var. scotica), Великобритания, Carron Estate Drum								
25,9	27,0	II,5	I,2	Ia	889	80,2	50,8	612
Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), Россия, Республика Хакасия, Сонский лесхоз								
25,5	25,3	II,8	I,8	Ia	591	53,3	29,7	366

разнице максимального и минимального диаметров (39,2 см, минимальный диаметр был равен 19,7 см, максимальный – 58,9 см). Это сказалось на величине стандартного отклонения и коэффициента вариации, которые у этой провениенции также заметно больше, чем у трех других. Абсолютные величины показателей асимметрии и эксцесса невелики у всех исследуемых климатипов. Отношения ошибки асимметрии (m_A) и эксцесса (m_E) к значениям этих показателей существенно меньше 3, что является признаком нормального распределения. Об этом же говорит оценка распределений по диаметрам с использованием критерия Шапиро – Уилка. Для всех провениенций фактические значения этого показателя превышают табличные.

Значения минимальных диаметров деревьев у всех провениенций близки. Вместе с тем значительная часть популяции лиственницы польской представлена крупными деревьями, которые не встречаются у других провениенций (рис. 1). Наиболее близки к кривой нормального распределения по диаметрам лиственницы сибирская и широкочешуйчатая.

Лидируют в росте в высоту деревья большого диаметра (более 40 см на высоте 1,3 м) лиственницы польской, достигающие высоты 34–36 м (рис. 2). При этом деревья данной провениенции, диаметр которых ниже среднего, угнетаемые лидирующей частью популяции, отстают в росте. Их высота меньше, чем высота деревьев аналогичного диаметра гибридной лиственницы.

Таблица 2

Статистические показатели распределения растущей части исследованных провениенций по диаметрам

Показатель	Провениенция			
	польская	гибрид	шотландская	сибирская
Средний (D ср)	33,6	29,1	26,4	24,8
Минимальный (D мин)	19,7	16,6	16,6	16,6
Максимальный (D макс)	58,9	40,1	39,8	36,0
Ошибка D ср (m_D)	1,49	0,94	0,92	1,05
Стандартное отклонение (δ_D)	9,04	5,64	5,85	5,37
Коэффициент вариации (CV, %)	26,9	16,4	22,2	21,7
Асимметрия (A_D)	0,41	–0,23	0,22	0,31
Ошибка асимметрии (m_A)	0,38	0,38	0,36	0,44
A_D/m_A	1,08	0,60	0,61	0,70
Эксцесс (E_D)	0,02	–0,41	–0,51	–0,63
Ошибка эксцесса (m_E)	0,70	0,70	0,68	0,78
E_D/m_E	0,03	0,58	0,75	0,81
Критерий Шапиро – Уилка:				
фактическое значение (W)	0,95	0,98	0,96	0,97
табличное значение (p)	0,12	0,74	0,23	0,56

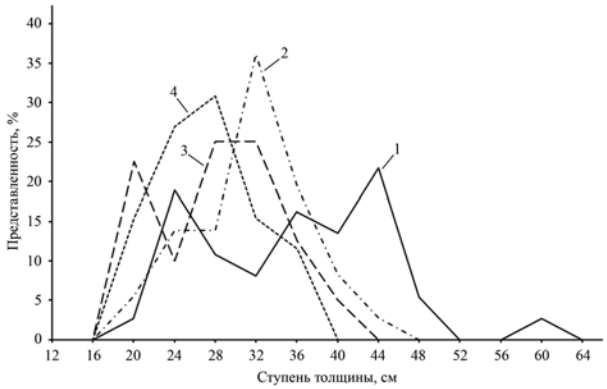

Рис. 1. Распределение деревьев по ступеням толщины. Провениенции: 1 – польская (*Larix decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)); 2 – широкочешуйчатая (*Larix decidua* Mill. x *L. leptolepis* (Sieb & Zucc) Gordon); 3 – шотландская (*Larix decidua* Mill. var. scotica); 4 – сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)

Наиболее пологой является кривая высот лиственницы сибирской из-за низкой густоты сохранившейся части древостоя, благодаря чему отстающие в росте деревья имеют лучшие условия роста по сравнению с другими провениенциями. В целом деревья этой популяции отличаются наименьшей высотой, однако деревья, диаметр которых меньше 20 см, опережают в росте деревья с минимальными диаметрами в популяциях лиственниц шотландской и польской.

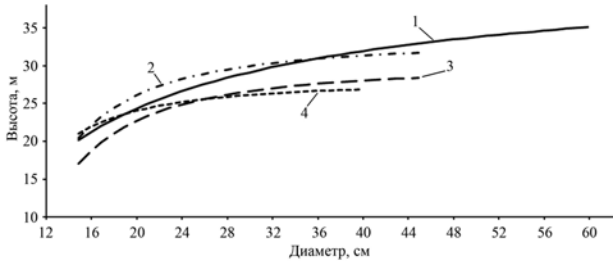

Рис. 2. Графики зависимостей высот от диаметров. Провениенции: 1 – польская (*Larix decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)); 2 – широкочешуйчатая (*Larix decidua* Mill. x *L. leptolepis* (Sieb & Zucc) Gordon); 3 – шотландская (*Larix decidua* Mill. var. scotica); 4 – сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)

В популяциях лиственниц польской и широкочешуйчатой наиболее представлены деревья I и II классов Крафта (рис. 3). В популяции лиственницы сибирской деревья I–IV классов Крафта представлены относительно равномерно, тогда как представленность усыхающих деревьев V класса Крафта незначительна (8 %). Напротив, в провениенции лиственницы шотландской представленность прегосподствующих деревьев I класса Крафта равна 12 %, а количество усыхающих деревьев V класса наибольшее по сравнению с другими провениенциями (27 %). Особенности распределения деревьев по классам Крафта указывают на то, что в популяции лиственницы сибирской к возрасту 60 лет произошло значительное естественное изреживание, при котором выпала большая часть отстающих в росте деревьев и увеличилась представленность деревьев I–IV классов Крафта. В популяции лиственницы шотландской такое изреживание, вероятно, произойдет в обозримой перспективе, в результате чего по сохранности и запасу стволовой древесины данная провениенция может приблизиться к лиственнице сибирской. Естественное изреживание в популяциях лиственниц польской и широкочешуйчатой, в которых усыхающие деревья представлены незначительно (16 и 8 % соответственно), будет происходить постепенно, при этом различия по таксационным показателям этих провениенций и лиственницы шотландской, и лиственницы сибирской с возрастом будут увеличиваться.

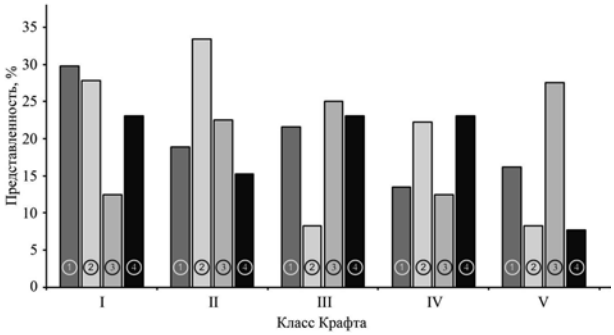

Рис. 3. Распределение деревьев по классам Крафта. Провениенции: 1 – польская (*Larix decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)); 2 – широкочешуйчатая (*Larix decidua* Mill. x *L. leptolepis* (Sieb & Zucc) Gordon); 3 – шотландская (*Larix decidua* Mill. var. scotica); 4 – сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)

ВЫВОДЫ

Лиственница польская (*L. decidua* Mill. subsp. polonica (Racib)), дающая в посадках средней полосы России высокие показатели роста и производительности, является перспективной древесной породой для искусственного лесовосстановления.

Для области естественного распространения лиственницы польской характерны благоприятные климатические и эдафические условия. Эволюционно сформировавшиеся в этих условиях отличия лиственницы польской закреплены генетически, что обусловливает возможность ее расширенной интродукции за пределы естественного ареала.

ПРИМЕЧАНИЯ

[1] Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослестехиздат, 1934. 127 с.

[2] Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело: Сб. науч. тр. М.; Л.: Новая деревня, 1924. С. 12–14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц // Комаровские чтения. Вып. XXV. Л.: Наука, 1972. 96 с.
2. Крук Н. К., Пальченко А. К., Шараг Е. И., Янушко А. Д. Лиственница в Беларуси (литературный обзор) / РУП «Белгипролес». Минск, 2006. 95 с.
3. Мельник П. Г., Карасев Н. Н. Географическая изменчивость лиственницы в фазе приспевания // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 1 (84). С. 60–74.
4. Милютин Л. И. Международный симпозиум по лиственнице // Лесоведение. 1993. № 5. С. 78–79.
5. Милютин Л. И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореальной зоны. 2003. № 1. С. 6–9.
6. Рубцов М. В., Глазунов Ю. Б., Николаев Д. К. Лиственница европейская в центре Русской равнины // Лесное хозяйство. 2011. № 5. С. 26–29.
7. Тимофеев В. П. Влияние географического происхождения семян на рост лиственницы в культурах // Лесоведение. 1969. № 3. С. 17–29.
8. Тимофеев В. П. Лесные культуры лиственницы. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 216 с.
9. Frydl J., Sindelar J. Provenance plots with European larch (*Larix decidua* Mill.) of the IUFRO series 1958/59 at the age of 38 years in the Czech Republic (CR). Communicationes Inst. forestalis Bohemicae // Vyzk. ustav lesniho hospodarstvi a myslivosti. Jiloviste-Strnady, 2003. Vol. 20. P. 5–36.
10. Kulej M. Adaptation of larch (*Larix decidua*) of Polish provenances under mountainous conditions of Beskid Sądecki (southern Poland) // Journal of Forest Science. 2004. Vol. 50 (12). P. 559–565.
11. Schober R., Frölich H. J. Der Garenberger Lärchenprovenienzversuch. Eine biologisch-ertragskundliche Untersuchung und metodische Studie. Frankfurt a. M., 1967. 208 s.

Glazunov Yu. B., Institute of Forest Science of RAS (Uspenskoe, Russian Federation).
Merzlenko M. D., Institute of Forest Science of RAS (Uspenskoe, Russian Federation).
Lobova S. L., Institute of Forest Science of RAS (Uspenskoe, Russian Federation)

RESULTS OF THE 60-YEARS EXPERIENCE OF UNIQUE GEOGRAPHICAL LARCH PLANTINGS

The results of the comparative study on the growth of the four larch proveniences in geographic cultures of 60 years old on the territory of the Forest Experimental Garden of the Russian State Agrarian University (Moscow Timiryazev Agricultural Academy), including Scottish form of *Larix decidua*, Polish subspecies of *L. decidua*, *L. sibirica* and *L. broad-scaly* (*L. decidua* and *L. kaempferi* hybrid) are presented. The range of coverage of the geographical location of the most distanced provenience is more than 5.5 thousand km. It is established that the Polish larch takes a leading place in growth according to the complex growth indicators. The larch is somewhat inferior to it;it is a broad and scaly hybrid. The Siberian larch is significantly slower in its growth. The Scottish form of European larch slightly exceeds the Siberian larch by the height and stem diameter, though it has a noticeably higher density of the stand. At the same time, the presence of the large proportion (27 %) of shrinking trees in Scottish larch provenience, which is significantly higher than in other provinces, suggests that the thinning process might occur in this population in the nearest future, thus bringing it closer to the aggregate growth indicators of Siberian larch. The Polish larch, which gives high rates of growth and productivity when planted in the middle belt of European Russia, is a promising breed for artificial reforestation. The range of the natural spread of the Polish larch species enters the region of the optimum in the area of the genus Larix.

Key words: geographical plantings, provenience, *Larix* genus, silvicultural effect, species and forms of larch

REFERENCES

1. Bobrov E. G. history and classification of different types of larch [Istoriya i sistematika listvennits]. *Komarovskie chteniya.* Issue XXV. Leningrad, Nauka Publ., 1972. 96 p.
2. Kruk N. K., Pal'chenko A. K., Sharag E. I., Yanushko A. D. *Listvennitsa v Belarusi (literaturnyy obzor)* [Larch in Belorussia (literary review]. Minsk, 2006. 95 p.
3. Mel'nik P. G., Karasev N. N. Geographical variability of Larch in the phase of growth [Geograficheskaya izmenchivost' listvennitsy v faze prispevaniya]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik.* 2012. № 1 (84). P. 60–74.
4. Milyutin L. I. International symposium on the types of larch [Mezhdunarodnyy simpozium po listvennitse]. *Lesovedenie.* 1993. № 5. P. 78–79.
5. Milyutin L. I. Larch biodiversity [Bioraznoobrazie listvennits Rossii]. *Khvoynye boreal'noy zony.* 2003. № 1. P. 6–9.
6. Rubtsov M. V., Glazunov Yu. B., Nikolaev D. K. European Larch in the center of the Russian Plain [Listvennitsa evropeyskaya v tsentre Russkoy ravniny]. *Lesnoe khozyaystvo.* 2011. № 5. P. 26–29.
7. Timofeev V. P. The influence of the seeds' origin on the growth of larch in different cultures [Vliyanie geograficheskogo proiskhozhdeniya semyan na rost listvennitsy v kul'turakh]. *Lesovedenie.* 1969. № 3. P. 17–29.
8. Timofeev V. P. *Lesnye kul'tury listvennitsy* [Forest cultures of larch]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1977. 216 p.
9. Frydl J., Sindelar J. Provenance plots with European Larch (*Larix decidua* Mill.) of the IUFRO series 1958/59 at the age of 38 years in the Czech Republic (CR). Communicationes Inst. forestalis Bohemicae // Vyzk. ustav lesniho hospodarstvi a myslivosti. Jiloviste-Strnady, 2003. Vol. 20. P. 5–36.
10. Kulej M. Adaptation of larch (*Larix decidua*) of Polish provenances under mountainous conditions of Beskid Sądecki (southern Poland) // Journal of Forest Science. 2004. Vol. 50 (12). P. 559–565.
11. Schober R., Frölich H. J. Der Garenberger Lärchenprovenienzversuch. Eine biologisch-ertragskundliche Untersuchung und metodische Studie. Frankfurt a. M., 1967. 208 s.

Поступила в редакцию 02.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 49–53 **Общая биология** **2017**

УДК 581.55

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

ОЛЕГ ЛЕОНИДОВИЧ КУЗНЕЦОВ
доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела комплексных исследований, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Карельский научный центр Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
kuznetsov@krc.karelia.ru

ВИДОВОЙ СОСТАВ СООБЩЕСТВ С *EPIPACTIS PALUSTRIS* (L.) CRANTZ НА БОЛОТАХ КАРЕЛИИ*

Представлены результаты изучения видового состава и структуры фитоценозов с участием *Epipactis palustris* (L.) Crantz (*Orchidaceae*) – дремлика болотного (Ятрышниковые) на болотах среднетаежной подзоны Республики Карелия, где он находится у северной границы своего ареала и занесен в региональную Красную книгу. Выявлен состав ценофлоры исследованных сообществ, которая включает 114 видов, из них 92 вида – сосудистые растения, 22 вида – мхи. Видовая насыщенность сообществ варьирует от 15 до 48 видов, в среднем составляет 33 вида, 28 видов имеют среднюю (III) и высокую (IV-V) константность. В составе ценофлоры широко представлены виды из эколого-ценотических групп, характерных для фитоценозов евтрофных травяно-гипновых и ключевых болот. Исследованные сообщества относятся к двум ассоциациям, выделенным тополого-экологическим методом для болот Карелии, и близки по составу к подобным сообществам на Европейском Севере России.

Ключевые слова: евтрофные болота, редкие виды, *Epipactis palustris*, фитоценозы, ценофлора, Карелия

ВВЕДЕНИЕ

На болотах Карелии произрастает 300 видов сосудистых растений, из них 65 видов являются редкими или нуждающимися в разных формах охраны [5], [8], а 38 занесены в Красную книгу Республики Карелия [4]. Больше половины из охраняемых видов имеют высокую степень «верности» болотным местообитаниям [14], и одним из таких видов является *Epipactis palustris* (L.) Crantz (дремлик болотный) со степенью «верности» болотам – V. Это кальциефильный вид, поэтому он встречается в составе растительных сообществ, приуроченных к евтрофным местообитаниям с грунтовым безнапорным или напорным (ключевым) водным питанием. *E. palustris* в Карелии находится на северной границе своего ареала, встречаясь только в южных флористических районах республики [3], и занесен в региональную Красную книгу с категорией 3 (LC) [4]. Вид охраняется в Архангельской области и Республике Коми [7], а также в Финляндии [16]. В Вологодской области он включен в список видов, находящихся под бионадзором [7].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в среднетаежной подзоне Карелии. В девяти сообществах с высокой численностью *E. palustris* выполнены полные геоботанические описания по стандартной методике [9]. Проективное покрытие видов оценивалось в процентах, затем было преобразовано в баллы по шкале Т. А. Работнова [10]. Составлена сводная таблица видового состава исследованных сообществ, вычислена константность видов в них. Номенклатура сосудистых растений приведена по А. В. Кравченко [2], а мхов – по Ignatov et al. [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Epipactis palustris – евразиатский умеренный вид [13], многолетнее длиннокорневищное травянистое растение. Как редкий вид, произрастающий в Карелии у северной границы своего ареала, внесен в III группу по классификации охраняемых и нуждающихся в охране видов сосудистых растений болот Карелии [8]. Состояние популяций *E. palustris* по данным изучения их на болотах южной Карелии в настоящее время достаточно стабильное, возрастные спектры изученных ценопопуляций левостороннего типа с преобладанием возрастных групп растений прегенеративного периода, хотя и цветущие растения в некоторых ценопопуляциях могут составлять более 30 % [1].

E. palustris является стенотопным видом и произрастает в евтрофных болотных биотопах в составе древесно-травяно-моховых и травяно-моховых сообществ. По тополого-экологи-

© Дьячкова Т. Ю., Кузнецов О. Л., 2017

ческой классификации растительности болот О. Л. Кузнецова [5], [6], в регионе вид приурочен к сообществам евтрофного класса, относящимся к двум ассоциациям: Pinus sylvestris – Sphagnum warnstorfii и Equisetum palustre – Sphagnum warnstorfii (преимущественно субассоциация Bistorta major – Sphagnum warnstorfii, характерная для среднетаежной подзоны). Это довольно широко распространенные синтаксоны на болотах Карелии с наиболее богатыми ценофлорами – 178 и 146 видов соответственно. Следует подчеркнуть, что константность *E. palustris* в них довольно низкая (I–II классы). Практически все сообщества этих ассоциаций имеют древесный ярус, представленный как отдельными деревьями, так и древостоями с сомкнутостью до 0,3–0,4, состоящий в основном из сосны и березы, постоянно встречается и особая формы ели финской с поникшими верхушками, приуроченная к выходам родниковых вод.

Ценофлора девяти исследованных сообществ с *E. palustris* включает 114 видов, из них 92 – сосудистые растения и 22 – мхи (таблица).

Видовая насыщенность сообществ варьирует от 15 до 48 видов, в среднем составляет 33 вида, 28 видов имеют среднюю (III) и высокую (IV–V)

Видовой состав сообществ с *Epipactis palustris* на болотах Карелии (проективное покрытие видов в баллах, классы константности видов: II – 21–40, III – 41–60, IV – 61–80, V – 81–100 %)

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	K
Число видов в описании	38	26	23	15	31	31	44	45	48	
Виды										
Древесный ярус, сомкнутость	+	+	0,1	+	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	
Alnus glutinosa	+	1			+					II
Betula pubescens			2	1	1	1	1	2	1	IV
Picea x fennica	+	+	1	+	+	+	+	1	1	V
Pinus sylvestris	+	1			1	1	1	3	3	IV
Кустарничково-травяной ярус										
Andromeda polifolia	1	1					1	1		III
Angelica sylvestris			+	+	1		+	1	1	IV
Baeothryon alpinum	+						1	1		II
Betula nana	2	1				+	1			III
Bistorta major			3	3	2	1		1	2	IV
Caltha palustris							+	1	1	II
Cardamine dentata						1		1		II
Carex appropinquata						1	1	2		II
C. chordorrhiza	+	1				1	1	1		III
C. diandra	+		2			2	2		1	III
C. dioica	1	+								II
C. lasiocarpa	1	1			1			2		III
C. limosa						1	+			II
C. pauciflora	+	+								II
Chamaedaphne calyculata	2	1					1			II
Comarum palustre	1	+					1	1		III
Cypripedium calceolus								1	1	II
Dactylorhiza maculata	1	1	2	2	1	1	+	1	1	V
Drosera rotundifolia	1	1					+	1		III
Epilobium palustre	+			+	+					II
Epipactis palustris	1	1	1	1	1	2	1	1	1	V
Equisetum fluviatile	1	1	+	1	2	1	+	1		V
E. palustre	1		1				+	1	3	III
Eriophorum latifolium	+	+	1							II
E. polystachion						+		1		II
Galium palustre								1	1	II
G. uliginosum	+		1	1	1	1			1	IV

Окончание таблицы

№ описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	К
Gymnadenia conopsea	+	+					+	1	1	III
Juniperus communis							1		1	II
Listera ovata	+	+	1	1	1		+	1	1	V
Menyanthes trifoliata	3	3			3	2	2	2		IV
Molinia caerulea	+						1	2		II
Naumburgia thyrsiflora	+							1		II
Oxycoccus palustris	2	2	+	1	1	+	1	1	1	V
Parnassia palustris	+	+								II
Pedicularis palustris	1						+	1		II
Phragmites australis								3	3	II
Poa alpigena	+		1	+	1	1		+	2	IV
Potentilla erecta		+					1			II
Pyrola rotundifolia					+		+	1		II
Rumex acetosa			+		1	1		1		III
Salix rosmarinifolia	+				1		1	1		III
Saussurea alpina							+	1	1	II
Saxifraga hirculus			1			1				II
Solidago virgaurea							1	1	1	II
Stellaria crassifolia			+			1				II
Thyselium palustre	1				1		+			II
Vaccinium uliginosum							+	1		II
Vaccinium vitis-idaea					+			1	1	II
Моховой ярус										
Aulacomnium palustre					1	1	+	2		III
Straminergon stramineum			1			1				II
Campylium stellatum							1	1		II
Paludella squarrosa						1		1		II
Plagiomnium ellipticum			1		3	1				II
Sphagnum angustifolium	4	5	1	2	1	2				IV
S. teres		1		2	1	2				III
S. warnstorfii	3	2	5	4	3	3	5	5	5	V

Примечание. В таблицу включены виды, которые были отмечены в описаниях два раза и более; кроме указанных видов, в описаниях отмечены один раз и имеют I класс константности: **оп. 1**: *Empetrum nigrum*, *Epipactis helleborine*, *Monesis uniflora*, *Sorbus aucuparia*; **оп. 2**: *Sphagnum centrale*; **оп. 3**: *Melampyrum sylvaticum*, *Helodium blandowii*; **оп. 5**: *Ledum palustre*, *Salix phylicifolia*, *Calliergon cardifolium*, *Cynclidium stygium*, *Sphagnum squarrosum*; **оп. 6**: *Triglochin palustre*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Pseudobryum cinclidioides*; **оп. 7**: *Dactylorhiza traunsteineri*, *Salix myrtilloides*, *Saussurea alpina*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Meesia triquetra*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum contortum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*; **оп. 8**: *Carex disperma*, *C. flava*, *C. rostrata*, *Limprichtia cossonii*; **оп. 9**: *Calamagrostis canescens*, *Carex loliacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium palustre*, *Convallaria majalis*, *Crepis paludosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Frangula alnus*, *Geum rivale*, *Lathyrus palustre*, *L. pratense*, *Ligularia sibirica*, *Lonicera pallasii*, *Orobus vernus*, *Paris quadrifolia*, *Rosa acicularis*, *Rubus saxatilis*, *Salix nigricans*, *S. pentandra*, *Thelypteris palustris*, *Trientalis europaeus*, *Vaccinium myrtillus*, *Viola epipsila*, *Sphagnum fuscum*.

константность. В составе ценофлоры широко представлены виды из эколого-ценотических групп, характерных для фитоценозов евтрофных травяно-гипновых и ключевых болот [6], из них средне- и высококонстантными являются *Bistorta major, Epipactis palustris, Listera ovata, Rumex acetosa, Poa alpigena, Sphagnum warnstorfii, S. teres.*

Исходя из состава и структуры исследованных сообществ, их следует отнести к двум вышеуказанным синтаксонам [5]. К облесенной ассоциации Pinus sylvestris – Sphagnum warnstorfii принадлежат только два описания (8 и 9), они характеризуются самой высокой видовой насыщенностью (45–48 видов), в них представлена также целая группа лесных видов, приуроченных к приствольным повышениям. Только в них встречен *Cypripedium calceolus* (венерин башмачок настоящий) – вид, охраняемый в России и многих других странах. Остальные сообщества следует отнести к асс. Equisetum palustre – Sphagnum warnstorfii, так как в них древостой низкий,

разреженный и не оказывает значительного влияния на фитосреду сообществ. В составе этой ассоциации, наряду с двумя выделенными субассоциациями [6], возможно также выделение ряда их вариантов. По мере накопления дополнительных описаний подобных и близких сообществ с *Epipactis palustris* и с более густым древостоем из березы будет выделен самостоятельный синтаксон, как это сделано В. А. Смагиным [12] на Европейском Севере России к востоку от Карелии. Он описал в составе ассоциации Pino sylvestris – Sphagnetum warnstorfii, выделенной эколого-флористическим методом, фации с доминированием в древесном ярусе сосны, березы и ели, в сообществах всех этих фаций *E. palustris* имеет константность II. Более высокий класс константности (III) вида В. А. Смагин [12] приводит для ассоциации Carici appropinquatae – Betuletum pubescentis. Открытые травяно-моховые сообщества с богатым грунтовым и ключевым питанием с участием в них *E. palustris* В. А. Смагин [11] включил в ассоциации Cariceto flavae – Eriophoreto latifolii и Primulo-Schoenetum ferruginei, в которых дремлик болотный имеет константность IV. Состав и структура, а также видовая насыщенность этих ассоциаций довольно близки к изученным нами сообществам.

Данное обстоятельство свидетельствует о стенотопности *E. palustris* в пределах обширного ареала в Восточной Европе и необходимости охраны его местообитаний, так как они представляют ценные биотопы с высоким разнообразием флоры и в них обитает целый ряд редких и охраняемых видов как по всей территории России (*Cypripedium calceolus, Liparis loeselii*), так и в отдельных российских регионах (*Epipactis palustris, Primula farinosa, Saxifraga hirculus, Schoenus ferrugineus*).

* Работа выполнена в рамках государственного задания Карельского научного центра РАН № 0218-2017-0001 и научной темы кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ по изучению биологии редких видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дьячкова Т. Ю. *Epipactis palustris* (L.) Crantz на болотах Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 2 (115). С. 14–16.
2. Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 403 с.
3. Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2000. 75 с.
4. Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
5. Кузнецов О. Л. Топо-экологическая классификация растительности болот Карелии // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2000. С. 28–34.
6. Кузнецов О. Л. Использование эколого-фитоценотических групп видов при разработке классификации растительности болот Карелии // Вестник Томского университета. Прил. 2. 2002. Сентябрь. Томск, 2002. С. 111–115.
7. Кузнецов О. Л. Растения болот в региональных Красных книгах Европейского Севера России и состояние их охраны // Западно-сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы Третьего междунар. полевого симпозиума, Ханты-Мансийск, 27.06–5.07 2011. Новосибирск, 2011. С. 30–31.
8. Кузнецов О. Л., Дьячкова Т. Ю. Редкие и охраняемые сосудистые растения болот Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 133–137.
9. Полевая геоботаника / Под общ. ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. Т. I. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 444 с.
10. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Из-во МГУ, 1978. 384 с.
11. Смагин В. А. Союз Caricion davallianae на северо-западе России // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 7. С. 1029–1082.
12. Смагин В. А. Растительность лесных евтрофных болот таежной зоны Европейской части России // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 3. С. 380–405.
13. Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Издательство СПХВА, 2000. 781 с.
14. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundlage der Vegetations Kunde. Vien; New York, 1964. 865 s.
15. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova T. A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.
16. Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. (eds.). The Red List of Finnish Species. Helsinki: Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, 2010. 685 p.

Dyachkova T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kuznetsov O. L., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

SPECIES COMPOSITION OF COMMUNITIES WITH *EPIPACTIS PALUSTRIS* (L.) CRANTZ IN MIRES OF KARELIA

The article presents results of the study of the species composition and the structure of mire communities with the participation of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) in the middle taiga subzone of the Republic of Karelia. This species are located around northern boundaries of its geographical range and are listed in the regional Red Data Book. The species composition of studied communities consisted of 114 species, including 92 species of vascular plants and 22 species of mosses. The species saturation of the communities varied from 15 to 48 species with the average value 33. Mean (III) and high (IV–V) constancy were characterized

for 28 plant species. The determined species composition included plants from ecological-coenotic groups, which are characteristic of eutrophic herbaceous-hypnaceous and spring mires. The studied communities are related to two associations identified by the topological-ecological method applied for Karelian mires. Their species composition was similar to plant communities of the European North of Russia.

Key words: eutrophic mires, rare species, *Epipactis palustris*, plant communities, Karelia

REFERENCES

1. D'yachkova T. Yu. *Epipactis palustris* (L.) Crantz in the mires of Karelia [*Epipactis palustris* (L.) Crantz na bolotakh Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2011. № 2 (115). P. 14–16.
2. Kravchenko A. V. *Konspekt flory Karelii* [Check-list of the flora of Karelia]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2007. 403 p.
3. Kravchenko A. V., Gnatyuk E. P., Kuznecov O. L. *Rasprostranenie i vstrechaemost' sosudistykh rasteniy po floristicheskim rayonam Karelii* [Distribution and occurrence of vascular plants in floristic districts of Karelia]. Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2000. 75 p.
4. *Krasnaya kniga Respubliki Kareliya* [The Red Book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2007. 368 p.
5. Kuznecov O. L. Topological-ecological classification of the vegetation of mires [Topo-ekologicheskaya klassifikatsiya rastitel'nosti bolot Karelii]. *Dinamika bolotnykh ekosistem severnoy Evrazii v golotsene.* Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2000. P. 28–34.
6. Kuznecov O. L. The use of ecological-phytocoenotic groups of species when developing a classification of vegetation of mires [Ispol'zovanie ekologo-fitotsenoticheskikh grupp vidov pri razrabotke klassifikatsii rastitel'nosti bolot Karelii]. *Vestnik Tomskogo universiteta*. 2002. Pril. 2. Sentyabr'. P. 111–115.
7. Kuznecov O. L. Plants of mires in regional Red Data Books of the European North of Russia and their protection [Rasteniya bolot v regional'nykh Krasnykh knigakh Evropeyskogo Severa Rossii i sostoyanie ikh okhrany]. *Zapadno-sibirskie torfyaniki i tsikl ugleroda: proshloe i nastoyashchee: Materialy Tret'ego mezhdunar. polevogo simpoziuma, Khanty-Mansiysk, 27.06–5.07.2011.* Novosibirsk, 2011. P. 30–31.
8. Kuznecov O. L., D'yachkova T. Yu. Rare and protected vascular plants of Karelian mires [Redkie i okhranyaemye sosudistye rasteniya bolot Karelii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Vyp. 8.* Petrozavodsk, 2005. P. 133–137.
9. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Ed. by E. M. Lavrenko, A. A. Korchagin. Vol. I. Moscow, Izd-vo AN SSSR, 1959. 444 p.
10. Rabotnov T. A. *Fitotsenologiya* [Phytosociology]. Moscow, Iz-vo MGU, 1978. 384 p.
11. Smagin V. A. The Alliance Caricion davallianae in the North-West of Russia [Soyuz Caricion davallianae na severo-zapade Rossii]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2008. Vol. 93. № 7. P. 1029–1082.
12. Smagin V. A. The vegetation of the forest and eutrophic mires of the taiga zone of the European part of Russia [Rastitel'nost' lesnykh evtrofnykh bolot taezhnoy zony Evropeyskoy chasti Rossii]. *Botanicheskiy zhurnal*. 2010. Vol. 95. № 3. P. 380–405.
13. Cvelev N. N. *Opredelitel' sosudistykh rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [The vascular plants of the Northwest of Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. St. Petersburg, Izdatel'stvo SPKhVA, 2000. 781 p.
14. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundlage der Vegetations Kunde. Vien; New York, 1964. 865 s.
15. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova T. A. Check-list of mosses of the Eastern Europe and Northern Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.
16. Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. (eds.). The Red List of Finnish Species. Helsinki: Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, 2010. 685 p.

Поступила в редакцию 27.09.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169) С. 54–58 **Общая биология** **2017**

УДК 582.542.11

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, врио директора, ФГБНУ «Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция» (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

ГАЛИНА ВЛАДИМИРОВНА ЕВСЕЕВА
старший научный сотрудник отдела кормопроизводства, ФГБНУ «Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция» (Петрозаводск, Российская Федерация)
Gvevseeva12@mail.ru

СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ СМИРНОВ
старший научный сотрудник отдела кормопроизводства, ФГБНУ «Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция» (Петрозаводск, Российская Федерация)
sergej-smirnov-58@mail.ru

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НИКОЛАЕВА
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ln21@mail.ru

ИВАН ВАЛЕРЬЕВИЧ ЕВСТРАТОВ
аспирант кафедры зоотехнии, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivevstratov@yandex.ru

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ *PHLEUM PRATENSE* L. С ДРУГИМИ КОМПОНЕНТАМИ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВОСТОЕВ В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

Приведены результаты 9-летних наблюдений на двух- и трехкомпонентных травостоях, сформированных на основе различных видов многолетних злаковых трав с учетом их длительного совместного использования. Отмечено, что уровень продуктивного долголетия травостоев в значительной степени определялся их ботаническим составом. Выявлены особенности структуры взаимосвязей тимофеевки луговой с другими компонентами. Установлено, что в тимофеечно-овсяничном травостое с увеличением срока пользования трав массовая доля *Phleum pratense* L. снижалась, уступая доминирующую позицию *Festuca pratense* Huds. В травостое с кострецом безостым тимофеевка луговая преобладала (66,5 %) только до третьего года жизни, а в дальнейшем *Bromopsis inermis* Leyss. постепенно угнетал ее развитие. В трехкомпонентном травостое мятлик луговой, начиная с третьего года пользования, динамично увеличивал массовую долю (до 93,0 %), вытесняя тимофеевку луговую и овсяницу луговую. Интродуцированные виды – райграс пастбищный и фестулолиум – оказывали влияние на формирование травостоя лишь на протяжении первых трех – пяти лет пользования. Практически во всех изученных вариантах опыта проявилась четко выраженная закономерность снижения массовой доли тимофеевки луговой от 1-го к 3-му укосу независимо от года пользования трав. Вероятно, это связано с антагонистическим характером отношений *P. pratense* с другими представителями травостоев.

Ключевые слова: тимофеевка луговая, многолетние злаковые травы, ботанический состав, конкурентные отношения

ВВЕДЕНИЕ

Развитие животноводства, которое в настоящее время является основной отраслью сельскохозяйственного производства Карелии, напрямую связано с организацией полноценной кормовой базы. Несмотря на высокий удельный вес естественных сенокосов и пастбищ в составе сельскохозяйственных угодий, производство объемистых кормов в республике на 85–90 % обеспечивается за счет возделывания многолетних трав на пахотных землях. В этой связи для конструирования высокопродуктивных агрофитоценозов необходимо осуществить подбор многолетних трав с учетом их длительного совместного возделывания. В условиях республики в основном используют двух- и трехкомпонентные травосмеси со средним периодом продуктивного долголетия на основе тимофеевки луговой (*P. pratense*), овсяницы луговой (*F. pratensis*), реже – ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.), хотя почвенно-климати-

© Евстратова Л. П., Евсеева Г. В., Смирнов С. Н., Николаева Е. В., Евстратов И. В., 2017

ческие условия позволяют значительно расширить ассортимент злаковых видов. Увеличение продуктивного долголетия травостоев может быть достигнуто за счет добавления корневищных злаков – костреца безостого (*B. inermis*) и мятлика лугового (*Poa pratensis* L.). Перспективно также использование интродуцированных видов – райграса пастбищного (*Lolium perenne* L.) и фестулолиума (*Festulolium* F. Aschers. et Graebn). Последние два представителя наряду с положительными характеризуются некоторыми отрицательными особенностями, что обусловливает ограниченное их использование на территории Карелии. Так, райграс пастбищный, обладающий высокими кормовыми достоинствами, повышенной побегообразовательной способностью, хорошей отавностью, пастбищеустойчивостью, отличается слабой зимостойкостью, высокой чувствительностью к кислотности почвы, небольшим долголетием [5].

Фестулолиум – межродовой гибрид, полученный при скрещивании различных видов овсяницы и райграса. При отборе в половом потомстве получены формы, сочетающие повышенную продуктивность, хорошую зимостойкость, высокое качество корма, способность быстро отрастать после скашивания или стравливания, выдерживать многократное отчуждение надземной массы в течение вегетационного периода. Однако некоторые гибриды имеют пониженную семенную продуктивность или вообще являются бесплодными [9].

На основе предварительного изучения сортов и гибридов вышеуказанных малораспространенных злаковых трав выделены сорта, пригодные для возделывания в условиях Карелии.

В созданных поливидовых агрофитоценозах злаковых трав каждый представитель характеризуется свойственными морфобиологическими особенностями, определяющими сложную внутриценотическую структуру взаимоотношений, которая, по мнению [12], [13], изменяется в зависимости от условий произрастания, режима использования, видового разнообразия и экологической индивидуальности компонентов травостоя. С приближением условий к экологическому оптимуму вида увеличивается способность последнего подавлять своих партнеров (цит. по [11]).

Конкурентные преимущества проявляются лишь по отношению к определенным представителям травостоя и в конкретных условиях среды. Для оценки способности вида подавлять другие компоненты используют коэффициент конкурентоспособности (CR), величина которого зависит от количественного состава, напряженности травосмеси, норм высева, возраста травостоя и др. Среди злаковых трав выявлена тенденция уменьшения значения коэффициента конкурентоспособности к третьему году жизни. Самым агрессивным видом считают ежу сборную (CR – 1,54 (среднее по годам жизни)), несколько ниже активность у костреца безостого (1,53) и овсяницы луговой (1,26) [10]. При сенокосном использовании мятлик луговой и некоторые низовые злаки относятся к неустойчивым видам [15]. Часто конкурентную способность определяют по соотношению урожая отдельных компонентов смеси [14].

Специфика взаимоотношений растений проявляется уже в первый год жизни трав и определяется, в первую очередь, густотой стояния, которая, по мнению [2], является одной из составляющих элементов продуктивности многолетних трав. При изменении условий произрастания год от года происходят сдвиги в количественном соотношении компонентов травостоя, вплоть до смены доминантов [1]. В первые 2–3 года превалируют злаки среднего долголетия (тимофеевка луговая, овсяница луговая), затем (до 5–6 лет) более долголетние (ежа сборная, мятлик луговой, лисохвост луговой и др.). Последующее формирование растительного сообщества (6–8 лет и более) зависит от режима использования и ухода [15]. Так, при двуукосном использовании доля тимофеевки сохраняется довольно высокой, при более частом скашивании ведущая роль переходит к овсянице луговой. Низовые злаки лучше развиты на участках с частым скашиванием [8].

В результате трансформации видового состава агрофитоценоза некоторые ценные злаковые кормовые растения быстро выпадают из травостоя, вызывая снижение его зоотехнической ценности.

Цель работы – изучить динамику ботанического состава и оценить внутреннюю структуру взаимосвязей тимофеевки луговой с другими видами злаковых травостоев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Научные исследования проведены на опытном поле отдела кормопроизводства ФГБНУ «Карельская ГСХОС». При этом использованы методики, разработанные ФГБНУ ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса (1996, 1997, 2007). Агрохимический анализ почвенных образцов и оценка качества кормов проведены в ФГБУ «Станция агрохимической службы “Карельская”» согласно общепринятым методикам.

Полевой опыт по оценке продуктивного долголетия злаковых травостоев заложен на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве, характеризующейся следующими агрохимическими показателями: pH – 5,10–5,35, ГК – 3,33–4,14 мг/100 г почвы, P_2O_5 – 38,0–56,0 мг/100 г; K_2O – 17,4–26,7 мг/100 г, N общий – 0,24–0,26 %.

Площадь учетной делянки 20 м^2, повторность 4-кратная, размещение вариантов – рендомизированное. Посев беспокровный. Ежегодно вносили минеральные удобрения: азотные – в дозе N_{135} дробно по 45 кг д. в. под каждый цикл использования, фосфорно-калийные – однократно в дозе $P_{60}K_{90}$. Учет ботанического состава травостоя про-

водили в межфазный период кущения – начала выхода в трубку три раза за период вегетации.

В схему опыта включены двух- и трехкомпонентные травосмеси с участием сортов тимофеевки луговой Олонецкая местная, овсяницы луговой Суйдинская, райграса пастбищного Дуэт, фестулолиума ВИК 90, мятлика лугового Дар, костреца безостого Факельный.

В годы исследований (2006–2015) метеорологические условия характеризовались неоднородностью показателей в течение полевых сезонов. Так, в первый год жизни растения испытывали недостаток влаги в период от всходов до кущения, в дальнейшем сложились относительно благоприятные условия для развития трав. В последующие годы (2007–2009), а также 2011, 2015 годы метеоусловия соответствовали биологическому оптимуму многолетних трав (гидротермический коэффициент (ГТК) составил 1,8–2,2). Вегетационные периоды растений 2010, 2012–2014 годов отличались повышенными показателями среднемесячной температуры воздуха и недостаточным количеством осадков (ГТК – 0,86–0,95) в сравнении со среднемноголетними значениями.

В вариантах опыта, каждый из которых включал *P. pratense* в сочетании с другими видами трав, изучали взаимоотношения тимофеевки луговой с прочими компонентами травостоев. Для оценки влияния условий полевого сезона и сроков скашивания трав на динамику ботанического состава применяли дисперсионный анализ, а особенностей связи между видами – корреляционный анализ [3]. Специфику отношений *P. pratense* с другими компонентами травостоя определяли с привлечением факторного анализа [4], [6]. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили на персональном компьютере с использованием программного пакета Excel и программы StatGraphics Centurion.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Интенсивное использование многолетних трав вызывает постепенную трансформацию травостоя: элиминацию отдельных кормовых видов и заполнение ниши несеяными видами и разнотравьем: пырей ползучий (*Agropyrum repens* L.), клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), ежа сборная (*D. glomerata*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.), трехреберник непахучий (*Tripleurospermum inodorum* L.), осот полевой (*Sonerus arvensis* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.). Наибольшая массовая доля этих видов, составляющая более половины урожая, к 9-му году пользования отмечена в тимофеечно-овсяничном травостое и в травостоях с включением райграса пастбищного и фестулолиума. В этих вариантах присутствовали единичные растения луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* L.). В травостоях с доминированием корневищного злака – костреца безостого внедрение несеяных видов и разнотравья составило чуть более 20,0 %, а в варианте с мятликом луговым было минимальным.

Уровень продуктивного долголетия созданных травостоев в значительной степени определялся их ботаническим составом.

В двухкомпонентном травостое соотношение видов по годам пользования трав сопровождалось снижением *P. pratense* и, в основном, доминированием *F. pratensis.* К 9-му году несеяные виды и разнотравье вытеснили на 52,1 % вышеуказанные компоненты травостоя.

Наиболее выраженный сдвиг в количественном соотношении видового состава установлен в травосмеси, включающей тимофеевку луговую и кострец безостый. Рост массовой доли (до 66,5 %) *P. pratense* продолжался лишь до третьего года жизни растений, а в дальнейшем происходил резкий спад участия этого вида в ботаническом составе травостоя. Кострец безостый, как более агрессивный злак, преобладал (44,2–68,3 %) в травостое и год от года вытеснял тимофеевку.

В трехвидовом травостое уже с третьего года пользования выявлена тенденция доминирования корневищного злака *P. pratensis*, который угнетал как *P. pratense*, так и *F. pratensis.* Последние два вида иначе развивались с участием *L. perenne.* На фоне преобладания овсяницы луговой (34,8–59,6 %) массовая доля ценного в кормовом отношении райграса пастбищного достигала 45,3–30,4 % в травостое лишь на протяжении первых трех лет пользования многолетних трав, а затем снижалась до минимума (2,5 %). Аналогичная тенденция в динамике ботанического состава по годам установлена при сочетании *P. pratense*, *F. pratensis* с *Festulolium*. Доля участия последнего 28,4 % сохранилась в агрофитоценозе до пятого года пользования.

Развитие тимофеевки луговой в поливидовом посеве происходило на фоне смены доминанта. Наибольшее увеличение доли (41,2 %) *P. pratense*, выявленное на третьем году жизни, сопровождалось последующим спадом участия вида. На протяжении девяти лет долевое участие райграса пастбищного в формировании урожая постепенно уменьшалось (с 69,2 до 1,1 %), а костреца безостого, наоборот, увеличивалось (15,8–69,3 %).

В условиях совместного произрастания *P. pratense* с *Festulolium* и *B. inermis* установлена аналогичная смена преобладания партнеров. При этом растения межродового гибрида более продолжительное время сохранялись в травостое, несмотря на присутствие агрессивного вида *B. inermis.*

С использованием дисперсионного анализа установлено достоверное влияние условий полевого сезона на состав травостоев. Как считают [7], метеорологические условия вегетационных периодов оказывают даже большее воздействие, чем экотопические, на конкурентную способность злаков при разных режимах использования травостоев. В нашем опыте доминирование

овсяницы луговой в травостое с тимофеевкой луговой особенно проявилось в условиях полевых сезонов 2010 и 2011 годов при повышенной среднемесячной температуре воздуха и недостаточном количестве осадков, а также на фоне метеорологических показателей, приближающихся к среднемноголетнему уровню. В аналогичных погодных условиях преимущество получили мятлик луговой в травостоях с тимофеевкой луговой и овсяницей луговой (2013–2015 годы), а также кострец безостый в сочетании с тимофеевкой луговой и райграсом пастбищным или фестулолиумом (2014–2015 годы). Преобладающее развитие овсяницы луговой отмечено в травостоях с участием тимофеевки луговой, райграса пастбищного или фестулолиума лишь в течение полевого сезона 2011 года с благоприятными погодными условиями.

Анализ ботанического состава при трехкратном отчуждении надземной массы многолетних трав показал, что содержание тимофеевки луговой во всех вариантах опыта снижалось от 1-го к 3-му укосу в 1,1–1,8 раза. Наименьшая массовая доля *P. pratense* (7,9…10,2 %) установлена при совместном ее произрастании с *F. pratensis* и *P. pratensis*. Долевое участие овсяницы луговой зависело от компонентного состава травосмеси. Так, на фоне незначительных колебаний массовой доли *F. pratensis* в травостое с *L. perenne* или *Festulolium*, в варианте совместного выращивания с *P. pratense* доля участия вида к 3-му укосу увеличилась в 1,1 раза. Добавление в соответствующую травосмесь *P. pratensis*, наоборот, вызвало снижение доли *F. pratensis* (с 19,8 до 14,4 %).

Корневищный злак *B. inermis*, как более конкурентный вид, ингибировал развитие других представителей травостоев: к 3-му укосу доля его участия возросла до 37,7–61,0 %.

С использованием корреляционного анализа установлены особенности связи по укосам между шестью видами многолетних трав в различных травостоях. Так, высокие и средние обратные связи, свидетельствующие о конкурентных отношениях, определены между тимофеевкой луговой с каждым из пяти изученных компонентов злаковых трав во всех вариантах опыта. Подобная связь выявлена между овсяницей луговой с мятликом луговым (коэффициент корреляции по укосам варьировал от –0,97 до –0,64), с райграсом пастбищным (–0,70…–0,82) и фестулолиумом (–0,68…–0,80), а также между кострецом безостым и райграсом пастбищным (–0,71…–0,80).

На среднесуглинистой почве взаимоотношения между *P. pratense* и другими компонентами злаковых травостоев складывались неоднозначно. Так, на протяжении 3 укосов выявлены конкурентные отношения тимофеевки луговой с овсяницей луговой, а также кострецом безостым. В поливидовом агрофитоценозе на протяжении всего сезона отрицательная взаимосвязь установлена между сочетанием тимофеевки луговой и овсяницы луговой с мятликом луговым. При добавлении в травостой райграса пастбищного последний конкурировал как с тимофеевкой луговой, так и кострецом безостым с 1-го по 3-й укос. В первой половине вегетации растений конкурентные отношения складывались между тимофеевкой луговой и райграсом пастбищным, а в последующем – между последним и овсяницей луговой. Включение в состав смеси фестулолиума обусловило его антагонистические отношения с тимофеевкой луговой по результатам первого учета, овсяницей луговой – второго, а с сочетанием этих видов – третьего учета. Этот межродовой гибрид составил конкуренцию тимофеевке луговой и кострецу безостому лишь к последней дате учета.

Таким образом, при ежегодном трехкратном отчуждении надземной вегетативной массы долевое участие тимофеевки луговой, овсяницы луговой, райграса пастбищного и фестулолиума в основном сокращалось к 9-му году пользования. Мятлик луговой и, особенно, кострец безостый постепенно вытесняли другие злаковые травы, получая доминирующее развитие в травостое. С каждым последующим укосом на фоне снижения массовой доли тимофеевки луговой увеличивалось содержание костреца безостого, мятлика лугового, райграса пастбищного и фестулолиума независимо от видового состава травостоя. Возможно, выявленная тенденция изменения соотношения *P. pratense* в ботаническом составе травостоев связана с антагонистическим характером отношений тимофеевки луговой с другими представителями агрофитоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев Н. Г., Тюльдюков В. А. Теория и практика луговодства. М.: Россельхозиздат, 1977. 220 с.
2. Вавилов П. П., Кондратьев А. А. Новые кормовые культуры. М.: Россельхозиздат, 1975. 349 с.
3. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
4. Дюк В. Обработка данных на ПК в примерах. СПб.: Питер, 1997. 240 с.
5. Забарная Д. Райграс пастбищный: описание и использование [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.syl.ru/article/205841/new_raygras-pastbischnyiy-opisanie-i-ispolzovanie (дата обращения 12.05.2017).
6. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р., Оледендерфер М. С., Блэшфилд Р. К. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
7. Калинина С. И., Лайдинен Г. Ф. Биологические основы возделывания многолетних злаковых трав на Европейском Севере России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995. 212 с.
8. Козлов Л. Г., Михкиев А. И., Синькевич Е. И. Луговые агроценозы на мелиорированных землях. Л., 1982. 180 с.
9. Корнышев Д. С. Фестулолиум (краткая информация) [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.vgsa.ru/agroland/quest/page/2051/ (дата обращения 12.05.2017).
10. Кушаева Е. А. Оптимизация приемов формирования высокопродуктивных бобово-злаковых травостоев в Предгорной зоне Кабардино-Балкарии: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Нальчик, 2006. 22 с.

11. Мартемьянова А. А. Особенности конкурентных отношений многолетних растений в агрофитоценозах Предбайкалья: Дис. … канд. биол. наук. Иркутск, 2009. 186 с.
12. Минвалиев С. В., Павлова О. В. Ценотическая активность многолетних трав в условиях Приморского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2015. № 9 (131). С. 26–30.
13. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.
14. Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. М.: МГУ, 1987. 160 с.
15. Рекомендации по подбору многолетних трав при залужении осушенных торфяных почв / Сост. Л. Г. Козлов; М-во сельского хозяйства КАССР. Петрозаводск, 1981. 9 с.

Evstratova L. P., Karelian State Agricultural Experimental Station (Petrozavodsk, Russian Federation)
Evseeva G. V., Karelian State Agricultural Experimental Station (Petrozavodsk, Russian Federation)
Smirnov S. N., Karelian State Agricultural Experimental Station (Petrozavodsk, Russian Federation)
Nikolaeva E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Evstratov I. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

CHARACTERISTIC FEATURES OF STRUCTURAL INTERDEPENDENCES FOR *PHLEUM PRATENSE* L. WITH OTHER COMPONENTS OF PERENNIAL GRASS STANDS

The article is concerned with the results of the 9 year observation of the two and three-component grass stands, formed on the basis of different types of perennial grass, considering their long-term combined use. It was noted that the level of productive longevity of grass stands was largely determined by their botanical composition. Characteristic features of the structure of interdependences for timothy grass with other components are revealed. It was established that the mass share of *P. pratense* in the timothy-fern grass stands declined with the increasing period of the grass use, yielding the dominant position to *Festuca pratensis* Huds. In the grass stands with the brome grass, timothy grassland predominated (66,5 %) only until the third year of life, and later *Bromopsis inermis* Leyss gradually depressed its development. In a three-component grass stand, the meadow grassland, beginning from the third year of its use, dynamically increased the mass fraction (up to 93,0 %), replacing timothy grass and meadow fescue. The introduced species – perennial ryegrass and festulolium influenced the grass stand development only during the first three to five years of use. Practically, in all studied variants of the experiment, a clearly expressed regularity of the decrease in the mass share of timothy grass from the 1st to the 3rd cut was observed irrespective of the year of grass use. It is probably conditioned by the antagonistic nature of the relations of *P. pratense* with other representatives of grass stands.

Key words: timothy grass, perennial grasses, botanical composition, competitive relati

REFERENCES

1. Andreev N. G., Tjul'djukov V. A. *Teoriya i praktika lugovodstva* [Theory and practice of grassland farming]. Moscow, Rossel'khozizdat Publ., 1977. 220 p.
2. Vavilov P. P., Kondrat'ev A. A. *Novye kormovye kul'tury* [New fodder crops]. Moscow, Rossel'khozizdat Publ., 1975. 349 p.
3. Dospekhov B. A. *Metodika polevogo opyta* [Methods of field experiment]. Moscow, Kolos Publ., 1979. 416 p.
4. Djuk V. *Obrabotka dannykh na PK v primerakh* [Data processing on PC in examples]. St. Petersburg, Piter Publ., 1997. 240 p.
5. Zabarnaja D. *Raygras pastbishchnyy: opisanie i ispol'zovanie* [Perennial ryegrass: description and use]. Available at: https://www.syl.ru/article/205841/new_raygras-pastbischnyiy-opisanie-i-ispolzovanie (accessed 12.05.2017).
6. Kim Dzh.-O., Mjuller Ch. U., Klekka U. R., Oledenderfer M. S., Bljeshfild R. K. *Faktornyy, diskriminantnyy i klasternyy analiz* [Factor, Discriminant, and Cluster Analysis]. Moscow, Finansy i statistika Publ., 1989. 215 p.
7. Kalinina S. I., Lajdinen G. F. *Biologicheskie osnovy vozdelyvaniya mnogoletnikh zlakovykh trav na Evropeyskom Severe Rossii* [Biological basis of cultivation of perennial grasses in the European North of Russia]. Petrozavodsk, 1995. 212 p.
8. Kozlov L. G., Mihkiev A. I., Sin'kevich E. I. *Lugovye agrotsenozy na melioririovannykh zemlyakh* [Meadow agrocoenosis on reclaimed lands]. Leningrad, Nauka Publ., 1982. 180 p.
9. Kornyshev D. S. *Festulolium (kratkaya informatsiya)* [Festulolium (abstract)]. Available at: http://www.vgsa.ru/agroland/quest/page/2051/ (accessed 12.05.2017).
10. Kushaeva E. A. *Optimizatsiya priemov formirovaniya vysokoproduktivnykh bobovo-zlakovykh travostoev v Predgornoy zone Kabardino-Balkarii: Aftoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk* [Optimization of methods of formation of highly productive legume-grass swards in the Foothill zone of the Kabardino-Balkar Republic. Author's abst. PhD. agr. sci. diss.]. Nalchik, 2006. 22 p.
11. Martem'janova A. A. *Osobennosti konkurentnykh otnosheniy mnogoletnikh rasteniy v agrofitotsenozakh Predbaykal'ya: Dis. ... d-ra biol. nauk* [Features of the competitive relationship of perennial plants in the agrophytocenosis of the Baikal region]. Irkutsk, 2009. 186 p.
12. Minvaliev S. V., Pavlova O. V. Coenotic activity of perennial grasses in the conditions of Primorsky Krai [Tsenoticheskaya aktivnost' mnogoletnikh trav v usloviyakh Primorskogo kraya]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2015. № 9 (131). P. 26–30.
13. Rabotnov T. A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow, MGU Publ, 1983. 296 p.
14. Rabotnov T. A. *Eksperimental'naya fitotsenologiya* [Experimental Phytocenology]. Moscow, MGU Publ., 1987. 160 p.
15. *Rekomendatsii po podboru mnogoletnikh trav pri zaluzhenii osushennykh torfyanykh pochv* [Recommendations for the selection of perennial grasses for the draining of drained peat soils]. Sost. L. G. Kozlov. Petrozavodsk, 1981. 9 p.

Поступила в редакцию 20.11.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 59–64 **Общая биология** **2017**

УДК 598.288.6:591.551:591.522

НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ ЛАПШИН
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
lapshin@krc.karelia.ru

МАРИЯ ВАЛЕРЬЕВНА МАТАНЦЕВА
кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru

СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ СИМОНОВ
кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
Sergey.Simonov@bio.krc.karelia.ru

ЛЮДМИЛА ВЛАДИМИРОВНА ТОПЧИЕВА
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
topchieva67@mail.ru

НИКОЛАЙ ЛЬВОВИЧ РЕНДАКОВ
кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nlrend@mail.ru

ФАКУЛЬТАТИВНАЯ ПОЛИГАМИЯ И ЭКСТРАПАРНОЕ ОТЦОВСТВО ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА*

В 2006–2008 и 2015–2017 годах с помощью молекулярно-генетических методов и наблюдений за индивидуально мечеными особями были проведены исследования уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) на территории европейской части России. В районах исследований преобладали сезонные моногамные отношения, типичные для этого вида, однако были распространены и случаи «супружеской измены» со стороны самок и/или насильственной копуляции, фактически являющиеся подтверждением факультативной полиандрии некоторых самок и приводящие к экстрапарному происхождению части птенцов. Доля экстрапарного отцовства в разных районах исследований составила от 11,8 до 37,5 % (в среднем по всем районам 19,5 %), а доля гнезд с потомками, имеющими экстрапарное происхождение, – от 66,7 до 83,3 % (в среднем – 72,2 %). Также был установлен факт полигинии некоторых самцов в Карелии. В сезоны исследований в этом регионе уровень полигамии колебался от 7,7 до 16,7 %, в среднем составляя 11,5 %. Многообразие репродуктивных отношений, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей и способствует увеличению генетического разнообразия потомства.

Ключевые слова: пеночка-весничка, *Phylloscopus trochilus*, репродуктивные отношения, семейная структура, полигамия, экстрапарное отцовство, ареал

Сезонная моногамия – тип репродуктивных отношений, наиболее характерный для европейских воробьинообразных птиц [9], [24]. Это справедливо и для представителей семейства славковых (Sylvidae), в том числе для пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) – вида, обладающего обширным гнездовым ареалом и являющегося модельным объектом многих популяционно-экологических исследований. Однако за период длительного изучения этого вида был накоплен большой объем данных, свидетельствующих о том, что при явном доминировании моногамии в популяциях пеночки-весничики в разных условиях обитания проявляются случаи полигамии [1], [3], [4], [8], [10], [12], [18], [24], [26], [27], [30]. Кроме того, с применением методов молекулярно-генетического анализа у пеночки-веснички было обнаружено явление экстрапарного отцовства [16], [22], указывающее на то, что не только самцы, но и самки в течение гнездового сезона могут

© Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л., 2017

иметь более одного репродуктивного партнера. Приведенные факты свидетельствуют о том, что репродуктивные отношения этого вида довольно сложны и вызывают ряд вопросов. Насколько распространены случаи отклонения от типичной для вида сезонной моногамии у пеночки-веснички? Каков уровень полигинии и экстрапарного отцовства этого вида в разных регионах? В каких условиях обитания, в частности в каких частях обширного ареала, они проявляются? Все эти вопросы требуют дальнейшего изучения. В связи с этим цель наших исследований заключалась в изучении уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички в разных частях ее гнездового ареала.

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

В 2006–2008 и 2015–2017 годах с помощью молекулярно-генетических методов и наблюдений за индивидуально мечеными особями были проведены исследования уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички на территории европейской части России: в Мурманской области, Карелии, Псковской области и Мордовии. Указанные регионы охватывают разные части гнездового ареала изучаемого вида: от северной периферии до южных зон соответственно.

На участках исследований проводили отлов птиц с целью индивидуального мечения, необходимого для дальнейших наблюдений, и поиск гнезд пеночек-весничек. Отлов осуществляли переносными паутинными сетями и специальными автоматическими ловушками, устанавливаемыми на гнезда, в том числе оригинальной конструкции [11]. При мечении птиц кольцевали стандартными номерными и цветными пластиковыми кольцами в уникальных комбинациях, распознаваемых дистанционно. В течение всего репродуктивного сезона проводили регулярные наблюдения за взрослыми особями и отслеживали судьбу их гнезд.

В ходе сбора материала для ДНК-анализа у птенцов в возрасте 6–7 дней брали 1–2 растущих пера, возобновляемых при постювенальной линьке, то есть через 25–30 дней (с целью минимизировать негативное влияние изъятия элементов оперения на летные способности молодых птиц). У взрослых особей проводили забор крови (до 10 мкл) из кончика когтя. Образующуюся ранку дезинфицировали. Установлено, что подрезанные таким образом когти отрастают в течение трех недель. Также брали пробы содержимого яиц, из которых по каким-либо причинам птенцы не вылупились. Пробы фиксировали в *SDS*-буфере или 75 % этаноле и хранили в полевых условиях в течение 2–3 недель в прохладном месте. Дальнейшее хранение проб осуществляли в лаборатории в морозильной камере при температуре минус 20 °С.

ДНК из проб выделяли с помощью набора «ДНК-Экстран-2» (Синтол) в соответствии с прилагаемыми протоколами. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) для выяснения структуры семей у пеночек-весничек проводили с использованием видоспецифичных микросателлитных праймеров *Phtr1*, *Phtr2* и *Phtr3* [22] в амплификаторе MaxyGene (AxyGene, США), используя реакционную смесь ScreenMix-HS (Евроген, Россия). Реакционная смесь (объем 25 мкл) содержала 5 мкл смеси для ПЦР, 1 пкМ обратного и прямого праймеров и 50 нг ДНК. Температура отжига праймеров составляла + 55 °С. Сиквенс праймеров представлен в табл. 1.

Таблица 1

Сиквенс используемых праймеров

Праймер	Сиквенс
Phtrl	5’-CTGGGAGAAGACTCTAAGCCTT-3’ 5’-CTACTTTTTAATGTGAGATCCAAACT-3’
Phtr2	5’-CGCAGGCTCAGAAATACTTGA-3’ 5’-GCCCACAGCTCAATAGTCTT-3’
Phtr3	5’-ATTTGCATCCAGTCTTCAGTAATT-3 5’-CTCAAAGA AGTGCATAG AGATTTCAT-3’

Полученные ПЦР-продукты разделяли в 8 % полиакриламидном геле, используя трисацетатный буфер. ПЦР-продукты окрашивали бромистым этидием, после чего визуализировали в проходящем УФ свете и фотографировали. Фотографии электрофореграмм ДНК обрабатывали в программе Kodak 1D. Количество экстрапарного отцовства определяли в программе PROBMAX [20].

Всего с помощью молекулярно-генетического анализа исследовано 36 семей, включающих 187 птенцов (в том числе погибших зародышей).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По данным наблюдений за индивидуально мечеными особями, подтвержденным с помощью молекулярно-генетических методов (табл. 2), частота полигинии у пеночки-веснички в 2006–2008 годах в Карелии составила 11,5 % (3 случая на 26 исследованных самцов). Отмеченные случаи полигинии были социальными – самцы-полигамы привлекали по две самки и имели по два гнезда со значительно перекрывающимися сроками гнездования.

В других районах исследований в сезоны проведения нашей работы фактов социальной полигамии, когда бы один самец привлекал более одной самки, не отмечали. Посредством молекулярно-генетического анализа также не было выявлено фактов скрытой полигамии самцов, образовавших стабильные репродуктивные пары. Единственное подозрение на «скрытую» полигинию вызывали самцы, являющиеся отцами экстрапарных потомков в исследованных семьях (см.

Таблица 2

Параметры полигинии пеночки-веснички в Карелии в 2006–2008 годах

Параметр	2006	2007	2008	2006 – 2008
Число исследованных самцов	7	13	6	26
Число полигинных самцов	1	1	1	3
Частота полигинии, %	14,3	7,7	16,7	11,5

далее), однако их статус как полигинных на основании собранных материалов не подтвержден.

Параметры частоты встречаемости экстрапарного отцовства в районах исследований, когда во внешне «моногамных» парах самцы не были отцами некоторых птенцов, представлены в табл. 3 и 4. Согласно полученным данным (см. табл. 3), во многих семьях самки совершали «внебрачные» копуляции, хотя пары сохранялись как минимум до вылета птенцов из гнезда или его разорения. Общая доля экстрапарного отцовства в исследованных выборках варьировала от 11,8 до 37,5 % (см. табл. 4).

Таблица 3

Доля семей с экстрапарным потомством (ЭПП) от числа всех исследованных семей

Регион и сезоны исследований	Число семей	Число семей с ЭПП	Доля семей с ЭПП, %
Мурманская обл., 2016	6	5	83,3
Карелия, 2006–2008	19	13	68,4
Псковская обл., 2017	3	2	66,7
Мордовия, 2016–2017	8	6	75,0
Итого	36	26	72,2

Таблица 4

Доля экстрапарных потомков (ЭПП) от числа всех исследованных потомков

Регион и сезоны исследований	Число потомков	Число ЭПП в выборке	Число ЭПП в гнезде (пределы)	Доля ЭПП, %
Мурманская обл., 2016	32	12	1 – 4	37,5
Карелия, 2006–2008	98	15	1 – 2	15,3
Псковская обл., 2017	17	2	1	11,8
Мордовия, 2016–2017	38	7	1 – 2	18,4
Итого	185	36	1 – 4	19,5

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по частоте полигинии у пеночки-веснички в южной Карелии, подтвержденные с помощью молекулярно-генетического анализа (11,5 %), в целом соответствуют полученным с помощью наблюдений за мечеными птицами результатам многолетних исследований в Юго-Восточном Приладожье. Согласно этим материалам, уровень полигинии у птиц изучаемого вида в разные годы составляет от 5 до 17 % (в среднем 9,9 %, 36 полигамов из 364 проконтролированных самцов) [4]. Следует отметить, что число самцов-полигамов, отмеченных за сезон, обычно невелико – в 2006–2008 годах, когда проводили исследования в Карелии, лишь по одному самцу из числа контролируемых были полигинными (см. табл. 2). Сравнительно низкая частота встречаемости социальной полигамии, вероятно, явилась причиной того, что это явление не было отмечено нами в других регионах. Тем не менее факультативная полигиния у пеночки-веснички зарегистрирована и в других частях ареала [1], [3], [8], [10], [12], [18], [22], [24], [26], [27], [30]. Л. Хаартман [24], анализируя это явление у европейских воробьинообразных, констатировал, что 44 % видов являются факультативными полигамами, а у 5 % полигиния обычна.

Полагают [2], [4], [22], что у пеночки-веснички способствовать возникновению полигинии могут такие факторы, как оптимальная температура среды; достаточное обилие корма; способность к повторному гнездованию после неудачи первого; высокая плотность населения; меньшее, по сравнению с самками, участие самцов в заботе о потомстве; терпимость самок к присутствию друг друга в условиях повышенной плотности населения и их способность самостоятельно выкормить выводок.

С помощью молекулярно-генетического анализа у пеночки-веснички также были выявлены случаи экстрапарного отцовства, когда во внешне «моногамных» парах самцы не были отцами всех птенцов (см. табл. 3, 4). Такое могло произойти в результате «добровольных» или «принудительных» внепарных копуляций, которые периодически отмечают у птиц [4], [14], [15], [17], [19], [25], [28], [31], [32], [33], [34]. По обобщенным данным [23], более чем у 70 % видов хотя бы часть птенцов в гнезде не являются потомками самца – хозяина гнезда. Согласно нашим данным и данным других исследователей [16], [22], значительная доля экстрапарного отцовства в поселениях пеночки-веснички характерна для разных частей ее гнездового ареала. Логично предположить, что в конечном итоге экстрапарные копуляции самки ведут к увеличению генетической гетерогенности ее потомства, о чем говорили и ранее [21].

Если доказанные случаи копуляции самки более чем с одним самцом идентифицировать как факты полиандрии, будет очевидно, что частота выявленной полигамии самцов (от полного отсутствия до 5–17 %) намного уступала частоте выявленной полигамии самок (68–83 % скрытой полиандрии). Последнее, по-видимому, может быть обусловлено численным преобладанием взрослых самцов, отмеченным во всех районах исследований [5], [6], [7], новые данные. При

этом, конечно, следует учитывать тот факт, что в ходе работы могли быть упущены некоторые случаи полигинии, когда она не была социальной (то есть когда самец не образовывал более одной стабильной репродуктивной пары, но при этом мог периодически спариваться с более чем одной самкой).

Таким образом, репродуктивные отношения пеночки-веснички в районах исследований оказались весьма разнообразны. Все разнообразие этих взаимоотношений, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей популяции и служит увеличению генетической гетерогенности потомства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В районах исследований в поселениях пеночек-весничек преобладали сезонные моногамные отношения, однако были распространены и случаи «супружеской измены» со стороны самок и/или насильственной копуляции, фактически являющиеся подтверждением факультативной полиандрии некоторых самок и приводящие к экстрапарному происхождению части птенцов. Также был установлен факт полигинии отдельных самцов.

Таким образом, репродуктивные отношения пеночки-веснички оказались довольно сложны и не ограничены сезонной моногамией, что характерно для разных частей гнездового ареала этого вида. Усложнение репродуктивных отношений в популяции, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей, в конечном итоге ведет к увеличению генетической гетерогенности потомства и, следовательно, поставляет материал для отбора.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи благодарят руководство и сотрудников Института биологии КарНЦ РАН, станции «Лувеньга» Кандалакшского заповедника, национальных парков «Себежский» и «Смольный», а также экологического центра «Дронт» за предоставление возможности проведения исследований и проживания на базе указанных организаций. Авторы очень признательны Н. П. Токаревой (Канцеровой) за участие в обработке и обсуждении материалов в 2006–2008 годах, а также С. С. Демьянец и Е. А. Карабаниной – за помощь в работе в 2017 году. Особую благодарность авторы выражают д. б. н. А. В. Артемьеву за ценные рекомендации.

* Исследования проведены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 06-05-64368-а и 15-05-03493-а) и частично – в рамках темы № 0221-2014-0037 «Динамика фауны птиц и млекопитающих Европейского Севера России в условиях интенсивных антропогенных и климатических изменений: мониторинг, управление и сохранение биоразнообразия» (№ г. р. АААА-А17-117022850042-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горецкая М. Я. Случай полигинии пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) в средней полосе России, отличия песен полигамного и моногамных самцов // Вестник МГУ. 2007. № 4. С. 43–48.
2. Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
3. Ильина Т. А. Брачные взаимоотношения и факт существования необычной семейной группировки у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 231. С. 26–30.
4. Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 34–41.
5. Лапшин Н. В. Соотношение полов у пеночек в Карелии // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Междунар. научно-практ. конф. Рязань: НП «Голос губернии», 2012. С. 293–295.
6. Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности популяционно-демографической структуры популяций пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии: дисбаланс в соотношении полов и полигамия // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): Материалы Междунар. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 170–176.
7. Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 53–64.
8. Паевский В. А. Биология гнездования пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) на Куршской косе Балтийского моря // Экология и фауна птиц Евразии. Л., 1991. С. 108–114. (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 239).
9. Паевский В. А. Пернатые многоженцы: браки, измены и разводы в мире птиц. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. Вып. 4. 144 с.
10. Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 283 с.
11. Симонов С. А., Матанцева М. В. Устройство для отлова дендрофильных птиц. Патент РФ, № 2501217. 2013.
12. Шутов С. В. Значение полигамии в поддержании численности популяции пеночки-веснички на Приполярном Урале // Информационные материалы Института экологии. Свердловск, 1980. С. 34–35.
13. Alatalo R. V., Carlson A., Lundberg A., Ulfstrand S. Male deception of female choice in the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca: a reply // Amer. Natur. 1984. Vol. 123. P. 282–285.
14. Alatalo R. V., Gottlander K., Lundberg A. Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Behaviour. 1987. Vol. 101. № 1. P. 139–154.
15. Birkhead T. R., Møller A. P. Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds // Anim. Behav. 1995. Vol. 49. P. 843–848.
16. Bjørnstad G., Lifjeld J. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. 1997. Vol. 28. № 4. P. 319–324.
17. Canal D., Jovani R., Potti J. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird // Behav. Ecol. 2012. Vol. 23. № 5. P. 1146–1153.

18. d a P r a t o S. R. D. Polygamy by Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) // Brit. Birds. 1982. Vol. 75. P. 409–411.
19. D u n n P. O., L i f j e l d J. T. Can extra-pair copulations be used to predict extra-pair paternity in birds? // Anim. Behav. 1994. Vol. 47. P. 983–985.
20. D a n z m a n n R. G. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // Hered. 1997. Vol. 88. P. 333.
21. F o e r s t e r K., D e l h e y K., J o h n s e n A., L i f j e l d J. T., K e m p e n a e r s B. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings // Nature. 2003. Vol. 425. P. 714–717.
22. F r i d o l f s s o n A . - K ., G y l l e n s t e n U. B., J a c o b s s o n S. Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population. Sweden // Hered. 1997. Vol. 126. P. 127–132.
23. G r i f f i t h S. C., O w e n s I. P. F., T h u m a n K. A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 2195–2212.
24. H a a r t m a n L. v o n . Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds // Ornis Fenn. 1969. Vol. 46. № 1. P. 1–12.
25. K e m p e n a e r s B., D h o n d t A. Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypothesis and their predictions // Belg. J. Zool. 1993. Vol. 1. P. 93–103.
26. L a w n M. R. Bigamous willow warbler // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 592–593.
27. L a w n M. R. Pairing systems and side tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // Ornis. Scand. 1982. Vol. 13. P. 193–199.
28. L i f j e l d J. T., D u n n P. O., R o b e r t s o n R. J., B o a g P. T. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows // Anim. Behav. 1993. Vol. 45. P. 213–229.
29. L i f j e l d J. T., R o b e r t s o n R. J. Female control of extra pair fertilization in tree swallows // Behav. Ecol. Sociobiol. 1992. Vol. 31. P. 89–96.
30. N e e r g a a r d R., A r v i d s o n B. A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64–69.
31. S c h l i c h t E., K e m p e n a e r s B. Extra-pair paternity and sexual selection // From genes to animal behavior: social structures, personalities, communication by color. Tokyo: Springer, 2011. P. 35–65.
32. W e s t n e a t D. F., S h e r m a n P. W., M o r t o n M. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Curr. Ornithol. 1990. Vol. 7. P. 331–369.
33. W e s t n e a t D. F., S h e r m r e s t a n P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis // Behav. Ecol. Sociobiol. 1997. Vol. 41. P. 205–215.
34. W e s t n e a t D. F., S t e w a r t I. R. K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 365–396.

Lapshin N. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)
Matantseva M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)
Simonov S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)
Topchieva L. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)
Rendakov N. L., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

FACULTATIVE POLYGAMY AND EXTRAPAIR PATERNITY OF WILLOW WARBLERS IN DIFFERENT PARTS OF THE SPECIES' RANGE

We studied the level of polygyny and extrapair paternity in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) with the help of molecular genetic techniques and observations of marked birds during 2006–2008 and 2015–2017 on the territory of European Russia. Seasonal monogamy, typical for this species, prevailed in the study areas. However, there were common cases of extra-pair copulations, which were a confirmation of the facultative polyandry of some females. The frequency of extrapair paternity in different regions was 11,8–37,5 % (on average 19,5 %), and the share of nests with extrapair nestlings was 66,7–83,3 % (on average 72,2 %). We registered polygyny in some males in Karelia and in the north-western part of Russia. The level of polygamy in this region ranged from 7,7 to 16,7 %, averaging 11,5 %, during the research. Apparently, the diversity of reproductive relationships is aimed at maximizing the reproductive potential of individuals and contributes to the genetic diversity of the offspring.

Key words: Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*, reproductive relationships, family structure, polygamy, extrapair paternity, species range

REFERENCES

1. G o r e c k a y a M. Y a . Case of polygyny in the willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) in Central Russia, the differences of songs of polygamous and monogamous males [Sluchay poliginii penochki-vesnichki *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) v sredney polose Rossii, otlichiya pesen poligamnogo i monogamnykh samtsov]. *Vestnik MGU*. 2007. № 4. P. 43–48.
2. Z i m i n V. B. *Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR* [Ecology of passerine birds of North-West USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1988. 184 p.
3. I l ' i n a T. A. Marital relationships and the existence of an unusual family group of willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) [Brachnye vzaimootnosheniya i fakt sushchestvovaniya neobychnoy semeynoy gruppirovki u penochki-vesnichki (*Phylloscopus trochilus*)]. *Trudy Zool. in-ta AN SSSR*. 1991. Vol. 231. P. 26–30.

4. L a p s h i n N. V. Facultative polygyny in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (L.) in taiga of the North-West of the RSFSR [Fakul'tativnaya poliginiya u vesnichki *Phylloscopus trochilus* (L.) v usloviyakh taezhnogo Severo-Zapada RSFSR]. *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1983. P. 34–41.
5. L a p s h i n N. V. The sex ratio of Phylloscopus warblers in Karelia [Sootnoshenie polov u penochek v Karelii]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-praktich. konf.* Ryazan, 2012. P. 293–295.
6. L a p s h i n N. V., M a t a n t s e v a M. V., S i m o n o v S. A. Features of the population-demographic structure of the populations of Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) in Karelia: the imbalance in the sex ratio and polygamy [Osobennosti populyatsionno-demograficheskoy struktury populyatsiy penochek-vesnichek (*Phylloscopus trochilus*) v Karelii: disbalans v sootnoshenii polov i poligamiya]. *Energetika i godovye tsikly ptits (pamyati V. R. Dol'nika): Materialy Mezhdunar. konf.* Moscow, 2015. P. 170–176.
7. L a p s h i n N. V., T o p c h i e v a L. V., M a t a n t s e v a M. V., S i m o n o v S. A., M a l y s h e v a I. E., T o k a r e v a N. P. Ecological features of migrating passerines (the analysis with application of methods of molecular biology) [Osobennosti ekologii migriruyushchikh vorob'inykh ptits (analiz s primeneniem metodov molekulyarnoy biologii)]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2012. № 1. P. 53–64.
8. P a e v s k y V. A. Breeding biology of the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) on the Courish spit of the Baltic Sea [Biologiya gnezdovaniya penochki-vesnichki (*Phylloscopus trochilus*) na Kurshskoy kose Baltiyskogo moray]. *Ekologiya i fauna ptits Evrazii*. Leningrad, 1991. P. 108–114. (*Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. Vol. 239*).
9. P a e v s k y V. A. *Pernatye mnogozhentsy: braki, izmeny i razvody v mire ptits* [Feathered polygamists: alliance, adultery and divorce in the world of birds]. St. Petersburg, Tov-vo nauchn. izdaniy KMK Publ., 2007. Issue 4. 144 p.
10. R y a b i c e v V. K. *Territorial'nye otnosheniya i dinamika soobshchestv ptits v Subarktike* [Territorial relations and communities dynamics of birds in the subarctic]. Ekaterinburg, Nauka Publ., 1993. 283 p.
11. S i m o n o v S. A., M a t a n t s e v a M. V. *Ustroystvo dlya otlova dendrofil'nykh ptits* [Device for trapping dendrophilous birds]. Patent RF, № 2501217. 2013.
12. S h u t o v S. V. The value of polygamy in the maintenance of populations of the Willow Warbler in the Subpolar Urals [Znachenie poligamii v podderzhanii chislennosti populyatsii penochki-vesnichki na Pripolyarnom Urale]. *Informatsionnye materialy Instituta ekologii.* Sverdlovsk, 1980. P. 34–35.
13. A l a t a l o R. V., C a r l s o n A., L u n d b e r g A., U l f s t r a n d S. Male deception of female choice in the Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca: a reply // Amer. Natur. 1984. Vol. 123. P. 282–285.
14. A l a t a l o R. V., G o t t l a n d e r K., L u n d b e r g A. Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Behaviour. 1987. Vol. 101. № 1. P. 139–154.
15. B i r k h e a d T. R., M ø l l e r A. P. Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds // Anim. Behav. 1995. Vol. 49. P. 843–848.
16. B j ø r n s t a d G., L i f j e l d J. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. 1997. Vol. 28. № 4. P. 319–324.
17. C a n a l D., J o v a n i R., P o t t i J. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird // Behav. Ecol. 2012. Vol. 23. № 5. P. 1146–1153.
18. d a P r a t o S. R. D. Polygamy by Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) // Brit. Birds. 1982. Vol. 75. P. 409–411.
19. D u n n P. O., L i f j e l d J. T. Can extra-pair copulations be used to predict extra-pair paternity in birds? // Anim. Behav. 1994. Vol. 47. P. 983–985.
20. Danzmann R. G. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // Hered. 1997. Vol. 88. P. 333.
21. F o e r s t e r K., D e l h e y K., J o h n s e n A., L i f j e l d J. T., K e m p e n a e r s B. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings // Nature. 2003. Vol. 425. P. 714–717.
22. F r i d o l f s s o n A.-K., G y l l e n s t e n U. B., J a c o b s s o n S. Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population. Sweden // Hered. 1997. Vol. 126. P. 127–132.
23. G r i f f i t h S. C., O w e n s I. P. F., T h u m a n K. A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 2195–2212.
24. H a a r t m a n L. v o n . Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds // Ornis Fenn. 1969. Vol. 46. № 1. P. 1–12.
25. K e m p e n a e r s B., D h o n d t A. Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypothesis and their predictions // Belg. J. Zool. 1993. Vol. 1. P. 93–103.
26. L a w n M. R. Bigamous willow warbler // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 592–593.
27. L a w n M. R. Pairing systems and side tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // Ornis. Scand. 1982. Vol. 13. P. 193–199.
28. L i f j e l d J. T., D u n n P. O., R o b e r t s o n R. J., B o a g P. T. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows // Anim. Behav. 1993. Vol. 45. P. 213–229.
29. L i f j e l d J. T., R o b e r t s o n R. J. Female control of extra pair fertilization in tree swallows // Behav. Ecol. Sociobiol. 1992. Vol. 31. P. 89–96.
30. N e e r g a a r d R., A r v i d s o n B. A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64–69.
31. S c h l i c h t E., K e m p e n a e r s B. Extra-pair paternity and sexual selection // From genes to animal behavior: social structures, personalities, communication by color. Tokyo: Springer, 2011. P. 35–65.
32. W e s t n e a t D. F., S h e r m a n P. W., M o r t o n M. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Curr. Ornithol. 1990. Vol. 7. P. 331–369.
33. W e s t n e a t D. F., S h e r m r e s t a n P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis // Behav. Ecol. Sociobiol. 1997. Vol. 41. P. 205–215.
34. W e s t n e a t D. F., S t e w a r t I. R. K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 365–396.

Поступила в редакцию 31.10.2017

№ 8 (169). С. 65–71 **Общая биология** **2017**

УДК 5972.5

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

НИКИТА АЛЕКСАНДРОВИЧ ОНИЩЕНКО
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, директор Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
neo@sampo.ru

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШУСТОВ
доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
shustov@petrsu.ru

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

МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА ЛЕСОНЕН
аспирант кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
manika007@rkmail.ru

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

ПИТАНИЕ И РОСТ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L.) У ФОРЕЛЕВЫХ САДКОВ

Впервые в отечественной литературе представлены сведения об изменениях характера питания и скорости роста массового пресноводного вида рыб – окуня, обитающего у форелевых садков. Выявлено, что линейный и весовой рост окуня в зоне садков озера Вохтозеро с возрастом достоверно увеличивается по сравнению с ростом рыб, обитающих в естественных условиях. Установлено, что этому способствуют улучшение кормовой базы озерных рыб и, как показали исследования, более интенсивное их питание. Таким образом, окунь стал потреблять не только естественные корма, но и получил возможность иметь существенную дополнительную прибавку к своему рациону за счет питания гранулами форелевого корма, вымываемого из садков во время кормления форели.

Ключевые слова: форелевое хозяйство, садки, окунь, кормовая база, рост и питание в озере

ВВЕДЕНИЕ

В мировой литературе, посвященной аквакультуре, имеются сведения о том, что садковые линии, установленные в водоемах для выращивания различных видов рыб, привлекают внимание и аборигенных видов [12], [13], [15]. В некоторых морских акваториях концентрация аборигенных видов рыб в зоне влияния садков становится настолько высокой и уязвимой для бесконтрольного их отлова, что уже ставится вопрос о создании в таких водоемах морских охраняемых районов (МОР) вокруг прибрежных объектов аквакультуры [9], [10], [11]. Однако в отечественной литературе изучению экологии озерных рыб в зоне рыбоводных ферм уделяется мало внимания. Имеются лишь некоторые сведения о том, что нерест сигов может быть нарушен из-за загрязнения нерестилищ отходами жизнедеятельности садковых рыб [8]. В то же время форелеводы хорошо знают, что у садков без проблем можно выловить на удочку или в жаберные сети озерных рыб, концентрирующихся в этом месте озера.

© Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Лесонен М. А., Клюкина Е. А., 2017

В Карелии в садковых условиях выращивается примерно одна треть от всего объема товарной форели России. Поэтому ученые гидробиологи и ихтиологи уделяют большое внимание исследованиям, посвященным изучению влияния форелевых комплексов на водную среду пресноводных водоемов. Так, ранее Л. П. Рыжковым и И. М. Дзюбук были подведены итоги многолетнего (11 лет) мониторинга водоемов Карелии, использующихся в садковом рыбоводстве [5]. По результатам исследований ими были показаны качественные и количественные изменения гидробиологических показателей водной среды разнотипных водоемов в районе установки садковых линий. Также детально изучены макрозообентос [7], зоопланктон [1] и их динамика при выращивании товарной форели в Карелии.

Исследования поведения и расселения озерных рыб в озере Вохтозеро (южная часть Карелии), подробно представленные нами в предыдущих публикациях [3], [6], показали, что в летний период окунь и плотва концентрируются у садков. Такое поведение для аборигенных видов рыб, даже таких массовых, как плотва и окунь, в обычных карельских озерах, в том числе и в Вохтозере, практически несвойственно. В лучшем случае рыбы образуют небольшие стайки, но обычно держатся разрозненно. Причем наши исследования, проведенные в летние месяцы эхолотом, показали, что вблизи садков наблюдается явление «двойного дна», когда из-за высокой концентрации рыбы в толще воды эхолот не может идентифицировать каждую особь в отдельности. Озерные рыбы в первую очередь, по-видимому, концентрируются у садков для поедания остатков гранулированного форелевого корма, вымываемого из садков. Так, например, установлено, что на лососевых фермах теряется 5–20 % корма, который становится концентрированным кормовым ресурсом для многих видов диких рыб, скапливающихся вокруг ферм [14]. А средиземноморские ставриды, питающиеся в обычных условиях молодью рыб и ракообразными, почти полностью переходят на питание гранулами потерянного корма, когда образуют скопления вокруг садков [12].

Таким образом, анализ отечественной и зарубежной литературы показал, что, несмотря на то что в России во многих регионах выращиваются пресноводные рыбы в садковых условиях, информация о том, как у аборигенных рыб изменяется характер питания и соответственно темп роста в зоне садков, практически отсутствует и эти актуальные вопросы экологии рыб никем ранее не исследовались.

Поэтому цель наших исследований заключалась в том, чтобы на примере типичного карельского озера Вохтозеро, где уже много лет успешно работает форелевое хозяйство, восстановить пробел в изучении экологии озерных рыб, обитающих у садков. Перед нами были поставлены две конкретные задачи. Первая – выяснить, как изменяется характер питания самого массового вида рыб карельских озер – окуня – в зоне садков по сравнению с естественными условиями. Вторая задача – установить, как эти изменения в питании рыб будут влиять на рост рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В статье мы представляем результаты исследований линейного и весового роста одного из массовых аборигенных видов рыб озера Вохтозеро – речного окуня (*Perca fluviatilis L.*) за период 2011–2014 годов, а также данные по питанию рыб.

Озеро Вохтозеро расположено на юге Карелии, где уже семь лет успешно выращивается форель в садках [4]. Принадлежит к бассейну Ладожского озера: акватория около 9 км^2, наибольшая длина – 7,8 км, ширина – 2 км, средняя глубина – 11 м, максимальная – 35 м. Отличается высокой прозрачностью – до 5 м. В конце мая озеро освобождается от ледяного покрова, в середине июля в отдельные годы температура воды может достигать 27–28 °С, а в конце октября начинается процесс льдообразования. В составе местной ихтиофауны обнаружено 10 видов рыб: ряпушка, сиг, пелядь, форель, щука, налим, ерш, окунь, плотва и язь. Но наиболее многочисленные из аборигенных видов – плотва, ряпушка и окунь.

В 2007 году на озере было создано форелевое садковое хозяйство «Радужная форель», и с 2008 ежегодно выращивается до 160 т товарной радужной форели. Садки размещены в 20 метрах от берега на свале глубин, начиная с глубины 8 м и до глубины 16 м. Форель кормят два раза в сутки: утром (в 8–9 часов) и вечером (в 18–20 часов).

Экологию аборигенных видов рыб начали изучать с 2011 года в период открытой воды, с мая по октябрь. Исследования проводили в трех точках (рис. 1): около садков, в 100–200 метрах от садков и в самой удаленной точке от садкового хозяйства – в районе карьера на расстоянии 4,5 км. Если у садков большие глубины начинались практически уже у берега, то в 200 м от садков и в самой дальней точке отлова глубины не превышали нескольких метров, и в этой мелководной, хорошо прогреваемой зоне обитали озерные рыбы, особенно в летнее время. Для отлова рыб применяли жаберные сети и крючковые снасти (спиннинги, донные бортовые удочки). Возраст пойманных нами окуней составлял от 2+ до 15+ лет, но в карьере рыбы встречались только до возраста 7+ лет. Поэтому сравнительный анализ длины и веса проводили только для рыб 2+…7+ лет, то есть для шести возрастных групп. Для проведения статистической обработки данных всех рыб, пойманных за четыре года (2011–2014), независимо от сроков лова (с мая по октябрь)

объединяли вместе (табл. 1–3). Статистическую обработку данных проводили с помощью стандартного программного пакета Excel. В ходе исследований применяли методики изучения питания рыб в естественных условиях [2]. Рассчитывали общий индекс наполнения желудков рыб, встречаемость пищевых организмов, долю по массе и индекс относительной значимости.

Рис. 1. Карта-схема отбора проб: 1 – около садков; 2 – в 100–200 метрах от садков; 3 – в 4,5 км от садков

Таблица 1

Удельная скорость роста окуня (2+…7+ лет) озера Вохтозеро

Район	Скорость роста	
	по массе	по длине
Садки	0,32	0,11
100–200 м	0,42	0,13
Карьер	0,38	0,12

РЕЗУЛЬТАТЫ

Расчеты удельной скорости роста окуня озера Вохтозеро (рис. 2) по формуле И. И. Шмальгаузена (1927) показали, что лучше всего растут окуни на мелководном участке в 100–200 м от садков. Анализ данных по линейному росту также показывает, что окуни, обитающие на расстоянии 100–200 м от садков, в среднем растут в длину лучше, чем рыбы из карьера (см. табл. 2). При этом у рыб младших возрастов (2+…5+ лет) дифференциация между выборками очевидна ($p < 0,05$), тогда как позднее наблюдаемые отличия становятся незначимыми. При этом у рыб, пойманных вблизи садков, увеличивается изменчивость длины тела, что обычно служит индикатором дополнительных воздействий.

Таблица 2

Линейный рост окуня в оз. Вохтозеро

Возраст рыб	Участок озера	*n*	Длина тела AD, см		*Cv*, %	*t*	*p*
			M	*m*			
2+	Карьер	4	11,5	0,38	6,5	–	–
	Около садков	22	12,6	0,25	9,3	1,76	0,091
	200 м от садков	8	14,5	0,47	9,1	4,16	0,002*
3+	Карьер	92	12,6	0,05	4,1	–	–
	Около садков	52	14,0	0,14	7,0	9,51	< 0,001*
	200 м от садков	31	14,0	0,18	7,3	7,46	< 0,001*
4+	Карьер	96	15,6	0,12	7,3	–	–
	Около садков	27	15,8	0,31	10,2	0,49	0,530
	200 м от садков	42	16,5	0,17	6,8	6,77	< 0,001*
5+	Карьер	35	16,0	0,21	7,6	–	–
	Около садков	21	16,7	0,34	9,2	1,88	0,065
	200 м от садков	19	18,9	0,28	6,5	8,12	< 0,001*
6+	Карьер	9	18,9	0,59	9,3	–	–
	Около садков	12	19,3	0,53	9,5	0,55	0,590
	200 м от садков	37	20,1	0,29	8,8	1,97	0,056
7+	Карьер	10	19,1	0,53	8,7	–	–
	Около садков	14	19,5	0,32	6,1	0,53	0,596
	200 м от садков	24	20,3	0,35	8,4	1,84	0,075

Примечание. *n* – объем выборки, *M* – средняя арифметическая, *m* – ошибка средней, *Cv* – коэффициент вариации, *t* – коэффициент Стьюдента, *p* – значимость *t*, звездочкой (*) отмечены статистически значимые отличия выборок при сравнении карьера с другими участками озера.

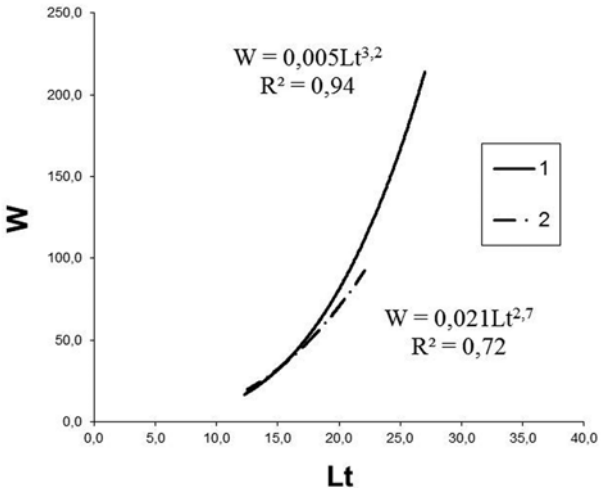

Рис. 2. Соотношение массы (W, г) и длины тела (Lt, см) окуней: 1 – линия регрессии для окуней, обитающих на расстоянии в 100–200 м от садков, 2 – линия регрессии для окуней, обитающих в 4,5 км от садков

Результаты сравнения весовых показателей окуня в разных районах озера в целом повторяют рассмотренную выше тенденцию (см. табл. 3). Отличительной особенностью здесь являются отсутствие пространственной дифференциации у рыб возраста 2+ лет и наличие значимых отличий у рыб средней возрастной категории (3+…5+ лет), выловленных в карьере и на участке размещения садков. Наибольший вес оказался у окуней возраста 5+ лет, отловленных в зоне 100–200 м от садков (106,5 г), которые примерно в два раза превышали вес «карьерных» окуней (62,7 г).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования установлено, что линейный и весовой темп роста окуня в зоне форелевого комплекса существенно выше, чем в отдаленном, естественном участке озера Вохтозеро. Это, с нашей точки зрения, связано с несколькими факторами. Прежде всего, с изменением естественной кормовой базы озерных рыб у садков (табл. 4), что проявляется в увеличении биомассы зоопланктона, в появлении возможности дополнительного питания окуня остатками форелевого корма, вымываемого из садков, в крупных скоплениях молоди озерных рыб (являющихся потенциальными жертвами крупных окуней), поедающей пылевидные фракции корма. В результате этого происходят значительные изменения и в питании окуней в озере Вохтозеро (табл. 5). Если в естественных условиях, в самой дальней точке от садков, где практически не встречается в желудках рыб форелевый корм, у рыб основу питания составляют представители зообентоса (IR – 86,3 %), то в зоне садков, наоборот, эта доля резко снижается до 2,1 %, но доля зоопланктона (IR – 57 %) и съеденных рыб (IR – 39,1 %) резко возрастает. Интерес-

Таблица 3

Весовой рост окуня в оз. Вохтозеро

Возраст рыб	Участок озера	*n*	Масса, г		*Cv*, %	*t*	*p*
			M	*m*			
2+	Карьер	4	24,0	1,96	16,3	–	–
	Около садков	22	29,8	1,47	23,2	1,62	0,118
	200 м от садков	8	28,4	2,32	23,1	1,21	0,254
3+	Карьер	92	29,7	0,46	14,9	–	–
	Около садков	51	42,6	1,14	19,3	10,52	< 0,001*
	200 м от садков	31	42,0	1,58	21,0	7,46	< 0,001*
4+	Карьер	96	54,4	0,82	14,7	–	–
	Около садков	27	65,0	3,12	24,9	3,27	0,003*
	200 м от садков	42	69,5	1,41	13,2	9,76	< 0,001*
5+	Карьер	35	62,7	2,70	25,5	–	–
	Около садков	21	76,9	4,89	29,1	2,53	0,016*
	200 м от садков	19	106,5	4,16	17,1	9,15	< 0,001*
6+	Карьер	9	99,8	5,78	17,4	–	–
	Около садков	12	110,0	8,69	27,3	0,95	0,353
	200 м от садков	37	145,1	6,67	28,3	4,96	< 0,001*
7+	Карьер	10	120,3	14,85	39,0	–	–
	Около садков	14	117,6	5,11	16,3	0,17	0,865
	200 м от садков	24	145,6	8,26	27,8	1,59	0,122

Примечание. Обозначения даны в табл. 2.

Таблица 4

Изменения кормовой базы озерных рыб в зоне форелевых хозяйств (Карелия)

Показатели кормовой базы рыб	Изменения	Источник сведений
Естественные корма		
Зоопланктон	Идет увеличение биомассы зоопланктона практически в два раза	[1]
Зообентос	Не выявлено существенного влияния на зообентос	[7]
Рыбы	Численность рыб у садков резко возрастает	[6]
Искусственные корма		
Форелевый корм	Гранулы корма выносятся течением из садков во время кормления форели	Наши данные

Таблица 5

Питание окуня в оз. Вохтозеро (май – сентябрь 2013–2015 годов)

Показатели	Места отлова рыб								
	Непосредственно у садков			В зоне садков (100–200 м)			В самом дальнем месте от садков (4,5 км)		
	P	F	IR	P	F	IR	P	F	IR
Состав пищи: Зообентос	6,4	14,0	2,1	14,7	30,0	12,1	67,6	79,0	86,3
Зоопланктон	46,6	51,0	57,0	13,9	17,5	6,7	18,4	30,2	9,0
Рыба	38,9	41,9	39,1	42,7	47,5	55,6	13,9	20,8	4,7
Форелевый корм	8,1	9,3	1,8	28,7	32,5	25,6	0,1	1,9	<0,01
Средний индекс наполнения желудков, $^0/_{000}$	42			111			50		
Пустые желудки, %	34			33			7		
Количество рыб, экз.	66			60			57		

Примечание. F – встречаемость, %; P – доля по массе, %; IR – индекс относительной значимости, %.

но, что доля форелевого корма в пищевом комке окуня у самих садков не столь значительна (IR – 1,8 %), чем в зоне 100–200 м, где практически четверть пищевого комка (IR – 25,6 %) составляет искусственный корм. Известно, что кормление форели происходит лишь дважды в сутки, и, по-видимому, не все озерные рыбы, обитающие в зоне садков, успевают воспользоваться благоприятной ситуацией. Поэтому у садков большая часть окуней все же голодная (индекс наполнения всего 42 $_{0/000}$) и с большой долей пустых желудков (34 %). Вероятно, что окуни, наевшись у садков зоопланктоном, рыбой и форелевым кормом, далее перемещаются на мелководный участок, не удаляясь при этом далеко от места кормления. Здесь же нами отмечены у окуней и самые большие индексы наполнения желудков (111 $_{0/000}$).

ВЫВОДЫ

Установлено, что линейный, и особенно весовой, рост окуня, обитающего в зоне форелевого хозяйства, существенно выше, чем в отдаленных, естественных участках озера Вохтозеро. Это, безусловно, связано с дополнительным питанием окуня как остатками форелевого корма, вымываемого из садков, так и естественными кормами – зоопланктоном, молодью местных видов рыб, концентрирующихся у садков, что подтверждает содержимое желудков окуней. Косвенным подтверждением наличия дополнительного ресурса пищи для окуней, обитающих в зоне форелевых садков, является наличие в уловах большого числа (16 %) крупных упитанных особей, наполненных жиром, которые никогда не встречаются в других естественных участках Вохтозера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кучко Я. А. Зоопланктон озер Кедрозеро, Тарасмозеро (бас. р. Лижмы) и Малой Лижемской губы Онежского озера // Контроль состояния и регуляция функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1993. С. 49–55.
2. Попова О. А., Решетников Ю. А. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
3. Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Рыжков Л. П., Шустов Ю. А. Поведение и распределение озерных рыб в зоне садков форелевого хозяйства (Республика Карелия) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГОСНИОРХ. СПб., 2014. С. 1059–1062.
4. Онищенко И. А., Рыжков Л. П., Онищенко Н. А. Вохтозеро – водоем садкового рыбоводства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. № 2 (131). С. 23–26.

5. Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
6. Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2 (139). С. 23–29.
7. Савосин Е. С. Состояние донной фауны заливов Онежского озера с товарным выращиванием радужной форели // Современные проблемы науки и образования. 2009. № 6. С. 22–24.
8. Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Комулайнен С. Ф., Кучко В. Я., Павловский С. А., Савосин Е. С. Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 386–393.
9. Dempster T., Sanchez-Jerez P, Bayle-Sempere J. T., Giménez-Casalduero F., Valle C. Attraction of wild fish to sea-cage fish farms in the southwestern Mediterranean Sea: spatial and short-term temporal variability // Marine ecology progress series. 2002. Vol. 242. P. 237–252.
10. Dempster T. Biology of fish associated with moored fish aggregation devices (FADs): implications for the development of a FAD fishery in New South Wales, Australia // Fisheries Research. 2004. Vol. 68. P. 189–201.
11. Dempster T., Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Tuya F., Bayle-Sempere J., Boyra A., Haroun R. J. Vertical variability of wild fish assemblages around sea-cage fish farms: implications for management // Marine ecology progress series. 2005. Vol. 304. P. 15–29.
12. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (Trachurus mediterraneus, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // Marine Environmental Research. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
13. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavala-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez Jimenez J., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish // Marine Environmental Research. 2009. Vol. 68. P. 89–96.
14. Gowen R. J., Bradbury N. B. The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review // Oceanography and Marine Biology – An Annual Review. 1987. Vol. 25. P. 563–575.
15. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area // Hydrobiologia. 2001. Vol. 118. P. 187–197.

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

FEEDING AND GROWTH OF THE RIVER PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* L.) BY THE FISH-PONDS' ZONE

The research results on the changes in the nature of nutrition and growth rate of the mass freshwater fish species (river perch in particular) dwelling in close proximity to trout cages is presented for the first time in the national literature. It was revealed that the linear and weight growth of the river perch living in the zone of cages located in the waters of Lake Vokhtozer increases with their age when compared to the growth index of the fish living in natural conditions. Such index performance resulted from the improvement of the fodder base for lacustrine fish and from their more intensive nutrition. Therefore, nutrition of the river perch in focus consisted not only from the natural fodder, but it also included a significant food addition coming from feeding pellets washed away from trout cages during trout feeding.

Key words: trout farm, fish-ponds, perch, growth in the lake

REFERENCES

1. Kuchko Ja. A. Zooplankton of Kedrozero lakes, Tarasmozero (the Lizhma basin) and the Malaya Lizhemskaya Bay of Onega Lake [Zooplankton ozer Kedrozero, Tarasmozero (bas. r. Lizhmy) i Maloy Lizhemskoy guby Onezhskogo ozera]. *Kontrol' sostoyaniya i regulyatsiya funktsiy biosistem na raznykh urovnyakh organizatsii.* Petrozavodsk, Karel'skiy NTs RAN Publ., 1993. P. 49–55.
2. Popova O. A., Reshetnikov Ju. A. About complex indexes in studying fish nutrition [O kompleksnykh indeksakh pri izuchenii pitaniya ryb]. *Voprosy ikhtiologii.* 2011. Vol. 51. № 5. P. 712–717.
3. Onishhenko I. N., Onishhenko N. A., Ryzhkov L. P., Shustov Ju. A. Behavior and distribution of lacustrine fish in the zone of cages of trout farm (Republic of Karelia) [Povedenie i raspredelenie ozernykh ryb v zone sadkov forelevogo khozyaystva (Respublika Kareliya)]. *Rybokhozyaystvennye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya, posvyashchennaya 100-letiyu GOSNIORKh.* St. Petersburg, 2014. P. 1059–1062.

4. Onishhenko I. A., Ryzhkov L. P., Onishhenko N. A. Vokhtozero – cage culture fish-pond [Vokhtozero – vodoem sadkovogo rybovodstva]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013. № 2 (131). P. 23–26.
5. Ryzhkov L. P., Dzjubuk I. M. *Ekologicheskaya bezopasnost' sadkovogo rybovodstva* [Ecological safety of cage culture]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2014. 98 p.
6. Ryzhkov L. P., Onishhenko I. N., Onishhenko N. A., Shustov Ju. A. Features of the distribution of native lake fish in the zone affected by the trout farm [Osobennosti raspredeleniya aborigennykh ozernykh ryb v zone vliyaniya forelevoy fermy]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 2 (139). P. 23–29.
7. Savosin E. S. The condition of the bottom fauna of Onega Lake bays with commodity growing of rainbow trout [Sostoyanie donnoy fauny zalivov Onezhskogo ozera s tovarnym vyrashchivaniem raduzhnoy foreli]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2009. № 6. P. 22–24.
8. Sterligova O. P., Kitaev S. P., Il'mast N. V., Komulajnen S. F., Kuchko V. Ja., Pavlovskij S. A., Savosin E. S. Lake Onega with commodity growing rainbow trout [Sostoyanie zalivov Onezhskogo ozera pri tovarnom vyrashchivanii raduzhnoy foreli]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal.* 2011. № 3. P. 386–393.
9. Dempster T., Sanchez-Jerez P, Bayle-Sempere J. T., Giménez-Casalduero F., Valle C. Attraction of wild fish to sea-cage fish farms in the southwestern Mediterranean Sea: spatial and short-term temporal variability // Marine ecology progress series. 2002. Vol. 242. P. 237–252.
10. Dempster T. Biology of fish associated with moored fish aggregation devices (FADs): implications for the development of a FAD fishery in New South Wales, Australia // Fisheries Research. 2004. Vol. 68. P. 189–201.
11. Dempster T., Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Tuya F., Bayle-Sempere J., Boyra A., Haroun R. J. Vertical variability of wild fish assemblages around sea-cage fish farms: implications for management // Marine ecology progress series. 2005. Vol. 304. P. 15–29.
12. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (Trachurus mediterraneus, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // Marine Environmental Research. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
13. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavala-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez Jimenez J., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish // Marine Environmental Research. 2009. Vol. 68. P. 89–96.
14. Gowen R. J., Bradbury N. B. The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review // Oceanography and Marine Biology – An Annual Review. 1987. Vol. 25. P. 563–575.
15. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area // Hydrobiologia. 2001. Vol. 118. P. 187–197.

Поступила в редакцию 06.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 72–75 **Общая биология** **2017**

УДК 57.084.2

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

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

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОТВЫ (*RUTILUS RUTILUS* (L)), ОБИТАЮЩЕЙ В РАЙОНЕ ФОРЕЛЕВОГО САДКОВОГО ХОЗЯЙСТВА ОЗЕРА ВОХТОЗЕРО

Приведены результаты исследования биологии плотвы (*Rutilus rutilus* (L)) озера Вохтозеро в районе функционирования форелевого садкового хозяйства (ФСХ). Выявлено, что у садков форелевого хозяйства обитает плотва возраста 3+…7+ лет, длина и масса которой 21,1–25,7 см и 82,9–185,8 г соответственно. В отдаленном (от 100 до 500 м) от ФСХ районе плотва была возраста 4+…10+ лет, длиной 22,5–28,8 см и массой 122,8–280,5 г. Половой состав плотвы у ФСХ характеризуется преобладанием самцов над самками: соотношение полов 1 : 2; в отдаленных районах преобладали самки над самцами в соотношении 2 : 1. Соотношение полов свидетельствует о том, что самки после нереста остаются в прибрежной (литоральной) зоне вблизи нерестилищ, а самцы отходят на откорм. Скорость роста плотвы у садков меньше, чем у особей в отдалении от ФСХ. Такие различия связаны с лучшим состоянием кормовой базы в районе садков в результате вымывания форелевых кормов в водоем, где отмечается высокая пищевая конкуренция различных видов рыб со сходным спектром питания.

Ключевые слова: плотва, садковое форелевое хозяйство, озеро Вохтозеро, возраст, рост, половой состав, линейная регрессия

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время представляют интерес работы по изучению процессов распределения, роста, питания аборигенных озерных рыб в зоне расположения садковых форелевых хозяйств на озерах Карелии. Известен тот факт, что наличие остатков форелевых кормов, вымываемых из садков, привлекает таких массовых рыб, как ерш (*Gymnocephalus cernuus* (L)), окунь (*Perca fluviatilis* (L)), уклейка (*Alburnus alburnis* (L)), лещ (*Abramis brama* (L)) и плотва (*Rutilus rutilus* (L)). Эти рыбы отличаются высокой приспособляемостью к режиму кормления выращиваемой в садках форели. Деятельность форелевого хозяйства также оказывает существенное влияние на размерно-весовые параметры и соотношения возрастных групп местных рыб [1], [7], [8]. Однако изучению биологии и экологии озерных рыб, обитающих в районе садковых форелевых хозяйств, уделяется недостаточно внимания и литературные сведения по этим вопросам практически отсутствуют.

Цель работы – исследование биологических особенностей плотвы озера Вохтозеро, обитающей в районе функционирования форелевого садкового хозяйства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была плотва (*Rutilus rutilus* (L)) – массовый вид озера Вохтозеро. Отлов плотвы проводился летом (июнь, июль) 2015/16 года на озере Вохтозеро, в непосредственной близости от садков форелевого хозяйства и в отдалении (100–500 м) от ФСХ (рис. 1). Орудиями лова были сети с размером ячеи 20–40 мм, высотой 180 см. Всего было исследовано 180 экземпляров рыб. Взвешивание, измерение, вскрытие рыб, определение их пола и возраста проводили по стандартным методикам [6].

Весь фактический материал обработан статистически с применением стандартных методов вариационной статистики [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастной состав плотвы в уловах на озере Вохтозеро в районе садкового форелевого хозяйства от 3+ до 7+ лет, максимальное количество (более 50 %) было пятилеток (4+ лет). Отсутствовали рыбы младших возрастов (0+…2+ лет), которые, вероятно, находятся около нерестилищ, располагающихся в 100–500 м от ФСХ (рис. 2). Единичными у садков были старшевозрастные рыбы (9+…10+ лет).

© Дзюбук И. М., Клюкина Е. А., 2017

Рис. 1. Карта-схема отбора проб

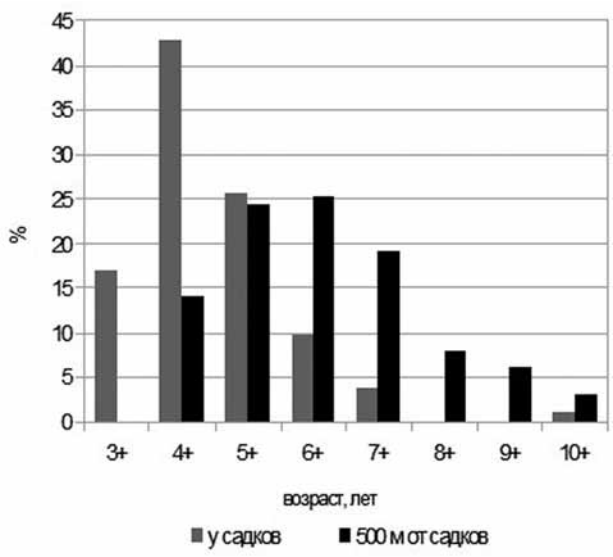

Рис. 2. Возрастной состав плотвы в уловах на озере Вохтозеро в районе садкового форелевого хозяйства и обитающей в 100–500 м от садков

В отдаленном от ФСХ районе плотва была возраста от 4+ до 10+ лет. Наибольшее количество (29 %) было шестилеток (5+ лет). Рыбы младших возрастов отсутствовали в уловах, вероятно, вследствие нахождения их около нерестилищ. Доля особей старших возрастов (8+…10+ лет) была относительно большая – от 3 до 12 %, несмотря на интенсивный промысловый пресс в этом районе озера.

Соотношение полов плотвы, обитающей около садков, составляло 1 : 2 с преобладанием самцов над самками (рис. 3). В разных возрастных группах преимущественное количество самок сохранялось. В отдаленном от ФСХ районе наблюдалось преобладание самок над самцами в соотношении 2 : 1. Вероятно, в посленерестовый период (когда отбирался материал) самцы первыми отходят от нерестилищ на откорм, а самки какое-то время после нереста держатся в литоральной (мелководной прибрежной) зоне около нерестилищ (в наших исследованиях – в 500 м от садков).

Линейно-весовые размеры плотвы (4+…7+ лет), обитающей у садков, были в пределах 22,6–25,7 см и 108,8–185,8 г. Длина плотва этого же возраста в отдалении от ФСХ – 22,5–25,9 см, масса – 122,8–188,5 г, то есть средние размеры плотвы (4+…7+ лет) из разных районов исследования сходны, несмотря на то что у садков появляется дополнительный источник питания для местных видов рыб [3], [4], в том числе плотвы, в виде вымываемых из садков форелевых кормов.

В процессе исследований было получено уравнение роста ($W = 0{,}011 \cdot Ł^{3{,}1}$, где W – масса тела в граммах, Lt – длина АВ в сантиметрах) плотвы в районе функционирования ФСХ (82 экземпляра) (рис. 4). Оно объясняет 88 % ($R^2 = 0{,}8$) изменчивости в массе тела плотвы.

Для сравнительного анализа по собственным материалам (166 экземпляров) была построена линия регрессии для плотвы, обитающей в 100–500 м от садков (см. рис. 4). Линия регрессии (степенной тренд ($W = 0{,}006 \cdot Ł^{3{,}4}$)) объясняет 87 % изменчивости в массе тела этой плотвы при вариации длины тела АВ. Заметим, что степенной тренд для плотвы, обитающей в отдалении от садков, оказался выше такового для плотвы, обитающей непосредственно у ФСХ (см. рис. 4).

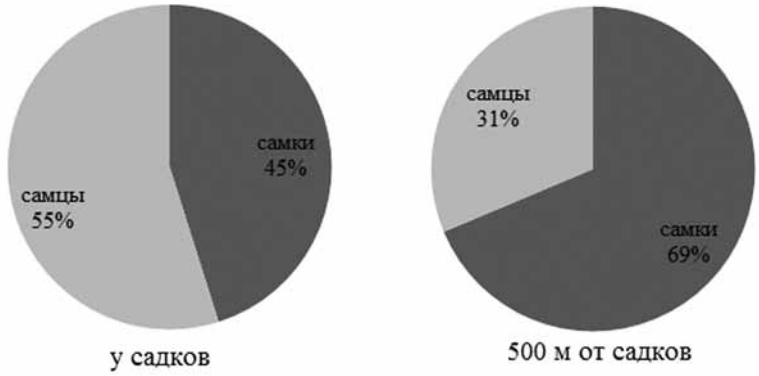

Рис. 3. Соотношение полов у плотвы, обитающей на озере Вохтозеро в районе садкового форелевого хозяйства и в 100–500 м от садков

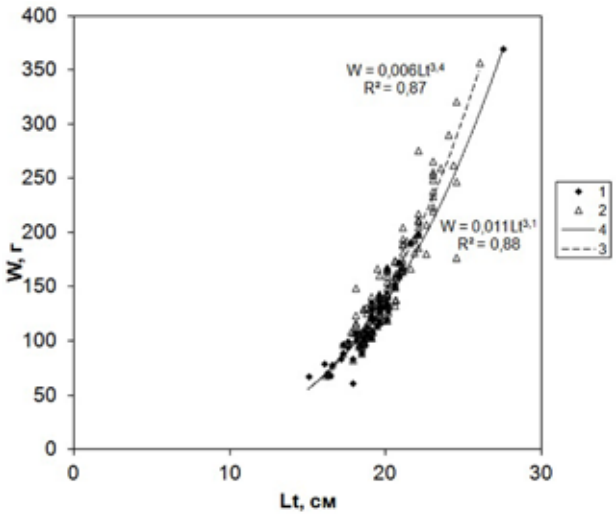

Рис. 4. Соотношение массы (W, г) и длины тела АВ (Lt, см) плотвы озера Вохтозеро: 1 – исходные данные по плотве у садков, 2 – исходные данные по плотве, обитающей в 100–500 м от садков форелевого хозяйства, 3 – линия регрессии для плотвы у садков, 4 – линия регрессии для плотвы, обитающей в 100–500 м от садков

Таким образом, плотва в 100–500 м от садков имела более быстрый рост, чем особи в районе садков ФСХ. Дополнительный корм, поступающий в губу из садков, привлекает различные виды местных рыб (окунь, плотва, ерш, лещ и др.), вследствие этого между видами со сходным спектром питания усиливается пищевая конкуренция возле садков. По характеру питания плотва – эврифаг. Взрослые особи питаются разнообразными беспозвоночными и их личинками, моллюсками, летом потребляют много нитчатых водорослей, а при обилии мальков крупная плотва питается личинками и мальками рыб. Возможно, что более старшевозрастные (до 10+ лет), крупные и конкурентоспособные особи плотвы, насытившись, отплывают от ФСХ на расстояние от 100 до 500 м, где конкуренция уже ослабляется, а у садков остаются менее конкурентоспособные особи с меньшей скоростью роста. Похожие результаты были получены нами для окуня [5].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований (2015–2016 годы) было выявлено, что в озере Вохтозеро у садков форелевого хозяйства обитает плотва возраста 3+…7+ лет, особи старшего возраста (10+ лет) единичны, а младших возрастов (0+…2+ лет) отсутствуют, вероятно, вследствие нахождения их около нерестилищ. В основном у садков находятся самцы, это мы связываем с тем, что уловы проводили в посленерестовый период и в это время самки остаются у нерестилищ.

Сравнительный анализ роста плотвы озера Вохтозеро показал, что в районе ФСХ у садков скорость роста ее меньше, чем в 100–500 м в отдалении от садков. Графически линия регрессии, построенная для выборочных данных по плотве, обитающей у ФСХ, оказалась ниже степенного тренда для плотвы, обитающей в 100–500 м от садков. Такие различия связаны с лучшим состоянием кормовой базы в районе ФСХ в результате вымывания форелевых кормов из садков, где отмечается высокая пищевая конкуренция различных видов рыб со сходным спектром питания. Плотва не держится постоянно в районе откорма, у садков. Более конкурентоспособные особи, насытившись, отплывают от ФСХ на расстояние от 100 до 500 м, где конкуренция уже ослабляется, а у садков остаются особи плотвы с меньшей скоростью роста, менее конкурентоспособные.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность за помощь в сборе материала Н. А. Онищенко, а также в частичной его обработке И. Ю. Легкой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дзюбук И. М. Рыбная часть сообщества гидробионтов в районе садкового форелевого хозяйства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 8 (129). Т. 2. С. 14–17.
2. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. С. 81–85.
3. Методическое пособие по изучению питания и пищевых взаимоотношений в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
4. Онищенко И. Н. Особенности распределения, роста и питания озерных рыб в зоне форелевых хозяйств (Республика Карелия): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2015. 20 с.
5. Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Мамонтова О. В., Клюкина Е. А. Питание и рост окуня озера Вохтозера // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 4 (157). С. 59–63.
6. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
7. Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Экологическая безопасность садкового рыбоводства. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 98 с.
8. Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2 (139). С. 23–29.

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

BIOLOGICAL FEATURES OF ROACH (*RUTILUS RUTILUS* (L)) GROWING AROUND TROUT CAGE FISHERIES OF THE LAKE VOKHTOZERO

The research results on the biology of roach (*Rutilus rutilus* (L)) growing around trout cage fisheries (TCF) located in the waters of the Lake Vokhtozero are presented in the article. It was revealed that the area around trout cage fisheries is inhabited by the roach aged 3+…7+ years. Its length reaches 21,1–25,7 cm, and its weight amounts to 82,9–185,8 g. respectively. In areas located at a certain distance from trout cage fisheries (up to 500 m), the roach was 4+…10+ years old, 22,5–28,8 cm long and 122,8–280,5 g in weight. The weight and the length of the roach feeding in close proximity to trout cages were almost 2 times higher than that of the fish growing at a certain distance from TCF. The gender composition of the roach growing in close proximity to TCF is characterized by the predominance of male species over female species: the sex ratio was 1 : 2. In remote areas, females predominated over males in the ratio 2 : 1. The differences in the size and weight of the roach growing in the areas close to trout cage fisheries and in remote areas are conditioned by the amount of forage reserve found around trout cage fisheries. The sex ratio indicates that females after spawning remain in the coastal (littoral) zone near spawning grounds, and males proceed to areas rich with forage.

Key words: roach, trout cage fishery, Lake Vokhtozero, age, height, sex composition, linear regression

REFERENCES

1. Dzyubuk I. M. Fish community aquatic life in the region of cage trout farms [Rybnaya chyast' soobshchestva gidrobiontov v rayone sadkovogo forelevogo khozyaystva]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2012. № 8 (129). Vol. 2. P. 14–17.
2. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Study Guide]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2003. P. 81–85.
3. *Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh vzaimootnosheniy v estestvennykh usloviyakh* [Methodical grant on studying of food and food relationship under natural conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p.
4. Onishchenko I. N. *Osobennosti raspredeleniya, rosta i pitaniya ozernykh ryb v zone forelevykh khozyaystv (Respublika Kareliya): Avtoref. dis. … kand. biol. nauk* [The distribution, growth and nutrition of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia)]. Petrozavodsk, 2015. 20 p.
5. Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A., Dzyubuk I. M., Mamontova O. V., Klukina E. A. Feeding and growth of the perch of Lake Vokhtozero [Pitanie i rost okunya ozera Vokhtozera]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 4 (157). P. 59–63.
6. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual on fish study]. Moscow, Pishchevaya promyshlennost' Publ., 1966. 376 p.
7. Ryzhkov L. P., Dzyubuk I. M. *Ekologicheskaya bezopasnost' sadkovogo rybovodstva* [Environmental safety of cage fish breeding]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2014. 98 p.
8. Ryzhkov L. P., Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A. The distribution of lake fishes in trout farms area (Republic of Karelia) [Osobennosti raspredeleniya aborigennykh ozernykh ryb v zone vliyaniya forelevykh khozyaystv]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 2 (139). P. 23–29.

Поступила в редакцию 02.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 76–80 **Общая биология** **2017**

УДК 595.7:340.6

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

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ИГРАКОВА
врач-эксперт ГБУЗ Республики Карелия «Бюро судебно-медицинской экспертизы» (Петрозаводск, Российская Федерация)
svet-igra@yandex.ru

МОРФОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПОСМЕРТНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ ГРЫЗУНАМИ*

Грызуны являются самым многочисленным отрядом млекопитающих, многие представители которого проживают в непосредственной близости к людям. Труп человека может являться для них и кормовой базой. В статье рассмотрены морфология и особенности посмертных повреждений мягких тканей и костей, причиняемых зубами крыс и мышей. Подтверждено, что такие травмы имеют специфическую картину, позволяющую при качественно проведенном осмотре места происшествия, детальном исследовании трупа и его одежды уверенно дифференцировать их от травм, причиненных другими животными. Данные знания необходимы каждому эксперту-танатологу в его практической работе.

Ключевые слова: повреждения, крысы, мыши, дефекты мягких тканей, повреждения костей, труп

Крысы и мыши относятся к отряду грызунов (*Rodentia*), семейству мышиных (*Muridae*). Некоторые из них являются синантропными животными, например серая крыса или пасюк (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) и домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus, 1758), другие, как полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), предпочитают открытые биотопы (кустарниковые заросли, луга, сады, парки, кладбища и агроценозы). Главным характеризующим отличием грызунов является строение зубной системы [1], [12]. У них имеется одна пара увеличенных резцов на верхней и нижней челюстях, которые постоянно растут и стачиваются, отсутствуют клыки, а резцы отделены от малых коренных зубов диастемой, коренные имеют плоскую жевательную поверхность. Известно, что голод животные, особенно серые крысы, переносят тяжело и погибают без пищи через 3–4 дня. Суточный рацион взрослой крысы составляет до 90 граммов корма, а мыши – 10–25 граммов [6].

Грызуны наиболее часто оказываются первыми, кто подходит к трупу и приступает к его поеданию. Повреждения, наносимые крысами и мышами трупам, это наиболее часто встречаемый вид повреждений, наносимых животными, с которыми приходится сталкиваться эксперту-танатологу в его практической деятельности [9]. В зимних условиях в трупах грызуны могут устраивать себе жилища, прогрызая в теле причудливые ходы [8]. Как правило, в трупе имеется не менее двух отверстий, которые используются животными в качестве входа или выхода. Если на теле имеются прижизненные раны, то грызуны могут объедать их края, расширяя повреждение и уничтожая его признаки. Известно, что крысы могут объедать мягкие ткани лица трупов, если не приняты должные меры по их сохранению [5].

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Повреждения, причиненные представителями отряда грызунов, установлены в 21 случае при исследовании трупов человека и его останков, произведенном 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 2× увеличения), стереомикроскоп МБС-1 с увеличением от 3,5× до 88×.
2. Измерительный – с помощью гибкой металлической миллиметровой ленты, штангенциркуля (цена деления 0,05 мм).
3. Сравнительно-анатомический.
4. Анатомо-морфологический.
5. Фотографический – обзорное фотографирование с техническими условиями съемки: фотокамера «Canon» Power Shot SX20 IS со встроенной вспышкой Speed lite 22OEX, объектив

© Лаврукова О. С., Игракова С. Н., 2017

Рис. 1. Частичное скелетирование трупа грызунами

– «Canon» 5,0 – 100/0 mm 1:2,8-5,7USM, карта памяти Kingston SD/2GB, источник питания – комплект аккумуляторов СВК4-300.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Повреждения, причиненные синантропными грызунами (домовой мышью и крысой серой) установлены на трупах, обнаруженных в помещениях в осенне-зимне-весенний периоды. В 11 случаях они располагались в пределах мягких тканей тела (кожи, подкожной жировой клетчатки, мышц, внутренних органов), в 3 случаях – затрагивали костную ткань. Поедаемые животными мягкие ткани не имели признаков гнилостных изменений, повреждались преимущественно кисти, стопы, лицо, складки кожного покрова в области шеи, молочные железы у женщин. Глубина повреждений данных областей определяется подлежащими костными образованиями. На лице это скуловые кости, кости носа, верхняя и нижняя челюсти, лобная кость, височные кости в местах прикрепления ушных раковин; на кистях и стопах – пястные и фаланговые кости, кости плюсны (рис. 1); на шее – позвонки.

Макроскопически края повреждений мягких тканей были фестончатыми или волнисто-зубчатого вида за счет небольших выемок разнообразной формы. Отличительной особенностью являлось наличие выраженного их подсыхания и подворачивания на ширину до 3,0 см. При осмотре кожных лоскутов в крайних лучах спектра (инфракрасных, ультрафиолетовых) каких-либо инородных частиц или наложений веществ, чувствительных к указанным лучам, на поверхности кожи установлено не было. При более детальном исследовании лоскутов после восстановления первоначальной формы повреждений путем обработки в специальных растворах и выявления их особенностей установлено, что края повреждений чаще имели бахромчатый вид. Образующие «бахрому» лоскуты в основании были различной длины и ширины. Кроме того, по краям повреждений прослеживались выемки полукруглой формы шириной в основании 0,3–0,35 см, глубиной до 0,15 см. А в непосредственной близости от краев встречались множественные сквозные и поверхностные повреждения воронкообразной формы и в виде линейно-дуговидных ран длиной до 0,8 см. Края и стенки их были относительно ровными, свободные концы остроугольными, глубина уменьшалась по направлению к концам. При сопоставлении краев дефектов ткани не выявлялось (рис. 2).

Повреждения костной ткани в одном случае касались лишь трубчатых костей конечностей (левых локтевой и лучевой, правой бедренной) и костей таза (левых подвздошной, седалищной и лонной). На всех костях было установлено практически полное отсутствие мягких тканей, наличие дефектов компактного вещества, по кра-

Рис. 2. Дефекты кожного покрова от воздействия зубов грызунов

ям которых наблюдались вдавления и бороздки длиной до 0,3–0,4 см, глубиной до 0,1 см. В другом случае повреждения были установлены на бедренных, нижних эпифизах большеберцовой и малоберцовой костей, на шейных и поясничных позвонках. Края их на наружных кортикальных пластинках были неровными, местами мелкозубчатого или волнистого (за счет полукруглых выемок) вида, подлежащее губчатое вещество было разрушено или отсутствовало. У поверхностных повреждений выемки по краям переходили в желобовидной формы углубления на дне (рис. 3).

По результатам анализа изученных случаев можно сделать вывод о том, что повреждения мягких тканей тела причиняются когтями и зубами животных, а повреждения костей – практически всегда только их зубами.

В 7 случаях на трупах наблюдались повреждения, по своему характеру схожие с вышеописанными. Исключить, однако, их причинение данными животными позволяет тот факт, что все трупы были обнаружены в лесных массивах, где крысы и домовые мыши практически не встречаются. Наиболее вероятно, что повреждения причинены полевыми мышами, о чем, кроме схожести морфологии повреждений, косвенно говорит и тот факт, что все случаи обнаружения таких трупов были зафиксированы в конце зимы и начале весны, когда у животных заканчиваются кормовые припасы.

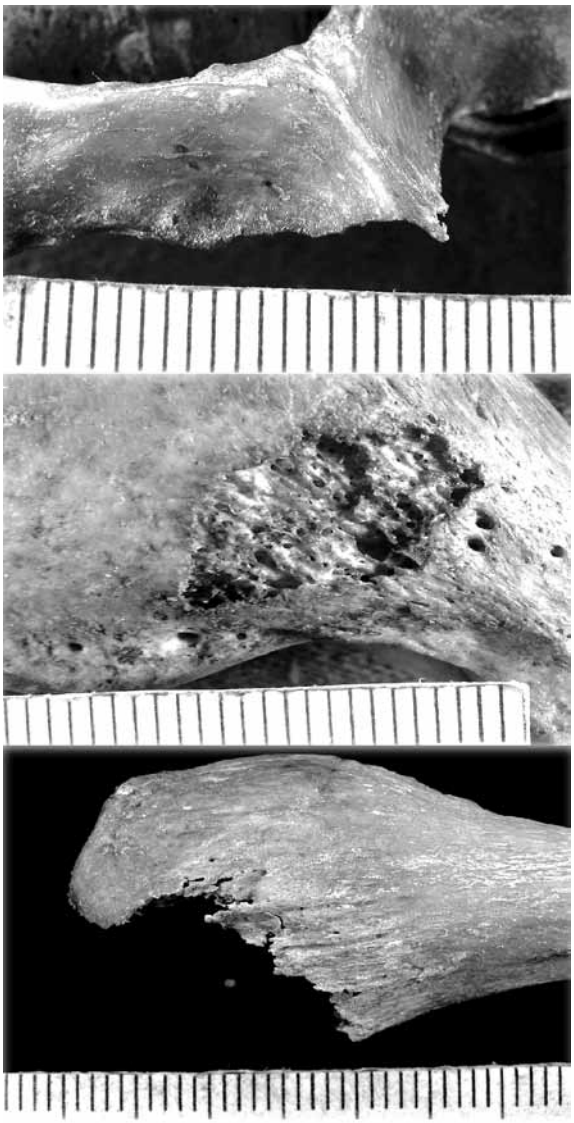

Рис. 3. Повреждения костей зубами грызунов

Повреждения располагались преимущественно на лице, шее и конечностях. На других частях тела повреждения практически не устанавливались, что можно объяснить их недоступностью, так как на трупах было надето несколько слоев теплой одежды. Дефекты мягких тканей были достаточно значительны по площади, но незначительны по глубине из-за достаточно близкого расположения под мягкими тканями лица и конечностей подлежащих костей. Макроскопически края их представлялись мелкозубчатыми, неровными, скошенными. На краях повреждений кожи наблюдалось наличие небольших, поверхностных, хаотично расположенных царапин длиной до 0,5 см и дефектов эпидермиса размерами до 0,4 × 0,5 см. Подлежащие кости были скелетированы. На их поверхностях определялись повреждения костного вещества неопределенной формы, размерами до 7 × 3,5 см. Края их в большинстве случаев были неровными, в области их прослеживались дефекты компактного вещества в виде округлых вдавлений и бороздок глубиной до 0,2 см, диаметром вдавлений 0,1–0,2 см, размерами бороздок до 0,3 × 0,1 см. В некоторых случаях отсутствовали отдельные кости кистей.

В одном из этих случаев были обнаружены отсутствие мягких тканей шеи с обнажением позвоночного столба и дефект мягких тканей грудной клетки, размерами 30 × 20 см, с повреждением 1-го ребра и частичным отсутствием 2–7-го ребер. Края повреждений ребер зубчатые с множественными мелкими полосовидными бороздками разного направления, глубиной 0,1 × 0,2 см, шириной до 0,2 см по компактному слою костей. При внутреннем исследовании данного трупа установлено полное отсутствие органокомплексов шеи, грудной клетки и живота.

В другом случае на трупе, одетом в свитер и джинсы (то есть незначительное количество слоев одежды), в области живота установлено наличие двух отверстий, которые, вероятно, использовались животными в качестве входа и выхода. Размеры их были сопоставимы с размерами полевой мыши. На краях повреждений кожи наблюдалось наличие небольших, поверхностных, хаотично расположенных царапин толщиной до 0,5 мм. Образование их можно объяснить действием когтей животного при проникновении или вылезании из тела человека. При исследовании трупа были установлены значительные пов-

реждения внутренних органов брюшной полости: печени и желудочно-кишечного тракта. Таким образом, проникновение грызунов в полости тела и поедания внутренних органов не являются характерными для «домашних» грызунов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Повреждения, наносимые трупам грызунами, – один из наиболее часто встречаемых видов повреждений, с которым приходилось сталкиваться экспертам-танатологам в практической деятельности [7]. К. И. Хижнякова [11] в эксперименте с разрушением трупов плодов свиней крысами и мышами описала характерные для этих видов животных повреждения. Исследованием повреждений, обнаруживаемых при судебно-медицинской экспертизе трупа человека, которые образовались от воздействия зубов крыс, занимаются также И. В. Власюк и С. В. Леонов [4].

Определено, что, поскольку в летнее время в мертвых тканях быстро развиваются гнилостные изменения, посмертные повреждения чаще всего причинялись «свежим» трупам или тем, что находились в состоянии промерзания или мумификации, тем более что для поедания грызунам предпочтительно твердое состояние объекта [2], [3]. Кроме того, И. В. Власюк и С. В. Леонов [4] указывают, что крысы не являются активными хищниками и в летнее время имеют более приемлемую для них пищу (злаки и бытовые отходы), из-за чего пищу животного происхождения поедают неохотно. Именно поэтому наибольшее количество повреждений, что и установлено в наших исследованиях, относится к периоду отрицательных температур окружающего воздуха.

А. Л. Печкуренко [8] описывал случай, когда в зимних условиях в трупах грызуны устраивали себе жилища, прогрызая в теле причудливые ходы. Данный факт подтвержден и в наших наблюдениях. Случай объедания полевыми мышами трупа, зарытого на поле, описан А. Ф. Рубежанским [10]. Вероятно, это возможно не только в отношении трупов людей, но и других позвоночных животных.

ВЫВОДЫ

1. Труп человека может являться кормовой базой для грызунов.
2. Учитывая отсутствие значительных отличий в строении зубов мышей и крыс, невозможно четко отдифференцировать происхождение конкретных повреждений от каждого из видов грызунов.
3. Грызунами преимущественно повреждаются мягкие ткани тела, повреждения костей носят поверхностный характер.
4. Для синантропных грызунов не характерно проникновение в полости тела и поедание внутренних органов.
5. Одежда и количество ее слоев являются фактором, препятствующим повреждению трупа грызунами.

* 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. Громов И. М., Ербаева М. А. Зайцеобразные и грызуны // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб., 1995. С. 58–61.
2. Власюк И. В. Морфологическая характеристика дефекта мягких тканей, причиненного крысами // Медицинская экспертиза и право. 2010. № 6. С. 37–41.
3. Власюк И. В. Осмотр места происшествия в случае подозрения на причинение повреждений животными // Медицинская экспертиза и право. 2012. № 1. С. 20–22.
4. Власюк И. В., Леонов С. В. Материалы к судебно-медицинской оценке повреждений, причиненных некоторыми животными. Хабаровск: Редакционно-издательский центр ИПКСЗ, 2011. 349 с.
5. Власюк И. В., Туманов Э. В. Характеристика повреждений кожного покрова и костей трупов от действия зубов крыс // Судебно-медицинская экспертиза. 2010. № 4. С. 19–20.
6. Ивантер Э. В. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2014. 292 с.
7. Одиночкина Т. Ф. Криминалистическое исследование следов животных: Учебное пособие / Под ред. д-ра юрид. наук, проф. Н. П. Майлис. М.: Энциклопедия Судебной Экспертизы, 2016. 60 с.
8. Печкуренко А. Л. Повреждения на трупах от зубов мелких хищников таежной зоны Хабаровского края // Избранные вопросы судебно-медицинской экспертизы. Хабаровск, 2000. Вып. 3. С. 51–53.
9. Прозоровский В. И. О повреждениях трупов животными // Судебно-медицинская экспертиза. 1978. № 3. С. 52–53.
10. Рубежанский А. Ф. К вопросу о посмертном разрушении трупов животными // Судебно-медицинская экспертиза. 1962. № 4. С. 54–55.
11. Хижнякова К. И. Морфологические особенности повреждений мягких тканей трупов зубами некоторых животных (экспериментальное исследование) // Судебная стоматология: Сб. науч. работ. М., 1973. С. 105–107.
12. Nowak R., Paradiso J. Walker's Mammals of the World. 4th Edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1983. Vol. 1. 1510 p.

Lavrukova O. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Igrakova S. N., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia (Petrozavodsk, Russian Federation)

MORPHOLOGY AND FEATURES OF POSTMORTEM DAMAGES CAUSED BY RODENTS

Rodents are one of the most numerous groups of mammals whose multiple representatives live in close proximity to people. The corpse of a person can serve them as a nutritive base. The morphology and features of the postmortem damages of the soft tissues and bones caused by the teeth of rats and mice are surveyed. It is confirmed that such injuries have a distinct picture. Under qualitatively performed inspection of the scene and detailed research of the corpse and its clothes, this distinct picture allows accurate differentiation of injuries caused by rats from damages inflicted by other animals. This knowledge is necessary for every expert-thanatologist in his practical work.

Key words: damages, rats, mice, defects of soft tissues, damages of bones, corpse

REFERENCES

1. G r o m o v I. M., E r b a e v a M. A. Zaytseobraznye and rodents [Zaytseobraznye i gryzuny]. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy.* St. Petersburg, 1995. P. 58–61.
2. V l a s y u k I. V. Morphological characteristics of the soft tissues' defect caused by rats [Morfologicheskaya kharakteristika defekta myagkikh tkaney, prichinennogo krysami]. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo*. 2010. № 6. P. 37–41.
3. V l a s y u k I. V. Inspection of the scene in case of the suspected damages caused by animals [Osmotr mesta proisshestviya v sluchae podozreniya na prichinenie povrezhdeniy zhivotnymi]. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo*. 2012. № 1. P. 20–22.
4. V l a s y u k I. V., L e o n o v S. V. *Materialy k sudebno-meditsinskoy otsenke povrezhdeniy, prichinennykh nekotorymi zhivotnymi* [Materials for forensic evaluation of the damage caused by some animals]. Khabarovsk, Redaktsionno-izdatel'skiy tsentr IPKSZ Publ., 2011. 349 p.
5. V l a s y u k I. V., T u m a n o v E. V. Characteristics of the skin and bone injuries in the cadaver inflicted by rat teeth [Kharakteristika povrezhdeniy kozhnogo pokrova i kostey trupov ot deystviya zubov krys]. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza*. 2010. № 4. P. 19–20.
6. I v a n t e r E. V. *Mlekopitayushchie Karelii* [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk, Izdatel'stvo PetrGU, 2014. 292 p.
7. 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.
8. P e c h k u r e n k o A. L. Damages on corpses from teeth of small predators of the taiga zone of Khabarovsk Krai [Povrezhdeniya na trupakh ot zubov melkikh khishchnikov taezhnoy zony Khabarovskogo kraya]. *Izbrannye voprosy sudebno-meditsinskoy ekspertizy*. Khabarovsk, 2000. Issue 3. P. 51–53.
9. 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.
10. R u b e z h a n s k i i A. F. To the question of postmortem destruction of animals' corpses [K voprosu o posmertnom razrushenii trupov zhivotnymi]. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza*. 1962. № 4. P. 54–55.
11. 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 nekotorykh zhivotnykh (eksperimental'noe issledovanie)]. *Sudebnaya stomatologiya: Sb. nauch. rabot.* Moscow, 1973. P. 105–107.
12. N o w a k R., P a r a d i s o J. Walker's Mammals of the World. 4th Edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1983. Vol. 1. 1510 p.

Поступила в редакцию 05.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 81–87 **Общая биология** **2017**

УДК 591.69-932

ИВАН АЛЕКСЕЕВИЧ ЛЕОНТЬЕВ
аспирант кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
leontiev@petrsu.ru

АЛИНА ЕВГЕНЬЕВНА ЯКИМОВА
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии, Федеральное государственное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
ayak73@yandex.ru

СЕРГЕЙ ВЛАДИМИРОВИЧ БУГМЫРИН
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений, Федеральное государственное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
sbugmyr@mail.ru

К ГЕЛЬМИНТОФАУНЕ ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS* (RODENTIA: MURIDAE) КАРЕЛИИ*

Основной целью исследования стало уточнение видового состава и численности гельминтов для хозяев, имеющих в регионе низкую численность, – полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и темной полевки (*M. agrestis*). На двух участках, расположенных на границе средне- и южнокарельского зоогеографических подрайонов Карелии, обследовано 157 особей мышевидных грызунов: д. Каскеснаволок (*M. oeconomus* – 101, *M. agrestis* – 22, *M. arvalis* – 2 экз.) и с. Кончезеро (*M. oeconomus* – 19, *M. agrestis* – 13 экз.). В результате выявлено 8 видов гельминтов трех систематических групп: трематоды (*Notocotylus noyeri*), цестоды (*Anoplocephaloides dentata*, *Paranoplocephala omphalodes и P. gracilis*) и нематоды (*Heligmosomoides polygyrus*, *Longistriata minuta, Syphacia nigeriana, Mastophorus muris*). *M. muris* впервые отмечен в Карелии у серых полевок. В ходе исследования было показано, что зараженность серых полевок зависит от пола и возраста хозяина, существуют также сезонные, межгодовые и биотопические различия характеристик гельминтофауны.

Ключевые слова: *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, трематоды, цестоды, нематоды, паразито-хозяинные отношения

ВВЕДЕНИЕ

В Карелии серые полевки (Род *Microtus* Schrank, 1798), как и другие виды мелких млекопитающих, обитают на пределе своих ареалов [8], [9], [10]. Средняя многолетняя численность серых полевок по республике составляет: для темной полевки 0,3 экз. на 100 ловушко-суток и 0,38 экз. на 10 канавко-суток [8], для полевки-экономки – 0,28 и 0,12 соответственно [9]. В силу своей низкой численности и неежегодной встречаемости в уловах, ряд аспектов экологии этих видов, в том числе и паразитологический, остаются малоизученными. Внимание исследователей в большей степени было обращено на фоновые для региона виды мелких млекопитающих и их паразитов [2], [4], [11].

В настоящее время сведения по паразитам серых полевок Карелии представлены лишь в результатах работы 319-й союзной гельминтологической экспедиции [16] и общем списке гельминтов мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии [1].

Целью нашего исследования стало изучение видового состава гельминтов и экологических аспектов паразито-хозяинных отношений полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и темной полевки (*M. agrestis*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в летний период 2011–2012 годов и 2015 году на границе средне- и южнокарельского зоогеографических подрайонов [7] на двух модельных территориях: стационар ИБ КарНЦ РАН (д. Каскеснаволок, Пряжинский р-н РК; N 61.59, E 33.32) и биостанция ПетрГУ (с. Кончезеро, Кондопожский р-н РК; N 62.12, E 34.00). Расстояние между точками отловов составляет около 70 км.

Грызунов отлавливали стандартными методами ловушко-линий и ловчих канавок. Всего обследовано 157 особей мышевидных грызунов, из них 125 было добыто в д. Каскеснаволок (*Microtus oeconomus* – 101, *M. agrestis* – 22, *M. arvalis* – 2 экз.) и 32 экз. – в с. Кончезеро (*M. oeconomus* – 19, *M. agrestis* – 13 экз.).

© Леонтьев И. А., Якимова А. Е., Бугмырин С. В., 2017

Обработка гельминтологического материала осуществлялась по общепринятым методикам [1]. Исследовали только желудочно-кишечный тракт полевок. При определении паразитов (постоянные и временные препараты) использовали оборудование ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН (микроскоп Olympus CX-4). Для оценки относительной численности паразитов рассчитывались показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), индекс обилия (ИО, экз.) и их доверительные интервалы [24].

Возраст полевок определяли по форме черепа и развитию гребней [14]. Сравнительный анализ паразитофауны выполнен для 4 половозрастных групп: молодые (1–4 мес.) и зрелые (≥5 мес.) самцы и самки.

Для выявления особенностей состава и численности гельминтов, связанных с локальными условиями обитания хозяев, проведено сравнение результатов, полученных на двух участках, расположенных в различных зоогеографических подрайонах Карелии [7]: южнокарельский зоогеографический подрайон (д. Каскеснаволок) и среднекарельский (с. Кончезеро).

В окрестностях д. Каскеснаволок отловы проводили в различных биотопах, удаленных друг от друга не менее чем на 1 км: луг разнотравный (площадь около 4 га), граничащий с озером (оз. Каскеснаволок) и образовавшийся после зарастания картофельного поля, ельники черничный и мохово-черничный, лиственное мелколесье, травяные лиственный и смешанный леса, зарастающие вырубки. В с. Кончезеро материал был собран в одном биотопе – луг суходольный (около 20 га), ограниченном разными типами леса: хвойным, смешанным, высокоствольным лиственным и лиственным мелколесьем. Удаленность от водоема (оз. Габозеро) примерно 400 м.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав и численность паразитов серых полевок

В результате исследования полевки-экономки и темной полевки выявлено 8 видов гельминтов трех систематических групп: трематоды – 1, цестоды – 3, нематоды – 4 вида. Единственный обнаруженный вид трематод – *Notocotylus noyeri* (Joyeux 1922) сем. Notocotylidae (локализация – толстый и слепой отдел кишечника). Цестоды относятся к сем. Anoplocephalidae – *Anoplocephaloides dentata* (Galli-Valerio 1905) (кишечник), *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann 1783) и *P. gracilis* Tenora & Murai 1980 (тонкий отдел кишечника). Нематоды представлены семействами Heligmosomidae – *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin 1845), *Longistriata minuta* (Dujardin 1845) (тонкий кишечник), Oxyuridae – *Syphacia nigeriana* Baylis 1928 (толстый и слепой отдел кишечника) и Spirocercidae – *Mastophorus muris* (Gmelin 1790) (желудок). *M. muris* впервые отмечен в Карелии у серых полевок.

В районе д. Каскеснаволок у полевки-экономки обнаружено 6 видов паразитов (табл. 1). Наиболее высокие значения экстенсивности инвазии и индекса обилия отмечены для трематоды *N. noyeri* (ЭИ – 36 %; ИО – 5,1) и нематоды *M. muris* (19,8 %; 0,79). Ранжирование паразитов по мере уменьшения значения их экстенсивности инвазии позволяет характеризовать структуру паразитарного сообщества и выделить категории (группы) видов [18]. Гельминтофауна полевки-экономки в районе д. Каскеснаволок складывается из трех условных групп паразитов, значимо ($p \leq 0,05$) отличающихся по показателям зараженности: многочисленные (*N. noyeri*), обычные (*M. muris*) и редкие виды (*A. dentata, Paranoplocephala sp., L. minuta*).

Таблица 1

Гельминтофауна полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и темной полевки (*M. agrestis*) в районе д. Каскеснаволок

	M. oeconomus *N – 101*		*M. agrestis* *N – 22*	
	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]
Notocotylus noyeri	36,5 [26,6–45,5]	5,1 [3,2–8,6]	4,5 [0,2–22,2]	0,9 [0,00–2,6]
Anoplocephaloides dentata	4,0 [1,4–9,7]	0,09 [0,02–0,28]	9,1 [0,7–35,4]	0,09 [0,00–0,18]
*Paranoplocephala sp**	7,9 [3,7–15,2]	0,16 [0,06–0,35]	22,7 [9,4–45,3]	0,4 [0,1–0,7]
Heligmosomoides polygyrus			13,6 [3,8–33,8]	1,8 [0,3–6,5]
Longistriata minuta	5,9 [2,6–12,3]	0,4 [0,1–1,5]	18,2 [6,5–38,9]	7.4 [0,6–32,9]
Syphacia nigeriana			36,4 [18,7–58,2]	11,2 [4,4–23,7]
Mastophorus muris	19,8 [12,7–28,6]	0,8 [0,4–1,4]		

Примечание. *N* – количество обследованных животных; ЭИ – экстенсивность инвазии; ИО – индекс обилия; [*CI*] – доверительный интервал. * – у полевок были отмечены цестоды *Paranoplocephala omphalodes и P. gracilis*, но из-за плохой сохранности некоторых проб была невозможна их видовая диагностика и, соответственно, расчет показателей заражения для каждого паразита.

У темной полевки в районе д. Каскеснаволок выявлено 7 видов паразитов (см. табл. 1). Самые высокие показатели относительной численности отмечены у паразита с прямым циклом развития – нематоды *Syphacia nigeriana* (ЭИ 36,4 %; ИО 11,2). Структура гельминтогостального сообщества *M. agrestis* представлена двумя основными группами, значимо отличающимися по экстенсивности инвазии: многочисленные (*S. nigeriana*) и редкие виды (*A. dentata* и *N. noyeri*). Паразиты *Paranoplocephala* sp. (22,7 %), *L. minuta* (18,2 %) и *H. polygyrus* (13,6 %) занимают промежуточное положение (различия ЭИ – незначимы).

У одной из двух обследованных особей обыкновенной полевки обнаружена только трематода *N. noyeri* (2 экз.).

В районе с. Кончезеро при вскрытии 19 экз. полевки-экономки зафиксировано 4 вида гельминтов: *P. omphalodes, P. gracilis, A. dentata, M. muris.* Наиболее высокое значение экстенсивности инвазии (58 %) отмечено для цестод рода *Paranoplocephala.* В том же районе у 13 исследованных особей *M. agrestis* отмечено 3 вида гельминтов: *P. gracilis* (встречаемость – 3 из 13; ИО – 0,23), *A. dentata* (1 из 13; 0,08) и *M. muris* (1 из 13; 0,15).

Половозрастные особенности зараженности паразитами

Сравнительный анализ 4 половозрастных групп *M. oeconomus,* исследованных в районе д. Каскеснаволок, показал более высокую зараженность половозрелых полевок по сравнению с молодыми (табл. 2). Значимые различия экстенсивности инвазии и индекса обилия у молодых и зрелых полевок получены для *N. noyeri* и *M. muris.* При этом у зрелых самок показатели относительной численности трематоды *N. noyeri* выше, чем у самцов. У зрелых самцов чаще, чем у других половозрастных групп, отмечены цестоды рода *Paranoplocephala* (см. табл. 2).

Сезонные, межгодовые и биотопические различия гельминтофауны полевки-экономки

Из 5 паразитов, отмеченных у *M. oeconomus* в районе д. Каскеснаволок, 3 вида (табл. 3) регистрировались в течение всего сезона наблюдений (сборы в июне, июле и августе). Из них только для *N. noyeri* наблюдаемый рост значений экстенсивности и интенсивности инвазии в августе по сравнению с июнем был значимым. Нематоды *L. minuta* отмечены у полевки-экономки только в августе, с высокими показателями относительной численности (ЭИ – 22 %; ИО – 1,6). Основные отличия гельмитофауны *M. oeconomus* двух лет наблюдений (2001 и 2012) сводятся к более высоким показателям экстенсивности инвазии *N. noyeri* в 2011 году (52 %) по сравнению с 2012 годом (29 %) и отсутствию у полевки-экономки *L. minuta* в сборах 2012 года.

Не выявлено существенных отличий состава и численности паразитов полевки-экономки двух соседних биотопов одного района. Напротив, при сравнении проб из разных зоогеографических подрайонов республики, полученных на луговых стациях, различия гельминтофауны значительны (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаруженные в Карелии гельминты – это широко распространенные паразиты мышевидных грызунов, находки которых зарегистрированы у серых полевок во многих исследованных регионах [18], [19], [23], [25] и др. Состав и структура гельминтофауны представителей рода *Microtus* в Карелии типична для северо-запада европейской части их ареала [25], одной из особенностей по сравнению с восточными райо-

Таблица 2

Гельминтофауна разных половозрастных групп полевки-экономки (*M. oeconomus*)

	Самки						Самцы					
	молодые *N – 23*		зрелые *N – 19*		все *N – 42*		молодые *N – 28*		зрелые *N – 31*		все *N – 59*	
	ЭИ, %	ИО, экз	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]
Notocotylus noyeri	13 [4–32]	4,1 [0,1–15,8]	79 [55,4–92,5]	17 [9,6–22,7]	43 [29–58]	9,9 [5,4–17,6]	18 [7–36]	0,5 [0,1–1,2]	45 [29–63]	2,9 [1,6–4,8]	32 [21–45]	1,8 [1,0–2,9]
Anoplocephaloides dentata	4 [0,2–21]	0,04 [0,0–0,1]	5 [0,03–26]	0,05 [0,0–0,2]	5 [0,9–16]	0,05 [0,0–0,12]	–	–	6 [1–21]	0,23 [0,0–0,7]	3 [0,6–12]	0,1 [0,0 – 0,4]
Paranoplocephala sp	4 [0,2–21]	0,04 [0,00–0,1]	5 [0,3–26]	0,05 [0,00–0,2]	5 [0,9–16]	0,05 [0,0–0,1]	–	–	19 [9–37]	0,4 [0,1–1,0]	10 [4–21]	0,2 [0,07–0,6]
Longistriata minuta	4 [0,2–21]	0,2 [0,0–0,6]	5 [0,3–26]	0,05 [0,00–0,2]	5 [0,9–16]	0,1 [0,0–0,6]	–	–	13 [4–29]	1,2 [0,1–4,6]	7 [2–17]	0,6 [0,1–2,5]
Mastophorus muris	4 [0,2–21]	0,1 [0,0–0,4]	42 [22–66]	1,1 [0,5–2,3]	21 [11–37]	0,6 [0,3–1,2]	5 [0,3–26]	0,05 [0,00–0,2]	32 [17–50]	1,7 [0,7–3,4]	19 [10–30]	0,9 [0,4–1,9]
Все виды	5,8 [1–23]	1,0 [0,02–3,4]	27,2 [15,6–47,3]	3,6 [2,0–5,1]	16 [8–29]	2,1 [1,1–3,9]	12 [4–31]	0,3 [0,05–0,7]	23 [12–40]	1,3 [0,5–2,9]	14 [8–25]	0,7 [0,3–1,6]

Таблица 3

Гельминтофауна полевки-экономки (*M. oeconomus*) в разные сезоны года (общая выборка по данным 2011 и 2012 годов)

	Июнь *N – 27*		Июль *N – 47*		Август *N – 27*	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
Notocotylus noyeri	22 [10–42]	3,8 [0,4–14,8]	38 [25–53]	6,6 [3,6–12]	48 [29–67]	3,9 [1,7–9,6]
Anoplocephaloides dentata	7 [1–24]	0,1 [0,0–0,3]			7 [1–24]	0,2 [0,00–0,8]
Paranoplocephala sp	4 [0,1–18]	0,04 [0,00–0,11]	6 [2–18]	0,06 [0,00–0,13]	15 [5–33]	0,4 [0,1–1,1]
Longistriata minuta					22 [10–42]	1,6 [0,4–5,7]
Mastophorus muris	18 [8–37]	0,7 [0,2–2,4]	25 [15–40]	1,2 [0,6–2,3]	11 [3–29]	0,11 [0,0–0,2]

Таблица 4

Гельминтофауна полевки-экономки (*M. oeconomus*) на разных участках

	Каскеснаволок, луг разнотравный				Кончезеро, луг суходольный *N 19*	
	Линия 1 *N 54*		Линия 2 *N 38*			
	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]	ЭИ, % [$CI_{эи}$]	ИО, экз. [$CI_{ио}$]
Notocotylus noyeri	32 [20–45]	3,6 [1,7–9,8]	53 [37–69]	8,6 [4,6–15,6]	–	–
Anoplocephaloides dentata	2 [0,1–10]	0,02 [0,00–0,06]	8 [2–21]	0,2 [0,03–0,7]	5 [0,2–26]	0,05 [0,00–0,2]
Paranoplocephala sp	6 [2–16]	0,06 [0,00–0,1]	8 [2–21]	0,1 [0,03–0,3]	58 [34–78]	0,7 [0,4–1,0]
Longistriata minuta	4 [0,7–13]	0,07 [0,00–0,2]	8 [2–21]	0,3 [0,03–0,7]	–	–
Mastophorus muris	18 [10–31]	0,8 [0,3–1,8]	26 [14–42]	0,9 [0,4–2,1]	10 [2–32]	0,8 [0,0–3,7]

нами [18] можно назвать отсутствие цестод сем. *Hymenolepididae.*

Видовой состав и численность гельминтов во многом определяются экологией их хозяев. Для двух видов полевок (*M. agrestis* и *M. oeconomus*), гельмитофауна которых была изучена в ходе нашего исследования, характерна выраженная биотопическая приуроченность. В условиях Карелии полевка-экономка предпочитает увлажненные участки, расположенные вблизи водоемов: сырые луга, заросли кустарников по границе с моховыми болотами, особенно лиственное мелколесье в долинах рек и ручьев [9]. В свою очередь, темная полевка наиболее многочисленна на сельскохозяйственных угодьях, а также на зарастающих вырубках с большим количеством порубочных остатков, довольно часто встречается по опушкам травяных хвойных и лиственных лесов [8]. Изучение биотопического распределения серых полевок в районе исследования показало, что обыкновенная полевка проявляла тяготение к лиственному лесу разнотравному (коэффициент верности биотопу [6] (X) составил 1,6) и разнотравной зарастающей вырубке (X = 1,0), темная полевка отдавала предпочтение вырубкам свежей и зарастающей (X = 2,1 и X = 1,5), полевка-экономка тяготела к окраине луга разнотравного по берегу озера (X = 2,8) [20].

Обитание полевки-экономки в околоводных биотопах во многом определяет ее высокую зараженность трематодами *N. noyery.* Темная полевка, предпочитающая менее увлажненные биотопы, в меньшей степени подвержена заражению этими гельминтами. Ранее было показано, что осушение болот приводит к снижению численности моллюсков, промежуточных хозяев этой трематоды, и, как следствие, снижению ее встречаемости у грызунов [5]. Предпочтение более увлажненных местообитаний также характерно и для другого биогельминта нематоды *Mastophorus muris,* показатели зараженности которой у *M. oeconomus* значительно выше, чем у *M. agrestis*. Относительно этого вида стоит сказать, что при достаточно широком ареале (космополит) он сравнительно недавно стал отмечаться в Карелии. Первая находка (у рыжей полевки *Myodes glareolus*) была зарегистрирована только в 2009 году, до этого ни в материалах 319-й союзной гельминтологической экспедиции [16], ни в наших исследованиях [1] эта нематода не встречалась. В настоящее время *M. muris* каждый год регистрируется в Карелии у мышевидных грызунов.

По результатам наших исследований отличительная особенность гельминтофауны темной полевки по сравнению с экономкой – высокая зараженность нематодами *Heligmosomoides polygyrus* и *Syphacia nigeriana* (специфичный паразит *M. agrestis* с прямым циклом развития). Возможно, геогельминты *H. polygyrus* реже встречаются в биотопах с высокой степенью увлажнения, что прослеживается и по другим районам Карелии [1], где относительная численность нематод рода *Heligmosomoides* у полевки-экономки ниже, чем у рыжей или темной полевок.

По результатам обследования разновозрастных особей *M. oeconomus* можно отметить, что основная паразитарная нагрузка приходится на репродуктивную часть популяции, что, в свою очередь, характерно для большинства видов мелких млекопитающих [4], [13], [15], [17]. Однако в отличие от рыжей полевки, у которой наиболее зараженная группа животных – половозрелые самцы [3], у полевки-экономки зараженность взрослых самок несколько выше, чем самцов, главным образом за счет трематод *N. noyery*. В свою очередь, у взрослых самцов, по сравнению с другими половозрастными группами, чаще отмечались цестоды рода *Paranoplocephala,* что ранее было показано для рыжей полевки [3] и может определяться различиями пищевого рациона особей разного пола и возраста.

Сезонные колебания экстенсивности и интенсивности инвазии гельминтов хорошо известны для мышевидных грызунов [3], [4], [12], [17]. У рыжей полевки в Карелии наблюдается более низкая встречаемость паразитов в середине лета по сравнению с июнем и октябрем, что связано с интенсивным размножением в этот период и увеличением в популяции доли свободных от паразитов ювенильных особей [3]. По результатам наших исследований, у полевки-экономки прослеживается постепенное увеличение показателей зараженности некоторыми видами гельминтов в течение трех рассматриваемых месяцев (июнь, июль, август). Это отличие от *M. glareolus*, по-видимому, определяется более низкими темпами размножения полевки-экономки, и, как следствие, скорость заражения паразитами опережает рост численности хозяина.

При несомненном влиянии на численность паразитов половозрастного состава популяции хозяина и сезона года ведущую роль в формировании локальной гельминтофауны играет конкретный район исследования, при этом даже на близко расположенных участках, характеризующихся сходными условиями, могут наблюдаться существенные различия состава и численности паразитов [21], [22]. На примере полевки-экономки, отловленной в двух разнотипных биотопах – влажном и суходольном лугу, мы наблюдаем значительные изменения гельминтофауны, сопровождающиеся снижением разнообразия и сменой доминатных видов.

Таким образом, в результате проведенного исследования было показано, что гельминтофауна серых полевок характеризуется невысоким видовым богатством, что, в свою очередь, может быть связано с ограниченностью количества обследуемых районов. Все гельминты – широко распространенные паразиты мышевидных грызунов. Выявленные межвидовые различия видового состава и численности гельминтов во многом определяются особенностями экологии хозяина.

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ 0221-2014-0030; 0221-2014-0037) и гранта РФФИ (№ 14-05-00439).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: Учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 145 с.
2. Аниканова В. С., Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Бородина К. А. Особенности биотопического распределения цестод обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Южной Карелии // Паразитология. 2003. Т. 37. № 6. С. 479–487.
3. Бугмырин С. В. Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 24 с.
4. Бугмырин С. В., Йешко Е. П., Аниканова В. С., Беспятова Л. А. Особенности паразито-хозяинных отношений нематоды *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) и европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Паразитология. 2005. Т. 39. № 5. С. 414–422.
5. Бычкова Е. И., Шендрик Т. В. Паразито-хозяинные сообщества (гельминты – мышевидные грызуны) естественных и антропогенных ландшафтов. Минск: Беларус. навука, 2012. 189 с.
6. Глотов И. Н., Ердаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
7. Ивантер Э. В. Фаунистический анализ и проблемы зоогеографического районирования // Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. 2001. Вып. 2. С. 76–81.
8. Ивантер Э. В., Курхинен Ю. П., Соколов А. В. Темная полевка (*Microtus agrestis* L.) в коренных и антропогенных ландшафтах Восточной Фенноскандии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 8 (129). Т. 1. С. 7–12.
9. Ивантер Э. В., Моисеева Е. А., Леонтьев И. А. Экология полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) в коренных и антропогенных ландшафтах Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 6 (143). С. 7–12.
10. Ивантер Э. В., Якимова А. Е. Млекопитающие. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск, 2010. С. 170–195.

11. Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. № 3. С. 319–328.
12. Кириллова Н. Ю. Структура и сезонная динамика сообщества гельминтов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) Самарской Луки // Поволжский экологический журнал. 2010. № 1. С. 31–41.
13. Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Влияние пола и возраста хозяина на структуру сообщества гельминтов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 33–41.
14. Клевезаль Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
15. Кривопалов А. В. Фауна и экология гельминтов мышеобразных грызунов черневой тайги Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2011. 22 с.
16. Мозговой А. А., Семенова М. К., Мищенко Р. И., Цыбатова С. В. К гельминтофауне грызунов и зайцев Карелии // Труды ГЕЛАН АН СССР. Т. XVII. М.: Наука, 1966. С. 95–103.
17. Ромашова Н. Б. Экология и биоразнообразие гельминтов мышевидных грызунов в условиях островных лесов Центрального Черноземья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2003. 23 с.
18. Федоров К. П. Закономерности пространственного распределения паразитических червей. Новосибирск: Наука, 1986. 255 с.
19. Юшков В. Ф. Гельминты млекопитающих: Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 3. СПб.: Наука, 1995. 201 с.
20. Якимова А. Е., Леонтьев И. А., Бугмырин С. В. Связь гельминтофауны некоторых хищников с участием в их питании полевок рода *Microtus* и *Arvicola terrestris* // Вестник охотоведения. 2014. Т. 11. № 2. С. 299–302.
21. Behnke J. M., Barnard C. J., Bajer A., Bray D., Dinmore J., Frake K., Osmond J., Race T. and Sinski E. Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland // Parasitology. 2001. Vol. 123 (4). P. 401–414. DOI: 10.1017/S0031182001008605.
22. Behnke J. M., Bajer A., Harris P. D., Newington L., Pidgeon E., Rowlands G., Sheriff C., Kulisr-Malkowska K., Sinski E., Gilbert F. S. and Barnard C. J. Temporal and between-site variation in helminth communities of bank voles (Myodes glareolus) from N. E. Poland. 1. Regional fauna and component community levels // Parasitology. 2008. Vol. 135 (8). P. 985–997. DOI: 10.1017/S0031182008004393.
23. Haukisalmi V., Henttonen H., Batzli G. O. Helminth parasitism in the voles *Microtus oeconomus* and *M. miurus* on the North Slope of Alaska: host specificity and the effects of host sex, age and breeding status // Annales Zoologici Fennici. 1995. Vol. 32 (2). P. 193–201.
24. Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. 2000. Vol. 86. P. 228–232.
25. Tenora F., Henttonen H., Haukisalmi V. On helminths of rodents in Finland // Annales Zoologici Fennici. 1983. Vol. 20 (1). P. 37–45.

Leontiev I. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Yakimova A. E., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Bugmyrin S. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ON HELMINTH FAUNA OF GENUS MICROTUS VOLES (RODENTIA: MURIDAE) FROM KARELIA

The aim of the investigation was to study the species composition and abundance of helminthes in the hosts of insignificant numerical strength for the region – the root vole (*Microtus oeconomus*) and the field vole (*M. agrestis).* The investigations were carried out on two sites located in the central and southern zoogeographic regions of Karelia: Kaskesnavolok (*M. oeconomus* – 101, *M. agrestis* – 22, *M. arvalis* – 2 spm.) and Konchezero (*M. oeconomus* – 19, *M. agrestis* – 13 spm.). As a result, eight species of helminthes were detected: trematodes (*Notocotylus noyeri*), cestodes (*Anoplocephaloides dentata*, *Paranoplocephala omphalodes*, *P. gracilis*) and nematodes (*Heligmosomoides polygyrus*, *Longistriata minuta*, *Syphacia nigeriana*, *Mastophorus muris*). Specific features of helminth fauna in the voles in focus are discussed.

Key words: *Microtus agrestis*, *M oeconomus*, trematodes, cestodes, nematodes, host-parasite interactions

REFERENCES

1. Anikanova V. S., Bugmyrin S. V., Ieshko E. P. *Metody sbora i izucheniya gel'mintov melkikh mlekopitayushchikh: Uchebnoe posobie* [Methods of collecting and studying helminthes of small mammals]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 145 p.
2. Anikanova V. S., Ieshko E. P., Bugmyrin S. V., Borodina K. A. Features of the biotopic distribution of cestodes of the common shrew (*Sorex araneus* L.) of Southern Karelia [Osobennosti biotopicheskogo raspredeleniya tsestod obyknovennoy burozubki (*Sorex araneus* L.) Yuzhnoy Karelii]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2003. Vol. 37. № 6. P. 479–487.
3. Bugmyrin S. V. *Ekologo-faunisticheskiy analiz parazitov myshevidnykh gryzunov Yuzhnoy Karelii: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Ekologo-faunistic analysis of parasites of rodents of Southern Karelia: Abstract of diss. ... cand. Biol. science]. Petrozavodsk, 2003. 24 p.
4. Bugmyrin S. V., Ieshko E. P., Anikanova V. S., Bespjatova L. A. Peculiarities of parasitic host relations of the *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) and the European bank voles [Osobennosti parazito-khozyainnykh otnosheniy nematody *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) i evropeyskoy ryzhey polevki (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2005. Vol. 39. № 5. P. 414–422.
5. Bychkova E. I., Shendrik T. V. *Parazito-khozyainnye soobshchestva (gel'minty – myshevidnye gryzuny) estestvennykh i antropogennykh landshaftov* [Parasite-host communities (helminths - rodents) of natural and anthropogenic landscapes]. Minsk, Belarus. navuka Publ., 2012. 189 p.

6. G l o t o v I. N., E r d a k o v L. N., K u z j a k i n V. A. i dr. *Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh Baraby* [Communities of small mammals of Baraba]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978. 231 p.
7. I v a n t e r J e . V. Faunistic analysis and problems of zoogeographical zoning [Faunisticheskiy analiz i problemy zoogeograficheskogo rayonirovaniya]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Biogeografiya Karelii. Seriya B. Biologiya* [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Biogeography of Karelia. Series B. Biology]. 2001. Issue 2. P. 76–81.
8. I v a n t e r J e . V., K u r h i n e n J u . P., S o k o l o v A. V. Field vole (*Microtus agrestis* L.) in the native and anthropogenic landscapes of Eastern Fennoscandia [Temnaya polevka (*Microtus agrestis* L.) v korennykh i antropogennykh landshaftakh Vostochnoy Fennoskandii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2012. № 8 (129). Vol. 1. P. 7–12.
9. I v a n t e r J e . V., M o i s e e v a E. A., L e o n t ' e v I. A. Ecology of the root vole (*Microtus oeconomus* Pall.) in the native and anthropogenic landscapes of Karelia [Ekologiya polevki-ekonomki (*Microtus oeconomus* Pall.) v korennykh i antropogennykh landshaftakh Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 6 (143). P. 7–12.
10. I v a n t e r J e . V., Y a k i m o v a A. E. Mammals. Number and ecological structure of the population of small mammals. In the book. Monitoring and conservation of biodiversity of taiga ecosystems in the European North of Russia [Mlekopitayushchie. Chislennost' i ekologicheskaya struktura naseleniya melkikh mlekopitayushhikh]. *Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya taezhnykh ekosistem Evropeyskogo Severa Rossii*. Petrozavodsk, 2010. P. 170–195.
11. I e s h k o E. P., B u g m y r i n S. V., A n i k a n o v a V. S., P a v l o v J u . L. Peculiarities of the dynamics and distribution of the number of parasites of small mammals [Osobennosti dinamiki i raspredeleniya chislennosti parazitov melkikh mlekopitayushchikh]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* [Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences]. 2009. Vol. 313. № 3. P. 319–328.
12. K i r i l l o v a N. Y u . The structure and seasonal dynamics of the helminthes community of the red vole (*Clethrionomys glareolus*) of the Samara Luke [Struktura i sezonnaya dinamika soobshchestva gel'mintov ryzhey polevki (*Clethrionomys glareolus*) Samarskoy Luki]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2010. № 1. P. 31–41.
13. K i r i l l o v a N. J u ., K i r i l l o v A. A. Influence of the sex and age of the host on the structure of the helminth community of the red vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780) [Vliyanie pola i vozrasta khozyaina na strukturu soobshchestva gel'mintov ryzhey polevki (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780)]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2012. № 1. P. 33–41.
14. K l e v e z a l ' G. A. *Printsipy i metody opredeleniya vozrasta mlekopitayushchikh* [Principles and methods of determining the age of mammals]. Moscow, T-vo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2007. 283 p.
15. K r i v o p a l o v A. V. *Fauna i ekologiya gel'mintov mysheobraznykh gryzunov chernevoy taygi Severo-Vostochnogo Altaya: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Fauna and ecology of helminthes of myomorh rodents of the black taiga of the North-Eastern Altai: the abstract of the dis. ... cand. Biol. Science]. Novosibirsk, 2011. 22 p.
16. M o z g o v o j A. A., S e m e n o v a M. K., M i s h h e n k o R. I., C y b a t o v a S. V. To the fauna of helminthes of rodents and hares in Karelia [K gel'mintofaune gryzunov i zaytsev Karelii]. *Trudy GELAN AN SSSR*. Vol. XVII. Moscow, Nauka Publ., 1966. P. 95–103.
17. R o m a s h o v a N. B. *Ekologiya i bioraznoobrazie gel'mintov myshevidnykh gryzunov v usloviyakh ostrovnykh lesov Tsentral'nogo Chernozem'ya: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Ecology and biodiversity of helminthes of myomorh rodents of island woods of the Central Chernozem region: the Author's abstract of dis. ... cand. biol. science]. Voronezh, 2003. 23 p.
18. F e d o r o v K. P. *Zakonomernosti prostranstvennogo raspredeleniya paraziticheskikh chervey* [Patterns of spatial distribution of helminthes]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1986. 255 p.
19. J u s h k o v V. F. *Gel'minty mlekopitayushchikh: Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. T. 3* [Helminths of mammals: Fauna of the European North-Eastern of Russia. Vol. 3]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1995. 201 p.
20. Y a k i m o v a A. E., L e o n t ' e v I. A., B u g m y r i n S. V. Relationship between the helminthofauna of some predators and their diet including *Microtus* voles and *Arvicola terrestris* [Svyaz' gel'mintofauny nekotorykh khishchnikov s uchastiem v ikh pitanii polevok roda *Microtus* i *Arvicola terrestris*]. *Vestnik okhotovedeniya*. 2014. Vol. 11. № 2. P. 299–302.
21. B e h n k e J. M., B a r n a r d C. J., B a j e r A., B r a y D., D i n m o r e J., F r a k e K., O s m o n d J., R a c e T. and S i n s k i E. Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland // Parasitology. 2001. Vol. 123 (4). P. 401–414. DOI: 10.1017/S0031182001008605.
22. B e h n k e J. M., B a j e r A., H a r r i s P. D., N e w i n g t o n L., P i d g e o n E., R o w l a n d s G., S h e r i f f C., K u l i s r-M a l k o w s k a K., S i n s k i E., G i l b e r t F. S. and B a r n a r d C. J. Temporal and between-site variation in helminth communities of bank voles (Myodes glareolus) from N. E. Poland. 1. Regional fauna and component community levels // Parasitology. 2008. Vol. 135 (8). P. 985–997. DOI: 10.1017/S0031182008004393.
23. H a u k i s a l m i V., H e n t t o n e n H., B a t z l i G. O. Helminth parasitism in the voles *Microtus oeconomus* and *M. miurus* on the North Slope of Alaska: host specificity and the effects of host sex, age and breeding status // Annales Zoologici Fennici. 1995. Vol. 32 (2). P. 193–201.
24. R o z s a L., R e i c z i g e l J., M a j o r o s G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journal of Parasitology. 2000. Vol. 86. P. 228–232.
25. T e n o r a F., H e n t t o n e n H., H a u k i s a l m i V. On helminths of rodents in Finland // Annales Zoologici Fennici. 1983. Vol. 20 (1). P. 37–45.

Поступила в редакцию 20.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 88–94 **Общая биология** **2017**

УДК 591.554:639.112.3(470.22)

ФЕДОР ВАЛЕРЬЕВИЧ ФЁДОРОВ
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (ИБ КарНЦ РАН) (Петрозаводск, Российская Федерация)
ffyodor@krc.karelia.ru

К ВОПРОСУ О НЕГАТИВНОЙ РОЛИ БОБРА В СФЕРЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА*

Обобщены некоторые исследования и наблюдения, касающиеся негативного влияния бобров на хозяйственную деятельность человека. Последствия активности бобров отмечали: в лесном хозяйстве, на искусственных водотоках (мелиоративные канавы) и ручьях возле коммуникационных сооружений. Установлено, что на юге Карелии в ходе кормодобывающей деятельности бобров из прибрежных фитоценозов исключается от 23,2 до 92,1 % осины и от 3,0 до 26,5 % березы от общего числа деревьев данной породы. Строительство плотин приводит к формированию нового типа растительных сообществ. Однако при этом ущерб лесному хозяйству оценивается как незначительный. Выявлено вторичное заболачивание осушенных земель как следствие поселения бобров на мелиоративных канавах. На севере Карелии в условиях дефицита кормов более 50 % поселений бобров концентрируются вдоль дорог и линий электропередачи, где после рубок произошло возобновление лиственными породами. На юге плотность поселений зверей вблизи дорог существенно ниже. Приводятся случаи нанесения бобрами вреда хозяйственным сооружениям, среди которых: затопление дорог, линий инженерно-технических сооружений, сельскохозяйственных полей, отключения линии электропередачи из-за падения подгрызенных деревьев.

Ключевые слова: речные бобры, мелиорация, коммуникационные сооружения, хозяйственная деятельность

ВВЕДЕНИЕ

Некогда широко распространенный в России вид – европейский бобр – к началу XX столетия был практически на грани исчезновения. Судите сами: тогда в СССР, по оценкам некоторых специалистов, оставалось менее 1000 зверей[1] [20]. И только благодаря крупномасштабным работам удалось восстановить прежний ареал бобров, а также довести их численность только на территории РФ до более полумиллиона [2]. Однако с возвращением бобра появились и новые проблемы. Обладая ярко выраженной средообразующей деятельностью и невероятной скоростью расселения, этот грызун все чаще и чаще вступал в конфликт с интересами человека, затапливая ценные леса, автомобильные и железные дороги, разрушая мелиоративную сеть и т. д.

Проблема взаимоотношений бобра и человека привлекает многих исследователей. Однако в силу ряда причин она наиболее интересна и актуальна именно в Карелии. Во-первых, наш регион стал «родным домом» сразу для двух видов бобров – канадского (*Castor canadensis* Kuhl) и европейского (*C. fiber* L.). Во-вторых, строительная активность «карельских» бобров намного выше, чем зверей, обитающих в других регионах [5]. И, в-третьих, некоторые проблемы, например нарушения прибрежных биоценозов, наиболее остро проявляются на северном пределе распространения бобров, в местах, которые характеризуются медленными процессами восстановления экосистем.

В данной статье мы обобщим некоторые наши исследования и наблюдения, касающиеся негативного влияния бобров на хозяйственную деятельность человека. Последствия жизнедеятельности этих зверей отмечали в лесном хозяйстве, на искусственных водотоках (мелиоративные канавы) и ручьях возле коммуникационных сооружений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в Карелии обитает около 16000 бобров, из которых канадскому виду принадлежат 12000 особей, европейскому – 4000 [13]. Вопреки ожиданиям, на юге Карелии европейские бобры занимают территории прежнего обитания канадских бобров, то есть мы можем говорить о замещении североамериканского вида евразийским (рис. 1). Ближайшее расстояние между поселениями разных видов бобров составляет 10 км. На северо-востоке республики, напротив, канадские бобры проникли в Архангельскую область и распространяются в районах обитания европейских бобров. Исследования, проведенные в 2015 году, позволили установить, что канадский бобр встречается уже в 70 км восточнее административной карельской границы, а ближайшее расстояние между поселениями двух видов составляет примерно 30 км [13].

© Фёдоров Ф. В., 2017

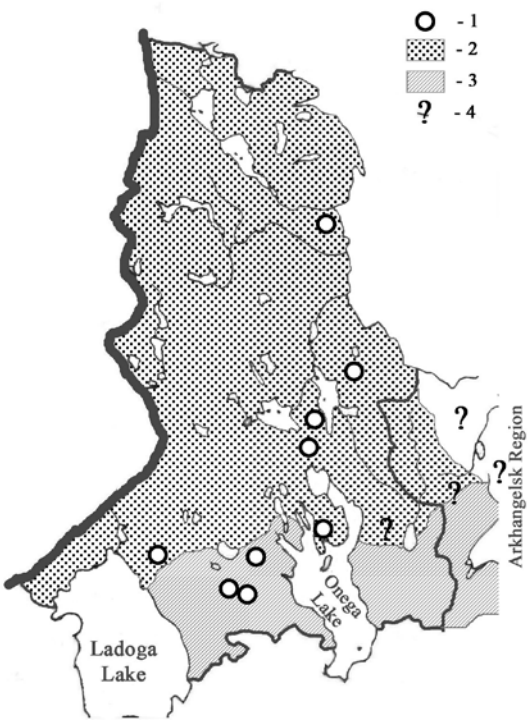

Рис. 1. Современное распространение бобров в Карелии и частично в Архангельской области: 1 – места выпусков канадского бобра, 2 – территория, занятая канадским бобром, 3 – территория, занятая европейским бобром, 4 – нет информации (по: [13])

Обсуждая средообразующую деятельность бобров, нельзя не сказать об их строительной активности. В Карелии она достаточно высока, и разные виды бобров проявляют ее одинаково. Так, например, из 125 поселений европейского бобра, расположенных на естественных водоемах, 74,4 % были с плотинами, 70,4 % поселений имели хатки. У канадского бобра (n = 124) эти показатели были схожи: 76,6 и 74,2 % соответственно [5].

Первое, что приходит на ум, когда мы говорим о роли бобра в биоценозах, – это его кормодобывающая деятельность. Вырубленные бобрами участки и количество сваленных ими деревьев могут быть весьма значительными, к тому же выбирают звери лишь определенные породы, в результате чего прибрежные лесные сообщества приобретают отличный от первоначального вид (таблица). Так, например, на изучаемой территории в южной Карелии при соотношении произрастающей осины и березы, равном 1 : 1,5 (n = 2732), бобры свалили 47,0 % осин и 12,4 % берез (на разных водоемах этот показатель сильно колебался: от 23,2 до 92,1 % для осины и от 3,0 до 26,5% для березы). Более того, при заготовке кормов бобры валят осины большего диаметра, чем березы, что также способствует смене основной лесообразующей породы. По нашим наблюдениям, средний диаметр осин, растущих по берегам водоемов, составляет 22,7 см (n = 1145), берез – 17,0 см (n = 1680). Подсчет погрызов на тех же водоемах показал, что средний диаметр сваленных осин равнялся 23,1 см, а берез – 11,9 см. Больше половины разновозрастных берез (71,2 %), сваленных бобрами, имели диаметр до 12 см, в то время как осины того же диаметра в заготовках бобра встречаются гораздо реже – 14,9 %. Большая часть погрызенных осин (61,7 %) были диаметром 18–40 см, тогда как березы такого размера отмечались крайне редко [4], [15]. Средняя площадь вырубленных участков составляет 0,5–0,6 га [3], [4].

В результате более полной утилизации осины и более низкой ее восстановительной способности эта порода первой выпадает из I яруса древостоев.

Другие исследователи также отмечали, что бобры отдают предпочтение более тонким березам и более крупным осинам[2] [4], [8], [9]. Если пересчитать данные В. Я. Каньшиева[3] [9], то получится, что в Ленинградской области средний диаметр сваленных бобрами осин составил 12,9 см (n = 129), берез – 8,4 см (n = 61). При этом растущие по берегам водоемов деревья тех же пород в среднем имели почти одинаковые диаметры стволов: 16,7 (n = 296) и 15,0 см (n = 197) соответственно. Другие исследователи, напротив, отмечали, что толщина почти всех сваленных деревьев (более 90 %) не превышала 12 см [1], [17], [21], [22] и др. Вероятно, это объясняет-

Особенности рубки бобрами деревьев в зависимости от их диаметра

	Осина		Береза		Примечание
	I	II	I	II	
n	1145	540	1680	208	южная Карелия, наши данные
Средний диаметр, см	22,7	23,1	17,0	11,9	
Доля деревьев с диаметром до 12 см, %	16,2	14,9	28,6	71,2	
Доля деревьев с диаметром 18–40 см, %	55,5	61,7	44,9	11,8	
n	296	129	197	61	Ленинградская обл., Каньшиев, 1992
Средний диаметр, см	16,7	12,9	15,0	8,4	

Примечание. I – растущие по берегам водоемов, II – сваленные бобрами.

ся более высокой кормностью бобровых угодий в местах, где проводили исследования указанные выше авторы, а значит, животные имели и более широкий выбор различных древесно-кустарниковых растений [4]. Однако некоторые авторы [6], [8], [18] считают, что использование крупных деревьев невыгодно, поскольку, как показали их исследования, чем больше диаметр дерева, тем меньше коры используется бобрами. Невыгодно оно и по соотношению затрат на обработку дерева и полученной от него энергии.

Еще больше прибрежные лесные ассоциации изменяются в результате строительной деятельности бобров. Площади затопленных участков в Карелии варьируют весьма значительно: от 0,2–0,5 га по берегам небольших ручьев с относительно высокими берегами до 20–30 га по берегам озер, выход из которых перекрыт бобровой плотиной.

В среднетаежных подзонах (южные районы Карелии, север Ленинградской области) по берегам водоемов растут лиственные и смешанные леса, иногда с богатой травянистой растительностью (*Betuletum mixto-herbosum, Betuleto-populetum mixto-herbosum*, *Picceto-betuletum vacciniosum*, *Piccetum vacciniosum*). В таких насаждениях после ухода бобров на освобожденных от подтопления прибрежных территориях формируется болотное сообщество, представляющее собой смешанную категорию, в которую входят сфагновые, зарастающие березой, осоково-сфагновые, сфагново-пушицевые и различные кустарничково-сфагновые сообщества с преобладанием того или иного вида кустарничков. Экотопические условия в пределах брошенного пруда характеризуются неоднородностью микрорельефа и гидрологического режима, в результате формируется мозаичная структура фитоценоза [4], [15]. На этих территориях остается от 13,5 до 19,5 % видов травяно-кустарничковой и моховой растительности из тех, что росли здесь до строительства плотин.

Мы не оценивали экономический ущерб, наносимый бобрами лесному хозяйству. Однако, учитывая, что активность бобров происходит, главным образом, в водоохранной зоне, на территории которой введены ограничения хозяйственной деятельности, и принимая во внимание низкую плотность населения бобров, вред лесному хозяйству будет незначителен. Оценка отрицательных последствий жизнедеятельности бобров в лесном хозяйстве у других исследователей различна. В. В. Дёжкин с соавторами, ссылаясь на американских исследователей, приводят следующий пример ущерба, который причинили бобры в округе Мэринетт, в Северном Висконсине: «Звери построили 228 плотин, причем в зоны затопления 147 из них попало около 700 га строевого леса, оценивавшегося почти в 12 тыс. долларов. В затопленных лесах росли ель, вяз, ясень, белая сосна и другие ценные породы деревьев. Автор подсчитал, что весь лес, уничтоженный бобрами за 10 лет, уложился бы в штабель высотой в 1,2 м, шириной в 2,4 м и длиной около 5 км» [7].

Расчет экономической роли бобра в крупных лесных массивах юго-восточной Норвегии приводят и норвежские исследователи [19]. Авторы указывают, что 55 % затопленной бобрами площади классифицировано как болота, которые являются малоценными лесопроизводителями, и в районе исследований было подтоплено лишь 0,1 % строевого леса. Более того, если ценная древесина будет изыматься с подтопленных участков, то доход лесопользователя уменьшится лишь на 0,1 %.

По мере расширения ареала и роста численности бобр все чаще селится на искусственных водотоках (мелиоративные канавы) и ручьях вдоль коммуникационных сооружений, оказывая, таким образом, негативное влияние на хозяйственную деятельность человека.

Север Карелии характеризуется бедностью кормовой базы бобров. В результате плотность поселений бобров на этой территории очень низкая. Зато есть другая особенность распределения бобровых поселений на севере. Как показали наши исследования, в Костомукшском заповеднике до 55 % (n = 43) бобровых поселений сосредоточено вблизи автомагистралей, железнодорожных путей, линий электропередачи, то есть там, где емкость бобровых угодий стала выше благодаря смене состава древесно-кустарниковой растительности, последовавшей за рубкой леса [12]. Показатель учета зверей здесь составляет в среднем 3–5 поселений на 10 км коммуникационных сооружений (в то время как на 10 км береговой линии естественных водоемов приходится 1–2 поселения) [16].

В 60 % (n = 22) придорожных поселений бобры перекрывали дренажные трубы, что создавало угрозу затопления автодороги и даже размывания насыпи железнодорожного полотна (рис. 2).

Рис. 2. Дорожная труба, перекрытая бобрами (фото Ф. В. Фёдорова)

Может создаться впечатление, что при высокой кормодобывающей и строительной активности, которая наблюдается у бобров в северной тайге, они могут уничтожать и ценный лес. Однако вдоль дорог растут в основном молодняки малоценных пород – березы, осины, ольхи. От 70 до 95 % растущей березы и осины имеют стволы диаметром до 12 см. Почти 94 % сваленных бобрами деревьев в придорожных поселениях были диметром до 12 см. На остальной территории заповедника несколько иное распределение деревьев, сваленных бобрами. В первичных биотопах заповедника береза и осина растут в небольшом количестве, диаметр этих деревьев невелик. Больше половины осин, сваленных бобрами, были диаметром 15–24 см, 81 % берез – не более 12 см. В среднем один бобр срубает 0,3 кубометра малоценной древесины.

Если принять во внимание, что бобровыми поселениями занято чуть более 1,0 % лесных угодий заповедника, то ущерб, причиняемый бобрами природному комплексу, незначителен. Более серьезный ущерб от деятельности бобров наносится хозяйственным сооружениям. Для его предотвращения нами предложен ряд биотехнических и других специальных мероприятий [4], [12].

В южной Карелии бобры селятся вдоль дорог по другой причине, чем на севере, а именно из-за высокой плотности (рис. 3). На юге республики условия обитания бобров лучше, плотность их населения выше, чем на севере, – 4–8 поселений на 10 км береговой линии. Однако в силу специфичности условий и высокого фактора беспокойства плотность поселений бобров вблизи дорог существенно ниже, чем на севере, и составляет 0,8–1 поселение на 10 км придорожных водотоков [14], [16].

Рис. 3. Поселение бобров в придорожной канаве в Пряжинском р-не РК (фото Ф. В. Фёдорова)

Активное расселение зверей вблизи коммуникационных сооружений не может не привести к острым конфликтным ситуациям с интересами человека. Согласно материалам, предоставленным Минсельхозом РК, за 2 года (2013–2014) в Карелии отмечено 58 случаев нанесения бобрами вреда хозяйственным сооружениям, из них: 67,2 % – затопление дорог, 22,4 % – затопление линий инженерно-технических сооружений, 6,9 % – нарушение работы мелиоративных систем, 3,5 % – затопление сельскохозяйственных полей. Для снижения ущерба Минсельхозом РК было выдано 17 разрешений на добычу 133 бобров.

За период с 2008 по 2012 год сотрудниками «Карелэнерго» зафиксировано 28 случаев отключения линии электропередачи в южной Карелии из-за падения подгрызенных бобрами деревьев. На устранение аварий было потрачено 936 человеко-часов.

В процессе расселения бобры стали заселять и другой тип искусственных водотоков – канавы лесной и сельскохозяйственной мелиорации. В Карелии 37 % площади лесов заболочено [11]. Во второй половине XX века было осушено 640 тыс. га заболоченных земель для нужд лесного хозяйства и 93 тыс. га – под сельхозугодья. Это составляет 8 % покрытой лесом площади. 400 тыс. га было осушено на юге республики. Протяженность только магистральных канав превышает 13 тыс. км. На отвалах канав через 2–3 года начинается возобновление лиственными породами. Через 5–7 лет канавы превращаются в удобные для бобров угодья. Другими словами, осушительная мелиорация привела к повышению емкости бобровых угодий. В результате, как показывают исследования, до 37 % всех бобровых поселений в южной Карелии сосредоточено на мелиоративных канавах [10]. Большая часть поселений (77,4 %) обнаружена на магистральных канавах, 22,6 % – на канавах-осушителях. Плотность поселений на канавах лесоосушительной мелиорации колеблется от 2 до 4 поселений на 10 км [14], [16].

Почти все обследованные поселения бобров (94,9 %), расположенные на мелиоративных канавах, имели плотины [5]. При таком уровне строительной активности бобры становятся ключевым фактором, вызывающим вторичное заболачивание осушенных земель, что сводит на нет экономически затратную деятельность человека по осушению земель.

Интересные наблюдения сделали наши коллеги из Института леса КарНЦ РАН в Киндасовском лесничестве. Площадь Киндасовского лесничества составляет 21,5 тыс. га. На территории площадью 1,5 тыс. га были посажены сосновые и еловые культуры. Это составило 34 % площади мелиорированных земель лесничества. Обследование некоторых участков мелиорации показало, что в результате деятельности бобров погибло

46 га искусственных посадок сосны, что составило 11 % обследованной территории[4].

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований выполнена оценка последствий жизнедеятельности бобров в Карелии. Установлено, что в ходе их кормодобывающей деятельности меняется облик прибрежного фитоценоза: бобры предпочитают валить более толстые осины и более тонкие березы, при этом количество погрызенных осин в 3–5 раз выше погрызенных берез. Все это приводит к смене основной лесообразующей породы. Более серьезные изменения в прибрежных фитоценозах происходят после строительства бобрами плотин: высыхание леса во время затопления территории и формирование нового типа растительного сообщества на высыхающих участках брошенного бобрового пруда. В целом же после появления бобров однородный лес становится мозаичным по своей структуре. Учитывая, что активность бобров происходит в водоохранной зоне, и принимая во внимание низкую плотность поселений бобров по сравнению с южными регионами, ущерб лесному хозяйству будет незначителен.

Более серьезный вред хозяйственной деятельности человека бобры наносят, расселяясь вдоль дорог, ИТС и линий электропередачи. Чаще всего это происходит на севере Карелии, где после рубок ухода возле коммуникационных сооружений произошло возобновление лиственными породами, а следовательно, и повысилась емкость бобровых угодий.

Отмечена крайне высокая строительная активность бобров на мелиоративных канавах (95 % поселений с плотинами), что вызывает вторичное заболачивание осушенных территорий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор приносит искреннюю благодарность Минсельхозу РК за предоставленные данные, а также сотрудникам лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН – П. И. Данилову, К. Ф. Тирронену, Д. В. Панченко, В. В. Белкину, В. Я. Каньшиеву за помощь в сборе материала.

* Работа выполнена в рамках Государственного заказа № 0221-2014-0037 «Динамика фауны птиц и млекопитающих Европейского Севера России в условиях интенсивных антропогенных и климатических изменений: мониторинг, управление и сохранение биоразнообразия» и при финансовой поддержке Программы Президиума РАН № г.р. 0221-2015-0004 «Структура популяций и динамика фауны позвоночных в зонах нормы и пессимума ареалов, оценка состояния и основы управления».

ПРИМЕЧАНИЯ

[1] Граве Г. А. Речной бобр в пределах СССР и его хозяйственное значение // Труды по лесному делу Центрально-лесной опытной станции. М.; Л., 1931. Вып. 14. С. 75–140.

[2] Семёнов-Тян-Шанский О. И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Труды Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 177–216.

[3] Каньшиев В. Я. Биология и перспективы хозяйственного использования популяций бобров на Северо-Западе России: Дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 1992. 219 с.

[4] Мошников С. А. Формирование насаждений искусственного происхождения на осушаемых торфяниках в условиях южной Карелии: Дис. … канд. с.-х. наук. Петрозаводск, 2006. 177 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балодис М. М. Бобр. Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. Рига, 1990. 269 с.
2. Борисов Б. П. Бобр // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. (информационно-аналитические материалы). М.: Физическая культура, 2011. Вып. 9. С. 86–90.
3. Данилов П. И. Влияние бобра на лесную растительность // Лесное хозяйство. 1967. № 5. С. 76–78.
4. Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Фёдоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.
5. Данилов П. И., Фёдоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–219.
6. Дворников М. Г., Дворников Н. П. Взаимосвязи промысловых млекопитающих с растительным покровом в лесных экосистемах Южного Урала. Свердловск, 1986. 71 с.
7. Дёжкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 255 с.
8. Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
9. Каньшиев В. Я. Речной бобр в Ленинградской области // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 4. С. 603–610.
10. Каньшиев В. Я. К экологии европейского бобра в условиях лесоосушительной мелиорации // Экология наземных позвоночных животных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 92–94.
11. Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидролесомелиорации в Карелии. Петрозаводск, 2000. 154 с.
12. Федоров Ф. В., Каньшиев В. Я. Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl) в заповеднике «Костомукшский». Состояние популяции, роль в биоценозах и сфере хозяйственной деятельности человека // Динамика популяций охот-

ничьих животных Северной Европы: Материалы III Международного симпозиума (16–20 июня 2002 г., Сортавала). Петрозаводск, 2003. С. 65–69.
13. D a n i l o v P. I., F y o d o r o v F. V. The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // Russian Journal of Theriology. 2016. Vol. 15. № 1. P. 43–48.
14. F y o d o r o v F. Beaver dispersal in man-made watercourses in Karelia and its consequences // Abstracts of "The 9th European Vertebrate Pest Management Conference". September 22nd – 27th 2013. Turku, 2013. P. 53.
15. F y o d o r o v F., Y a k i m o v a A. Changes in Ecosystems of the Middle Taiga due to the Impact of Beaver Activities, Karelia, Russia // Baltic forestry. 2012. Vol. 18. № 2 (35). P. 278–287.
16. F y o d o r o v F. V. Beaver vs man: conflict of interest, its causes and prevention // Abstracts of 7th Intern. Beaver Symp. "Beavers – from genetic variation to landscape-level effects in ecosystems" (Voronezh, Russia, 14–17 September 2015). Voronezh, 2015. P. 23.
17. H a l l J. G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagehen Creek, California // Ecology. 1960. Vol. 41. № 3. P. 484–494.
18. J e n k i n s S. H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980. Vol. 64. № 4. P. 740–746.
19. P a r k e r H., H a u g e n A., K r i s t e n s e n Ø., M y r u m E., K o l s i n g R., R o s e l l F. Landscape use and economic value of Eurasian beaver (*Castor fiber*) on a large forest in southeast Norway // Proceedings of the First Euro-American Beaver Congress, 24–28 August 1999. Kazan, 2001. P. 77–95.
20. S a f o n o v V. G. Beaver trapping in Russia and Belarus and problems of resources management // Russian Journal of Theriology. 2016. Vol. 15. № 1. P. 2–7.
21. S i m o n s e n T. Beverens näringsökologi i Vest-Agder. Trondheim, 1973. 62 p.
22. S z c z e p a n s k i W., J a n i s z e w s k i P. Pomiary i characterystyka drzew scietych przer bobry w przybrzeznej strefie Pasleki // Acta Acad. agr. ac techn. olsten. Zootechn. 1997. № 47. C. 139–145.

Fyodorov F. V., Institute of Biology of Karelian Research Center of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ON THE NEGATIVE ROLE OF BEAVERS IN THE AREA OF HUMAN ECONOMY

The article summarizes some studies and observations related to the negative impact of beavers on human economy. The consequences of beaver activity were registered in forestry, on artificial waterways (drainage ditches), and streams near utility lines. It is established that in the south of Karelia beaver foraging activity results in the loss of 23,2 to 92,1 % of aspen, 3,0 to 26,5 % of birch from the riparian plant community. Beaver dam construction induces development of the new type of communities. However, the damage to forestry is assessed as insignificant. The secondary waterlogging of reclaimed lands was assessed as consequences inflicted by the beavers' activity on drainage ditches. In northern Karelia, under the deficit of feed, more than 50 % of beaver colonies cling to highways, railways, power lines, areas offering better food resources for beavers when compared to natural habitats. Southern districts of Karelia offer better feeding conditions for beavers, as a result their population density along roadsides is lower than in the north. The article contains cases of beaver damage caused to human facilities, including: flooding of roads, lines of border engineering infrastructure, farmlands, and disconnection of power lines due to the falling of gnawed trees.

Key words: beavers, meliorations, utility lines, human economy

REFERENCES

1. B a l o d i s M. M. *Bobr. Biologiya i mesto v prirodno-khozyaystvennom komplekse respubliki* [The beaver. Its biology and role in the natural-economic complexes of the Republic]. Riga, 1990. 269 p.
2. B o r i s o v B. P. The beaver [Bobr]. *Sostoyanie okhotnich'ikh resursov v Rossiyskoy Federatsii v 2008–2010 gg. (informatsionno-analiticheskie materialy).* Moscow, Fizicheskaya kul'tura Publ., 2011. Issue 9. P. 86–90.
3. D a n i l o v P. I. The influence of beavers on forest vegetation [Vliyanie bobra na lesnuyu rastitel'nost']. *Lesnoe khozyaystvo*. 1967. № 5. P. 76–78.
4. D a n i l o v P. I., K a n ' s h i e v V. Y a ., F y o d o r o v F. V. *Rechnye bobry Evropeyskogo Severa Rossii* [Beavers of the Russian European North]. Moscow, Nauka Publ., 2007. 200 p.
5. D a n i l o v P. I., F y o d o r o v F. V. Comparative characterization of the building zctivity of Canadian and European beavers in Northern European Russia [Sravnitel'naya kharakteristika stroitel'noy aktivnosti kanadskogo i evropeyskogo bobrov na Evropeyskom Severe Rossii]. *Ekologiya*. 2015. № 3. P. 212–219.
6. D v o r n i k o v M. G., D v o r n i k o v N. P. *Vzaimosvyazi promyslovykh mlekopitayushchikh s rastitel'nym pokrovom v lesnykh ekosistemakh Yuzhnogo Urala* [Correlations between commercial mammals and vegetation in the forest ecosystems of the Southern Ural]. Sverdlovsk, 1986. 71 p.
7. D e z h k i n V. V., D ' y a k o v Y u . V., S a f o n o v V. G. *Bobr* [Beaver]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1986. 255 p.
8. Z a v ' y a l o v N. A., K r y l o v A. V., B o b r o v A. A., I v a n o v V. K., D g e b u a d z e Y u . Y u . *Vliyanie rechnogo bobra na ekosistemy malykh rek* [The impact of the European beaver on small river ecosystems]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 186 p.
9. K a n ' s h i e v V. Y a . The European beaver (*Castor fiber*) in Leningrad region [Rechnoy bobr (*Castor fiber*) v Leningradskoy oblasti]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 1983. Vol. 62. № 4. P. 603–610.
10. K a n ' s h i e v V. Y a . On the ecology of the European beaver in conditions of forest drainage reclamation [K ekologii evropeyskogo bobra v usloviyakh lesoosushitel'noy melioratsii]. *Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1986. P. 92–94.

11. S a k o v e t s V. I., G e r m a n o v a N. I., M a t y u s h k i n V. A. *Ekologicheskie aspekty gidrolesomelioratsii v Karelii* [Ecological aspects of the forest hydro amelioration in Karelia]. Petrozavodsk, 2000. 154 p.
12. F y o d o r o v F. V., K a n ' s h i e v V. Y a . The Canadian beaver (Castor canadensis Kuhl) in the Kostomuksha Nature Reserve. The state of population, its role in the biocenosis and sphere of economic activity [Kanadskiy bobr (*Castor canadensis* Kuhl) v zapovednike "Kostomukshskiy". Sostoyanie populyatsii, rol' v biotsenozakh i sfere khozyaystvennoy deyatel'nosti cheloveka]. *Dinamika populyatsiy okhotnich'ikh zhivotnykh Severnoy Evropy: Materialy III Mezhdunarodnogo simpoziuma (16–20 iyunya 2002 g., Sortavala).* Petrozavodsk, 2003. P. 65–69.
13. D a n i l o v P. I., F y o d o r o v F. V. The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // Russian Journal of Theriology. 2016. Vol. 15. № 1. P. 43–48.
14. F y o d o r o v F. Beaver dispersal in man-made watercourses in Karelia and its consequences // Abstracts of "The 9th European Vertebrate Pest Management Conference". September 22nd – 27th 2013. Turku, 2013. P. 53.
15. F y o d o r o v F., Y a k i m o v a A. Changes in Ecosystems of the Middle Taiga due to the impact of beaver activities, Karelia, Russia // Baltic forestry. 2012. Vol. 18. № 2 (35). P. 278–287.
16. F y o d o r o v F. V. Beaver vs man: conflict of interest, its causes and prevention // Abstracts of 7th Intern. Beaver Symp. "Beavers – from genetic variation to landscape-level effects in ecosystems" (Voronezh, Russia, 14–17 September 2015). Voronezh, 2015. P. 23.
17. H a l l J. G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagehen Creek, California // Ecology. 1960. Vol. 41. № 3. P. 484–494.
18. J e n k i n s S. H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980. Vol. 64. № 4. P. 740–746.
19. P a r k e r H., H a u g e n A., K r i s t e n s e n Ø., M y r u m E., K o l s i n g R., R o s e l l F. Landscape use and economic value of Eurasian beaver (*Castor fiber*) on a large forest in southeast Norway // Proceedings of the First Euro-American Beaver Congress, 24–28 August 1999. Kazan, 2001. P. 77–95.
20. S a f o n o v V. G. Beaver trapping in Russia and Belarus and problems of resources management // Russian Journal of Theriology. 2016. Vol. 15. № 1. P. 2–7.
21. S i m o n s e n T. Beverens näringsökologi i Vest-Agder. Trondheim, 1973. 62 p.
22. S z c z e p a n s k i W., J a n i s z e w s k i P. Pomiary i characterystyka drzew scietych przer bobry w przybrzeznej strefie Pasleki // Acta Acad. agr. ac techn. olsten. Zootechn. 1997. № 47. C. 139–145.

Поступила в редакцию 12.10.2017

№ 8 (169). С. 95–97 **Общая биология** **2017**

УДК 639.211.6

АЛЕКСАНДРА ВЛАДИМИРОВНА БАРСОВА
исполняющий обязанности директора, Карельское отделение ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга» (Петрозаводск, Российская Федерация)
avbars@yandex.ru

ТАТЬЯНА ИГОРЕВНА СЕРГЕЕВА
старший научный сотрудник, Карельское отделение ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга» (Петрозаводск, Российская Федерация)
karelniorh@mail.ru

ПРОМЫСЛОВЫЕ УЛОВЫ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КОРЮШКИ (*OSMERUS EPERLANUS* (L.)) ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Представлены данные по промысловым уловам нерестовой корюшки Онежского озера за 5 лет (2012–2016) и ее биологическим показателям. В уловах присутствуют половозрелые рыбы в возрасте 2–6 лет, массой 4–8 г и длиной 8–11 см, с модальной группой четырехгодовиков. В нерестовой части популяции корюшки доминировали самцы. Наибольшие приросты (линейные и весовые) у самок онежской корюшки наблюдались на 3-м и 4-м году жизни, у самцов – на 3-м году.

Ключевые слова: вылов, половой состав, самка, самец, длина АС, прирост

Онежское озеро является вторым водоемом как по площади, так и по рыбопромысловой значимости среди промысловых водоемов региона Европейского Севера России. Принадлежит к бассейну Балтийского моря и расположено на водосборе р. Свири (Ладожского озера). Площадь водосбора, включая зеркало, составляет 66284 км^2. В озеро впадают 52 реки длиной более 10 км и порядка тысячи малых речек и ручьев. Высота над уровнем моря 33,3 м БС. Сток зарегулирован, озеро является частью Верхне-Свирского водохранилища (создано в 1951–1953 годах). Главные притоки – Водла, Шуя и Суна – обеспечивают в среднем 58 % речного прихода водного баланса. Вытекает из озера р. Свирь, впадающая в Ладожское озеро. Озеро принадлежит 3 субъектам РФ. В административных границах Республики Карелия находится около 835 тыс. га зеркала (86,1 % от площади зеркала) и 24,5 тыс. га островов в северной и центральной частях водоема. Южная часть относится к Вологодской (119 тыс. га зеркала) и Ленинградской (15,3 тыс. га) областям[1]. Площадь зеркала озера 9693 км^2, длина береговой линии 1810 км, объем водных масс 295 км^3, глубина средняя 30 м, наибольшая 120 м. Длина озера 248 км, ширина средняя 40,2 км, наибольшая 96 км [4]. Значительные размеры и большой период водообмена (13,6 года) служат причиной консервативности экосистемы. Озеро в основной части своей акватории продолжает сохранять исходный олиготрофный статус. Кормовая база рыб-планктофагов и бентофагов стабильна с тенденцией к небольшому росту [2]. В целом можно констатировать удовлетворительное состояние водной среды Онежского озера для воспроизводства и нагула всей ихтиофауны.

В Карелии Онежское озеро занимает первое место среди рыбохозяйственного фонда по объему вылова рыбы. Анализ официальных статистических данных свидетельствует о значительных колебаниях вылова рыбы в озере: в среднем за пятилетия от 1,1 тыс. т (1996–2000) до 2,8 тыс. т (1986–1990). За период 2005–2010 годов общий объем рыбодобычи был относительно стабилен, в среднем 2,1 тыс. т (колебания от 2,0 до 2,4). В 2011–2016 годах вылов рыбы по водоему колебался от 1,0 до 1,7 тыс. т. На объемы вылова влияют в первую очередь уловы массовых видов рыб – корюшки и ряпушки, которые в сумме могут составлять до 85 % заявленного промышленного вылова (рис. 1). Промысловый лов корюшки осуществляется в основном в период нереста, в остальное время она попадается в виде прилова, ряпушка ловится в течение всего года. Особенностью динамики запасов данных видов рыб является противоположная направленность их численности [3].

Корюшка европейская, пресноводная жилая форма (*Osmerus eperlanus* (L.)) – самая массовая пелагическая рыба Онежского озера, встречающаяся по всему водоему. Этот вид всегда занимал первое место в уловах (до 70 % от общего вылова). Основные места лова корюшки – в восточной части, от м. Бесов Нос до м. Кочконаволок; в Петрозаводской губе и в южной части озера (район Андомы, Вологодская область). В Онежском озере обитают две экологические формы корюшки: озерно-речная, которая размножается в реках: Шуя, Водла, Андома, Мегра, Вытегра и др., и озерная – живет и размножается в озере и составляет основу промысла на водоеме [1].

© Барсова А. В., Сергеева Т. И., 2017

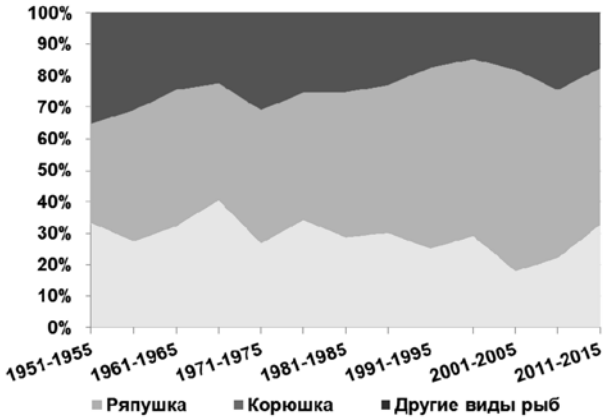

Рис. 1. Динамика относительных уловов массовых промысловых видов рыб (ряпушка, корюшка) в Онежском озере, %

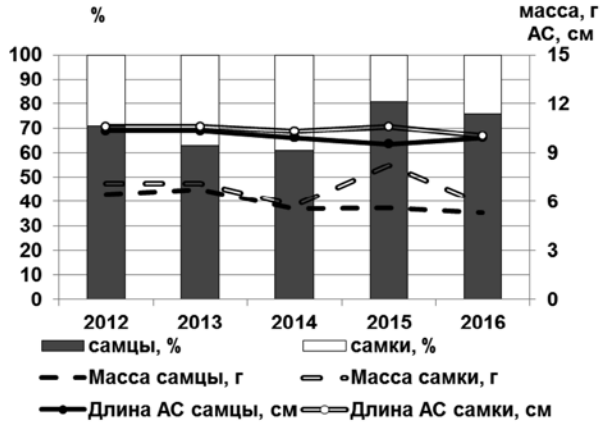

Рис. 2. Средние показатели полового, возрастного и размерно-весового состава уловов нерестовой корюшки Онежского озера в 2012–2016 годах

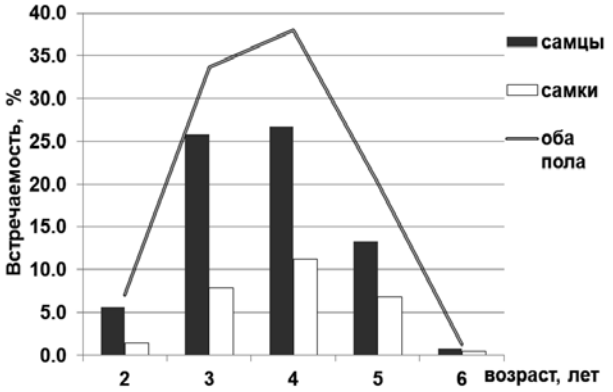

Рис. 3. Возрастной и половой состав уловов нерестовой корюшки (средние показатели за 2012–2016 годы)

В работе приводятся данные только по мелкой озерной форме корюшки. Существенных отличий в размерно-весовых показателях в разных районах озера у корюшки не наблюдалось [5].

В уловах нерестовой корюшки количество самцов превышало количество самок в 1,7–4,2 раза во все исследуемые годы. Средние значения весовых показателей самок в уловах варьируют по годам от 5,7 до 8,2 г, самцов – от 5,5 до 6,7 г. Средние линейные показатели самок более стабильны и изменялись по годам от 10,3 до 10,6 см, самцов – от 9,5 до 10,3 см (рис. 2). Размерно-весовые показатели самок в уловах выше, чем самцов, что связано с их различием в возрастном составе: возраст самок в уловах всегда больше, чем самцов.

Нерест происходит весной, после освобождения прибрежных участков ото льда, обычно в начале мая, но в некоторые годы и в апреле при температуре воды в прибрежных участках 4–6 °С. Нерестовый ход длится 2–3 недели и заканчивается при температуре 10–12 °С.

По нашим данным, все экземпляры двухгодовалой корюшки в пробах 2012–2016 годов были половозрелыми. Максимальный возраст в уловах составил 6 полных лет. Модальной группой в основном выступали четырехгодовики (рис. 3) и только в 2012 году – трехгодовики. Доминирование четырехгодовиков в равной степени проявляется как среди самцов, так и среди самок. Такая картина характерна для начала нерестового хода корюшки, к концу нереста обычно число самок превышает количество самцов.

При общем доминировании самцов (71 %) в нерестовой части популяции корюшки соотношение особей разного пола в возрастных группах отличается. В группе двух- и трехгодовиков относительное число самцов в 3 раза и более выше численности самок, в модальной группе и старше число самок становится больше (до 33 % от особей одной возрастной группы). Это свидетельствует о более высокой смертности самцов на протяжении их жизни.

Анализ биологических параметров корюшки в возрастных группах показывает, что темп ее весового и линейного роста одновозрастных самцов и самок во всех возрастах (2–6-годовики) очень близки, хотя и несколько выше у самок (рис. 4). Прирост длины тела одновозрастных самцов и самок одинаков и уменьшается от 0,81 см на третьем году до 0,45 см на шестом году жизни (в среднем 0,62 см для половозрелых рыб). В отличие от линейного роста, темп нарастания массы рыб с возрастом стабилен. Прирост массы тела самцов колеблется от 1,18 г на третьем году до 1,29 г на шестом году, а самок – от 1,23 г на третьем году до 0,41 г на шестом году. Прирост половозрелых самок корюшки в среднем по массе составил 1,03 г в год, самцов – 1,14 г.

Таким образом, размеры мелкой озерной нерестовой корюшки в промысловых уловах в Онежском озере за пятилетний период колебались у самок – от 8,9 до 11,3 см, у самцов – от 8,7 до 11,3 см, масса самок – от 3,8 до 7,9 г, самцов – от 3,9 до 8,5 г. Средние значения весовых показателей самок в уловах варьировали по годам от 5,8 до 8,2 г, самцов – от 5,5 до 6,7 г. Средние линейные показатели самок по годам более

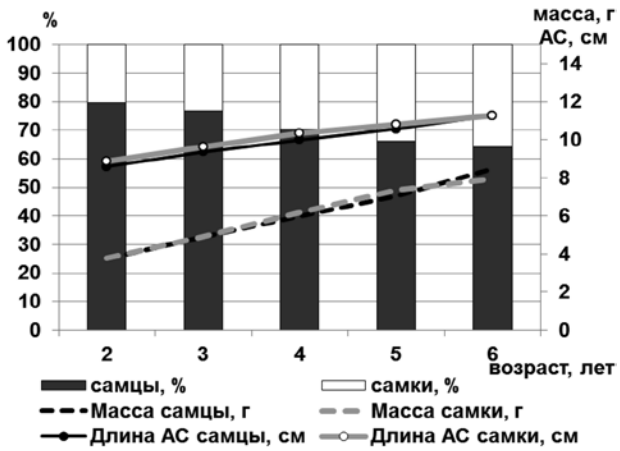

Рис. 4. Биологические показатели и половой состав половозрелой корюшки в промысловых уловах в Онежском озере

стабильны (10,3–10,6 см). Средняя длина самцов в уловах составляла 9,5–10,3 см.

В пробах встречались особи от 2 до 6 лет, все экземпляры двухгодовалой корюшки были половозрелыми. Модальной группой в основном выступали четырехгодовики, только в 2012 году – трехгодовики. Наибольшие приросты (линейные и весовые) у самок онежской корюшки наблюдаются на третьем и четвертом году жизни, у самцов – на третьем году. В целом в нерестовой части популяции корюшки доминировали самцы (71 %), соотношение особей разного пола в возрастных группах отличается. В группе двух- и трехгодовиков относительное число самцов в 3 раза и более выше численности самок, в модальной группе и старше число самок становится больше, что говорит о более высокой смертности самцов на протяжении их жизни.

ПРИМЕЧАНИЕ

[1] Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга в 1998–2006 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 210 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 272 с.
2. Калинкина Н. М., Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Чекрыжева Т. А., Рябинкин А. В., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Полякова Т. Н. Гидроэкологические исследования ИВПС на водоемах Карелии // Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований: материалы юбилейной конф., посвященной 15-летию ИВПС. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 273–294.
3. Кутузов А. М., Сергеева Т. И., Верещагин Ю. А. О коррелятивных связях корюшки и ряпушки Онежского озера со структурой и факторами среды // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Л., 1990. Вып. 316. С. 97–105.
4. Озера Карелии: Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
5. Сергеева Т. И., Барсова А. В. Рыбохозяйственное значение корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) Онежского озера в современных условиях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 97–100.

Barsova A. V., Karelian branch of the Federal State Scientific Establishment ‘‘Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries’’, (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sergeeva T. I., Karelian branch of the Federal State Scientific Establishment ‘‘Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries’’, (Petrozavodsk, Russian Federation)

COMMERCIAL CATCHES AND BIOLOGICAL PARAMETERS OF SMELT (*OSMERUS EPERLANUS* (L.)) OF LAKE ONEGA IN MODERN CONDITIONS

The 5 years (2012–2016) data on fishery catches of smelt from Lake Onega and their biological indicators are presented in the article. The catches in focus contained fish of 2–6 years old. The weight of the studied fish ranged from 4 to 8 gr. Its length varied from 8 to 11 cm, with the modal group of four years old. The spawning part of the smelt population was dominated by males. The highest cumulative gain (linear and weight indexes) in the females of Onega smelt was observed during the third and fourth year of their life; in males the highest growth gain was registered in their third year of life.

Key words: catch, sex composition, female, male, length AC, growth gain

REFERENCES

1. *Bioresursy Onezhskogo ozera* [Biological resources of lLake Onega]. Petrozavodsk, 2008. 272 p.
2. Kalinkina N. M., Timakova T. M., Kulikova T. P., Chekryzheva T. A., Ryabinkin A. V., Sarki M. T., Tekanova E. V., Polyakova T. N. IITS hydroecological studies on water bodies of Karelia [Gidroekologicheskie issledovaniya IVPS na vodoemakh Karelii]. *Vodnye resursy Evropeyskogo Severa Rossii: itogi i perspektivy issledovaniy: Materialy yubileynoy konferentsii, posvyashchennoy 15-letiyu IVPS*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2006. P. 273–294.
3. Kutuzov A. M., Sergeeva T. I., Vereshchagin Y. A. On correlative relationships of Lake Onega smelt and vendace with the structure and environmental factors [O korrelyativnykh svyazyakh koryushki i ryapushki Onezhskogo ozera so strukturoy i faktorami sredy]. *Sbornik nauchnykh trudov GosNIORKh*. Leningrad, 1990. Issue 316. P. 97–105.
4. *Ozera Karelii: Spravochnik* [Lakes of Karelia. The manual]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2013. 464 p.
5. Sergeeva T. I., Barsova A. V. The value of smelt fisheries (*Osmerus eperlanus* L.) from lake Onega in modern conditions [Rybokhozyaystvennoe znachenie koryushki (*Osmerus eperlanus* (L.)) Onezhskogo ozera v sovremennykh usloviyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 8 (161). P. 97–100.

Поступила в редакцию 11.07.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 98–105 **Общая биология** **2017**

УДК 581.6

ТАТЬЯНА ПАВЛОВНА ЛЕБЕДЕВА
старший хранитель гербария, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
tallo@list.ru

К МЕТОДИКЕ СБОРА ЭТНОБОТАНИЧЕСКИХ ДАННЫХ

В нашей стране роль растений в различных сферах традиционной культуры обычно относят к сфере интересов специалистов в области фольклористики и отчасти этнографии. Ботаники, обычно не владеющие методами этнографических исследований, редко обращаются к подобным вопросам. Предлагаемая методика основана на этнографических методах сбора полевых материалов и опробована во время бесед с информантами – представителями прибалтийско-финских народов европейской части России (карелы, вепсы, водь, ижора, а также российские сету), состоявшихся в период с 1996 по 2001 и с 2010 по 2015 год. В статье предложены варианты вопросов, которые могут быть заданы в рамках сбора этноботанических данных, а также схемы таблиц, предлагаемых для обработки и обобщения полученных данных.

Ключевые слова: этноботаника, применение растений, методика сбора этноботанических данных, прибалтийско-финские народы России

ВВЕДЕНИЕ

Подробное изучение специалистами-этноботаниками многообразия видов растений, которые использовало, а в некоторых случаях и в настоящее время использует в своем быту население Российской Федерации, началось около 200 лет назад и, по сравнению с западноевропейской традицией, насчитывающей несколько веков, достаточно молодо.

Жизнь и деятельность людей проходит в конкретной природной среде, оказывающей на них определенное влияние [4], и именно адаптивные свойства культуры позволяют человеческим сообществам не только защищаться от неблагоприятных воздействий природной среды, но и использовать ее ресурсы для своего существования[1]. В изучении таких адаптивных функций культуры состоит задача этнической экологии, одно из направлений которой – этноботаника – рассматривает связи человека с миром растений. Этноботаника междисциплинарна, находится на грани естественных и гуманитарных наук, объектом ее исследований является использование этносами как растительного покрова в целом, так и отдельных видов растений в различных сферах жизни человека [2]. Теснейшим образом этноботаника связана с наукой собственно ботанического цикла – ботаническим ресурсоведением[2], где одним из многочисленных способов выявления полезных растений служит изучение народного опыта применения тех или иных видов растений путем опроса местных жителей. Проведение же подобного опроса среди представителей определенных этнических групп позволяет говорить об этноботаническом характере исследования[3] [3].

В силу ряда причин, рассмотренных, в частности, в статье Р. А. Гресь [2], внимание этноботаников всего мира привлекают в основном этносы, сохранившие традиционный образ жизни или память о нем. Соответственно, этноботанических работ из стран с развитой экономикой довольно мало [18], [19]. Исследований по этноботанике СССР также не очень много, например, специально посвящена этому вопросу брошюра В. А. Петрова «Этноботаника Нагорного Карабаха»[4]. В дальнейшем специальные работы по этноботанике в СССР и странах СНГ почти не публиковались[5] вплоть до 1980-х годов[6] [1]. Несмотря на обширную литературу по этнографии прибалтийско-финских народов, упоминания об используемых ими растениях в этих работах встречаются нечасто[7] [8], [9], [10]. Как отмечают авторы статьи, посвященной пищевым растениям Эстонии [17], изложенные ими способы использования растений трудно сравнивать с таковыми у соседних народов по причине отсутствия соответствующего материала из соседних регионов (Россия, Финляндия).

Публикации западных специалистов по методике сбора этноботанических сведений, например, такие, как книга C. M. Cotton [16], в России почти неизвестны и не всегда доступны. Авторы же, изучающие вопросы этноботаники тех или иных регионов, народов, использования конкретных растений или отдельных сфер применения растительных материалов, как правило, почти не касаются методической стороны сбора информации [14], [15]. Исключение составляют лишь несколько публикаций по отдельным направлениям использования растений [11], [12]. Между тем, вследствие общего подъема интереса к традиционным культурам народов нашей страны, сбор этноботанических данных в России становится все более востребованным, и к автору настоящей

© Лебедева Т. П., 2017

работы обращаются ботаники, желающие попробовать свои силы на этом поприще. Необходимо помнить, что, поскольку потребности человека, носителем какой бы культуры он ни являлся, всегда сходны (это – производство и добывание продуктов питания, медицина, постройка жилищ, изготовление различных орудий, одежды и обуви, домашней утвари и средств транспорта, а также отправление религиозных и других обрядов), методы выявления набора растений, используемых той или иной культурой, похожи, а результаты различаются лишь деталями, определяемыми самой культурой. Поэтому специалист-этноботаник должен знать эту культуру не хуже ее носителей, что поможет как в ведении беседы с респондентами, так и в выявлении наиболее полного списка используемых растений. Выявление подобного списка – очень важный, но лишь первый шаг. Следующая задача – понимание места растений в картине мира или культуре изучаемого народа. На этом этапе необходимо подключать методы, используемые, в частности, такими науками, как лингвистика или фольклористика. Кроме того, современная этноботаника не ограничивается изучением только традиционных этносов, позволяя выявить взаимоотношения между растениями и современными народами – ведь отношения между людьми и растениями вечны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящей статье представляем методику сбора этноботанического материала на примере прибалтийско-финских народов [7] (вепсы, карелы, водь, ижора, а также этническая группа российских эстонцев-сету).

Перед началом опроса необходимо уточнять анкетные данные информанта: фамилию; имя; отчество; национальность, к которой он себя относит; год и место рождения; семейное положение; образование; срок проживания в местности, где ведется опрос (особенно это касается женщин, которые после замужества чаще меняют место жительства). Относительно использования личных данных респондентов: следует упомянуть, что общедоступной базы респондентов не создается, адреса и фамилии не обнародуются.

Во время проведения опроса необходимо также обращать внимание на то, какой язык информант считает родным и уровень владения им, если этот язык не русский. Для выделения информации, привнесенной из других культур, необходимо выяснить даты и места рождения родителей с целью уточнения, являются ли сообщаемые данные проявлением местной традиции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе детального знакомства с использованием видов растений в материальной и духовной культуре исследуемых народов у нас сложилась оригинальная программа сбора этноботанических сведений в экспедиционных выездах, основанная на сборнике вопросов для участников этнографических и археологических экспедиций [10].

Опубликованные в вышеупомянутом сборнике [10] серии вопросов, освещающие самые разные аспекты традиционной культуры, мало касаются установления конкретных видов используемых растений, в большинстве случаев фиксируется лишь факт их применения. Пожалуй, только в этнографии Коми вопросу использования растений традиционно уделяется большее внимание[8] [13], но и здесь авторы не указывают латинские названия растений, используемых в материальной и духовной культуре коми зырян и пермяков. Они ограничиваются лишь общепринятыми русскими названиями, что не всегда дает четкое представление, о каком именно виде идет речь в каждом конкретном случае (так, говоря о *Typha* sp., его могут называть и камышом, и тростником). В случае же ссылок на старые работы, где присутствуют устаревшие или местные названия растений, и вовсе может возникнуть номенклатурная путаница, требующая дальнейших уточнений (к примеру, Р. Ф. Никольская[9], говоря о съедобных корневищах «травы вахки», считает, что речь идет о *Menyanthes trifoliata*, тогда как по описанию внешнего вида и способа приготовления это растение больше похоже на *Calla palustris*, которая по-фински также называется vahka[10]).

Для более точного выявления вида используемого растения во время бесед мы предлагали респондентам книги, открытки и ботанические атласы[11] с рисунками и фотографиями растений, о применении которых они рассказывали (при наличии технических возможностей можно также пользоваться изображениями растений из Интернета). Параллельно мы просили собеседника сообщать местные названия растений, о которых шла речь, если таковые были ему известны. Когда было неясно, о каком именно растении идет речь, просили респондента показать его в природе, если это было возможно (в зависимости от сезона, наличия растения в природе, а также учитывая состояние здоровья респондента), либо в заготовках (сене). Ориентируясь только на русское либо местное название, можно ошибиться, поскольку одно и то же название может означать различные растения (например, лопухом в народе могут называть различные растения с крупными листьями), так же как и несколько названий могут относиться к одному виду (*Thymus serpyllum* могут называть и боровым перцем, и богородичной травой). Наш опыт показывает, что беседа с респондентами оказывается более продуктивной, если отталкиваться не от растения, а от его функции, то есть включать в вопрос не «для чего используют то или иное растение», а «из чего изготавливают конкретный предмет» или «какое

растение используют в обряде». Такой подход позволяет выявить большее число растений. Также хорошие результаты дает беседа с несколькими информантами сразу – в этом случае люди более спокойны, они коллективно находят ответы на поставленные вопросы.

Для сбора и обработки полевых данных мы использовали как личные наблюдения, так и предпочтительное в этнографии нестандартизированное, а чаще полустандартизированное интервью. Подробно их различия и особенности описаны в интернет-публикации В. А. Козьмина «Полевая этнография» [5]. Он пишет, что в отличие от стандартизированных вопросников, где количество, расположение и состав вопросов заранее определены и изменять их формулировку или порядок расположения нельзя, нестандартизированные вопросники включают только план интервью, позволяют провести опрос в естественной обстановке и, варьируя формулировку вопросов, получать более глубокие и разнообразные сведения. Компромиссом между ними являются полустандартизированные вопросники, представляющие собой своеобразный путеводитель по теме, в которую включен определенный круг вопросов, позволяющих вести целенаправленную беседу.

Мы собирали информацию по следующим 18 сферам применения растений в материальных и духовных культурах прибалтийско-финских народов:

Материальная культура:

– растения в питании – применение в пищу продуктов и органов растений (плоды, семена, подземные органы, листья, стебли, кора, соки, способы сохранения продуктов и предохранения их от порчи);
– применение растительных материалов для изготовления орудий земледелия (сохи, бороны, цепы) и способы сохранения урожая с помощью растений;
– применение растительных материалов для изготовления утвари для ухода за скотом, в качестве кормов, в народной ветеринарии (инвентарь для ухода за скотом и заготовки сена – рукояти вил, зубья и рукояти грабель, материалы для подстилки в хлеву, корма, растения, используемые для лечения домашних животных и птицы);
– применение растительных материалов в целях охоты (ловушки различных конструкций, луки, способы маскировки человеческого запаха у ловушек);
– применение растительных материалов в целях рыболовства (удилища, крючки, поплавки, грузила, заслоны, морды);
– применение растительных материалов в целях строительства (для жилых домов, надворных построек, колодезных срубов, временных жилищ, заборов, дверей, рам);
– применение растительных материалов для изготовления транспортных средств (волокуши, телеги, сани и другие средства транспорта с использованием конной тяги, лыжи разных конструкций, колесная смазка), а также мосты;
– применение растительных материалов для изготовления одежды и обуви и ухода за ними (пряжа, головные уборы, лапти, сапоги);
– применение растительных материалов для изготовления домашней утвари и предметов обихода (мебель, посуда, ложки, бондарные изделия, веревки);
– применение растительных материалов в промыслах и ремеслах (смолокурение, плетение из растительных материалов, резьба по дереву);
– применение растительных материалов в отоплении, освещении и для добывания огня (древесина, рекомендованная для дров, материалы для изготовления лучин, а также способы добывания огня трением);
– применение растительных материалов в народной (традиционно-устной) медицине (народная медицина – сумма всех знаний и практических методов (как объяснимых, так и необъяснимых на современном уровне), применяемых народом при диагностике, предотвращении и ликвидации нарушений физического и психического здоровья и опирающихся исключительно на практический опыт и наблюдения, передаваемые из поколения в поколение в устной и отчасти в зрительной форме;
– применение растительных материалов для изготовления музыкальных инструментов и игрушек.

Духовная культура:

Обряды домашнего цикла (родинно-крестинная, свадебная, похоронно-поминальная обрядность):

– применение растительных материалов в родинно-крестинной обрядности (использование растений в родовспоможении, в обрядах, совершаемых над беременной, роженицей и новорожденным, растения для очищения помещения после прошедших там родов);
– применение растительных материалов в свадебной обрядности (участие растений в обрядах сватовства, венчания, для оберега молодых);
– применение растительных материалов в похоронной обрядности (материалы для изготовления гроба и креста, растения как обереги для защиты умирающего и покойного, подготовка покойного к похоронам и транспортировка его к месту захоронения);
– использование растений в календарной обрядности и народном православии (языческо-православный синкретизм, появившийся

вследствие сохранения древних обычаев под оболочкой христианства; особенно ярко народное православие проявилось в обрядах крестьянского земледельческого календаря) (убирание домов и дворов ветвями и цветами к праздникам православного календаря, растения как христианские обереги);
– использование растений в различных обрядах, поверьях и практиках (примеры использования частей и органов растений для гаданий, приметы, связанные с растениями, вера в их апотропеические свойства (способность выполнять функцию оберега – термин, принятый в этнографии и фольклористике).

Мы не будем приводить все вопросы нашего интервью, ибо во время беседы мы можем корректировать ее содержание в зависимости от региона сбора информации, пола и информированности конкретного респондента, а также его готовности делиться своими знаниями. Часть вопросов может быть задана женщинам, часть – мужчинам. Интервьюер в ходе беседы принимает решение, какие именно вопросы следует задавать.

Продемонстрируем технику сбора данных на примере вопросов, касающихся двух сфер использования растений. Мы составляли эти вопросы, ориентируясь на реалии культуры прибалтийско-финских народов. При беседах с представителями других этносов как сами вопросы, так и их набор могут быть до известной степени изменены в каждом конкретном случае.

Пищевые растения

1. Какие дикорастущие растения или их продукты и органы использовали в пищу в прошлом, используют в настоящее время? В каком виде?

2. Что, где и в какое время собирали и собирают (плоды, цветки, надземная часть, подземные органы, кора, стебли, листья)? Как в прошлом, до появления сахара, уксуса, соли сохраняли плоды, листья, подземные органы?

3. Что использовали или используют:
– для приготовления салатов (если конкретная традиционная культура знала салаты);
– для заправки супов (если конкретная традиционная культура знала супы);
– как добавки к различным мясным, рыбным овощным блюдам;
– как заменители чая;
– как добавки в другие напитки (алкогольные и безалкогольные)? Для чего?

4. Пили (пьют) ли соки? Какие? Делали ли что-либо из них или на их основе?

5. Ароматизируют ли в настоящее время заготовки (варенья, соленья, маринады) и чем?

6. Что ели (едят) как лакомство?

7. Пользуются ли какими-либо приправами из дикорастущих растений? Для чего?

8. Что следует делать, чтобы продукты дольше не портились, можно ли сохранять их свежими с помощью растений?

9. Есть ли растения, которые могут собирать только женщины? Только мужчины? Только дети?

Растения в строительстве и обиходе

1. Выбор строительного материала.

а) из каких растительных материалов строили или изготавливали:
– жилые постройки и их фрагменты (фундамент, сруб, двери, рамы, крыша (солома, дранка), дверные ручки, подоконники);
– как предохраняли постройки от гниения?
– из древесины каких растений строили хозяйственные (надворные) постройки (хлев, сарай);
– из древесины каких растений строили колодезные срубы, вороты (на это обычно обращают особое внимание, ибо некоторые сорта древесины способны сообщать воде неприятный вкус или запах, делая ее мало пригодной для питья)?
– из древесины каких растений изготавливали заборы; какие типы заборов были известны в данной культуре; каково было их назначение?

б) попросить назвать лучшее время для заготовки строительного материала. Почему заготавливать следует именно в это время? Уточнить особенности технологии заготовки (в некоторых местностях заготовку материалов для строительства начинают с осени, когда с бревен снимают кору и оставляют на год, в других стволы сушат с весны до осени срубленными).

2. Чем и как конопатили или конопатят сруб? Существовали ли для этого специальные инструменты из растительных материалов?

3. Можно ли с помощью растений определить место для будущего колодца?

4. Древесиной каких растений лучше всего топить зимой? Летом? Почему?

5. Из чего и как строили временные жилые сооружения охотников, рыболовов, промысловиков (шалаши, заслоны)?

6. Есть ли древесина, которой топить нельзя или нежелательно? Почему?

7. Из древесины каких растений получались лучшие лучины?

8. Пользовались ли для освещения растительными маслами? Какими?

9. Пользовались ли растительными маслами, получаемыми из дикорастущих растений?

10. Была ли известна деревянная мебель? Какая? Из древесины каких растений ее изготавливали (стол, лавки, скамьи, кровати, посудницы, сундуки)?

11. Из каких еще материалов изготавливали мебель? Какую?

12. Какой материал использовался для изготовления детской люльки (стенки, днище, очеп)? Почему? (С этими материалами могут быть связаны представления об апотропеических свойствах растений.)

13. Была ли известна деревянная посуда? Какая? Из древесины каких растений ее изготавливали (миски, ложки, ступы, корытца)? Были ли какие-либо особенности ее применения?

14. Из каких материалов плетут? Что именно из чего плетут (корзины, туеса, кошели)? (Нередко в определенной местности работало несколько мастеров, каждый из которых пользовался только одним материалом (корни, лоза, щепа, береста). До некоторой степени изделия дублировали функции друг друга.)

15. Из древесины, ветвей, корней каких растений делали бондарные изделия (бочки, ушаты) (стенки, днища, ободы)? Для чего использовали бондарную утварь? Были ли какие-либо особенности ее применения? (По сообщению наших собеседников, некоторые сорта древесины плохо переносят кислую среду и непригодны для хранения продуктов, содержащих кислоты.)

16. Из древесины каких растений изготавливали деревянные жернова?

17. Чем набивали матрасы? Клали ли какие-либо растения вокруг спальных мест? Для чего? (Жгучие растения могли раскладывать вокруг матрасов для предохранения от некоторых насекомых, если спали на полу.)

18. В чем стирали, мылись до повсеместного распространения мыла?

19. Как бороться с разнообразными животными – спутниками человека, кровососущими насекомыми и другими вредными животными (крысы, мыши, клопы, тараканы, блохи, мухи, комары и т. д.)? Как с помощью растений можно унять зуд от укусов насекомых?

20. Какие народные музыкальные инструменты из дерева или с деревянными частями известны? Из какой древесины их делали? Почему именно из этого?

Похоронная обрядность

1. Кто, как и на чем обмывал покойного?

2. Из каких растительных материалов традиционно изготавливали гроб? Делали ли кому-то гробы из цельной колоды? Из какого дерева? Кому? Почему? (Гробы могли быть долблеными, дощатыми, а в некоторых местностях и плетеными.)

3. Что делали со стружками от древесины для гроба?

4. Из чего делали подстилку в гроб? Чем набивали погребальную подушку?

5. Хоронили ли без гроба? Кого? Почему? Как? (Покойного, к примеру, могли оборачивать берестой.)

6. Можно ли сажать на могиле деревья и другие растения? Какие? Почему?

7. Как относились к растениям, самостоятельно выросшим на могиле?

8. Стелили ли ветви в доме умершего? Какие? Для чего?

9. Бросают (бросали) ли ветви по дороге на кладбище? Какие? Для чего?

10. Кладут ли ветви под гроб на пути к кладбищу? Какие? Для чего?

11. Чем бросают в могилу первую порцию земли? (Иногда для этого используют щепку.)

12. Из чего делают крест и (или) другие надмогильные постройки (срубы и др.)?

Следует отметить, что в процессе сбора и обработки данных мы обращаем внимание на следующие используемые органы и продукты, получаемые из растений: растение целиком; органы и части растений – подземные органы, надземная часть, ствол или стебель, кора и береста, ветви и побеги, листья, почки, цветки и соцветия, плоды и соплодия, а также шишки, семена и споры; продукты, получаемые из растений: древесина и волокна, продукты сгорания различных частей растений (уголь, зола, дым), соки подземных органов, соки надземной части и плодов, смолы, деготь.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При обработке и обобщении данных, полученных при опросах, мы располагали их в двух таблицах (табл. 1, 2), которые для наглядности приводим в виде схем.

Табл. 1 фиксирует лишь факт применения-неприменения того или иного растения в конкретных местностях в соответствии с перечисленными выше рубриками. Табл. 2 представляет материал более дробно и поясняет, об использовании каких именно органов и продуктов растений в тех или иных сферах своей жизни знают или помнят современные представители исследуемых этносов в тех населенных пунктах или регионах, где они проживают компактно в настоящее время или проживали в прошлом.

Удобство подобных таблиц состоит, в частности, в том, что они в достаточно компактной и наглядной форме позволяют учесть сколь угодно большое число народов и территорий сбора информации, независимо от того, получена она в полевых условиях или из литературы, а также выделить любые части этих таблиц для последующего анализа.

Таблица 1

Использование растений исследуемыми народами

Народы	Растения в питании	Растения в строительстве	Растения для изготовления утвари	Растения в похоронных обрядах
Pinus sylvestris				
Вепсы	✓	✓	✓	
Ижора		✓	✓	
Betula ssp.				
Вепсы		✓		✓

Таблица 2

Использование органов и продуктов растений с уточнением районов сбора информации

Народы и рубрики	Растения в питании	Растения в строительстве	Растения для изготовления утвари	Растения в похоронных обрядах
***Pinus sylvestris*, ветви**				
Вепсы			д. Дубровка Лодейнопольского р-на; с. Ошта Вытегорского р-на	
Ижора			пос. Вистино Кингиссепского р-на	
***Pinus sylvestris*, хвоя**				
Вепсы	с. Ошта Вытегорского р-на			
Betula ssp.				
Вепсы		д. Дубровка Лодейнопольского р-на; с. Ошта Вытегорского р-на		д. Дубровка Лодейнопольского р-на
***Betula ssp.*, уголь**				
Вепсы				д. Дубровка Лодейнопольского р-на

Следует заметить, что набор и содержание вопросов может в определенной степени изменяться с учетом особенностей каждой культуры, а также готовности конкретного респондента к беседе. Так, в регионах с жарким климатом и большим количеством солнечных дней можно, к примеру, задать вопрос о том, какие виды местных древесных растений чаще сажают во дворе или центре селения для получения тени. В регионах и культурах, где существует традиция изготовления алкогольных напитков из плодов дикорастущих растений, стоит уточнить, какой степени зрелости население предпочитает для этой цели, какие плоды, по мнению респондентов, не годятся. В северных же регионах, где в силу как традиций, так и природных условий население, реже используя растения, отдает предпочтение материалам животного происхождения, этот список, разумеется, следует сократить.

Представленная методика создана нами для сбора этноботанических данных на основе этнографических описаний народов и является полностью оригинальной. Относительно территории нашего исследования подобных работ немного. Среди них работы П. С. Ефименко[12] по русскому населению Архангельской губернии и Н. А. Иваницкого[13] по русскому населению Вологодской губернии. В этих работах, что очень важно, есть латинские названия растений. В основном же публикации содержат либо единичные сведения об использовании растений, либо не содержат их совсем. Нередко трудно, а то и вовсе невозможно понять, о каком растении идет речь, если автор приводит старое местное название. Специалисты по фольклору дают используемые в обрядах и во время праздников растения, но часто также без указания их латинских названий, что затрудняет их идентификацию, особенно если речь идет о травянистых видах растений.

Территория Севера и Северо-Запада европейской части России в этноботаническом плане изучена недостаточно полно, в этнографических же публикациях сведения об использовании конкретных растений встречаются не часто. В настоящей работе предложена методика сбора этноботанических материалов, ориентированная на ботаников, желающих попробовать свои силы в этой области, для которых методологические работы по этноботанике, разработанные западными специалистами, не всегда доступны.

ПРИМЕЧАНИЯ

[1] Бромлей Ю. В. Современные проблемы этнологии: (очерки теории и истории). М.: Наука, 1981. С. 246.

[2] Фёдоров Ал. А. Ботаническое ресурсоведение как наука и его положение в системе научных знаний // Растительные ресурсы. 1966. Т. 2. Вып. 2. С. 165–181.

[3] Сахобиддинов С. С. Значение народного опыта при изучении полезных растений // Научная сессия АН Уз ССР 9–14 июня 1947 г.: Материалы Акад. наук УзССР / Ред. Х. М. Абдуллаев, Т. А. Сарымсаков. Ташкент: Ташкентская типография № 1, 1947. С. 207–213.

[4] Петров В. А. Этноботаника Нагорного Карабаха. Баку: АзФАН, 1940. 168 с.

[5] Синицын Г. С. К употреблению лекарственных растений в народной медицине и ветеринарии Западного Тянь-Шаня // Вестник АН Каз ССР. 1959. № 4 (169). С. 95–100.

[6] Саидов М. К. Дикорастущие пищевые растения центрального Таджикистана: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Душанбе, 1988. 20 с.

[7] Винокурова И. Ю. Календарные обычаи, обряды и праздники вепсов (конец XIX – начало XX века). СПб.: Наука, 1994. 125 с.

[8] Белицер В. Н. Очерки по этнографии народов коми. XIX – начало XX в. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1958. 394 с.; Ильина И. В. Народная медицина коми. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1997. 118 с.

[9] Никольская Р. Ф. Пища и кухонная утварь // Материальная культура и декоративно-прикладное искусство сегозерских карел: Сборник статей. Л.: Наука, 1981. С. 138–148.
[10] Меркулова В. А. Очерки по русской народной номенклатуре растений: Травы. Ягоды. Грибы. М.: Наука, 1967. С. 37–38.
[11] Атлас дикорастущих растений Ленинградской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 664 с.
[12] Ефименко П. С. Материалы по этнографии русского населения Архангельской губернии. Ч. 1. Описание внешнего и внутреннего быта // Труды этнографического отдела Общества любителей естествознания антропологии и этнографии. 1878. Т. 30. Кн. 5. Вып. 1. С. 1–224.
[13] Иваницкий Н. А. Материалы по этнографии Вологодской губернии // Сборник сведений для изучения быта крестьянского населения России / Под ред. Н. Харузина. 1890. Вып. 2. С. 1–234.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акобиршоева А. А. Некоторые особенности использования лекарственных растений местным населением Рушанского района (Таджикистан) // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. Вып. 1. С. 122–125.
2. Гресь Р. А. Этноботаника: отечественная и зарубежная парадигмы, направления и перспективы развития // Научный альманах. Науки о земле. 2017. № 1–3 (27). С. 317–327.
3. Камелин Р. В. Великая селекция зари человечества. (Этноботанические этюды). Барнаул: Азбука, 2005. 128 с.
4. Козлов В. И. Многоаспектность этнической экологии // Этноэкологические исследования: Сб. статей к 80-летию со дня рождения В. И. Козлова. М.: Старый сад, 2004. С. 7–35.
5. Козьмин В. А. Полевая этнография [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://refdb.ru/look/2515819-pall.html (дата обращения 16.10.2017).
6. Конаков Н. Д. Коми охотники и рыболовы во второй половине XIX – начале XX века: Культура промыслового населения таежной зоны Европейского Северо-Востока. М.: Наука, 1983. 248 с.
7. Лебедева Т. П. Материалы по этноботанике финно-угорского населения востока Ленинградской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. 1999. Вып. 1 (№ 3). С. 48–50.
8. Логинов К. К. Деревья и кустарники в традиционных поверьях русских Карелии. Вепсы, карелы и русские Карелии и сопредельных областей: Исследования и материалы к комплексному описанию этносов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. С. 175–186.
9. Пашкова Т. В. О наименованиях и народных способах лечения кожных заболеваний у карел (на примере фурункулов) // Вестник Рязанского государственного университета им. С. А. Есенина. 2016. Вып. 52. № 3. С. 32–37.
10. Пашкова Т. В. Рациональные и иррациональные способы лечения грыжи у карелов // Научно-практический электронный журнал Аллея Науки. 2017. № 14 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://alley-science.ru/ (дата обращения 09.09.2017).
11. Хайретдинов С. С. Об использовании дикорастущих растений в первой трети XX века жителями Белорецкого района в охоте, рыболовстве и пчеловодстве // Вестник Башкирского университета. 2011. Т. 16. № 2. С. 364–368.
12. Хайретдинов С. С. Использование дикорастущих пищевых растений в Белорецком районе Республики Башкортостан в первой половине XX века // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48. Вып. 3. С. 443–452.
13. Шарапов В. Э. Ель, сосна и береза в традиционном мировоззрении коми // Труды ИЯЛИ Коми научного центра УрО РАН. 1993. Вып. 57. С. 126–145.
14. Al-Qura'n S. Ethnobotany of folk medicinal aquatic plants in Jordan // The Botancal Review. 2007. Vol. 73. № 1. P. 51–65.
15. Bennett B. C. Plants and people of the Amazonian rainforests: the role of ethnobotany in sustainable development // BioScience. 1992. Vol. 42. P. 599–607.
16. Cotton C. M. Ethnobotany: principles and applications. Wiley and Sons, Ltd., England, 1996. 428 p.
17. Kalle R., Sôukand R. Historical ethnobotancal review of wild edible plants of Estonia (1770s–1960s) // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2012. Vol. 81. № 4. P. 271–281.
18. Łuczaj Ł. Ethnobotanical review of wild edible plants of Slovakia // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2012. Vol. 81. № 4. P. 245–255.
19. Pieron A., Cianfaglione K., Nedelcheva A., Hajdari A., Mustafa B., Quave C. L. Resilience at the border: traditional botanical knowledge among Macedonians and Albanians living in Gollobordo, Eastern Albania // Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 2014. Vol. 10. № 31. P. 2–31. Available at: http://www.ethnobiomed.com/content/10/1/31 (accessed 16.11.2017).

Lebedeva T. P., Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, Russian Federation)

ON THE METHOD OF ETHNOBOTANICAL DATA COLLECTION

In our country, the role of plants in different areas of traditional culture is usually studied by the folklore specialists and, to some extent, by the experts in Ethnography. The plant biologists, who usually don't employ methods of ethnographic research in their studies, rarely pay attention to this issue. In this paper we present our method of ethnobotanical materials' collection. The methods were tested and discussed with the representatives of the Baltic-Finnish peoples of the European part of Russia (Karelians, Veps, VOD, Izhora and Russian Seth). The meetings were held during the following periods: from 1996 to 2001 and from 2010 to 2015. A set of possible questions to be asked within the framework of data collection method and a scheme of tables for data processing and analysis are provided.

Key words: ethnobotany, the use of plants, methods of ethnobotanical data collection, the Baltic-Finnish peoples of Russia

REFERENCES

1. A k o b i r s h o e v a A. A. Some features of the use of medicinal plants by the local population of the Russian district (Tajikistan) [Nekotorye ostobennosti ispol'zovaniya lekarstvennykh rasteniy mestnym naseleniem Rushanskogo rayona (Tadzhikistan)]. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2009. Vol. 45. Issue 1. P. 122–125.
2. G r e s ' R. A. Ethnobotany: domestic and foreign paradigms, trends and prospects of development [Etnobotanika: otechestvennaya i zarubezhnaya paradigmy, napravleniya i perspektivy razvitiya]. *Nauchnyy al'manakh. Nauki o zemle* [The scientific almanac. Earth science]. 2017. № 1–3 (27). P. 317–327.
3. K a m e l i n R. V. *Velikaya selektsiya zari chelovechestva (Etnobotanicheskie etyudy)* [The great selection of the dawn of mankind. (Ethnobotanical studies)]. Barnaul, Azbuka Publ., 2005. 128 p.
4. K o z l o v V. I. The multi-dimensionality of ethnic ecology [Mnogoaspektnost' etnicheskoy ekologii]. *Etnoekologicheskie issledovaniya: Sbornik statey k 80-letiya so dnya rozhdeniya V. I. Kozlova.* Moscow, Staryy sad Publ., 2004. P. 7–35.
5. K o z m i n V. A. *Polevaya etnografiya* [Field Ethnography]. Available at: http://refdb.ru/look/2515819-pall.html (accessed 16.10.2017).
6. K o n a k o v N. D. *Komi okhotniki i rybolovy vo vtoroy polovine XIX – nachale XX veka: Kul'tura promyslovogo naseleniya taezhnoy zony Evropeyskogo Severo-Vostoka* [Komi hunters and fishermen during the second half of the XIX – early XX century: Culture of the fishing population of the taiga zone of the European North-East]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 248 p.
7. L e b e d e v a T. P. Materials on the ethnobotany of the Finno-Ugric population of the East of the Leningrad Region [Materialy po etnobotanike finno-ugorskogo naseleniya vostoka Leningradskoy oblasti]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta*. 1999. Ser. 3. Issue 1 (№ 3). P. 48–50.
8. L o g i n o v K. K. *Derev'ya i kustarniki v traditsionnykh pover'yakh russkikh Karelii. Vepsy, karely i russkie Karelii i sopredel'nykh oblastey: issledovaniya i materialy k kompleksnomu opisaniyu etnosov* [Trees and shrubs in traditional beliefs of the Russian people from Karelia. The Veps, the Karelians and the Russians from Karelia and adjacent areas: studies and materials for a comprehensive description of the ethnic groups]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2016. P. 175–186.
9. P a s h k o v a T. V. On the names and people's ways of treatment of skin diseases in Karelians (for example, boils) [O naimenovaniyakh i narodnykh sposobakh lecheniya kozhnykh zabolevaniy u karel (na primere furunkulov)]. *Vestnik Ryazanskogo gosudarstvennogo universiteta im. S. A. Esenina*. 2016. Issue 52. № 3. C. 32–37.
10. P a s h k o v a T. V. Rational and irrational methods of treating hernias in Karelia. *Scientific and practical electronic journal of Alley-science*. 2017. № 14. Available at: http://alley-science.ru/ (accessed 09.09.2017).
11. K h a i r e t d i n o v S. S. On the wild plants' use in the first third of the XX century by the inhabitants of Beloretskiy district during hunting, fishing and beekeeping [Ob ispol'zovanii dikorastushchikh rasteniy v pervoy treti XX veka zhitelyami Beloretskogo rayona v okhote, rybolovstve i pchelovodstve]. *Vestnik Bashkirskogo universiteta*. 2011. Vol. 16. № 2. P. 364–368.
12. K h a i r e t d i n o v S. S. The use of wild food plants in the Beloretsk district of Bashkortostan Republic in the first half of the twentieth century [Ispol'zovanie dikorastushchikh pishchevykh rasteniy v Beloretskom rayone Respubliki Bashkortostan v pervoy polovine XX veka]. *Rastitel'nye resursy*. 2012. Vol. 48. Issue 3. P. 443–452.
13. S h a r a p o v V. Je. Spruce, pine and birch in the traditional worldview of Komi [El', sosna i bereza v traditsionnom mirovozzrenii komi]. *Trudy IYaLI Komi nauchnogo tsentra UrO RAN* [Works IYLI Komi science center]. 1993. Vol. 57. P. 126–145.
14. A l - Q u r a ' n S. Ethnobotany of folk medicinal aquatic plants in Jordan // The Botancal Review. 2007. Vol. 73. № 1. P. 51–65.
15. B e n n e t t B. C. Plants and people of the Amazonian rainforests: the role of ethnobotany in sustainable development // BioScience. 1992. Vol. 42. P. 599–607.
16. C o t t o n C. M. Ethnobotany: principles and applications. Wiley and Sons, Ltd., England, 1996. 428 p.
17. K a l l e R., S ô u k a n d R. Historical ethnobotancal review of wild edible plants of Estonia (1770s–1960s) // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2012. Vol. 81. № 4. P. 271–281.
18. Ł u c z a j Ł. Ethnobotanical review of wild edible plants of Slovakia // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2012. Vol. 81. № 4. P. 245–255.
19. P i e r o n A., C i a n f a g l i o n e K., N e d e l c h e v a A., H a j d a r i A., M u s t a f a B., Q u a v e C. L. Resilience at the border: traditional botanical knowledge among Macedonians and Albanians living in Gollobordo, Eastern Albania // Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 2014. Vol. 10. № 31. P. 2–31. Available at: http://www.ethnobiomed.com/content/10/1/31 (accessed 16.11.2017).

Поступила в редакцию 27.10.2017

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 8 (169). С. 106–114 **Физико-химическая биология** **2017**

УДК 57.045

ГАЛИНА ЭДУАРДОВНА ЗДОРОВЕННОВА
кандидат географических наук, заведующий лабораторией гидрофизики, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
zdorovennova@gmail.com

РОМАН ЭДУАРДОВИЧ ЗДОРОВЕННОВ
кандидат географических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидрофизики, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
romga74@gmail.com

НИКОЛАЙ ИННОКЕНТЬЕВИЧ ПАЛЬШИН
кандидат географических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидрофизики, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
npalshin@mail.ru

АРКАДИЙ ЮРЬЕВИЧ ТЕРЖЕВИК
кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории гидрофизики, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
ark1948@list.ru

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ И РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА В МЕЛКОВОДНОМ ОЗЕРЕ НА ФОНЕ ПОГОДНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ*

Рассматриваются особенности динамики температуры воды и растворенного кислорода в мелководном озере в течение трех последовательных лет с заметно отличающимися погодными условиями. Показано, что погодные условия конкретного года определяют продолжительность ледостава, биологического лета, летней стратификации, а также интенсивность теплообменных процессов с донными отложениями, скорость поглощения кислорода в придонных слоях водоема. Межгодовая изменчивость продолжительности биологического лета достигает месяца и обусловлена высокой вариабельностью дат его начала. Показано, что на фоне холодных осенних и весенних месяцев длительность ледостава увеличивается, при этом придонная аноксия существует до полугода, а общее уменьшение содержания растворенного кислорода в озере в течение зимы превышает 50 %, что может привести к катастрофическим последствиям для рыбного сообщества. Промежуточный взлом ледового покрова в начале зимы на фоне нетипично продолжительной теплой погоды, напротив, оказывает положительное влияние на кислородный режим озера зимой, уменьшая общее потребление кислорода до 30 % и снижая выраженность придонной аноксии. Аномально теплая погода конца зимы и начала весны может спровоцировать раннее развитие подледной конвекции и формирование прямой стратификации под ледяным покровом, а ее усиление после взлома льда на фоне теплой маловетреной погоды может заметно ухудшить кислородные условия в придонных слоях озера летом. Летняя аноксия выражена заметно слабее зимней; максимальное развитие получает при длительной стратификации водной толщи.

Ключевые слова: мелководное озеро, период ледостава, погодные условия, температура воды, биологическое лето, растворенный кислород, аноксия

ВВЕДЕНИЕ

Мелководные озера умеренной зоны северного полушария ввиду их относительно малой термической инерции испытывают значительные изменения в термическом и ледовом режимах и условиях перемешивания на фоне меняющегося климатического воздействия [8], [19]. Эти изменения определяют продолжительность биологического лета (периода с температурой поверхности воды озер выше 10 °C) [7], жизненные циклы гидробионтов [3], рыбопродуктивность [4], [21], а также влияют на химико-биологические процессы в период ледостава, в том числе на кислородный режим [9], [20], что делает озерные экосистемы потенциально уязвимыми. Растворенный кислород (РК) является одним из важнейших

© Здоровеннова Г. Э., Здоровеннов Р. Э., Пальшин Н. И., Тержевик А. Ю., 2017

параметров, определяющих функционирование озерных экосистем, особенно в период ледостава, когда увеличивается риск развития придонной аноксии и массовой гибели рыб [12], [18]. Чувствительность рыб к недостатку кислорода широко варьирует от вида к виду, а также зависит от температуры воды, однако при концентрации РК менее 1–1,3 мг/л (насыщение 7–10 %) зимой и 1–2,5 мг/л (насыщение 15–25 %) летом для большинства видов рыб наступает предел функционирования компенсаторных механизмов дыхательной системы [2]. Большое влияние на содержание РК и его изменения во времени и пространстве оказывают физические факторы, связанные с обменом на границах раздела вода – атмосфера, вода – дно и процессами переноса внутри водной толщи. Так, наибольшие абсолютные значения РК в озерах наблюдаются в период осенне-зимнего охлаждения, поскольку его растворимость увеличивается при понижении температуры воды [5]. В периоды интенсивного весеннего и осеннего перемешивания распределение РК в озерах относительно однородно, а летом и зимой при устойчивой термической стратификации в придонных слоях мелководных озер наблюдается его дефицит, формирующийся, главным образом, за счет диффузии в донные отложения и бактериального потребления при разложении органического вещества [15], [16]. Летняя аноксия хорошо выражена в высокопродуктивных димиктических озерах, в то время как в полимиктических если и формируется, то существует относительно недолго в силу квазипериодического ветрового перемешивания [10], [22]. Явление зимней аноксии наиболее опасно для озер, длительно покрытых льдом [13]. Зимой в мелководных озерах температура придонных слоев глубоководных котловин повышается вследствие теплообмена с донными отложениями, что увеличивает бактериальную активность и способствует формированию выраженной аноксии [11]. Исследования термического и кислородного режимов водоема, продолжительности периодов аноксии и биологического лета необходимы для оценки условий обитания гидробионтов в течение года. Целью этой работы было изучение термического и кислородного режимов небольшого мелководного озера таежной зоны Фенноскандии на фоне различных погодных условий. Температура и растворенный кислород являются важнейшими параметрами, определяющими качество жизни гидробионтов, их жизненные циклы, и понимание того, как климатические изменения могут влиять на термический и кислородный режимы озер, помогут улучшить управление биологическими ресурсами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Термический и кислородный режимы небольшого (площадь зеркала 10,4 км^2, объем вод ~5,5·10^7 м^3, средняя глубина 5,3 м, максимальная 13,4 м) малопроточного мезотрофного оз. Вендюрское (юг Карелии) были изучены по данным измерений температуры и РК в течение трех последовательных лет, заметно отличающихся по погодным условиям. Использовались данные косы, установленной в центральной глубоководной части озера и оснащенной температурными и кислородными датчиками производства RBR Ltd. (Канада) (точность и разрешающая способность по температуре ± 0,002 °C и < 0,00005 °C, по кислороду ± 1 % соответственно). Коса находится в озере круглогодично, начиная с июля 2007 года до настоящего времени, за исключением нескольких суток в июне и октябре, когда она извлекается из озера для снятия данных и замены элементов питания в датчиках. Расстояние между датчиками на косе в водной толще составляет 0,5–1,5 м, в придонных слоях – 2–5 см, интервал измерений – одна минута. В работе использовались данные косы за период с октября 2014 года по октябрь 2017 года. По данным температурных датчиков косы были определены даты начала и окончания ледостава, начала весенней подледной конвекции, летней стратификации, продолжительность биологического лета. Анализ данных кислородных датчиков позволил определить момент начала придонной аноксии (концентрация РК в придонном слое менее 1 мг/л [17]) и максимальную толщину анаэробной зоны к концу ледостава и на этапе летней стратификации. Было проанализировано поглощение РК в озере в течение зимы на основании оценок отношения C_t/C_0, где C_t и C_0 – концентрация кислорода в текущий момент времени и в первый день ледостава, мг/л.

Оценки интегральной скорости потребления РК для зимних месяцев исследуемых лет были получены в соответствии с подходом, изложенным в работе [5]:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\gamma C,$$

где C – концентрация РК, мг/л; γ – интегральная скорость потребления РК, с$^{-1}$; t – время, с. Это уравнение имеет аналитическое решение:

$$C_t = C_0 e^{-\gamma t}.$$

Для оценки потока тепла на границе с донными отложениями использовались данные придонной платформы, установленной в центральной части озера в 50 м от косы и оснащенной 10 температурными датчиками RBR, смещенными друг относительно друга на 2 см. Часть датчиков при постановке платформы в озеро попадает в верхний слой донных отложений, часть остается в придонной воде. В предположении, что в верхнем слое донных отложений теплоперенос является молекулярным, поток тепла из донных отложений в воду Q_S (Вт/м^2) может быть оценен

по данным датчиков, находящихся в иле, с использованием широко известного градиентного метода:

$$Q_S = -\lambda \frac{\partial T}{\partial z},$$

где T – температура, °С; z – вертикальная координата, м; λ – коэффициент теплопроводности донных отложений, Вт/м·°С. Значения коэффициента теплопроводности грунтов центральной части оз. Вендюрское (λ = 0,62 Вт/м·°С) были получены из работы [14].

Анализ метеорологического воздействия на озеро выполнялся по данным метеостанции «Петрозаводск», полученным на сайте http://rp5.ru.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Погодные условия изученных лет существенно отличались; в частности, осень и первый месяц зимы в 2015 году были наиболее теплыми, а в 2016 году – наиболее холодными за изученный период (табл. 1). Во всех рассматриваемых зимних сезонах месяцы с декабря по март, за исключением января 2016 года, были заметно теплее климатической нормы. В 2015 и 2016 годах апрель, май и июнь были теплее нормы, а в 2017 году – холоднее. Июль 2016 года был наиболее теплым за исследованный период, а июль 2015 – наиболее холодным. Указанные погодные различия определили существенную разницу в датах наступления, окончания и продолжительности ледостава, летней стратификации, биологического лета (табл. 2) и сказались на кислородном режиме озера как в период ледостава, так и в период открытой воды.

Термический режим. В 2014 году сплошной лед образовался 21–22 ноября (см. табл. 2) при температуре водной толщи в центральной части озера 0,1 ºС, а на границе с донными отложениями 0,8 ºС.

В 2015 и 2016 годах сплошной лед образовался 16 и 6 ноября соответственно, при температуре водной толщи около 1,8 ºС, на границе с донными отложениями 2,1–2,7 ºС. Однако осенью 2015 года через 11 суток после начала ледостава (27 ноября) на фоне теплой ветреной погоды лед был взломан; в период до 11 декабря водная толща озера и верхний слой донных отложений активно выхолаживались, и вновь озеро замерзло лишь 12 декабря при температуре водного столба 0,4 ºС и 0,9 ºС на границе с донными отложениями. Взлом льда происходил в первых числах мая в 2015 и 2016 годах и лишь в конце второй декады мая в 2017 году. Таким образом, продолжительность ледостава не превышала 160 суток в первую и вторую зимы и была на месяц больше в третью зиму наблюдений (см. табл. 2). Совместный анализ данных метеостанции «Пет-

Таблица 1

Среднемесячная приземная температура воздуха (°С) в период с октября 2014 года по октябрь 2017 года и ее отклонения от климатической нормы за период 1961–1990 годов (значения в скобках) по метеостанции «Петрозаводск»

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
2014										2,0 (–1,3)	–1,3 (1,2)	–4,3 (3,3)
2015	–7,1 (4,3)	–2,7 (7,1)	0,7 (5,1)	2,2 (0,7)	10,4 (2,0)	14,2 (0,7)	14,3 (–1,8)	15,5 (1,5)	11,8 (3,0)	3,5 (0,2)	0,1 (2,6)	–1,7 (5,9)
2016	–14,9 (–3,5)	–2,3 (7,5)	–1,2 (3,2)	3,5 (2,0)	12,7 (4,3)	14,2 (0,7)	18,5 (2,4)	15,3 (1,3)	10,0 (1,2)	2,8 (–0,5)	–4,3 (–1,8)	–4,4 (3,2)
2017	–7,3 (4,1)	–7,5 (2,3)	–1,0 (3,4)	0,2 (–1,3)	5,0 (–3,4)	11,7 (–1,8)	15,5 (–0,6)	15,9 (1,9)	9,8 (1,0)			

Таблица 2

Сроки наступления и продолжительность в сутках ледостава, придонной аноксии зимой ($А_{зима}$) и летом ($А_{лето}$), биологического лета (БЛ), а также максимальная толщина придонной анаэробной зоны зимой ($ПАЗ_{зима}$) и летом ($ПАЗ_{лето}$) на оз. Вендюрское в разные годы

Сезон	Ледостав	$А_{зима}$	$ПАЗ_{зима}$, м	БЛ	$А_{лето}$	$ПАЗ_{лето}$, м
2014─2015	21.11.2014–30.04.2015 160 сут.	6.12, 145 сут.	1,3	23.05–05.10.2015 134 сут.	24.07, 21 сут.	0,2
2015─2016	16.11–27.11.2015, 10 сут. 12.12.2015–4.05.2016, 144 сут.	4.01, 110 сут.	0,9	09–05–04.10.2016 148 сут.	7.07, 49 сут.	1,1
2016─2017	6.11.2016–18.05.2017, 193 сут.	20.11, 180 сут.	2,5	06.06.2017–03.10.2017 119 сут.	20.07, 22 сут.	0,75

розаводск» и ледовых явлений озера Вендюрское за 1994–2017 годы показал, что в годы, когда среднемесячные температуры и ноября, и апреля были заметно ниже климатической нормы, на озере наблюдался наиболее продолжительный ледостав. Такая же зависимость выполняется для расположенного в 20 км южнее и имеющего близкие даты замерзания и схода льда озера Сямозеро (рис. 1) (приведенного здесь в связи с тем, что для этого водоема-аналога ряды наблюдений за ледовыми явлениями в период с 1997 до 2008 года были более регулярными). В годы, когда отклонения среднемесячных температур ноября или и ноября, и апреля от нормы были положительными, ледостав имел наименьшую продолжительность. Анализ данных, приведенных на рис. 1, позволяет говорить о том, что ледостав продолжительностью более 190 суток довольно редкое явление для оз. Вендюрское (21 % случаев, 5 из 23 лет наблюдений).

После появления сплошного льда температура воды в придонных слоях озера повышается вследствие теплообмена с донными отложениями. В 2014 году, когда температура водной толщи в момент замерзания озера была очень низкой, и в 2015 году, когда наблюдались прерывание установившегося льда и дополнительное выхолаживание, температура придонной воды в центральной котловине повысилась до 3,3–3,5 ºС к концу первого месяца существования льда и до 4,6–4,8 ºС к концу ледостава. В 2016 году, когда озеро замерзло очень рано – в первую неделю ноября при относительно высокой температуре водной массы и большом теплозапасе донных отложений, температура воды в придонных слоях глубоководной котловины превысила 5 ºС уже к 27 ноября, то есть всего через три недели существования льда, а к середине января достигла 5,8 ºС, оставаясь на таком уровне до конца зимы 2016/17 года. Сезонная динамика теплопотока на границе вода – донные отложения в центральной глубоководной части озера в период ледостава в исследованные годы показана на рис. 2а. Во все годы величина теплопотока Q_S резко снижалась в течение первого месяца ледостава от 3,5–5 до 1,2–1,5 Вт/м^2, затем, по мере истощения запаса тепла в донных отложениях, продолжала уменьшаться и к концу зимы не превышала 0,5–0,7 Вт/м^2. В первый месяц ледостава величина теплопотока Q_S была на 10–20 % больше зимой 2016/17 года по сравнению с двумя другими зимами, к концу четвертого месяца ледостава эта разница достигла 40–50 %.

Во все исследованные годы февраль и март были аномально теплыми (температура воздуха в эти месяцы превышала климатическую норму на 2,3–7,5 °С, см. табл. 1). Предположительно, это могло обусловить меньшую толщину снежного покрова и его более раннее стаивание и способствовало нетипично раннему началу подледной конвекции (середина – конец марта против середины апреля в другие годы) и ее большей продолжительности (5,5–7 недель против обычных 3–4,5 см [23]). На фоне ветреной погоды весной 2015 года после взлома льда водная толща озера была перемешана, и затем в состоянии, близком

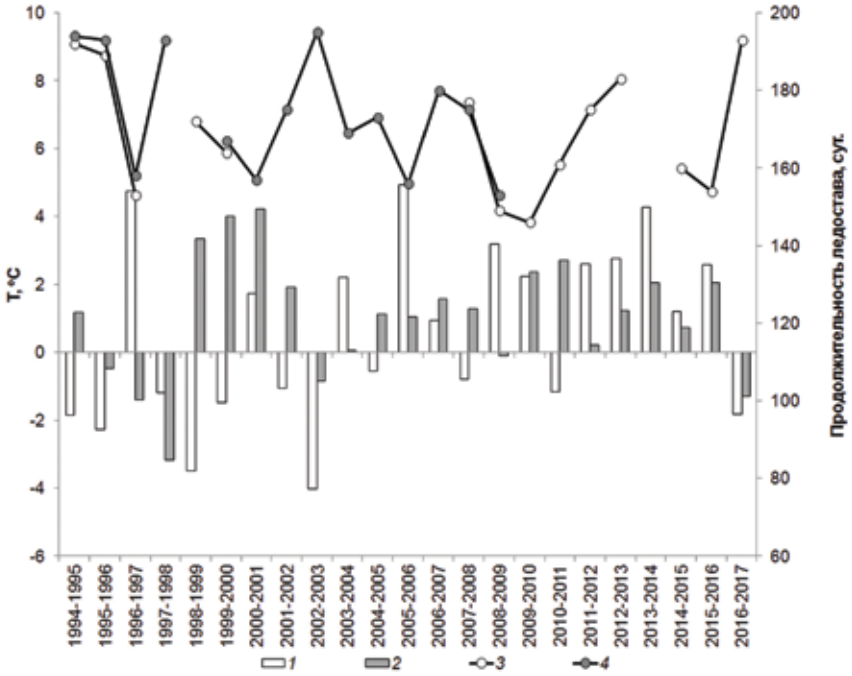

Рис. 1. Отклонения от климатической нормы за период 1961–1990 годов среднемесячных температур воздуха по метеостанции «Петрозаводск» в ноябре (*1*) и апреле (*2*), а также продолжительность ледостава на озерах Вендюрское (*3*) и Сямозеро (*4*) в разные годы. Данные по продолжительности ледостава на оз. Сямозеро взяты из работы [23]

к гомотермии, озеро нагревалось в течение трех недель. Слабо выраженная стратификация (с разницей температур поверхностных и придонных слоев не более 3–4 °С) отмечалась в период с 26 мая до 26 августа 2015 года. К моменту взлома льда в 2016 и 2017 годах температура подледного слоя воды в результате длительного прогрева достигла 4,5–5,5 °С, то есть в эти годы уже подо льдом сформировалась прямая стратификация, и после взлома льда полного перемешивания водной толщи озера не произошло. После взлома льда в 2016 году при теплой маловетреной погоде стратификация усилилась, и водная толща озера находилась в стратифицированном состоянии более месяца до 10 июня, когда на фоне продолжительного похолодания и усиления ветра была полностью перемешана. Летом хорошо выраженная стратификация (с разницей температур поверхностных и придонных слоев 4–9 °С) на озере наблюдалась до 11 августа. Весной 2017 года после взлома льда слабая стратификация сохранялась до конца мая, затем водная толща озера была полностью перемешана. Летом, начиная с 5 июня и до середины августа, на озере наблюдалась слабо выраженная стратификация с разницей температур поверхностных и придонных слоев озера 2–5 °С.

Описанные температурные условия определили продолжительность биологического лета, которая заметно отличалась в исследованные годы и была наибольшей – почти пять месяцев – в 2016 году и наименьшей – около четырех месяцев – в 2017 году (см. табл. 2). Интересно, что даты окончания биологического лета были очень близки в изученные годы, а даты начала заметно отличались, что было связано с более выраженной межгодовой изменчивостью региональных синоптических условий конца весны – начала лета по сравнению с осенним периодом (см. табл. 1). Выявленные нами заметные межгодовые отличия в сроках начала и продолжительности биологического лета могут оказывать огромное влияние на функционирование озерной экосистемы, в частности, могут привести к заметной перестройке рыбного сообщества. Как показано в работах [1], [7], повышение температуры воздуха и воды и увеличение продолжительности биологического лета приводят к росту в уловах процента тепловодных рыб и уменьшению процента холодноводных. При более раннем начале биологического лета преимущество в развитии получают весенние нерестовые виды рыбного сообщества, доминирование которых в уловах озер Карелии отмечается со второй половины 1970-х годов до настоящего времени [1], [6].

Кислородный режим. В предледоставный период во все годы наблюдений водная толща озера была хорошо насыщена кислородом, его концентрация достигала 12–13 мг/л при насыщении 85–95 %. После появления сплошного льда содержание РК уменьшалось, незначительно – в поверхностных слоях, наиболее интенсивно – в придонных слоях центральной котловины, что было обусловлено, главным образом, бактериальным разложением органического вещества [5]. К концу третьей недели ледостава в придонном слое центральной котловины концентрация РК понижалась до близких к нулю значений, и начинала формироваться зона придонной аноксии (см. табл. 2). К концу зимы толщина придонной анаэробной зоны в центральной котловине озера была заметно меньше в годы с более низкими придонными температурами и менее продолжительным ледоставом (первые две зимы) по сравнению с третьей зимой, когда придонные температуры были заметно выше (что определяло и более высокую активность бактерий) и продолжительность ледостава существенно больше. При этом наименее развитая придонная аноксия наблюдалась в течение второй зимы, когда установившийся лед в начале зимы был взломан, водная толща перемешана и ее придонные слои насыщены кислородом. Перед повторным замерзанием озера в декабре 2015 года концентрация РК и процент насыщения по водному столбу были заметно выше (13–13,6 мг/л при насыщении 92–97 %), чем перед ноябрьским замерзанием, а также по сравнению с другими годами.

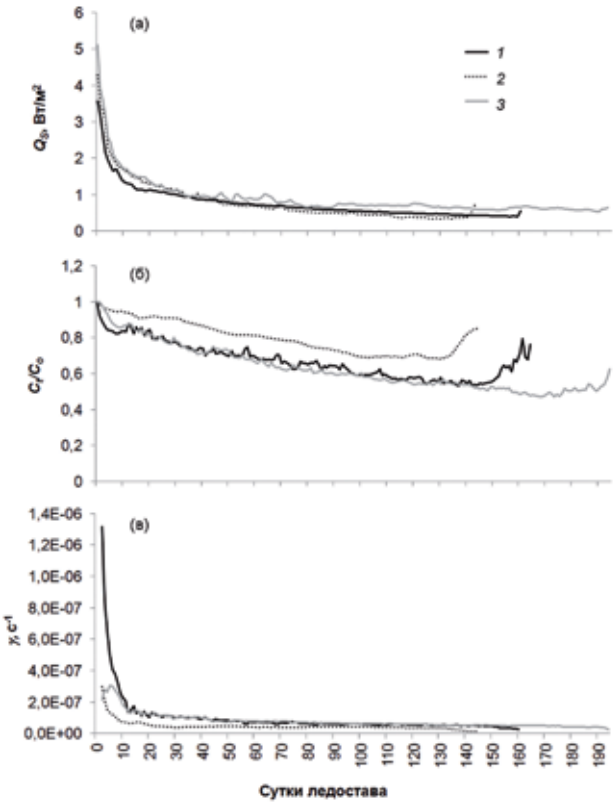

Рис. 2. Эволюция теплопотока на границе вода – донные отложения (а), отношения C_t/C_0 (б) и скорости поглощения РК (в) в период ледостава: *1* – 2014–2015 годы, *2* – 2015–2016 годы, *3* – 2016–2017 годы

Наиболее интенсивно кислород поглощался в озере в первую и третью зимы, и к концу ледостава общее уменьшение его содержания достигало 45 и 53 % от значения в момент замерзания озера, в то время как в зимний сезон 2015/16 года уменьшение РК не превышало 30 % (рис. 2б). Оценки интегральной скорости потребления кислорода γ показали, что наибольшие значения этого показателя отмечались в первые 10 дней ледостава, достигая $3{\cdot}10^{-7}$ с$^{-1}$ в первую и вторую зимы и $1{,}2{\cdot}10^{-6}$ с$^{-1}$ – в третью (рис. 2в). Затем на протяжении большей части первой и третьей зим значения γ были соизмеримы и постепенно уменьшались до $5{\cdot}10^{-8}$ с$^{-1}$ к концу ледостава, во вторую зиму значения γ были заметно меньше и к концу зимы не превышали $3{\cdot}10^{-8}$ с$^{-1}$. Рассчитанные нами значения γ хорошо согласуются с оценками, полученными ранее как по результатам пространственных съемок в разные месяцы зимы [5], так и по данным косы за другие годы исследований [24].

К моменту начала весенней подледной конвекции в поверхностном 4-метровом слое водной толщи концентрация РК во все годы наблюдений понижалась до 10–11 мг/л (насыщение 75–85 %), в слое 4–7 м – до 6 мг/л (насыщение 60–70 %). По мере заглубления нижней границы конвективно-перемешанного слоя происходило насыщение кислородом нижележащих слоев.

Обычно после освобождения ото льда водная толща озера находится в состоянии гомотермии от нескольких дней до нескольких недель. За это время происходит насыщение кислородом придонных слоев глубоководных котловин. Полное перемешивание водной толщи озера после взлома льда в мае 2015 года (рис. 3а) способствовало созданию благоприятных кислородных условий на этапе раннего лета; незначительное снижение РК до 6–7 мг/л (насыщение 55–65 %) в придонных слоях центральной котловины наблюдалось лишь в третьей декаде мая. Поскольку после взлома льда в 2016 и 2017 годах водная толща озера была стратифицирована, кислородные условия раннего лета в эти годы были заметно хуже, чем в 2015 году. Уже со второй декады мая 2016 года наблюдалось уменьшение кислорода до 4–5 мг/л (насыщение 40–50 %) в придонных слоях центральной котловины (рис. 3б). После взлома льда в 2017 году на фоне слабой термической стратификации пониженные концентрации РК (5–7 мг/л, насыщение 50–70 %) наблюдались глубже 8 м до конца мая (рис. 3в).

Летом наиболее благоприятные кислородные условия в озере складывались в 2015 году, когда продолжительность придонной аноксии не превышала трех недель, а неблагоприятные – в 2016 году, когда аноксия существовала более 1,5 месяца и толщина придонной анаэробной зоны в центральной части озера достигла 1,1 м (см. табл. 2). Причина выраженных различий в летнем кислородном режиме озера, главным образом, в погодных условиях июля. В частности, в июне и августе 2015 и 2016 годов среднемесячные температуры воздуха (см. табл. 1), как и ветровой режим, были практически одинаковы, в то время как в июле – заметно отличались. В июле 2016 года, который был на 2,4 °С теплее климатической нормы, на фоне достаточно теплой и маловетреной погоды стратификация водной толщи

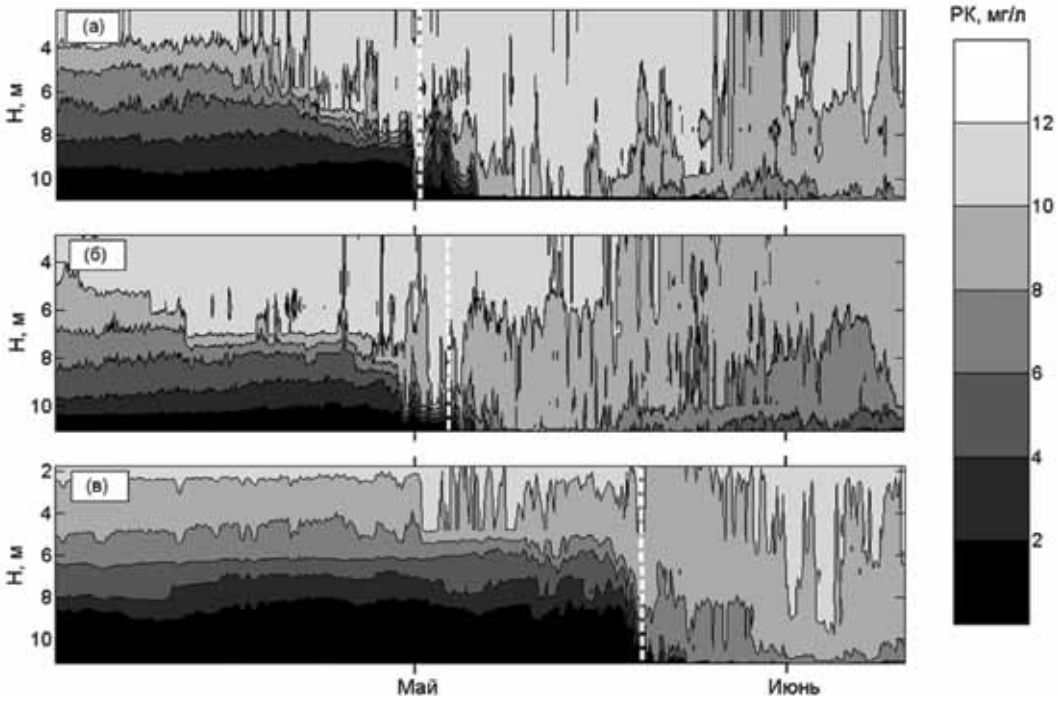

Рис. 3. Концентрация РК в центральной части озера Вендюрское в период с 1 апреля по 10 июня: (а) – 2015 год, (б) – 2016 год, (в) – 2017 год. Пунктирная серая линия – момент взлома льда

была хорошо выражена, что препятствовало аэрации гиполимниона, в то время как в июле 2015 года, который был заметно более холодным и ветреным, стратификация была слабой, а ее непродолжительное усиление в конце июля при ослаблении ветровой нагрузки не привело к существенному ухудшению кислородных условий придонных областей.

Во все исследованные годы в озере Вендюрское продолжительность существования придонной аноксии в период открытой воды была намного меньше, чем в период ледостава, а степень «летнего» кислородного дефицита в придонных областях – заметно менее выражена по сравнению с «зимним». Зимняя аноксия, существующая в озере в течение нескольких месяцев и захватывающая значительную часть объема озерных вод, представляет несомненную опасность для гидробионтов, что определяет важность дальнейших исследований зимнего кислородного режима водоемов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволяет сделать вывод, что погодные условия оказывают заметное влияние на термический, ледовый и кислородный режимы мелководного озера таежной зоны Фенноскандии, определяя межгодовую изменчивость продолжительности ледостава, летней стратификации, биологического лета, а также интенсивности теплообмена водной толщи озера с донными отложениями и скорости поглощения РК. Продолжительность биологического лета в разные годы заметно варьирует в зависимости от погодных условий поздней весны и раннего лета, что может оказывать существенное влияние на условия размножения и состав рыбного сообщества – при раннем начале и большой продолжительности биологического лета преимущество получают теплолюбивые и весенние нерестовые виды. Наиболее продолжительный ледостав наблюдается в годы с аномально холодными осенними и весенними месяцами и способствует максимальному развитию придонной аноксии, что создает потенциальный риск для зимующих гидробионтов. Напротив, прерывание установившегося льда на фоне аномально теплой погоды ранней зимы приводит к улучшению кислородных условий в озере в период ледостава, заметно уменьшая выраженность придонной аноксии. Аномально теплые зимние месяцы могут спровоцировать раннее начало и большую продолжительность весенней подледной конвекции, что может привести к формированию устойчивой стратификации подо льдом, ее усилению после взлома льда и ухудшению кислородных условий в придонных слоях озера на этапе раннего лета. Выраженность придонной аноксии и продолжительность ее существования заметно меньше летом по сравнению с периодом ледостава, когда анаэробные условия в придонных слоях водоема могут существовать в течение полугода, что может привести к катастрофическим последствиям для рыбного сообщества.

Поскольку озеро Вендюрское является типичным представителем небольших озер водно-ледникового происхождения, широко распространенных на территории Карелии и Финляндии [5], сделанные в работе выводы, касающиеся влияния погодных условий на его термический и кислородный режимы (даты начала и окончания и продолжительность биологического лета, ледостава, летней стратификации, летней и зимней придонной аноксии), а следовательно, на условия существования биоты, могут быть распространены на озера, подобные ему по морфометрии, прозрачности воды и трофическому статусу, для которых имеются данные по динамике рыбного сообщества, что позволит получить новые знания о реакции последнего на изменения регионального климата. Результаты, полученные в данной работе, могут быть использованы специалистами-ихтиологами при изучении межгодовой динамики рыбного сообщества озер юга Карелии и Финляндии.

* Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 16-05-00436_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Георгиев А. П., Назарова Л. Е. Трансформация рыбной части сообщества в пресноводных экосистемах Республики Карелия в условиях изменчивости климата // Экология. 2015. № 4. С. 272–279.
2. Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982. 168 с.
3. Лазарева В. И., Соколова Е. А. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутренних вод. 2015. № 3. С. 30–38. DOI: 10.7868/S0320965215030092
4. Петрова Л. П., Кудерский Л. А. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 196 с.
5. Тержевик А. Ю., Пальшин Н. И., Голосов С. Д. и др. Гидрофизические аспекты формирования кислородного режима мелководного озера, покрытого льдом // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 5. С. 568–579.
6. Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Семенов А. В. и др. Изменения и изменчивость климата европейского Севера России и их влияние на водные объекты // Арктика. Экология и экономика. 2012. № 2. С. 80–93.
7. Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е. и др. Влияние изменения климата на экосистемы озер севера европейской территории России // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. Специальный выпуск. СПб.: РГГМУ, 2014. № 34. С. 48–56.

8. A r v o l a L., G e o r g e G., L i v i n g s t o n e D. M. et al. The impact of the changing climate on the thermal characteristics of lakes // The Impact of Climate Change on European Lakes. D. G. George (ed.). Aquatic Ecology. Series 4. Springer Science+Business Media B. V. 2010. DOI: 10.1007/978-90-481-2945-4_6.
9. B a r t o s i e w i c z M., L a u r i o n I., C l a y e r F., M a r a n g e r R. Heat-Wave Effects on Oxygen, Nutrients, and Phytoplankton Can Alter Global Warming Potential of Gases Emitted from a Small Shallow Lake // Environ. Sci. Technol. 2016. Vol. 50. № 12. P. 6267–6275. DOI: 10.1021/acs.est.5b06312.
10. B o u f f a r d D., A c k e r m a n J. D., B o e g m a n L. Factors affecting the development and dynamics of hypoxia in a shallow large stratified lake: Hourly to seasonal patterns // Water Resour. Res. 2013. Vol. 49. № 5. P. 2380–2394. URL: http://dx.doi.org/10.1002/wrcr.20241.
11. G o l o s o v S., T e r z h e v i k A., Z v e r e v I. et al. Climate change impact on thermal and oxygen regime of shallow lakes // Tellus A. 2012. Vol. 64. P. 17264. DOI: 10.3402/tellusa.v64i0.17264.
12. G r e e n b a n k J. Limnological conditions in ice-covered lakes, especially as related to winter-kill of fish // Ecol. Monogr. 1945. Vol. 15. № 4. P. 343–392.
13. L e p p i J. C., A r p C. D., W h i t m a n M. S. Predicting Late Winter Dissolved Oxygen Levels in Arctic Lakes Using Morphology and Landscape Metrics // Environ. Manage. 2016. Vol. 57. P. 463–473. DOI: 10.1007/s00267-015-0622-x.
14. M a l m J., T e r z h e v i k A., B e n g t s s o n L. et al. Temperature and Hydrodynamics in Lake Vendurskoe during Winter 1995/1996. Department of Water Resources Engineering, Institute of Technology. University of Lund, 1997. № 3213. 203 p.
15. M e d i n g M. E., J a c k s o n L. J. Biotic, chemical, and morphometric factors contributing to winter anoxia in prairie lakes // Limnol. Oceanogr. 2003. Vol. 48. № 4. P. 1633–1642.
16. M ü l l e r B., B r y a n t L. D., M a t z i n g e r A., W ü e s t A. Hypolimnetic oxygen depletion in eutrophic lakes // Environ. Sci. Technol. 2012. Vol. 46. № 18. P. 9964–9971. DOI: 10.1021/es301422r.
17. N ü r n b e r g G. K. Quantifying anoxia in lakes // Limnology and Oceanography. 1995. Vol. 40. № 6. P. 1100–1111. DOI: 10.4319/lo.1995.40.6.1100.
18. O d u m E., B a r r e t G. Fundamentals of Ecology. 5th ed. Brooks Cole, Florence, KY, 2004. 624 p.
19. O ' R e i l l y C. M., S h a r m a S., G r a y D. K. et al. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // Geophysical Research Letters. 2015. Vol. 42. № 24. P. 10773–10781. DOI: 10.1002/2015GL066235.
20. S c h i n d l e r D. W., B a y l e y S. E., P a r k e r B. R. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario // Limnol. Oceanogr. 1996. Vol. 41. № 5. P. 1004–1017.
21. S h u t e r B., H e l l a n d I. P., Z w e i m ü I., H ö l k e r F. The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. // Aquatic Sciences. 2012. Vol. 74. № 4. P. 637–657. DOI: 10.1007/s00027-012-0274-3.
22. W e t z e l R. G. L i m n o l o g y : Lake and River ecosystems. N. Y.: Academic Press, 2001. 1006 p.
23. Z d o r o v e n n o v R., P a l s h i n N., Z d o r o v e n n o v a G. et al. Interannual variability of ice and snow cover of a small shallow lake // Estonian Journal of Earth Sciences. 2013. Vol. 61. № 1. P. 26–32.
24. Z d o r o v e n n o v a G., P a l s h i n N., Z d o r o v e n n o v R. et al. The oxygen regime of a shallow lake // Geography, Environment, Sustainability. 2016. № 2. P. 47–57. DOI: 10.15356/2071-9388_02v09_2016_04.

Zdorovennova G. E., Northern Water Problems Institute of KRC of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Zdorovennov R. E., Northern Water Problems Institute of KRCof RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Palshin N. I., Northern Water Problems Institute of KRC of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Terzhevik A. Yu., Northern Water Problems Institute of KRC of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation

DYNAMICS OF TEMPERATURE AND DISSOLVED OXYGEN IN A SHALLOW LAKE ON THE BACKGROUND OF WEATHER VARIABILITY

The article considers dynamics of the water temperature and dissolved oxygen in a shallow lake for three consecutive years with noticeably different weather conditions. It is shown that the weather conditions of a particular year determine the duration of the ice season, summer stratification, and intensity of the heat exchange with bottom sediments, and, consequently, the speed of the oxygen uptake in the bottom layers of the lake. The interannual variability of the duration of the biological summer reaches a month period due to high variability of the dates of its beginning. It is shown that against the background of cold autumn and spring months, the duration of the ice formation period increases, while the bottom anoxia exists up to six months. The total decrease of dissolved oxygen in the lake exceeds 50 % during winter time, which can lead to catastrophic consequences for the fish community of the lake. Fracturing of the steady ice at the beginning of winter in conditions of the unusually long warm weather, on the contrary, has a positive effect on the oxygen regime of the winter lake. It helps to reduce the total oxygen consumption up to 30 % and to diminishe the severity of bottom anoxia. The abnormally warm weather at the end of winter together with early spring can provoke early under-ice convection development. These conditions are also facilitative in the formation of direct stratification under the ice cover. The intensification of stratification under ice fracturing in conditions of warm, low-winded weather can significantly worsen oxygen conditions in the bottom layers of the lake in the summer. The summer anoxia is markedly weaker than the winter one. The summer anoxia gets its maximum development in conditions of prolonged stratification of water columns.

Key words: a shallow lake, ice period, weather conditions, water temperature, biological summer, dissolved oxygen, anoxia

REFERENCES

1. G e o r g i e v A. P., N a z a r o v a L. E. Transformation of ichthyofauna in freshwater ecosystems of Karelia under conditions of climate change. *Russian Journal of Ecology.* 2015. Vol. 46. № 4. P. 345–352.
2. K l j a s h t o r i n L. B. *Vodnoe dykhanie i kislorodnye potrebnosti ryb* [Water respiration and oxygen needs of fish]. Moscow, Legkaya i pishchevaya promyshlennost' Publ., 1982. 168 p.
3. L a z a r e v a V. I., S o k o l o v a E. A. Metazooplankton of the plain reservoir during climate warming: Biomass and production. *Inland Water Biology.* 2015. Vol. 8. № 3. P. 250–258.

4. Petrova L. P., Kuderskij L. A. *Vodlozero: priroda, ryby, rybnyy promysel* [Vodlozero: nature, fish, fishery]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2006. 196 p.
5. Terzhevik A. Yu., Pal'shin N. I., Golosov S. D. i dr. Hydrophysical aspects of oxygen regime formation in a shallow ice-covered lake. *Water Resources*. 2010. Vol. 37. № 5. P. 662–673.
6. Filatov N. N., Nazarova L. E., Semenov A. V. i dr. Changes and variability of the climate of the European North of Russia and their impact on water bodies [Izmeneniya i izmenchivost' klimata evropeyskogo Severa Rossii i ikh vliyanie na vodnye ob''ekty]. *Arktika. Ekologiya i ekonomika* [Arctic. Ecology and economics]. 2012. № 2. P. 80–93.
7. Filatov N. N., Ruhovec L. A., Nazarova L. E. i dr. The impact of climate change on the ecosystems of lakes in the north of European Russia [Vliyanie izmeneniya klimata na ekosistemy ozer severa evropeyskoy territorii Rossii]. *Uchenye zapiski Rossiyskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta. Spetsial'nyy vypusk* [Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University. Special issue]. St. Petersburg, RGGMU Publ., 2014. № 34. P. 48–56.
8. Arvola L., George G., Livingstone D. M. et al. The impact of the changing climate on the thermal characteristics of lakes // The Impact of Climate Change on European Lakes. D. G. George (ed.). Aquatic Ecology. Series 4. Springer Science+Business Media B. V. 2010. DOI: 10.1007/978-90-481-2945-4_6.
9. Bartosiewicz M., Laurion I., Clayer F., Maranger R. Heat-Wave Effects on Oxygen, Nutrients, and Phytoplankton Can Alter Global Warming Potential of Gases Emitted from a Small Shallow Lake // Environ. Sci. Technol. 2016. Vol. 50. № 12. P. 6267–6275. DOI: 10.1021/acs.est.5b06312.
10. Bouffard D., Ackerman J. D., Boegman L. Factors affecting the development and dynamics of hypoxia in a shallow large stratified lake: Hourly to seasonal patterns // Water Resour. Res. 2013. Vol. 49. № 5. P. 2380–2394. URL: http://dx.doi.org/10.1002/wrcr.20241.
11. Golosov S., Terzhevik A., Zverev I. et al. Climate change impact on thermal and oxygen regime of shallow lakes // Tellus A. 2012. Vol. 64. P. 17264. DOI: 10.3402/tellusa.v64i0.17264.
12. Greenbank J. Limnological conditions in ice-covered lakes, especially as related to winter-kill of fish // Ecol. Monogr. 1945. Vol. 15. № 4. P. 343–392.
13. Leppi J. C., Arp C. D., Whitman M. S. Predicting Late Winter Dissolved Oxygen Levels in Arctic Lakes Using Morphology and Landscape Metrics // Environ. Manage. 2016. Vol. 57. P. 463–473. DOI: 10.1007/s00267-015-0622-x.
14. Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L. et al. Temperature and Hydrodynamics in Lake Vendurskoe during Winter 1995/1996. Department of Water Resources Engineering, Institute of Technology. University of Lund, 1997. № 3213. 203 p.
15. Meding M. E., Jackson L. J. Biotic, chemical, and morphometric factors contributing to winter anoxia in prairie lakes // Limnol. Oceanogr. 2003. Vol. 48. № 4. P. 1633–1642.
16. Müller B., Bryant L. D., Matzinger A., Wüest A. Hypolimnetic oxygen depletion in eutrophic lakes // Environ. Sci. Technol. 2012. Vol. 46. № 18. P. 9964–9971. DOI: 10.1021/es301422r.
17. Nürnberg G. K. Quantifying anoxia in lakes // Limnology and Oceanography. 1995. Vol. 40. № 6. P. 1100–1111. DOI: 10.4319/lo.1995.40.6.1100.
18. Odum E., Barret G. Fundamentals of Ecology. 5th ed. Brooks Cole, Florence, KY, 2004. 624 p.
19. O'Reilly C. M., Sharma S., Gray D. K. et al. Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe // Geophysical Research Letters. 2015. Vol. 42. № 24. P. 10773–10781. DOI: 10.1002/2015GL066235.
20. Schindler D. W., Bayley S. E., Parker B. R. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario // Limnol. Oceanogr. 1996. Vol. 41. № 5. P. 1004–1017.
21. Shuter B., Helland I. P., Zweimü I., Hölker F. The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. // Aquatic Sciences. 2012. Vol. 74. № 4. P. 637–657. DOI: 10.1007/s00027-012-0274-3.
22. Wetzel R. G. Limnology: Lake and River ecosystems. N. Y.: Academic Press, 2001. 1006 p.
23. Zdorovennov R., Palshin N., Zdorovennova G. et al. Interannual variability of ice and snow cover of a small shallow lake // Estonian Journal of Earth Sciences. 2013. Vol. 61. № 1. P. 26–32.
24. Zdorovennova G., Palshin N., Zdorovennov R. et al. The oxygen regime of a shallow lake // Geography, Environment, Sustainability. 2016. № 2. P. 47–57. DOI: 10.15356/2071-9388_02v09_2016_04.

Поступила в редакцию 18.10.2017

1 октября 2017 года исполнилось 80 лет доценту кафедры фармакологии, организации и экономики фармации, кандидату медицинских наук, известному специалисту с международным признанием по профилактике социально значимых заболеваний и здоровому образу жизни Петрозаводского государственного университета *Светлане Владимировне Горанской.*

СВЕТЛАНА ВЛАДИМИРОВНА ГОРАНСКАЯ

К 80-летию со дня рождения

С. В. Горанская после окончания в 1961 году Первого Ленинградского медицинского института работает в Краснознаменске Калининградской области. В 1964 году возвращается в Петрозаводск, работает на кафедре пропедевтики внутренних болезней медицинского факультета, заканчивает аспирантуру и защищает кандидатскую диссертацию. В 1971 году семья переезжает в г. Кишинев, где С. В. Горанская работает ассистентом кафедры субординатуры по терапии Кишиневского медицинского института, занимается лечебной деятельностью: работает терапевтом в стационаре и врачом санитарной авиации. В 1988 году по возвращении в Петрозаводск и до 1993 года Светлана Владимировна – заведующая курсом гражданской обороны и подготовки медицинских сестер по гражданской обороне КГПИ, затем заведующая кафедрой основ медицинских знаний и охраны здоровья детей (1993–2002), заведующая курсом основ медицинских знаний кафедры анатомии, физиологии и гигиены КГПУ (2002–2008) и доцент кафедры безопасности жизнедеятельности и единоборств факультета физической культуры КГПА (2008–2013). В 2003 году впервые в РК была создана научно-исследовательская лаборатория по профилактике социально опасных болезней среди подростков и молодежи, которую возглавила С. В. Горанская.

Основное направление научных исследований Светланы Владимировны Горанской – это пропаганда здорового образа жизни, профилактика социально опасных заболеваний и их последствий среди молодежи, в основу которого легли собственные разработки и программы, успешно реализуемые на практике. Ею написано более 120 статей, 10 учебных и учебно-методических пособий, монография.

С. В. Горанская награждена почетными грамотами администрации г. Петрозаводска, ПетрГУ, МО РФ, Министерства образования РК, имеет почетные звания «Заслуженный работник образования РК» и «Почетный работник сферы молодежной политики РФ».

Сотрудники кафедры фармакологии, организации и экономики фармации, коллеги, ученики и студенты сердечно поздравляют глубокоуважаемую Светлану Владимировну с юбилеем и желают крепкого здоровья, благополучия, счастья и дальнейших научных и творческих успехов!

Редакция журнала «Ученые записки Петрозаводского государственного университета»

10 октября 2017 года исполнилось 65 лет доктору биологических наук, профессору кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета *Галине Станиславовне Антипиной.*

ГАЛИНА СТАНИСЛАВОВНА АНТИПИНА

К 65-летию со дня рождения

Г. С. Антипина родилась в г. Мурманске. Окончила биологический факультет Петрозаводского университета по специальности «Биология» в 1975 году. С 1975 по 1978 год училась в очной аспирантуре Института леса Карельского филиала АН СССР, выполняла исследования в области почвенной альгологии. В 1979 году защитила кандидатскую диссертацию «Альгофлора болот Карелии и ее изменение под влиянием мелиорации». С 1978 по 1985 год работала в должности младшего научного сотрудника Института леса Карельского научного центра РАН.

С 1985 года работает на кафедре ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета – сначала в должности старшего преподавателя, а затем доцента. В 2003 году защитила докторскую диссертацию «Структура и динамика флористических комплексов урбанизированных экосистем Восточной Фенноскандии». С 2004 года работает в должности профессора. В 2011 году присвоено ученое звание профессора.

Область научных интересов Галины Станиславовны связана с альгологией, почвенной альгологией, флористикой, урбанофлористикой, антропогенной динамикой флоры, биологией растений карельской флоры. Она автор более 170 научных и методических работ. Принимает активное участие в работе научных конференций и семинаров различных рангов. Ежегодно обеспечивает руководство научной работой студентов, выступает в качестве официального оппонента кандидатских и докторских диссертаций.

Г. С. Антипина награждена почетными грамотами Петрозаводского государственного университета и г. Петрозаводска, Министерства образования и науки РФ, имеет нагрудный знак «Почетный работник высшего профессионального образования Российской Федерации».

Сотрудники кафедры ботаники и физиологии растений, редакция журнала поздравляют Галину Станиславовну с юбилеем, желают ей крепкого здоровья, успехов в преподавательской и научной деятельности!

Редакция журнала «Ученые записки Петрозаводского государственного университета»

27 октября 2017 года исполнилось 60 лет доктору технических наук, профессору, проректору по научно-исследовательской работе, заведующему кафедрой транспортных и технологических машин и оборудования Института лесных, горных и строительных наук, заместителю главного редактора научного журнала «Ученые записки Петрозаводского государственного университета» *Владимиру Сергеевичу Сюнёву.*

ВЛАДИМИР СЕРГЕЕВИЧ СЮНЁВ

К 60-летию со дня рождения

В. С. Сюнёв родился в г. Петрозаводске, закончил СОШ № 30. Его отец, Сергей Павлович, с 1961 по 1981 год был деканом историко-филологического факультета. Можно сказать, что Владимир Сергеевич вырос в университете и смог достойно продолжить семейную традицию, выбрав другое научное направление. В 1980 году он закончил лесоинженерный факультет по специальности «Машины и механизмы лесной и деревообрабатывающей промышленности». С 1981 года в аспирантуре при Ленинградской лесотехнической академии он работает над кандидатской диссертацией, которую успешно защищает в 1984 году. В том же году начал работу в ПетрГУ в качестве преподавателя кафедры тяговых машин. В 2000 году успешно защитил докторскую диссертацию в Воронежской лесотехнической академии. В 2001 году становится профессором, а позднее заведующим кафедрой тяговых машин ПетрГУ. В настоящее время В. С. Сюнёв – проректор по НИР и заведующий кафедрой транспортных и технологических машин и оборудования Института лесных, горных и строительных наук.

Без всякого сомнения, В. С. Сюнёв внес существенный вклад в развитие опорного вуза, приложив большие усилия к становлению родного факультета (сейчас института) и университета в целом. Число подготовленных им выпускников измеряется тысячами, под его руководством защищено более 10 кандидатских диссертаций. Им написано более 150 работ, среди которых научные статьи, монографии и учебные пособия. Наряду с административной, преподавательской и научной работой, Владимир Сергеевич ведет большую общественную работу, являясь членом нескольких диссертационных советов, редколлегий научных журналов, и неизменно пользуется уважением и любовью своих учеников и коллег.

В. С. Сюнёв награжден почетными грамотами МО РК и РФ, имеет нагрудные знаки «Почетный работник высшего профессионального образования РФ» и «Почетный работник лесного хозяйства», почетное звание «Заслуженный деятель науки РК».

Коллектив Института лесных, горных и строительных наук, редакция журнала от всей души поздравляют Владимира Сергеевича с юбилеем, желают ему крепкого здоровья, счастья и дальнейших профессиональных успехов!

Редакция журнала «Ученые записки Петрозаводского государственного университета»

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Bakhmet O. N.
BIOCHEMICAL COMPOSITION OF THE SOIL ORGANIC MATTER IN PINE FORESTS OF KARELIA 7

Ivanter E. V., Zhulinskaya O. Yu., Kurhinen Yu. P.
THE BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.) IN INDIGENOUS AND ANTHROPOGENIC LANDSCAPES OF EASTERN FENNOSCANDIA 13

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N.
VARIATIONS OF CERTAIN PARAMETERS OF LIPID METABOLISM IN JUVENILE STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) FROM DIFFERENT BIOTOPES OF KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEA 21

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Murzina S. A., Nemova N. N.
CHARACTERISTIC FEATURES OF ENERGY METABOLISM IN SLENDER EELBLENNY *LUMPENUS FABRICII* FROM DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA 28

Glazyrina M. A., Lukina N. V., Filimonova E. I., Chukina N. V., Borisova G. G., Perevozchikova E. N.
FRAGARIA VESCA L. ON THE ASH DUMPS OF THE MIDDLE URALS 35

Glazunov Yu. B., Merzlenko M. D., Lobova S. L.
RESULTS OF THE 60-YEARS EXPERIENCE OF UNIQUE GEOGRAPHICAL LARCH PLANTINGS 44

Dyachkova T. Yu., Kuznetsov O. L.
SPECIES COMPOSITION OF COMMUNITIES WITH *EPIPACTIS PALUSTRIS* (L.) CRANTZ IN MIRES OF KARELIA 49

Evstratova L. P., Evseeva G. V., Smirnov S. N., Nikolaeva E. V., Evstratov I. V.
CHARACTERISTIC FEATURES OF STRUCTURAL INTERDEPENDENCES FOR *PHLEUM PRATENSE* L. WITH OTHER COMPONENTS OF PERENNIAL GRASS STANDS 54

Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Topchieva L. V., Rendakov N. L.
FACULTATIVE POLYGAMY AND EXTRA-PAIR PATERNITY OF WILLOW WARBLERS IN DIFFERENT PARTS OF THE SPECIES' RANGE 59

Onishchenko J. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A., Dzyubuk I. M., Lesonen M.A., Klyukina E. A.70
FEEDING AND GROWTH OF THE RIVER PERCH (*PERCA FLUVIATILIS* L.) BY THE FISH-PONDS' ZONE 65

Dzyubuk I. M., Klyukina E. A.
BIOLOGICAL FEATURES OF ROACH (*RUTILUS RUTILUS* (L)) GROWING AROUND TROUT CAGE FISHERIES OF THE LAKE VOKHTOZERO 72

Lavrukova O. S., Igrakova S. N.
MORPHOLOGY AND FEATURES OF POSTMORTEM DAMAGES CAUSED BY RODENTS 76

Leontiev I. A., Yakimova A. E., Bugmyrin S. V.
ON HELMINTH FAUNA OF GENUS MICROTUS VOLES (RODENTIA: MURIDAE) FROM KARELIA 81

Fyodorov F. V.
ON THE NEGATIVE ROLE OF BEAVERS IN THE AREA OF HUMAN ECONOMY 88

Barsova A. V., Sergeeva T. I.
COMMERCIAL CATCHES AND BIOLOGICAL PARAMETERS OF SMELT (*OSMERUS EPERLANUS* (L.)) OF LAKE ONEGA IN MODERN CONDITIONS 95

Lebedeva T. P.
ON THE METHOD OF ETHNOBOTANICAL DATA COLLECTION 98

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Zdorovennova G. E., Zdorovennov R. E., Palshin N. I., Terzhevik A. Yu.
DYNAMICS OF TEMPERATURE AND DISSOLVED OXYGEN IN A SHALLOW LAKE ON THE BACKGROUND OF WEATHER VARIABILITY 106

Jubilations

To the 80th birthday anniversary of S. V. Goranskaya 115
To the 65th birthday anniversary of G. S. Antipina 116
To the 60th birthday anniversary of V. S. Syunev 117