

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 1, 2015

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2015

Главный редактор

А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; Т. ВИХАВАЙНЕН, доктор истории, проф.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; С. П. ГРИППА, к. г. н., доцент; Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ (зам. главного редактора), д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; И. И. МУЛЛОНЕН, д. фил. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. ОКРЕПИЛОВ, академик РАН, д. э. н.; О. Н. ПУГАЧЕВ, член-корр. РАН, д. б. н.; Ю. В. САВЕЛЬЕВ, д. э. н.; Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; S. P. GRIPPA, PhD (Geog.), Assistant Prof.; A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; A. M. KRYSHEN' (Deputy Editor-in-Chief), DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; I. I. MULLONEN, DSc (Philol.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. OKREPILOV, RAS Academician, DSc (Econ.); O. N. PUGACHYOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); Yu. V. SAVELIEV, DSc (Econ.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); T. VIHAVAINEN, PhD (Hist.), Prof.; A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; А. Е. ВЕСЕЛОВ, д. б. н., проф.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; С. Р. ЗНАМЕНСКИЙ (отв. секретарь), к. б. н.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; П. А. ЛОЗОВИК, д. х. н., доцент; А. М. МАКАРОВ, д. б. н., проф.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н., проф.; Н. Г. ФЕДОРЕЦ, д. с.-х. н., проф.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

K. S. BOBKOVA, DSc (Biol.), Prof.; P. I. DANILOV, DSc (Biol.), Prof.; N. G. FEDORETS, DSc (Agr.), Prof.; A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); N. V. ILMAST (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); P. A. LOZOVIK, DSc (Chem.), Assistant Prof.; A. M. MAKAROV, DSc (Biol.), Prof.; V. A. MASLOBOEV, DSc (Tech.), Prof.; S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; A. E. VESELOV, DSc (Biol.), Prof.; V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.; S. R. ZNAMENSKIY (Executive Secretary), PhD (Biol.).

ISSN 1997-3217 (печатная версия)

ISSN 2312-4504 (онлайн-версия)

Зав. редакцией А. И. Мокеева

Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

тел. (8142)762018; факс (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>

© Карельский научный центр РАН, 2015

© Институт биологии Карельского научного центра РАН, 2015

© Институт водных проблем Севера

Карельского научного центра РАН, 2015

© Институт леса Карельского научного центра РАН, 2015

УДК 575.826:574.5

АДАПТАЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКИХ ШИРОТ

З. С. Кауфман

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

Адаптация гидробионтов к условиям высоких широт в первую очередь предусматривает приспособление к низким температурам и к сезонному изменению освещенности – к полярным ночи и дню. Адаптации всегда комплексные и многоуровневые – от молекулярного и до поведенческого. Важнейшими адаптациями к низким температурам являются вытеснение внутриклеточной воды в эксцеллюлярное пространство, что ведет к повышению молекулярного веса внутриклеточной жидкости и снижению ее точки замерзания; предотвращение образования внутриклеточного льда, что обеспечивается выработкой соответствующих антифризов; переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенные – важный механизм функционирования мембранных липидов, а также синтез более гибких белков. Важнейший компонент адаптаций у водорослей – это непостоянство их терморезистентности, увеличение фотообразующих пигментов при сокращении светового дня. Накопление за летний период необходимых резервных элементов для существования в условиях полярной ночи. Рассматриваются приспособления у криофлоры. Адаптации обнаруживаются и в оогенезе. В желтке значительно увеличивается количество жира, что делает возможным переход от примитивного личиночного развития к более совершенному – прямому, лучше отвечающему условиям высоких широт. Сохранение асинхронного типа оогенеза при переходе от многократного нереста к однократному.

Ключевые слова: адаптация, высокие широты, гидробионты, терморезистентность, низкие температуры, антифризы, жирные кислоты, липиды, яйцеклетки, прямое развитие.

Z. S. Kaufman. ADAPTATION OF AQUATIC ORGANISMS TO HIGH LATITUDES

The adaptations of aquatic organisms to high latitudes are primarily concerned with an adjustment to low temperatures and seasonal changes in illumination, including an alternation of Polar Night and Day. The adaptations always involve multiple aspects and levels – from the molecular to the behavioural. The most important adaptations to low temperatures are: the movement of water from the intracellular to the extracellular compartments, so that the molecular weight of the intracellular fluid increases and its freezing point shifts downwards, preventing intracellular freezing, ensured by the synthesis of anti-freeze compounds; the transition from saturated to unsaturated fatty acids, which is a critical mechanism for the membrane lipids functioning; as well as the synthesis of more flexible proteins. The most crucial component of the algae adaptation is their variable thermal resistance and an increase in the content of photosynthetic pigments as the day-

light duration decreases. The reserves necessary for survival during the Polar Night are accumulated in the summer season. Cryoflora adaptations are studied. Some essential adaptations occur in oogenesis. The synthesis of fats in the yolk increases considerably, enabling a transition from the primitive ontogeny in the larval stage to a more advanced, direct ontogeny, which meets the conditions of high latitudes better. An asynchronous type of oogenesis remains during the transition from multiple to single spawning.

Key words: adaptation, high latitudes, aquatic organisms, temperature resistance, low temperatures, anti-freeze compounds, fatty acids, lipids, egg cells, direct ontogeny.

Наиболее характерной чертой высоких широт, несомненно, является низкая температура. Именно она определяет особенности функционирования всех физико-химических процессов в организме, всего жизненного цикла. От нее зависит скорость метаболических реакций и общая интенсивность обмена. В связи с большим экологическим и эволюционным весом эта проблема вызывает особый интерес. Ей посвящена огромная и труднообозримая литература. Упомянем лишь некоторые работы [Зернов, 1949; Меримен, 1964; Лозина-Лозинский, 1972; Александров, 1975, 1985; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Cossins, Prosser, 1978; Aarset, 1982; Озернюк, 1992, 2000, 2003а, б; Storey, Storey, 1996, 2005; Карамушко, 2007; Pernet et al., 2006, 2007, 2008 и др.].

Сущность любых адаптаций состоит в приобретении механизмов, сохраняющих функциональную устойчивость систем организма в условиях изменяющейся среды. Именно это делает возможным расширение ареала, завоевание новых, прежде недоступных, экологических ниш, устранение конкуренции и др. Адаптации всегда функционируют комплексно, в них участвуют различные регуляторные механизмы, вырабатывающиеся на всех уровнях организации жизни – от молекулярного до поведенческого и экосистемного. Адаптации могут быть как генетически закрепленными, статическими, отражающими устойчивость биологических систем, так и фенотипическими, или динамическими, обратимыми, отражающими запас их прочности. Диапазон фенотипических адаптаций всегда определяется генотипом.

В процессе эволюции проблема температурных адаптаций у пойкилотермных организмов решена выработкой ферментов-катализаторов, сущность действия которых заключается в увеличении скорости биохимических реакций при данной температуре, т. е. в снижении количества энергии, необходимой для осуществления того или иного биохимического процесса [Хочачка, Сомеро, 1977]. Степень температурной резистентности ферментов определяет отношение к температуре белков, а с ними и всего организма. Деятельность ферментативных

систем приспособляется к температурным особенностям окружающей среды.

Температурный фактор главным образом сказывается на таких важнейших функциях, как обмен и размножение. В первую очередь вырабатываются адаптации для оптимизации именно этих функций.

Наличие у гидробионтов адаптаций к существованию в условиях низких или даже отрицательных температур делает их обмен в определенной степени независимым от температуры среды, и это создает возможности расширения ареала по всей огромной области высоких широт. Степень этих адаптаций очень высока. Так, сайка (*Boreogadus saida*), антарктические рыбы *Notothenia*, *Trematonus* и др. ведут активный образ жизни даже при -2°C , *Trematonus borchgreviniki* большую часть жизни проводит среди пластинок рыхлого льда, под сплошным ледяным покровом, опускаясь лишь для кормежки. Рыбы из семейства Dallidae способны переносить длительное вмерзание в лед. Моллюск *Palingera polaris*, также вмерзая в лед, легко переносит охлаждение до -11°C и ниже. В Арктике при постоянно низких температурах обитает богатая фауна рыб, ракообразных (*Spirontocaris spinus*, *Sclerocrangon oreas*, *Hetairus polaris* и др.), иглокожих (*Urasterias lincki*, *Stegophiura nodosa*, *Chirodota laevis* и др.), моллюсков (*Portlandia arctica*, *Astarte elliptica*, *Yoldia hyperborea*) и других гидробионтов.

Одной из особенностей холодных вод является большая насыщенность кислородом и практически неограниченная доступность его для организмов. Это создает возможности для максимального упрощения органов дыхания и потери гемоглобином своего значения. Кровь антарктических рыб лишена гемоглобина, она белая (длинноперая белокровка *Pagetopsis macropterus*). Холодные антарктические воды богаты и HCO_3 , который, как известно, растворяет карбонат кальция, что создает определенные трудности для существования гидробионтов с известковым скелетом. В их покровах увеличивается роль хитина. Так, в антарктических водах отсутствуют седентарные полихеты

серпулиды, обитающие в известковых трубочках. Из морских звезд и ежей известны лишь формы с мягким, бескальциевым скелетом (Echinothoridae и др.) [Зернов, 1949 и др.].

Поддержание стабильности организма возможно при его терморегуляции. У криофильных рыб она, в частности, осуществляется теплообменом между сосудами кровеносной системы. Сосуды, выходящие из мышц, тесно соприкасаются с сосудами, идущими от кожи и несущими охлажденную кровь.

Открытая часть моря характеризуется выраженным постоянством температуры или очень медленным ее изменением. Это обуславливает высокую степень stenothermности ее населения. Большинство криофилов живут в узких температурных диапазонах. Так, офиура *Ophiopleura* и голотурия *Elpidia glacialis* не переносят температуру воды выше +1 °С. Антарктическая рыба *Trematonus bernacchii* может существовать лишь в пределах –2...+2 °С. Личинки наваги (*Eleginus navaga*) не переносят температуру воды выше 6 °С [Аранович и др., 1974]. У арктических сигов (*Coregonus lavaretus pidschian*) и тайменя (*Hucho taimen*) при повышении температуры снижается общая активность и интенсивность питания. При этом важно, что повышение температуры влечет за собой снижение количества растворенного в воде кислорода, и это также сказывается на степени активности гидробионтов. Понятно, что stenobiонтность резко сужает ареал.

Для обитания в условиях низкой температуры очень важно ее постоянство. Температурные скачки особенно пагубны для гидробионтов, населяющих открытую часть моря. Тропические формы легче переносят низкие, но константные температуры, чем их флюктуацию. Ряд глубоководных организмов, обитающих при постоянно низких температурах, по своему происхождению являются тропическими. Они, таким образом, избежали негативного влияния частых температурных перепадов [Зенкевич, 1949, 1952 и др.].

На литорали в силу приливно-отливных явлений происходит стык условий суши, моря и пресных вод. В течение суток литоральные формы единожды или дважды попеременно переживают значительные охлаждения и перегревы. Это выработало у них различные приспособления и высокий уровень эвритермности [Aarset, 1982; Storey, Storey, 1996, 2005 и др.]. Их обмен почти не зависит от температуры. Так, бореальные моллюски *Mytilus edulis* и *Littorina rutis* зимой могут переносить –20, а в летний отлив – +20 °С и выше, *L. littorea* способна существовать в течение 8 дней при

–8 °С. Такие же низкие температуры переносят *L. saxatilis* и другие литоральные седентарные или малоподвижные формы [Aarset, 1982; Murphy, 1983 и др.]. Ряд гидробионтов избегают как промерзания, так и перегрева поведенческими реакциями. Так, гастроподы *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis*, *Lacuna pallidula* и др. в зимнее время мигрируют в сублитораль, где температура не опускается ниже –2 °С. Но в заливах Белого моря и это не обязательно – толстый ледяной припай во время отлива надежно укрывает литораль и ее обитателей от губительных низких температур воздуха. Однако на прибойных литоралях высокоширотных морей, где ледовый припай имеет большую толщину (в Карском море больше 1 метра), его весенние подвижки уничтожают все население литорали. Литоральные формы гидробионтов размещаются на ней в зависимости от степени их терморезистентности. Более резистентные формы занимают верхние районы литорали, где изменения условий отличаются большой резкостью. По направлению к сублиторали их заменяют виды со снижающейся эвритермностью.

Изменение терморезистентности может также быть как сезонным, так и возрастным. Так, *L. pallidula* в Белом море размножается дважды в течение года: весной (июнь–август) и осенью (ноябрь–декабрь). Осенние кладки, находящиеся в более суровых условиях, обладают и большей резистентностью к низким температурам, чем весенние, развивающиеся в более мягких условиях. Они в течение трех суток способны переносить температуру –12...–13 °С. Половозрелые формы при таких температурах гибнут. Чтобы избежать замерзания, они мигрируют в сублитораль [Полянский, 1950, 1955; Кузнецов, 1960]. Бивальвии рода *Mya*, полихета *Arenicola marina* и др. живут в норках в грунте, спасающих их от низких температур и других неблагоприятных условий среды.

Показано, что периодические колебания факторов среды в пределах экологической нормы ускоряют рост и эмбриональное развитие, оптимизируют энергетику, улучшают общее физиологическое состояние, повышают жизнестойкость. Считается, что астатичность среды является для гидробионтов экологической нормой [Эмме, 1947; Галковская, Сущенко, 1978; Сущенко, 1978; Кузнецов, 2005 и др.]. Важно отметить, что терморезистентность пойкилотермных организмов генотипически зависит от температурных условий среды. Теплоустойчивость выше у теплолюбивых видов, а холодоустойчивость – у холодолюбивых.

Это хорошо прослеживается на рыбах. Так, холодолюбивые треска (*Gadus morhua*) и керчак (*Myoxocephalus scorpius*) характеризуются низкой теплоустойчивостью, а теплолюбивая речная камбала (*Pleuronectes flesus*) – высокой [Кауфман, 1965]. У трески точка замерзания плазмы равна $-0,8^{\circ}\text{C}$, но зимой она снижается до $-1,6^{\circ}\text{C}$, что делает возможным ее существование при отрицательной температуре. Сезонные колебания температуры не изменяют степень терморезистентности гидробионтов. Она постоянна у особей одного и того же вида из разных районов его ареала. Это делает возможным рассматривать степень терморезистентности как видовой признак [Ушаков, 1964 и др.].

Основная физиологическая адаптация у гидробионтов полярных вод заключается не в повышении интенсивности энергетического обмена, а в более эффективном использовании ассимилированной энергии, пищи, идущей на продукционные процессы, на соматический и генеративный рост. Энергетические траты на ее переваривание у рыб высоких широт ниже, чем у рыб низких широт. Биохимическое превращение пищи происходит дольше, и это обуславливает более низкие величины их рациона. У рыб полярных морей более высокая эффективность продуцирования вещества, чем у рыб других зон [Карамушко, 2001, 2005, 2007; Карамушко, Шатуновский, 2009].

Низкая температура является и важным стимулирующим фактором жизнедеятельности гидробионтов. Она способствует более быстрому росту, уменьшению суммы эффективных температур, необходимых для прохождения всего цикла развития, что очень важно в условиях приполярных и полярных широт с их коротким и холодным летом, удлинению продолжительности эмбрионального развития и всего жизненного цикла. При понижении температуры на 10° скорость развития уменьшается в 3 раза, а продолжительность жизни увеличивается многократно. Это может служить одним из объяснений большой численности планктонных организмов в приполярных и полярных водах по сравнению с экваториальными [Зернов, 1949]. Не исключено, что низкие температуры стимулируют и гаметогенез у бореальных видов, сделав возможным его прохождение за короткий теплый период. Они способствуют повышению энергетического обмена. Так, скорость реакций (величина Q_{10}) увеличивается не в 2–3 раза, как обычно, а в 5–6 раз. У морского ежа *Arbacia* при 30°C Q_{10} составляет 1,7, а при 7°C она возрастает до 7,3 [Зернов, 1949; Иевлева, 1972, 1981].

Увеличивается масса красных мышечных волокон (рыбы) и концентрация митохондрий в них. Это приводит к сокращению диффузионных расстояний между митохондриями и цитоплазмой и повышает активность их взаимодействия. Поскольку цитохром С составляет большую часть внутренней оболочки мембран митохондрий, то увеличение их численности влечет за собой и увеличение цитохромов дыхательной цепи, усиливается интенсивность дыхания [Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Dunn, 1988; Озернюк, 1992 и др.], что дает возможность пойкилотермным организмам поддерживать необходимое энергообеспечение и в условиях низких температур.

С понижением температуры водородные связи между молекулами внутриклеточной воды стабилизируются, и вода становится все больше структурированной, превращаясь в лед, что приводит клетку к обезвоживанию, к нарушению расположения органелл, к разрыву одних межмолекулярных связей и образованию других, не свойственных нормальной клетке и повреждающих клеточные мембраны. Образовавшиеся кристаллы льда разрывают клетку, приводя ее к гибели. Важнейшим предупреждающим механизмом образования льда в клетке является выход из нее части воды, что повышает ее ионную концентрацию и понижает точку замерзания. У двусторчатого моллюска *Mytilus edulis* при отрицательных температурах замерзает около 50–70 % всей воды, которая зимой выходит из клеток в экстраклеточное пространство. Клетки при этом деформируются, но увеличивается осмолярность оставшейся внутриклеточной жидкости, что снижает точку ее замерзания. Температура тела у этого моллюска при температуре воздуха -10°C три часа сохраняет -2°C . Моллюск *Palingera polaris*, вмерзая в лед, выносит охлаждение до -11°C , окружая себя слизью, ингибирующей рост кристаллов льда [Williams, 1995; Storey, Storey, 1996, 2005; Озернюк, 2003б и др.].

В процессе эволюции у пойкилотермных организмов возникли и другие механизмы, снижающие точку замерзания жидкостей в клетках, повышающие их способность к переохлаждению, препятствующие образованию льда. Они всегда многоцелевые, работающие на разных уровнях. Наиболее эффективными из них являются биологические антифризы – пептидные и гликопротеиновые соединения. Они адсорбируются на возникших в клетках мельчайших кристалликах льда, не давая им увеличиваться. Их эффективность в 200–300 раз выше, чем у веществ, облада-

ющих коллигативным механизмом действия. Из сыворотки крови полярных видов рыб выделены гликопротеины, содержащие 35–50 % углеводов и обеспечивающие до 30 % депрессии точки замерзания крови. Кроме того, устойчивости клеток к замерзанию способствуют и многоатомные спирты – сорбит и глицерин. Глицерин заменяет внутриклеточную воду, выталкивая ее во внеклеточное пространство, где лед менее опасен. Он также стабилизирует структуры белков и клеточных мембран [Pernet et al., 2007 и др.]. Снижение температуры замерзания вызывает и наличие в крови многих гидробионтов глюкозы, аминокислот и солей (главным образом NaCl). Возникновение антифризов стимулируется низкими температурами. У антарктических рыб они присутствуют всегда и составляют 3,5 % от веса жидкостей тела. У арктических рыб имеются такие же антифризы, но с меньшей молекулярной массой [Озернюк, 2003б и др.].

Адаптация к низким температурам выражается и в изменении субстратной специфичности ферментов (холинэстераз), увеличении сродства субстратов к ферментам. Снижается уровень их каталитической активации. Они могут иметь разную температурную «настройку». Так, у форели (*Salmo trutta*) имеется два типа холинэстераз, работающих в разном температурном диапазоне [Ковалев, 2003; Озернюк, 2003а, б и др.]. Увеличивается концентрация уже имеющихся в клетке ферментов. Понижение температуры заметно изменяет и ионный состав внутренней среды организма, что, как непосредственно, так и опосредованно, через изменение pH, может избирательно влиять на активность ферментов (изоферментов), отличающихся температурными характеристиками [Виленкин, 1977 и др.].

Большое значение для жизнедеятельности гидробионтов имеет термостабильность аминокислот. У организмов, обитающих при разных температурах, она разная. Она же определяет и термозависимость белков и изменяется в зависимости от температуры среды. Разные температуры обуславливают и разную стабильность белков, их конформационную гибкость. При низких температурах она снижается, что вызывает затруднение функционирования. Но низкие температуры стимулируют и замену аминокислот, изменяющих структуру молекулы белка и обеспечивающих увеличение его гибкости. Так, в одном из ферментов углеводного обмена – лактатдегидрогеназы пролин, создающий определенную жесткость, заменяется на аланин, обеспечивающий более гибкую структуру, необходимую при низких тем-

пературах [Александров, 1975, 1985; Озернюк, 2003а, б и др.].

Важным механизмом нормального функционирования организма является состояние мембранных липидов. Они, как известно, находятся в виде жидких кристаллов. Снижение температуры среды вызывает снижение их вязкости и, следовательно, снижение интенсивности всех обменных процессов. Это предупреждается способностью мембранных липидов изменять фазовые переходы путем перестройки структуры жирно-кислотных цепей в зависимости от температуры среды, увеличением количества ненасыщенных жирных кислот. Возникновение в жирных кислотах ненасыщенности снижает температуру перехода из фазы геля в жидкокристаллическую фазу, что придает мембранам необходимую степень текучести плавления при той же длине цепи. Липиды, синтезируемые при низких температурах, имеют более ненасыщенный характер [Крепс, 1979, 1981 и др.]. Появление в жирных кислотах двойных связей катализирует фермент десатуразу. Ее активность усиливается низкой температурой. Для эффективной работы десатуразы необходимо наличие молекулярного кислорода, а его количество в полярных водах значительно выше, чем в экваториальных [Костецкий и др., 2008]. В мембранных липидах гидробионтов высоких широт всегда преобладают ненасыщенные жирные кислоты.

Большое значение для гидробионтов полярных и приполярных районов имеют и депонированные жиры – основной энергетический материал организма. Их количество определяется температурным фактором. Низкие температуры приводят к накоплению общих липидов и к уменьшению количества углеводов, а высокие, наоборот, к снижению синтеза липидов и увеличению гликогена. Это хорошо прослеживается на простейших. Показано, что при содержании инфузорий в условиях низких температур они накапливают жиров значительно больше, чем при культивировании в более высоких температурах [Smith, 1940; Ковалева, 1962; Полянский, 1963 и др.]. Если простейших, выращенных на холоде и имеющих большое количество жира, перенести в более теплую среду, то этот жировой запас быстро исчезает, его заменяет гликоген [Zhinkin, 1930; Суханова, 1960, 1968 и др.]. В условиях низких температур депонированные жиры всегда содержат большое количество ненасыщенных жирных кислот.

Общая жирность планктона в значительной степени также обусловлена температурным режимом водоема. Минимальное количество

жиров он имеет в экваториальных и поверхностных водах. Но по мере приближения к полюсам и в более глубоких слоях воды, т. е. при снижении температуры, его величина увеличивается. Так, среднее количество жира у планктонных организмов в широтах от 12° с. ш. до 8° ю. ш. равно 8,7 %, а севернее 25° и южнее 26° соответственно повышается до 14,5 и 19,5 % [Богоров, 1960; Богоров, Виноградов, 1960; Самышев, 1971 и др.]. Рачки Pontellidae – характерные формы гипонейстона – вовсе лишены жировых включений, в то время как *Calanus helgolandicus*, обитающий в холодных глубинных водах, содержит до 46 % жиров [Виноградова, 1967]. Жировые запасы у высокоширотных форм имеют и определенное адаптивное значение. Зимой, когда их питание прерывается на длительное время, они существуют лишь за счет жирового депо.

Морские пойкилотермные животные не способны синтезировать как незаменимые аминокислоты, так и некоторые жирные кислоты (линолевую, линоленовую, арахидоновую) и вообще запасные жиры. Механизмы этого явления не совсем ясны. Эксперименты по холодной акклиматизации простейших и рыб показали, что в небольших количествах жиры все-таки синтезируются [Hochachka, Hayes, 1962; Knipprath, Mead, 1968 и др.].

Депонированные жиры у гидробионтов приобретаются главным образом по трофической цепи, через фитопланктон. Накопление жировых запасов происходит до момента снижения биопродуктивности фитопланктона, т. е. до осени. У некоторых арктических гидробионтов накопление липидов длится в течение небольшого срока, иногда всего несколько недель. Этого бывает достаточно, чтобы поддержать метаболические процессы, хотя и на минимальном уровне, но в течение всего продолжительного зимнего периода. У мальков люмпена (*Leptocinus maculatus*) имеется специальный жировой мешок, где накапливаются высокоэнергетические липидные компоненты для их последующего использования в течение всей арктической зимы. Доминирующими в этих липидах являются триацилглицерины [Мурзина, 2010; Мурзина и др., 2012].

Основную роль в фитопланктоне играют диатомовые водоросли. Являясь одним из основных продуцентов органического вещества и липидов, они представляют собой важнейшее звено пищевых связей в водоеме. Благодаря большому развитию диатомей в морях высоких и умеренных широт они обнаруживают примерно десятикратное преобладание первичной продукции и биомассы планктона

по сравнению с тропиками. Важным фактором повышения численности диатомей в полярных морях является повышенное в их водах количество фосфатов [Богоров, 1960; Барашков, 1963; Soreman, Parrish, 2003 и др.]. Диатомеи обладают высокой способностью к синтезу липидов и содержат их до 30 %. Низкие температуры воды вызывают у них повышение синтеза жиров и ненасыщенности их жирных кислот.

Необходимым условием синтеза жирных кислот у диатомей, как и у всех растений, является наличие достаточного количества молекулярного кислорода [Harris, James, 1969a, b; Кретович, 1971]. Насыщенность кислородом водоемов возрастает по мере снижения температуры воды, т. е. в широтном направлении. Это и должно обуславливать увеличение содержания жиров в водорослях приполярных и полярных вод. Однако этот вопрос еще нуждается в детализации.

Низкие температуры определяют особенности не только многих физиологических и биохимических процессов, но и некоторых морфологических показателей. У многих гидробионтов полярных вод наблюдается увеличение размеров тела. Так, диаметр диска у сцифомедузы *Cyanea arctica* обычно равен 20–30 см, но в холодных водах он может достигать 2 м, а щупальца – 30 м. Размер диска у черноморской популяции сцифомедузы *Aurelia aurita* в среднем равен 10–15 см, а у беломорской – 20–30. Длина тела планктонного моллюска *Clione limacina* в Северном море равна 20 мм, а в арктических водах – 36. Размер гастроподы *Margarita groenlandica* в холодных водах удваивается. Удваиваются размеры и щетинкочелюстных (*Sagitta bipunctata*). Гигантских размеров достигают иглокожие: диаметр морской звезды *Priamaster* равен 44 см. У остракоды *Gigantocypris* тело увеличивается на порядок. Размер форамениферы *Astrorhiza granulosa* в средних широтах равен 6 мм, а в Антарктике – 14,7; величина тела *Rheophax cylindrical* и *Tholosena laevis* почти утраивается [Догель и др., 1962]. У северных рыб увеличивается число позвонков (биологическое значение этого феномена не всегда понятно). Таких примеров можно привести множество. По-видимому, описанное явление связано с тем, что температурный диапазон, при котором осуществляется размножение, значительно короче такового, при котором происходит процесс роста. Организм, таким образом, высвобождает больше времени для роста [Зернов, 1949; Kinne, 1970; Lascombe et al., 1975]. Это имеет и определенный адаптивный характер, так как

с увеличением тела увеличивается и абсолютная плодовитость, что для организмов с примитивной организацией имеет большое значение. Поскольку у гидробионтов наступление половой зрелости связано не с возрастом, а с достижением определенных для данного вида размеров, это делает более интенсивным темп наращивания массы тела и убыстряет темп увеличения плодовитости, что в свою очередь уменьшает выедание их хищниками еще до достижения половой зрелости [Никольский, 1964; Константинов, 1986]. Кроме того, при увеличении размеров объекта его теплоемкость меняется медленнее, чем способность к восприятию и передаче тепла [Зернов, 1949]. Таким образом, при дефиците тепла крупные организмы имеют определенное преимущество.

Адаптации к существованию в условиях высоких широт выработались и у водорослей. Перед ними стоят те же проблемы, что и перед животными – выработка адаптаций, максимально понижающих температуру замерзания клеток. Особенно это важно для литоральных форм, подвергающихся резким изменениям среды. Механизмы терморезистентности водорослей схожи с таковыми у животных. В их клетках также вырабатываются вещества, понижающие точку замерзания внутриклеточных жидкостей, уменьшающих осмотический переход клеточной жидкости в межклеточное пространство, что повышает концентрацию внутриклеточных веществ. Образованию льда препятствуют и ненасыщенные липиды. Мембранные липиды при низких температурах сохраняют и целостность мембран. Защитную функцию выполняет и глицерин, задерживающий образование льда. При низкой температуре в клетках увеличивается концентрация ферментов, отвечающих за синтез антифризов.

Температурная устойчивость литоральных водорослей (*Fucus inflatus*, *Enteromorpha compressa* и др.) лабильная, фенотипическая, зависящая от температуры среды. Чем она ниже, тем выше их холодоустойчивость [Лютова, Фельдман, 1960, 1963; Лютова и др., 1964, 1968]. Это обуславливает и сезонный характер изменения терморезистентности: зимой повышается холодоустойчивость, летом – теплоустойчивость (*Ascophyllum nodosum*) [Фельдман и др., 1963].

Литоральные формы имеют более высокую степень устойчивости, чем сублиторальные, что хорошо прослеживается на бурых водорослях. Так, фукоиды, как и животные [Someo, 2002], на литорали образуют определенную зональность. Виды, населяющие верхние горизонты и подвергающиеся более резким пе-

репадам температуры, имеют и более высокую степень терморезистентности, и она снижается по направлению к урезу воды, где температурные условия несколько сглаживаются. Создается убывающий ряд: *Fucus filliphormis* > *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. vesiculosus* (сублиторальный) > *F. serratus* [Фельдман и др., 1963; Библь, 1965]. Это свидетельствует о том, что водоросли не имеют постоянного уровня температурной устойчивости. Он зависит от температуры среды, к которой они способны лишь «настраиваться» [Лютова, Фельдман, 1960 и др.]. Отсутствие у водорослей постоянного уровня температурной резистентности следует рассматривать как важнейший механизм адаптации к изменчивости температурного режима среды [Фельдман и др., 1963; Гапочка, 1981 и др.]. Степень терморезистентности у водорослей не может являться видовым признаком, как это имеет место у пойкилотермных животных [Ушаков, 1964; Жирмунский, 1966 и др.].

Продолжительность жизни слоевищ бурых водорослей также определяется температурой среды. Наибольшего возраста они достигают в условиях низкой температуры воды. В районах с высоким летним прогревом слоевища функционируют как однолетние, в холодных водах – как многолетние.

Морская трава zostера (*Zostera marina*, *Z. nana* и др.), окаймляющая литораль, является цветковым многолетним растением. Как и высшие наземные растения, морские травы не меняют теплоустойчивость в пределах толерантной зоны температур и не отвечают неспецифическим повышением устойчивости на воздействие температур, близких к повреждающим. У них не наблюдается сдвига теплоустойчивости, адекватного температурным сдвигам среды [Фельдман, Лютова, 1962]. С приходом зимних холодов зеленая часть морских трав погибает, а после вскрытия ледового покрова из сохранившихся подземных органов произрастают новые зеленые части растений. Осенью также отмирают вершина таллома у ламинарий и генеративные ветви фукоидов.

С понижением температуры воды интенсивность дыхания водорослей ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Момент уравнивания этих двух процессов называется компенсационной точкой. Она указывает на оптимальность условий для данного вида. В высоких широтах с низкими температурами воды компенсационная точка устанавливается на больших глубинах, чем в низких, т. е. одни и те же виды водорослей в высоких широтах за-

нимают большие глубины, чем в низких широтах [Вассер и др., 1989].

Важным фактором для нормальной жизнедеятельности водорослей в условиях высоких широт являются адаптации к сезонному изменению освещенности – полярной ночи зимой и круглосуточной освещенности летом. Водоросли являются тенелюбивыми растениями, их фотосинтез успешно происходит при низкой интенсивности света. Величина светового насыщения у них изменяется параллельно изменению длины светового дня. Она уменьшается от лета к зиме. Так же уменьшается и интенсивность фотосинтеза.

Одной из адаптаций к изменению интенсивности света является изменение количества пигментов. Уменьшение освещенности вызывает их увеличение, и наоборот. Показано, что у зеленых водорослей *Ulva fenestrata* и *Enteromorpha linza* содержание пигментов значительно увеличивается зимой и падает летом. Накопление пигментов зимой сопровождается увеличением размеров хлоропластов. Вероятно, повышенное содержание фотосинтезирующих пигментов зимой является не только адаптацией к низкой интенсивности освещенности, но и к низкой температуре. При слабой освещенности увеличивается и количество тилакоидов – светособирающей системы и аппарата фотохимических реакций [Гапочка, 1981]. Многие водоросли могут расти и даже размножаться в условиях длинной полярной ночи. Так, зимой *Delasseria* способны давать новые побеги и фруктифицировать, а у *Laminaria digitata* развиваются спорангии. Это происходит за счет резервных материалов, накопленных еще летом [Зернов, 1949]. При полном отсутствии света водоросли переходят от автотрофного способа питания к гетеротрофному. Таким образом, существование гидробионтов в условиях резких колебаний факторов среды стало возможным благодаря выработке генетически закрепленных соответствующих адаптаций, обусловивших их высокую эврибионтность.

Бактерии в экосистеме моря играют одну из важнейших ролей в балансе веществ и энергии. Степень их активности связана главным образом с температурным фактором. Предполагалось, что в холодных полярных морях она будет минимальной, но исследования показали, что множество психрофильных бактерий способны успешно жить и размножаться при температуре, близкой к точке замерзания воды. Механизмы их адаптаций пока остаются неясными [Morita, 1975 и др.].

Криофлора водорослей насчитывает порядка 100 видов [Голленбах, 1977; Гапочка, 1981], по другим данным – 200 [Мельников, 1989]. Они являются обитателями льда. Лед заселяют водоросли из подледной воды, поднимаясь по межкристаллическим каналам, заселяя всю толщу льда. Это наиболее стенотермные формы. Так, у *Chlamydomonas nivalis* оптимум равен 0 °С, увеличение температуры на 1 °С приводит их к гибели.

Многие криофильные водоросли, особенно диатомеи, обнаруживают удивительную морозоустойчивость. Зимой они, вмерзая в лед, способны переносить несколько десятков градусов ниже нуля, а летом живут и размножаются в талой воде, при температуре около 0 °С. Хламидомонады имеют стадию покоя в виде округлых толстостенных клеток, заполненных красным пигментом гематоксикомом, вызывающим красную окраску льда и снега. При оттаивании льда они начинают быстро размножаться, образуя мелкие неподвижные клетки и обычные подвижные. Диатомеи лишены каких-либо специальных морфологических приспособлений для перенесения низких температур. В морях Арктики и Антарктики таких «ледовых» диатомей насчитывается 80 видов [Голленбах, 1977].

Адаптация к отсутствию освещенности в толще льда привела многих представителей криофлоры к гетеротрофии. Криофильные динофлагелляты и мелкие флагелляты вообще утратили хлоропласты. Возможность гетеротрофии обусловлена более высокой концентрацией минерального азота во льду, чем в воде.

Одним из механизмов адаптации водорослей к условиям зимы является понижение обмена вплоть до полного прекращения биохимических процессов, сокращение аденазинтрифосфата в клетках. За зиму концентрация АТФ во льду уменьшается на два порядка. Клетки приобретают состояние, близкое к анабиозу [Мельников, 1989].

Жизнь в специфических условиях полярных вод возможна лишь при выработке адаптаций процесса размножения. Без этого, даже при наличии всех других приспособлений, организм способен существовать лишь в одном поколении. Наиболее важные изменения происходят как в гаметогенезе, главным образом в оогенезе, так и во всем половом цикле.

Известно [Кауфман, 1976а], что нерест у большинства беспозвоночных, обитающих в арктических водах, начинается при максимальном прогреве тех глубин, на которых они обитают. После небольшого постнерестового периода следует новая волна гаметогенеза. Она, как обычно, начинается первыми стадия-

ми оогенеза – размножением оогониев и их переходом на стадию премеиоза. Это также происходит при наибольшем прогреве воды. Первые стадии оогенеза протекают сравнительно быстро, в Белом море примерно за 1–2 недели. На прохождение этой стадии (независимо от степени теплолюбивости вида) уходит всего 12–21 % от суммы эффективных температур, необходимых для прохождения всего оогенеза.

Вторая стадия оогенеза – превителлогенез. Он происходит при сравнительно высокой, но уже снижающейся температуре. Для прохождения этой стадии уходит большее количество суммы температур – 31–39 %. Сумма температур, необходимая для завершающего периода оогенеза – стадии вителлогенеза, самой сложной и самой продолжительной, – составляет 42–51 %. Ее прохождение у теплолюбивых видов (иглокожие *Asterias rubens*, *Ophiopholis aculeata* и др.) занимает 1–2 месяца. У бореальных форм, у которых вителлогенез не успел завершиться до наступления отрицательных температур (некоторые экземпляры моллюсков *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и др.), он заканчивается весной, но также при минимальных положительных температурах. У арктических видов (морские звезды *Urasterias lincki*, *Paraniomorpha tumida*, *Pteraster militaris* и др.) вителлогенез протекает при минимальной положительной или при отрицательной температуре и длится до полугода. Более длительный период желткообразования у холодолюбивых форм делает возможным накопление больших запасов желтка и увеличение размеров яиц. Так, у бореальных видов диаметр яиц в среднем равен 90–150 мкм, а у арктических – 700–1000 [Кауфман, 1976б, в, 1977]. Такая же закономерность наблюдается и у рыб. Размеры икринок увеличиваются по направлению к полюсам [Расс, 1935, 1941]. Таким образом, приуроченность отдельных стадий оогенеза к определенному температурному режиму определяется не филогенетической принадлежностью, а степенью теплолюбивости вида. Пойкилотермные гидробионты, независимо от систематической принадлежности, адаптируют свой половой цикл к температурам их обитания.

Температурный фактор обуславливает не только количество желтка в яйцеклетке, но и его состав. Желток состоит из трех основных компонентов: углеводов, жиров и белков, каждый из которых синтезируется при определенной температуре. Первыми всегда образуются углеводы. Их синтез стимулируется высокими температурами, и в желтке бореальных, теплолюбивых видов они доминируют. После них появляются жиры. Их образование

связано с низкими температурами, и в желтке яиц холодолюбивых видов они преобладают. Последним синтезируется белок, но в желтке почти всех морских беспозвоночных он входит в комплекс с жирами и с углеводами (самостоятельно представлен у голотурий и асцидий). Таким образом, желток бореальных видов в основном представлен углеводами (яйца углеводного типа), а арктических – жирами (яйца жирового типа) [Кауфман, 1971, 1972, 1974а, б]. Поскольку энергетическая емкость углеводов сравнительно невелика, то ее недостаточно для полного развития зародыша. Из яиц углеводного типа вылупляются недоразвитые организмы – личинки, гомеостатические механизмы которых еще не развиты. Продолжительность личиночного периода находится в прямой зависимости от степени теплолюбивости вида. Чем теплолюбивей вид, тем его личинка вылупляется на все более ранней стадии развития и личиночная жизнь удлинняется, что, естественно, влечет за собой их огромную смертность. По мере распространения к полюсам углеводный компонент желтка вытесняется жировым, что делает возможным замену личиночного типа развития на прямое. Так, в районе Южной Индии виды переднежаберных гастропод с личиночным типом развития составляют 97 %, а в районе Восточной Гренландии – 0 % [Thorson, 1952 и др.]. В целом в окраинных тропических и субтропических морях число бентосных видов с планктонной личинкой составляют 90–95 %, в бореальных водах – 65–70, а в полярных – около 5 [Перес, 1969 и др.].

В яйцах жирового типа, имеющих больший энергетический потенциал, все развитие происходит в яйце, т. е. оно эмбрионируется. Это дает организму значительные преимущества. Развивающийся организм обеспечивается гарантированной пищей, а яйцевые оболочки защищают его от многих негативных влияний изменчивой среды. Все это повышает шансы на выживание. Из яйца вылупляется уже вполне сформированный организм, со всеми регуляторными механизмами, но небольшого размера. В этом случае выживание вида происходит не за счет статистических механизмов – примитивного увеличения численности личинок, как у теплолюбивых форм, а за счет усовершенствования развития.

Наиболее совершенным типом приспособления процесса размножения к условиям высоких широт, несомненно, является живорождение. Так, из 41 вида иглокожих, вынашивающих свое потомство, 32 вида населяют полярные воды (например, морской еж *Hemiaster philippi*, морская звезда *Asterias hexactis* и др.). Акти-

нии, сем. Tealidae, живущие в Арктике, имеют специальные выводковые камеры. Интересно, что вид *Tealia crassicornis* у берегов Франции является яйцекладущей формой, а у Шпицбергена – живородящей [Зернов, 1949]. При живорождении оплодотворение становится внутренним, партнеры копулируют. Это лишает организм необходимости вырабатывать огромное количество яйцеклеток, что существенно снижает энергетические затраты, идущие на оогенез.

Сперматогенез не обнаруживает заметных адаптаций к условиям высоких широт. Это, по-видимому, связано со сравнительной непродолжительностью данного процесса, с кратковременностью жизни сперматозоидов и с той ролью, которую они играют при оплодотворении. Им нет необходимости накапливать большого количества запасных питательных веществ, что делает сперматогенез менее зависимым от факторов среды, в частности от температуры.

Важным этапом жизненного цикла гидробионтов несомненно является нерест. В условиях экваториальных морей, при теплом и стабильном климате, фитопланктон размножается круглый год. Поскольку он является основной пищей личинок, то это делает возможным круглогодичный и многократный нерест. Такой тип нереста требует постоянного притока половых клеток, а это возможно только при асинхронном типе оогенеза, когда в гонадах всегда имеются гаметогенные клетки, находящиеся на всех стадиях развития. Однако по мере удаления от экватора и появления климатической сезонности период развития фитопланктона сильно сужается. Пик его «цветения» стал приходиться на весну, что в свою очередь вызвало и изменение характера нереста, он также превращается в сезонный. Из круглогодичного многократного нерест становится однократным, но при этом, что очень важно, сохраняется асинхронность оогенеза (у холодолюбивых форм она выражена слабее). Это облегчает возможность образования всего фонда половых клеток в условиях короткого и холодного полярного лета. Таким образом, сохранение асинхронного типа оогенеза при переходе от круглогодичного многократного нереста к однократному является одной из адаптаций процесса размножения к условиям полярных морей [Кауфман, 1976а, б, в, 1977].

В заключение рассмотрим некоторые эволюционные аспекты холодной адаптации. Так, важнейшей из них является приобретение эмбрионизации, при которой из яйца вылупляется уже сформированный организм с полным

набором гомеостатических механизмов. Это делает возможным расширение ареала, выход его в иные сферы жизни: из морской среды – в пресноводную, из водного существования – к наземному. Эмбрионизация – это столбовой путь прогрессивной эволюции [Захваткин, 1949]. Углеводы, энергетические возможности которых достаточны лишь до развития личинки, являются более древней формой аккумуляции энергии, чем жиры, хотя последние также играют определенную роль в качестве дополнительного источника энергии [Шульман, 1972]. Теплолюбивая фауна тропических морей с личиночным типом развития должна рассматриваться как более древняя и более примитивная. Адаптация гидробионтов к холоду, к условиям полярных морей и связанное с этим возникновение яиц жирового типа, а с ними и процесса эмбрионизации является следующим этапом прогрессивного развития животного мира [Кауфман, 1976б, в, 1977].

В эволюции жизни на Земле огромное значение имели Великие оледенения. Они вызвали не только серьезные кризисные явления, но были и мощными стимуляторами, обусловившими последующие витки прогрессивной эволюции. Те организмы, которые смогли адаптироваться и выжить, дали начало новым организмам с иными структурами и физиологией. Они оказались более конкурентоспособными и активно вытесняли эволюционно менее продвинутые формы. Организмы, населяющие районы, не затронутые оледенением, остались на прежнем архаическом и примитивном уровне организации. Именно так рассматривается современная флора и фауна тропиков [Ekmann, 1935].

Первое из Великих оледенений произошло в верхнем карбоне. Оно длилось несколько миллионов лет, охватив весь суперматерик Гондвану. За это время могли возникнуть яйца жирового типа, а с ними и эмбрионизация. Именно в карбоне возникла пресноводная, а затем и наземная жизнь. Быстрая эволюция докембрийской фауны и появление скелетных форм связывается не только с появлением свободного кислорода, но и с позднекембрийским ледниковым периодом. Ответом на карбонво-пермское оледенение стало возникновение наземной глоссоптериевой флоры, а кайнозойское четвертичное похолодание могло стимулировать и появление человека [Джон, 1982а, б]. Мощнейшая вспышка формообразования, наблюдающаяся в третичное время и в плейстоцене, также обусловлена похолоданием [Рубцов, 1945; Голиков, 1974].

Интерес представляют и некоторые другие явления, сопровождающие адаптацию организма к холоду и имеющие важное эволюционное значение. Так, отбор на холодоустойчивость не только эффективен как фактор создания холодоустойчивости, но и как фактор, поддерживающий ее на определенном уровне. У линий, приобретших холодоустойчивость, временные или слабые дозы холода вызывают стимулирующий эффект, т. е. холод в процессе отбора из неблагоприятного фактора превращается в положительный [Камшилов, 1941]. Низкая теплоустойчивость легче закрепляется отбором и более стабильна в последующих поколениях, чем высокая [Амосова, 1967]. Также показано, что прогрессивная эволюция сопровождается именно снижением теплоустойчивости клеточных белков, что связано с периодом похолодания [Ушаков, 1977]. Снижение температуры воды вызывает у гидробионтов усиление цикличности, ограничение партеногенеза и сокращение периода развития. Так, у копепода (*Cyclops scutifer*) период от вылупления науплиуса и до поступления яйцеклеток в яйцевые мешки в Швеции занимает почти месяц, а в Средней Европе – более четырех. У *Diaptomus laciniatus* на севере Швеции это занимает два месяца, а в Средней Европе – 19–11 месяцев [Зернов, 1949].

Таким образом, прослеживается совершенно четкая связь выработки у организмов адаптивных механизмов к холоду с витками прогрессивной эволюции.

Литература

- Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура Л.: Наука, 1975. 253 с.
- Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с.
- Амосова И. С. Отбор синей мясной мухи *Calliphora erythrocephala* по признаку теплоустойчивости мышечной ткани // Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онтофилогенезе. Л., 1967. С. 66–70.
- Аранович Т. М., Дорошев С. И., Спекторова Л. В. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: ПИНРО, 1974. С. 9–11.
- Барашков Г. К. Химия водорослей. М., 1963. 143 с.
- Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М., 1965. 463 с.
- Богоров В. Г. Географические изменения жирности планктона в океане // ДАН СССР, 1960. Т. 134, № 6. С. 1441–1442.
- Богоров В. Г., Виноградов М. Е. Распределение биомассы зоопланктона в центральной части Тихого океана // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1960. Т. 10. С. 208–223.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Киев, 1989. 608 с.
- Виленкин Б. Я. Влияние температуры на морских животных // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. Л., 1977. С. 18–25.
- Виноградова З. А. Биохимические аспекты изучения морского планктона // Вопросы биогеографии. Киев: Наукова думка, 1967. С. 52–58.
- Галковская Г. А., Суценья Л. М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск, 1978. 143 с.
- Гапочка Л. Д. Об адаптациях водорослей. М.: МГУ, 1981. 80 с.
- Голиков А. Н. Изменение внутривидовой пластичности в процессе эволюции и некоторые вопросы видообразования // Теоретич. вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 174–209.
- Голленбах М. М. Водоросли снега и льда // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 68–70.
- Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протистология. М.; Л., 1962. 592 с.
- Джон Б. Планета Земля и холодные интервалы ее истории // Зимы нашей планеты. М., 1982а. С. 13–32.
- Джон Б. Великий пермско-каменноугольный ледниковый период // Там же. 1982б. С. 194–219.
- Жирмунский А. В. Вопросы цитозологии // Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 2. С. 623–637.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949. 395 с.
- Зенкевич Л. А. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры // Тр. Ин-та океанологии. 1949. Т. 3. С. 191–199.
- Зенкевич Л. А. Жизнь в глубинах океана // Природа. 1952. № 6. С. 60–64.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л.: АН СССР, 1949. 588 с.
- Иевлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных // Усп. совр. биол., 1972. Т. 73, № 1. С. 134–155.
- Иевлева И. В. Температурная среда и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, 1981. 232 с.
- Камшилов М. И. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биол. 1941. Т. 11, № 2. С. 221–228.
- Карамушко Л. И. Метаболические адаптации рыб высоких широт // ДАН СССР. 2001. Т. 379, № 2. С. 279–284.
- Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 39 с.
- Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей. М., 2007. 266 с.
- Карамушко Л. И., Шатуновский М. И. Активный обмен и метаболический диапазон у рыб высоких широт // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129, № 2. С. 167–180.

- Кауфман З. С. Теплоустойчивость мышечной ткани некоторых рыб Белого моря в связи с температурными условиями их существования // Цитология. 1965. Т. 7, № 5. С. 655–657.
- Кауфман З. С. Механизмы некоторых адаптаций пойкилотермных животных к существованию в условиях полярных вод // Материалы 16-й конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. 1971. С. 119–121.
- Кауфман З. С. Связь полового цикла морских беспозвоночных с температурным фактором среды // Отчетная научная сессия Зоологического института АН СССР по итогам работ 1971 г. Л., 1972. С. 14–15.
- Кауфман З. С. Зависимость состава желтка яиц морских беспозвоночных от температуры среды и некоторые вопросы эволюционной морфологии // 9 сес. учен. совета по проблеме: Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1974а. С. 236–238.
- Кауфман З. С. Половые циклы и гаметогенез беспозвоночных Белого моря // Исследования фауны морей. Л., 1974б. Т. 13 (21). С. 191–271.
- Кауфман З. С. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных // Зоол. журн. 1976а. Т. 55. Вып. 1. С. 5–16.
- Кауфман З. С. Зависимость оогенеза от температурного фактора среды и некоторые вопросы эволюционной морфологии // Журн. общ. биол. 1976б. Т. 37, № 2. С. 263–275.
- Кауфман З. С. Зависимость гаметогенеза морских шельфовых беспозвоночных от температуры воды // Журн. общ. биол. 1976в. Т. 37, № 6. С. 912–916.
- Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Л.: Наука, 1977. 265 с.
- Ковалев Н. Н. Холинэстеразы – биохимические механизмы адаптации гидробионтов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2003. 36 с.
- Ковалева Н. Е. Влияние температуры культивации на чувствительность инфузорий к повреждающему действию рентгеновских лучей // Цитология. 1962. Т. 4, № 3. С. 306–317.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986. 470 с.
- Костецкий Э. Я., Борода А. В., Одинцова Н. А. Изменения липидного состава эмбриональных клеток мидий *Mytilus trossulus* в процессе криоконсервации // Биофизика. 2008. Т. 53, № 4. С. 658–665.
- Крепс Е. М. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования // Физиол. и биохим. морских и пресноводных животных. Л., 1979. С. 3–21.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л., 1981. 339 с.
- Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М.: Высш. школа, 1971. 464 с.
- Кузнецов В. А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саранск, 2005. 37 с.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: АН СССР. 1960. 322 с.
- Лозина-Лозинский Л. К. Очерки по криобиологии (адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам). Л., 1972. 288 с.
- Лютова М. И., Завадская И. Г., Лукницкая А. Ф., Фельдман Н. Л. Температурная адаптация клеток морских и пресноводных водорослей // Клетка и температура среды. М.; Л., 1964. С. 115–119.
- Лютова М. И., Фельдман Н. Л. Исследования способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей // Цитология. 1960. Т. 2, № 6. С. 699–709.
- Лютова М. И., Фельдман Н. Л. Температурные адаптации клеток морских и пресноводных водорослей // Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды: тез. докл. М.; Л., 1963. С. 48–50.
- Лютова М. И., Фельдман Н. Л., Дробышев В. П. Изменение температурной устойчивости морских водорослей в зависимости от температурных условий среды // Цитология. 1968. Т. 10, № 12. С. 1538–1545.
- Мельников И. А. Экосистема арктического морского льда. М.: Наука, 1989. 191 с.
- Меримен Г. Т. Механизмы устойчивости пойкилотермных животных к действию температур, близких к замораживанию // Клетка и температура среды. М.; Л., 1964. С. 81–85.
- Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 184 с.
- Мурзина С. А., Нефедова З. С., Немова Н. Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 18–25.
- Никольский Г. В. Пути повышения продуктивности биосферы на примере популяций водных промысловых организмов // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 3. С. 398–408.
- Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.
- Озернюк Н. Д. Температурные адаптации. М.: МГУ, 2000. 205 с.
- Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: МГУ, 2003а. 215 с.
- Озернюк Н. Д. Температурные границы жизни // Природа. 2003б. № 4. С. 457–462.
- Перес Ж. Жизнь в океане. Л.: Гидрометеиздат, 1969. 287 с.
- Полянский Ю. И. О стойкости зародышей некоторых морских брюхоногих моллюсков к низким температурам // ДАН СССР. 1950. Т. 72, № 6. С. 1179–1181.
- Полянский Ю. И. Стойкость к отрицательным температурам некоторых литоральных и сублиторальных моллюсков Баренцева моря на эмбриональ-

ных и постэмбриональных стадиях развития // Тр. Мурман. биол. станции. 1955. Т. 2. С. 17–31.

Полянский Ю. И. Зависимость содержания гликогена и жира в цитоплазме *Paramecium caudatum* от температуры // Морфология и физиология простейших. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 102–110.

Расс Т. С. Некоторые закономерности в строении икринок и личинок рыб в северных водах // ДАН СССР. 1935. Т. 2, № 8–9. С. 597–601.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: МОИП, 1941. С. 5–60.

Рубцов И. А. О неравномерности темпа эволюции // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, № 6. С. 411–441.

Самышев Э. З. Биохимический состав и калорийность планктона (Сорерода) Гвинейского залива // Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Калининград: АтлантНИРО, 1971. С. 272–351.

Суханова К. М. Цитофизиологическая характеристика жизненных циклов инфузорий рода *Balantidium* из амфибий // Вопросы цитологии и протистологии. М.; Л.: АН СССР, 1960. С. 285–312.

Суханова К. М. Температурные адаптации у простейших. Л.: Наука, 1968. 267 с.

Суцня Л. М. Рост водных животных в условиях колеблющихся температур // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1978. Т. 22. С. 140–150.

Ушаков Б. П. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1964. 70 с.

Ушаков В. Б. Снижение теплоустойчивости белков как фактор прогрессивной эволюции клеточных функций // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1977. Т. 13, № 5. С. 579–589.

Фельдман Н. Л., Завадская И. Г., Лютова М. И. Исследования температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте // Цитология. 1963. Т. 5, № 2. С. 125–134.

Фельдман Н. Л., Лютова М. И. Исследования теплоустойчивости клеток некоторых морских трав // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 4. С. 542–546.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 567 с.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром., 1972. 368 с.

Эмме А. М. О стимулирующем действии низких температур // Усп. сов. биол. 1947. Т. 23, вып. 1. С. 127–140.

Aarset A. V. Freezing tolerance in intertidal invertebrates (a review) // Comp. Biochem. Physiol. 1982. Vol. 73. P. 571–580.

Copeman L. A., Parrish C. C. Marine lipids in cold coastal ecosystem: Gilbert bay, Labrador // Marine Biology. 2003. Vol. 143. P. 1213–1227.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1978. Vol. 75, No 4. P. 2040–2043.

Dunn J. F. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes // Canad. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 1098–1104.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.

Harris P. A., James A. Effect of low temperature on fatty acid, biosynthesis in seeds // Biochem. Biophys. Acta. 1969a. Vol. 187. P. 13–18.

Harris P. A., James A. The effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in plant // Biochem. J. 1969b. Vol. 187, No 3. P. 325–330.

Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout // Canad. J. Zool. 1962. Vol. 40, No 2. P. 261–270.

Kinne O. Temperature. Invertebrates // Mar. ekol. 1970. Vol. 1. Pt. 1. P. 321–348.

Knipprath W. G., Mead J. F. The effect of the environmental temperature on the fatty acid composition and on the in vivo incorporation of 1-¹⁴C-acetate in cold fish (*Carasius auratus*) // Lipids. 1968. Vol. 3, part 2. P. 121–128.

Lascombe C., Pattle E., Bernard C. Le role ekologique de la temperature dans la distribution de deux especes proches parentes de planaires deau douce etude experimentale // Hydrobiol. 1975. Vol. 47. 1.

Morita R. Y. Psychrophilic bacteria // Bacteriol. Rev. 1975. Vol. 39. P. 144–167.

Murphy D. J. Freezing resistance in intertidal invertebrates // Annu. Rev. Physiol. 1983. Vol. 45. P. 289–299.

Pernet F., Trembley R., Gionet Ch., Landry Th. Lipid remodeling in selectively bred hard clams at low temperatures in relation to genetic and physiological parameters // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 4663–4675.

Pernet F., Trembley R., Comtau L., Guderley H. Temperature adaptation in bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodeling of membrane lipids // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210. P. 2999–3014.

Parent G. J., Pernet F., Tremblay R., Sevigny J.-M., Ouellette M. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature // Aquat. Biol. 2008. Vol. 3. P. 101.

Smith J. Some effects of temperature on the frequency of division and on the volume of starch and fat in *Chilomonas paramecium* // Biol. Bull. 1940. Vol. 79, No 3. P. 379–396.

Somero G. Thermal Physiology and Vertical Zonation of Intertidal Animals: Optima, Limits, and Costs of Living // Integ. and Comp. Biol. 2002. Vol. 42. P. 780–789.

Storey K., Storey J. Natural freezing survival in animals // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1996. Vol. 27. P. 365–386.

Storey K., Storey J. Freeze tolerance // Extremophiles. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers. Oxford.: UK 2005. P. 1–25.

Thorson G. Zur jetziger Lage der marinen Bodentier Okologie // Zool. Anz. 1952, Bd. 16, Supp. S. 276–327.

Williams R. J. Freezing tolerance in *Mytilus edulis* // Comp. Biochem. Physiol. 1995. Vol. 35. P. 145–161.

Zhinkin L. N. Zur Frage der Reservestoffe bei Infusorien // Ztschr. Morph. u. Okol. Tiere. 1930. Bd. 18. L. 1–2. S. 199–207.

Поступила в редакцию 12.12.2012

References

- Aleksandrov V. Ya. Kletki, makromolekuly i temperatura [Cells, macromolecules and temperature]. Leningrad: Nauka, 1975. 253 s.
- Aleksandrov V. Ya. Reaktivnost' kletok i belki [Cells reactivity and proteins]. Leningrad: Nauka, 1985. 317 s.
- Amosova I. S. Otkor sinei myasnoi mukhi *Calliphora eritrocephala* po priznaku teploustoichivosti myshechnoi tkani [Selection of *Calliphora eritrocephala* on the basis of muscle tissue thermoresistance]. *Izmenchivost' teploustoichivosti kletok zhyvotnykh v ontofilogeneze* [Variable heat resistance of animal cells in ontophylogenesis]. Leningrad, 1967. S. 66–70.
- Aranovich T. M., Doroshev S. I., Spektorova L. V. Biologicheskie osobennosti embrional'nogo i lichinochno-biologicheskoe razvitiya belomorskikh ryb [Biological features of embryonic and larval development of the White Sea fish]. *Biologiya promyslovyykh ryb i bespozvonochnyykh na rannikh stadiyakh razvitiya* [Fishery and invertebrate biology in early ontogeny]. Murmansk: PINRO, 1974. S. 9–11.
- Barashkov G. K. Khimiya vodoroslei [Algae chemistry]. Moscow, 1963. 143 s.
- Bibl' R. Tsitologicheskie osnovy ekologii rastenii [Cytological basis of plant ecology]. Moscow, 1965. 463 s.
- Bogorov V. G. Geograficheskie izmeneniya zhirnosti planktona v okeane [Geographical changes in fat content of plankton in the ocean]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*, 1960. T. 134, № 6. S. 1441–1442.
- Bogorov V. G., Vinogradov M. E. Raspredelenie biomassy zooplanktona v tsentral'noi chasti Tikhogo okeana [Zooplankton biomass distribution in the central part of the Pacific Ocean]. *Tr. Vsesoyuz. gidrobiol. obshch. [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]*. 1960. T. 10. S. 208–223.
- Dogel' V. A., Polyanskii Yu. I., Kheisin E. M. Obshchaya protistologiya [General Protistology]. Moscow; Leningrad, 1962. 592 s.
- Dzhon B. Planeta Zemlya i kholodnye intervaly ee istorii [The Planet Earth and cold intervals of its history]. *Zimy nashei planety [The winters of our planet]*. Moscow, 1982a. S. 13–32.
- Dzhon B. Velikii permsko-kamennougol'nyi lednikovyi period [The great Permian-Carboniferous glacial age]. *Zimy nashei planety [The winters of our planet]*. Moscow. 1982b. S. 194–219.
- Emme A. M. O stimuliruyushchem deistvii nizkikh temperature [On the stimulating effect of low temperatures]. *Usp. sov. biol. [Achievements of Modern Biology]*. 1947. T. 23. Vyp. 1. S. 127–140.
- Fel'dman N. L., Zavadskaya I. G., Lyutova M. I. Issledovaniya temperaturnoi ustoichivosti nekotorykh morskikh vodoroslei v prirodnykh usloviyakh i v eksperimente [Study of temperature resistance of some marine algae in natural and experimental conditions]. *Tsitologiya*. 1963. T. 5, № 2. S. 125–134.
- Fel'dman N. L., Lyutova M. I. Issledovaniya teploustoichivosti kletok nekotorykh morskikh trav [Study of heat resistance of cells in some seagrasses]. *Bot. zhurn.* 1962. T. 47, № 4. S. 542–546.
- Galkovskaya G. A., Sushchenya L. M. Rost vodnykh zhyvotnykh pri peremennykh temperaturakh [Aquatic animals growth at variable temperatures]. Minsk, 1978. 143 s.
- Gapochka L. D. Ob adaptatsiyakh vodoroslei [On algae adaptation]. Moscow: MGU, 1981. 80 s.
- Golikov A. N. Izmenenie vnutrividovoi plastichnosti v protsesse evolyutsii i nekotorye voprosy vidoobrazovaniya [Intraspecific plasticity change during the evolution and certain aspects of species formation]. *Teoretich. voprosy sistematiki i filogenii zhyvotnykh [Theoretical issues in systematics and phylogeny of animals]*. Leningrad, 1974. S. 174–209.
- Gollenbakh M. M. Vodorosli snega i l'da [Snow and ice algae]. *Zhizn' rastenii [Life of plants]*. Moscow: Prosveshchenie, 1977. T. 3. S. 68–70.
- Ievleva I. V. Vliyaniye temperatury na skorost' metabolizma poikilotermnykh zhyvotnykh [Temperature effect on the metabolic rate in poikilothermic animals]. *Usp. sovr. biol. [Achievements of Modern Biology]*, 1972. T. 73, № 1. S. 134–155.
- Ievleva I. V. Temperaturnaya sreda i skorost' energeticheskogo obmena u vodnykh zhyvotnykh [Temperature and energy metabolism rate in aquatic wildlife]. Kiev, 1981. 232 s.
- Kamshilov M. I. K voprosu ob otbore na kholodoustoichivost' [On the issue of cold resistance selection]. *Zhurn. obshch. biol.* 1941. T. 11, № 2. S. 221–228.
- Karamushko L. I. Metabolicheskie adaptatsii ryb vysokikh shirot [Metabolic adaptation of fish in high latitudes]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 2001. T. 379, № 2. S. 279–284.
- Karamushko L. I. Bioenergetika ryb severnykh morei: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Fish bioenergy of the northern seas: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Moscow, 2005. 39 s.
- Karamushko L. I. Bioenergetika ryb severnykh morei [Fish bioenergy of the northern seas]. Moscow, 2007. 266 s.
- Karamushko L. I., Shatunovskii M. I. Aktivnyi obmen i metabolicheskii diapazon u ryb vysokikh shirot [Active metabolism and metabolic range in fish in high latitudes]. *Usp. sovr. biol. [Achievements of modern biology]*. 2009. T. 129, № 2. S. 167–180.
- Kaufman Z. S. Teploustoichivost' myshechnoi tkani nekotorykh ryb Belogo morya v svyazi s temperaturnymi usloviyami ikh sushchestvovaniya [Thermoresistance of muscle tissue in some of the White Sea fish species in connection with the temperature conditions of their existence]. *Tsitologiya*. 1965. T. 7, № 5. S. 655–657.
- Kaufman Z. S. Mekhanizmy nekotorykh adaptatsii poikilotermnykh zhyvotnykh k sushchestvovaniyu v usloviyakh polyarnykh vod [Some adaptation mechanisms of poikilothermic animals to polar waters]. *Materialy 16-i konferentsii po izucheniyu vnutrennikh vodoemov Pribaltiki [Proceedings of the 16th conference on inland water bodies in the Baltic region]*. Petrozavodsk. 1971. S. 119–121.
- Kaufman Z. S. Svyaz' polovogo tsikla morskikh bespozvonochnyykh s temperaturnym faktorom sredy [A connection of the genetical cycle in marine invertebrates with the environmental temperature]. *Otchetnaya nauchnaya sessiya Zoologicheskogo instituta AN SSSR*

po itogam rabot 1971 g. [Scientific report session of Institute of Zoology of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad, 1972. S. 14–15.

Kaufman Z. S. Zavisimost' sostava zheltka yaits morskikh bespozvonochnykh ot temperatury sredy i nekotorye voprosy evolyutsionnoi morfologii [The relation of egg yolk composition of marine invertebrates with the environmental temperature and some evolutionary morphology issues]. 9 ses. uchen. soveta po probleme: *Biol. resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa* [The 9th academic council session on the issue of biological resources of the White Sea and inland water bodies of the European North]. Petrozavodsk, 1974a. S. 236–238.

Kaufman Z. S. Polovye tsikly i gametogenez bespozvonochnykh Belogo moraya [Genesial cycles and gametogenesis in the invertebrates of the White Sea]. *Issledovaniya fauny morei* [Studies of marine fauna]. Leningrad, 1974b. T. 13 (21). S. 191–271.

Kaufman Z. S. Ekologicheskie zakonomernosti neresta massovykh vidov belomorskikh bespozvonochnykh [Ecological patterns in the spawning of the dominant White Sea invertebrates]. *Zool. zhurn.* 1976a. T. 55, vyp. 1. S. 5–16.

Kaufman Z. S. Zavisimost' oogeneza ot temperaturnogo faktora sredy i nekotorye voprosy evolyutsionnoi morfologii [Oogenesis dependence on the environmental temperature and some evolutionary morphology issues]. *Zhurn. obshch. biol.* 1976b. T. 37, № 2. S. 263–275.

Kaufman Z. S. Zavisimost' gametogeneza morskikh shel'fovykh bespozvonochnykh ot temperatury vody [Gametogenesis dependence of marine shelf invertebrates on the water temperature]. *Zhurn. obshch. biol.* 1976v. T. 37, № 6. S. 912–916.

Kaufman Z. S. Osobennosti polovykh tsiklov belomorskikh bespozvonochnykh kak adaptatsiya k sushchestvovaniyu v usloviyakh vysokikh shirot [Genesial cycle features in the White Sea invertebrates as an adaptation to high latitudes]. Leningrad: Nauka, 1977. 265 s.

Khochachka P., Somero Dzh. Strategiya biokhimicheskoi adaptatsii [The strategy of biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1977. 398 s.

Khochachka P., Somero Dzh. Biokhimicheskaya adaptatsiya [Biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1988. 567 s.

Kovalev N. N. Kholinesterazy – biokhimicheskie mekhanizmy adaptatsii gidrobiontov: avtoref. dis. ... dokt. biol. Nauk [Choline esterase: biochemical adaptation mechanisms in aquatic organisms; abstract of the DSc thesis, Biol.]. Vladivostok, 2003. 36 s.

Kovaleva N. E. Vliyanie temperatury kul'tivatsii na chuvstvitel'nost' infuzorii k povrezhdayushchemu deistviyu rentgenovskikh luchei [Effect of cultivation temperature on the x-ray sensitivity in infusoria]. *Tsitologiya.* 1962. T. 4, № 3. S. 306–317.

Konstantinov A. S. Obshchaya gidrobiologiya [General Hydrobiology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1986. 470 s.

Kostetskii E. Ya., Boroda A. V., Odintsova N. A. Izmeneniya lipidnogo sostava embrional'nykh kletok midii *Mytilus trossulus* v protsesse kriokonservatsii [Changes in the lipid content of embryonic cells in *Mytilus trossu-*

lus during cryopreservation]. *Biofizika.* 2008. T. 53, № 4. S. 658–665.

Kreps E. M. Kletochnye lipidy i ikh rol' v adaptatsii vodnykh organizmov k usloviyam sushchestvovaniya [Cellular lipids and their role in the adaptation of aquatic organisms to the environment]. *Fiziol. i biokhim. morskikh i presnovodnykh zhivotnykh* [Physiology and biochemistry of marine and freshwater animals]. Leningrad, 1979. S. 3–21.

Kreps E. M. Lipidy kletochnykh membrane [Cell membrane lipids]. Leningrad, 1981. 339 s.

Kretovich V. L. Osnovy biokhimii rastenii [Fundamentals of plant biochemistry]. Moscow: Vyssh. shkola, 1971. 464 s.

Kuznetsov V. A. Astatichnost' faktorov sredy kak ekologicheskii optimum dlya gidrobiontov: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Instability of environmental factors as ecological optimum for aquatic organisms: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Saransk, 2005. 37 s.

Kuznetsov V. V. Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny [The White Sea and biological features of its flora and fauna]. Moscow; Leningrad: AN SSSR. 1960. 322 s.

Lozina-Lozinskii L. K. Ocherki po kriobiologii (adaptatsiya i ustoichivost' organizmov i kletok k nizkim i sverkh nizkim temperaturam) [Cryobiology proceedings: adaptation and immunity of cells and organisms to low and ultralow temperatures]. Leningrad, 1972. 288 s.

Lytova M. I., Zavadskaya I. G., Luknitskaya A. F., Fel'dman N. L. Temperaturnaya adaptatsiya kletok morskikh i presnovodnykh vodoroslei [Temperature adaptation of cells of marine and freshwater algae]. *Kletka i temperatura sredy* [The cell and environmental temperature]. Moscow; Leningrad, 1964. S. 115–119.

Lytova M. I., Fel'dman N. L. Issledovaniya sposobnosti k temperaturnoi adaptatsii u nekotorykh morskikh vodoroslei [Study of temperature adaptation capacity in some marine algae]. *Tsitologiya.* 1960. T. 2, № 6. S. 699–709.

Lytova M. I., Fel'dman N. L. Temperaturnye adaptatsii kletok morskikh i presnovodnykh vodoroslei [Temperature adaptations of cells of marine and freshwater algae]. *Rol' kletochnykh reaktsii v prisposoblenii mnogokletochnykh organizmov k temperature sred.* *Tez. dokl.* [The role of cellular response in adaptation of multicellular organisms to environmental temperature]. Moscow; Leningrad, 1963. S. 48–50.

Lytova M. I., Fel'dman N. L., Drobyshev V. P. Izmenenie temperaturnoi ustoichivosti morskikh vodoroslei v zavisimosti ot temperaturnykh uslovii sredy [Changes in thermal tolerance of marine algae depending on the environmental temperature conditions]. *Tsitologiya.* 1968. T. 10, № 12. S. 1538–1545.

Mel'nikov I. A. Ekosistema arkticheskogo morskogo l'da [Arctic sea ice ecosystem]. Moscow: Nauka, 1989. 191 s.

Merimen G. T. Mekhanizmy ustoichivosti poikilothermnykh zhivotnykh k deistviyu temperatur, blizkikh k zamorazhivaniyu [Mechanisms of resistance to temperatures close to the freezing point in poikilothermic animals]. *Kletka i temperatura sredy* [The cell and en-

vironmental temperature]. Moscow; Leningrad, 1964. S. 81–85.

Murzina S. A. Rol' lipidov i ikh zhirkokislotochnykh komponentov v biokhimicheskikh adaptatsiyakh lyumpena pyatnistogo *Leptoclinus maculatus* F. severozapadnogo poberezh'ya o. Shpitsbergen: dis. ... kand. biol. nauk [Role of lipids and their fatty acid components in biochemical adaptations of *Leptoclinus maculatus* F. in the north-west coastal waters of Lake Spitsbergen]. Petrozavodsk, 2010. 184 s.

Murzina S. A., Nefedova Z. S., Nemova N. N. Vliyaniye zhirnykh kislot (markerov pishchevykh istochnikov ryb) na mekhanizmy adaptatsii v usloviyakh vysokikh shirot (Obzor) [The effect of fatty acids (markers of fish food sources) on the adaptation mechanisms in high latitudes (Review)]. *Tr. Karelsk. nauch. tsentra RAN [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS]*. 2012. № 2. S. 18–25.

Nikol'skii G. V. Puti povysheniya produktivnosti biosfery na primere populyatsii vodnykh promyslovykh organizmov [Ways to increase the biosphere productivity on the example of commercial aquatic organisms populations]. *Zool. zhurn.* 1964. T. 43, vyp. 3. S. 398–408.

Ozernyuk N. D. Mekhanizmy adaptatsii [Adaptation mechanisms]. M.: Nauka, 1992. 272 s.

Ozernyuk N. D. Temperaturnye adaptatsii [Temperature adaptations]. Moscow: MGU, 2000. 205 s.

Ozernyuk N. D. Fenomenologiya i mekhanizmy adaptatsionnykh protsessov [Phenomenology and adaptation mechanisms]. Moscow: MGU, 2003a. 215 s.

Ozernyuk N. D. Temperaturnye granitsy zhizni [Temperature limits for life]. *Priroda*. 2003b. № 4. S. 457–462.

Peres Zh. Zhizn' v okeane [Life in the ocean]. Leningrad: Gidrometizdat, 1969. 287 s.

Polyanskii Yu. I. O stoikosti zarodyshei nekotorykh morskikh bryukhonogikh mollyuskov k nizkim temperaturam [On the resistance of some marine gastropods to low temperatures]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 1950. T. 72, № 6. S. 1179–1181.

Polyanskii Yu. I. Stoikost' k otritsatel'nym temperaturam nekotorykh litoral'nykh i sublitoral'nykh mollyuskov Barentseva morya na embrional'nykh i postembrional'nykh stadiyakh razvitiya [Resistance to subfreezing temperatures in some littoral and sublittoral mussels of the Barents Sea during the embryonic and postembryonic development stages]. *Tr. Murm. biol. stantsii [Proceedings of Murmansk biological station]*. 1955. T. 2. S. 17–31.

Polyanskii Yu. I. Zavisimost' sodержaniya glikogena i zhira v tsitoplazme *Paramecium caudatum* ot temperatury [Effect of temperature on glycogen and fat content in cytoplasm in *Paramecium caudatum*]. *Morfologiya i fiziologiya prosteishikh [Morphology and physiology of animalcules]*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1963. S. 102–110.

Rass T. S. Nekotorye zakonomernosti v stroenii ikri nok i lichinok ryb v severnykh vodakh [Some patterns in fish eggs and larvae structure in the northern waters]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 1935. T. 2, № 8–9. S. 597–601.

Rass T. S. Geograficheskie paralelizmy v stroenii i razvitiu kostistykh ryb severnykh morei [Geographical

parallelism in the structure and development of bony fish in the northern seas]. Moscow: MOIP, 1941. S. 5–60.

Rubtsov I. A. O neravnovernosti tempa evolyutsii [On the unevenness of evolution rate]. *Zhurn. obshch. biol.* 1945. T. 6, № 6. S. 411–441.

Samyshev E. Z. Biokhimicheskii sostav i kaloriinost' planktona (Copepoda) Gvineiskogo zaliva [Biochemical composition and calorie content of plankton (Copepod) in the Gulf of Guinea]. Produktivnaya zona ekvatorial'noi Atlantiki i usloviya ee formirovaniya. Kaliningrad: Atlant-NIRO, 1971. S. 272–351.

Sukhanova K. M. Tsitofiziologicheskaya kharakteristika zhiznennykh tsiklov infuzorii roda *Balantidium* iz amfibii [Cytological characteristics of infusoria life cycles of the genus *Balantidium* from Amphibians]. *Voprosy tsitologii i protistologii*. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1960. S. 285–312.

Sukhanova K. M. Temperaturnye adaptatsii u prosteishikh [Temperature adaptations of protozoa]. Leningrad: Nauka, 1968. 267 s.

Sushchenya L. M. Rost vodnykh zhivotnykh v usloviyakh koleblyushchikhsya temperatury [Growth of aquatic animals under temperature fluctuations]. *Tr. Vses. gidrob. ob-va [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]*. 1978. T. 22. S. 140–150.

Shul'man G. E. Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh tsiklov ryb [Physiological and biochemical features of annual cycles of fish]. Moscow: Pishchev. prom., 1972. 368 s.

Ushakov B. P. Analiz teploustoichivosti kletok i belkov poikilotermnykh zhivotnykh v svyazi s problemoi vida: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Analysis of heat resistance in cells and proteins of poikilothermic animals in connection with species problem: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Leningrad, 1964. 70 s.

Ushakov V. B. Snizhenie teploustoichivosti belkov kak faktor progressivnoi evolyutsii kletochnykh funktsii [Decrease in the heat resistance of proteins as a factor in the progressive evolution of cellular functions]. *Zhurn. evolyuts. biokhimii i fiziologii*. 1977. T. 13, № 5. S. 579–589.

Vasser S. P., Kondrat'eva N. V., Masyuk N. P. i dr. Vodorosli [Algae]. Kiev, 1989. 608 s.

Vilenkin B. Ya. Vliyaniye temperatury na morskikh zhivotnykh [The effects of temperature on marine species]. Okeanologiya. Biologiya okeana. T. 1. Biologicheskaya struktura okeana. [Oceanology. Ocean biology. Vol. 1. Biological structure of the ocean]. Leningrad, 1977. S. 18–25.

Vinogradova Z. A. Biokhimicheskie aspekty izucheniya morskogo planktona [Biochemical aspects of studying marine plankton]. *Voprosy biogeografii*. Kiev: Naukova dumka, 1967. S. 52–58.

Zhirmunskii A. V. Voprosy tsitoekologii [Cytoecological matters]. *Rukovodstvo po tsitologii. T. 2. [Guidelines on cytology. Vol. 2]*. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966. S. 623–637.

Zakhvatkin A. A. Sravnitel'naya embriologiya nizshikh bespozvonochnykh [Comparative embryology of the lower invertebrates]. Moscow, 1949. 395 s.

Zenkevich L. A. O drevnosti vozniknoveniya kholodnovodnoi morskoi fauny i flory [On the antiquity of cold-water marine fauna and flora genesis]. *Tr. In-ta okean.*

[*Proceedings of the Institute of Oceanology*]. 1949. T. 3. S. 191–199.

Zenkevich L. A. Zhizn' v glubinakh okeana [Life in the depths of the ocean]. *Priroda*. 1952. № 6. S. 60–64.

Zernov S. A. Obshchaya gidrobiologiya [General Hydrobiology]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1949. 588 s.

Aarset A. V. Freezing tolerance in intertidal invertebrates (a review). *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. Vol. 73. P. 571–580.

Copeman L. A., Parrish C. C. Marine lipids in cold coastal ecosystem: Gilbert bay, Labrador. *Marine Biology*. 2003. Vol. 143. P. 1213–1227.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1978. Vol. 75, No 4. P. 2040–2043.

Dunn J. F. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes. *Canad. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 1098–1104.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.

Harris P. A., James A. Effect of low temperature on fatty acid, biosynthesis in seeds. *Biochem. Biophys. Acta*. 1969a. Vol. 187. P. 13–18.

Harris P. A., James A. The effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in plant. *Biochem. J.* 1969b. Vol. 187, No 3. P. 325–330.

Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout. *Canad. J. Zool.* 1962. Vol. 40, No 2. P. 261–270.

Kinne O. Temperature. Invertebrates. Mar. ekol. 1970. Vol. 1. Pt. 1. P. 321–348.

Knipprath W. G., Mead J. F. The effect of the environmental temperature on the fatty acid composition and on the in vivo incorporation of 1-¹⁴C-acetate in cold fish (*Carasius auratus*). *Lipids*. 1968. Vol. 3, part 2. P. 121–128.

Lascombe C., Pattle E., Bernard C. Le role ecologique de la temperature dans la distribution de

deux especes proches parentes de planaires deau douce etude experimentale. *Hydrobiol.* 1975. Vol. 47. 1.

Morita R. Y. Psychrophilic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 1975. Vol. 39. P. 144–167.

Murphy D. J. Freezing resistance in intertidal invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 1983. Vol. 45. P. 289–299.

Pernet F., Trembley R., Gionet Ch., Landry Th. Lipid remodeling in selectively bred hard clams at low temperatures in relation to genetic and physiological parameters. *J. Exp. Biol.* 2006. Vol. 209. P. 4663–4675.

Pernet F., Trembley R., Comtau L., Guderley H. Temperature adaptation in bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodeling of membrane lipids. *J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 210. P. 2999–3014.

Parent G. J., Pernet F., Tremblay R., Sevigny J.-M., Ouellette M. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. *Aquat. Biol.* 2008. Vol. 3. P. 101.

Smith J. Some effects of temperature on the frequency of division and on the volume of starch and fat in *Chilomonas paramecium*. *Biol. Bull.* 1940. Vol. 79, No 3. P. 379–396.

Somero G. Thermal Physiology and Vertical Zonation of Intertidal Animals: Optima, Limits, and Costs of Living. *Integ. and Comp. Biol.* 2002. Vol. 42. P. 780–789.

Storey K., Storey J. Natural freezing survival in animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1996. Vol. 27. P. 365–386.

Storey K., Storey J. Freeze tolerance. Extremophiles. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers. Oxford.: UK 2005. P. 1–25.

Thorson G. Zur jetziger Lage der marinen Bodentier Okologie. *Zool. Anz.* 1952, Bd. 16, Supp. S. 276–327.

Williams R. J. Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1995. Vol. 35. P. 145–161.

Zhinkin L. N. Zur Frage der Reservestoffe bei Infusorien. *Ztschr. Morph. u. Okol. Tiere.* 1930. Bd. 18. L. 1–2. S. 199–207.

Received December 12, 2012.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кауфман Залман Самуилович
ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: revzal@mail.ru
тел.: (8142) 576520, 570659

CONTRIBUTOR:

Kaufman, Zalman
Northern Water Problems Institute,
Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: revzal@mail.ru
tel.: (8142) 576520, 570659

УДК: 595.324.2: 574.22 + 595.324.2–15

ИЗБИРАЕМЫЕ, ОПТИМАЛЬНЫЕ, ПЕССИМАЛЬНЫЕ И ТОЛЕРАНТНЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОВ *SIMOCEPHALUS VETULUS* (O. F. MÜLLER, 1776)

В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. А. Малышева

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Изучены реакции температурного избирания и избегания у *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller 1776), отловленных в течение вегетационного сезона в литорали Рыбинского водохранилища. Предложена методика определения диапазона термотолерантности, температурной зоны нормальной жизнедеятельности и пессимальных температур на основе анализа данных по распределению раков в термоградиентной установке. Определен диапазон конечных избираемых температур (КИТ) (13,4–25,4 °С), соответствующий оптимальным температурам роста и развития раков, установлена температурная зона нормальной жизнедеятельности (>7,0 и <29,0 °С), пессимальные температуры (4,0–7,0 °С и 29,0–32,0 °С) и температурные границы толерантности *S. vetulus* (4,0–32,0 °С), совпадающие с полевыми наблюдениями за природными популяциями вида.

Ключевые слова: *Simocephalus vetulus*, избираемая температура, оптимальная температура, пессимальная температура, температурный градиент, термотолерантность.

V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaya, O. A. Malysheva. SELECTED, OPTIMUM, PESSIMAL AND TOLERANT TEMPERATURES IN CLADOCERA *SIMOCEPHALUS VETULUS* (O. F. MÜLLER, 1776)

Temperature preference and avoidance were investigated in *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller 1776) caught during the vegetative season in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir. The methodology for determining a thermotolerance range, the temperature zone of normal vital activity and pessimal temperatures, based of data on the analysis distribution of cladocerans in a thermal gradient installation, is proposed. The range of final preferred temperatures (FPT) (13.4–25.4 °C), corresponding to the optimum temperatures for growth and development of cladocerans, is indicated. The temperature zone of normal vital activity (>7.0 and <29.0 °C), pessimal temperature range (4.0–7.0 °C and 29.0–32.0 °C) and temperature limits of species tolerance (4.0–32.0 °C), coinciding with the field observations of *S. vetulus* populations, are calculated.

Key words: *Simocephalus vetulus*, selected temperature, optimum temperature, pessimal temperature, temperature gradient, thermotolerance.

Введение

Температура является доминирующим фактором пространственного распределения таксонов [Gaston, Fuller, 2009]. У большинства водных экотермов поведенческая терморегуляция ограничивается поиском оптимальной температуры воды. Поэтому одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов, является термопреферендум (или терморегуляционное поведение). Значение теплового преферендума очень велико – он часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения [Cooke et al., 2004]. Границы ареалов животных также часто определяются температурой, действующей в качестве лимитирующего фактора [Hayward et al., 2003]. Кроме того, известно, что избираемые животными в линейном температурном градиенте значения, как правило, совпадают с температурами максимального роста [Jobling, 1981], плодовитости и других биологических показателей [Díaz et al., 1993, 2002; Hernandez et al., 1995; Kelsch, 1996], а также хорошо соотносятся со значениями, при которых эти животные достигают максимального развития в водоемах [Huey, Stevenson, 1979]. Эта закономерность была подтверждена многими авторами на большом спектре экотермных животных, от моллюсков [Farfan, Bückle, 1988; Hecht, 1994; Díaz et al., 1996, 2000; Gilroy, Edwards, 1998] и ракообразных [Hernandez et al., 1995; Bückle et al., 1996; Chen, Chen, 1999; Díaz et al., 2000, 2002; Lagerspetz, 2000; McGaw, 2003] до рыб [Jobling, 1981; Kelsch, 1996; Perez et al., 2003; Mortensen et al., 2007], земноводных [Stauffer et al., 1983] и рептилий [Huey, Bennett, 1987; Angilletta et al., 2002]. Поэтому считается, что конечные избираемые видом температуры (КИТ) близки к оптимальной температуре, измеренной для многих физиологических процессов [Willmer et al., 2005]. Однако такая группа гидробионтов, как Cladocera, в этом отношении до настоящего времени практически не исследована, за исключением одного вида дафний – *Daphnia magna* [Lagerspetz, 2000; Lamkemeyer et al., 2003; Вербицкий, Вербицкая, 2011, 2012].

Simocephalus vetulus (O. F. Müller 1776) – относительно крупный пресноводный ветвистоусый рак, обитающий в заросшей литорали водоемов большей части Европы, в Северной Африке, в Индии, в Северной и Южной Америке [Орлова-Беньковская, 1995; Samraoui, 2002; Определитель..., 2010].

Цель настоящей работы – на основе анализа данных по распределению животных в термоградиентной установке определить конечную избираемую температуру (КИТ), а также температурную зону нормальной жизнедеятельности, пессимальные температуры и границы толерантности ветвистоусых раков *S. vetulus*.

Материалы и методы

Изучались температурные реакции *Simocephalus vetulus*, собранных на заросшей литорали Рыбинского водохранилища (58°01'N, 38°12'E) в течение вегетационного сезона. Определение вида велось по [Определитель..., 2010].

Установка для изучения избираемой температуры представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла. Размеры установки: 180×15×5 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (от 3,0–5,0 до 33,0–35,0 °C) с помощью терморегулирующего устройства УТП-1, нагревательного элемента мощностью 0,8 кВт и холодильного агрегата. Для устранения конвекционных токов и вертикального градиента толщина воды в лотке составляла 1,0 см. Это позволяло создавать достаточно плавный горизонтальный градиент температур, составляющий соответственно около 0,1 °C/см. Лоток установки равномерно освещался лампами дневного света, размещенными вдоль лотка на высоте 0,6 м. Освещенность над поверхностью воды составляла 700 люкс. Эксперименты проводились при фотоцикле 9/15 ч (свет/темнота).

Животных, собранных в водоеме в первой половине дня, через 30–40 мин. после отлова помещали в термоградиентную установку в ту температуру, из которой они были взяты. Отсчеты местоположения раков в установке начинали снимать утром следующего дня и продолжали на протяжении светлого времени суток. В течение каждого опыта снимали 140–295 отсчетов (5–6 серий). В первых опытах отдельно тестировали молодь и взрослых самок. Но так как было выявлено отсутствие достоверной разницы между ними, в последующих опытах тестировали только половозрелых самок.

Так как известно, что для получения достоверных значений избираемых температур необходимо учитывать особенности экологии и поведенческих реакций объектов исследования [Reynolds, Casterlin, 1979], во всех экспериментах использованы группы особей количеством от 20 до 72 экз. Менее 30 экз. тес-

тировали в периоды низкой численности вида в водоеме, когда в опыт брали всех отловленных животных. Всего проведено 14 экспериментов, в ходе которых исследованы 615 экз. симоцефалов.

За среднюю избираемую температуру принимали среднее арифметическое значений модальной группы избираемых температур, включающей в себя более 70 % отсчетов [Britz, Necht, 1987]. Для расчета КИТ использовали так называемый «острый» («acute») метод [Reynolds, Casterlin, 1979], который состоит в графической оценке результатов краткосрочных экспериментов на животных, взятых из различных температур. Полученные во время опытов значения средних избираемых температур наносят на график, где по оси абсцисс откладывают температуры, при которых животные были отловлены в водоеме, а по оси ординат – средние избираемые ими температуры, и проводят линию через эти точки. В месте пересечения этой линии с «линией равенства» (медианой), проведенной по точкам пересечения одинаковых значений избираемых температур с температурами воды в водоеме, и будет КИТ. Наличие и достоверность связи между различными показателями оценивали по коэффициентам ранговой корреляции Спирмена (ρ), для проверки однородности выборок использовали критерий Колмогорова–Смирнова. Статистическую обработку данных вели в программах Excel 2003 и Statistica 6.

Результаты и обсуждение

S. vetulus наблюдались в зоопланктоне литорали с июня по сентябрь при температуре воды 12,3–27,4 °С. Из графика на рис. 1 видно, что на протяжении всего периода исследований избираемые температуры практически следовали за ходом температур в водоеме ($\rho = 0,94$ при $\rho < 0,05$). Это подтверждается и сравнением рядов данных по критерию Колмогорова–Смирнова – было выявлено отсутствие достоверной разницы между ними на высоком уровне значимости ($\rho = 0,999$). В целом за весь период исследований величина среднего отклонения избираемой температуры от температуры воды в водоеме составила $1,6 \pm 1,3$ °С.

Согласно положениям классической методики [Reynolds, Casterlin, 1979; Díaz et al., 2002] значение, при котором график температурного избирания пересекает медиану, является конечной избираемой температурой (КИТ). Однако, как мы уже упоминали выше, у *S. vetulus* значения избираемых температур практически во всем исследованном температурном диапазоне достоверно не отличались от температур, при которых раков отлавливали в водоеме, и пересекали медиану многократно, начиная с температуры 13,4 °С и вплоть до 25,4 °С (рис. 2). Очевидно, что если исходить из критериев «острого» метода, за КИТ для *S. vetulus* нужно принять весь диапазон температур от 13,4 до 25,4 °С. Анализ распре-

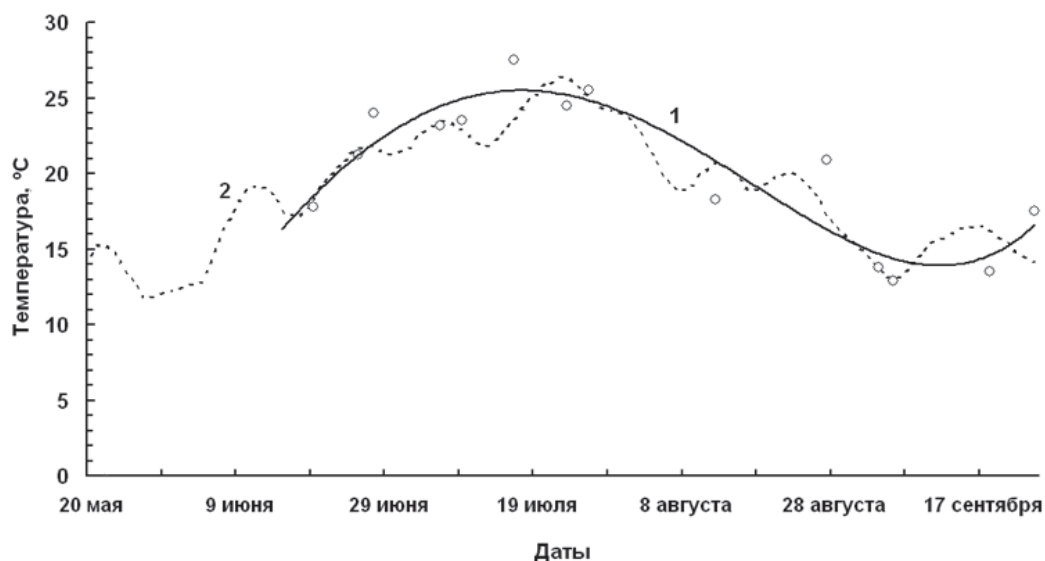


Рис. 1. Динамика избираемых *S. vetulus* температур на протяжении вегетационного сезона. 1 – средняя температура воды в водоеме за пять предшествующих опыту суток, 2 – среднее за световой день значение избираемой температуры, вертикальные линии – диапазон избираемых температур (67–84 % отсчетов местоположения рачков в течение опыта)

Избираемые и избегаемые *Simocephalus vetulus* температуры, °C

Дата	19. VI	25. VI	27. VI	6. VII	9. VII	16. VII	23. VII
$t_{5\text{сут}}$	18,3 ± 0,5	21,7 ± 0,8	21,8 ± 0,4	23,4 ± 0,7	22,9 ± 0,3	23,6 ± 0,8	26,4 ± 0,5
КИТ	17,8 ± 0,6	21,3 ± 0,5	24,0 ± 0,6	23,2 ± 0,8	23,5 ± 0,5	27,5 ± 0,6	24,5 ± 0,7
ТИ _{min}	13,5	17,3	21,7	19	20,8	26,4	22,3
ТИ _{max}	21,0	23	27,2	24	26,4	28,8	26,5
$t_{\text{избег.}}$	<10 и >26	<9 и >26	<9 и >32	<9 и >30	<7 и >31	<15 и >32	<11 и >28

Продолжение

Дата	26. VII	12. VIII	27. VIII	3. IX	5. IX	18. IX	24. IX
$t_{5\text{сут}}$	25,2 ± 0,6	20,7 ± 0,7	17,3 ± 1,0	13,6 ± 0,8	13,0 ± 0,8	16,3 ± 0,1	14,2 ± 0,5
КИТ	25,5 ± 0,4	18,3 ± 0,5	20,9 ± 0,4	13,8 ± 2,3	12,9 ± 2,2	13,5 ± 0,5	17,5 ± 0,4
ТИ _{min}	24	16,4	16,3	10,0	9,8	8,0	14,7
ТИ _{max}	27,5	22,2	23,7	17,0	18,2	18,2	20,0
$t_{\text{избег.}}$	<11 и >28	<8 и >27	<8 и >27	<4 и >24	<4 и >30	<8 и >30	<7 и >30

Примечание. $t_{5\text{сут}}$ – средняя температура за 5 сут, предшествующих определению избираемых и избегаемых температур ± станд. откл.; КИТ – конечная избираемая температура ± станд. откл.; ТИ_{min} – минимальная избираемая температура; ТИ_{max} – максимальная избираемая температура; $t_{\text{избег.}}$ – избегаемые температуры.

деления раков в температурном градиенте, проведенный по суммарным данным за весь период исследований, показал, что на этот диапазон (13,0–26,0 °C) приходилось 70,8 % всех отсчетов (рис. 3).

Анализ данных по распределению животных в температурном градиенте позволяет, помимо избираемых температур, определить также весь диапазон температур, в котором они встречаются в течение эксперимента. Этот диапазон ограничивается избегаемыми температурами – участками с низкими и высокими температурами, не посещаемыми животными. Избегаемые температуры так же, как

и избираемые, зависят от температуры воды в водоеме. В июне ($t_{\text{сред}} = 19,6 \pm 1,6$ °C) симоцефалы в установке избегали температуры ниже 9,0–10,0 °C и выше 26,0–32,0 °C, в июле ($t_{\text{сред}} = 23,5 \pm 1,6$ °C) – ниже 7,0–15,0 °C и выше 28,0–32,0 °C, в августе ($t_{\text{сред}} = 19,3 \pm 1,5$ °C) – ниже 8,0 °C и выше 27,0 °C, в сентябре ($t_{\text{сред}} = 14,9 \pm 1,1$ °C) – ниже 4,0–8,0 °C и выше 24,0–30,0 °C (табл.). Ширина температурного диапазона встречаемости раков в течение периода исследований колебалась от 16,0–17,0 °C в летние месяцы до 24,0–26,0 °C в сентябре. В целом за сезон *S. vetulus* встречались в диапазоне от 4,0 до 32,0 °C. Этот диапазон,

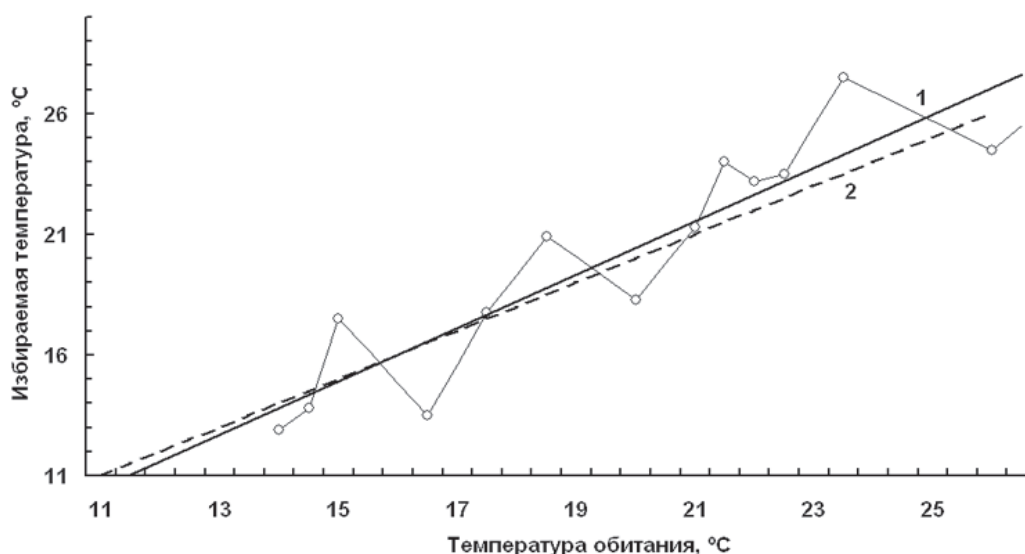


Рис. 2. Связь между избираемой температурой (ТИ) и температурой среды обитания. 1(—) – избираемая температура, 2(---) – медиана, построенная по точкам пересечения одинаковых значений ТИ и температуры воды в водоеме

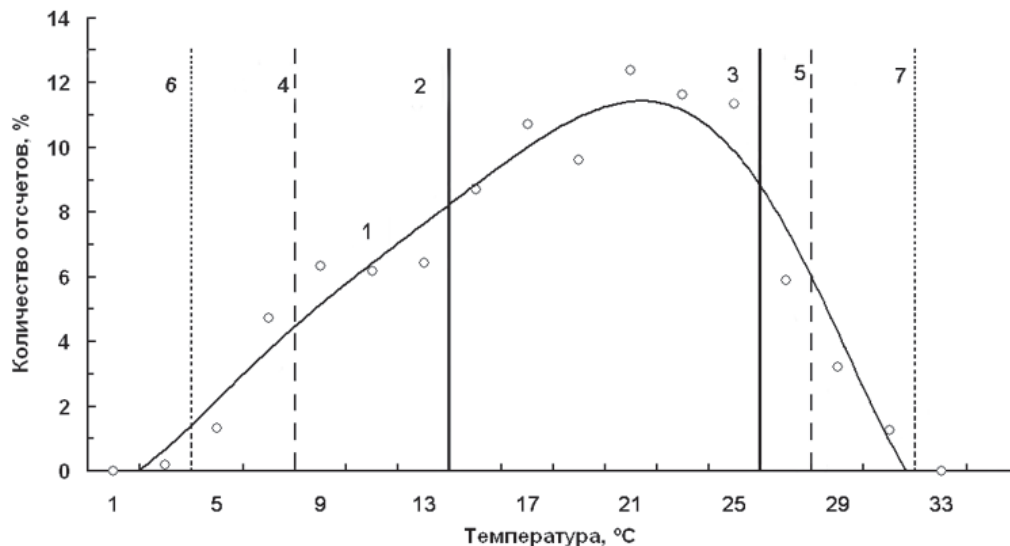


Рис. 3. Шкала температурной толерантности *S. vetulus*. 1 – график распределения отсчетов избираемых значений температуры в течение сезона, 2 – нижняя граница конечных избираемых температур (КТМ), 3 – верхняя граница КТМ, 4 – нижняя граница зоны нормальной жизнедеятельности (ЗНЖ), 5 – верхняя граница ЗНЖ, 6 – нижняя граница толерантности, 7 – верхняя граница толерантности

ограниченный избегаемыми температурами, мы предлагаем соотнести с температурными границами толерантности вида (см. рис. 3).

Температуры, в течение сезона избираемые в градиентных условиях абсолютным большинством тестируемых организмов (92–96 % отсчетов местонахождения раков), мы соотносим с температурной зоной нормальной жизнедеятельности. Для *S. vetulus* этот диапазон включает интервал температур $>7,0$ и $<29,0$ °C (см. рис. 3).

Значения, лежащие на шкале температур между границами диапазона нормальной жизнедеятельности и избегаемыми температурами, мы характеризуем как пессимальные температуры, где организмы могут жить, но в стрессовых условиях, в угнетенном состоянии. Для *S. vetulus* за пессимальные температуры мы принимаем значения от $4,0$ до $7,0$ °C и от $29,0$ до $32,0$ °C. При этих значениях температур было зарегистрировано соответственно 3,4 и 4,5 % отсчетов местонахождения раков от общего их числа за сезон.

Полученные результаты хорошо согласуются с полевыми наблюдениями за природными популяциями *S. vetulus*. Так, по данным [Bertilsson et al., 1995; Hann, Zrum, 1997], это типично литоральный, мелководный, фитофильный вид, обитатель заросших прибрежий озер и водохранилищ, а также временных водоемов, которым присущи значительные перепады температур даже в течение суток. По данным [Bevan et al., 1980], *S. vetulus* присутствует в водоемах в большом количестве во все сезоны. По нашим данным, в литорали Рыбинского

водохранилища *S. vetulus* получают развитие при температурах выше $14,0$ – $16,0$ °C, а пик численности у них приходится на летние месяцы с температурами $20,0$ – $25,0$ °C. Причем у них нет таких коротких, одно- или двувёршинных вспышек численности, как у большинства других литоральных видов, это постоянный субдоминантный вид водоемов. Аналогичные данные приводят и другие авторы [Hann, Zrum, 1997; Perrow et al., 1999; Balayla, Moss, 2003].

Интересно отметить, что, согласно [Sharma, Pant, 1982], время развития ювенильных особей, линька ювенильных и скорость смертности у *S. vetulus* при $15,0$ и $21,0$ °C более или менее одинаковы. Это также подтверждает как высокую термопластичность вида, так и то, что данные значения входят в диапазон оптимальных температур.

Анализ литературных материалов свидетельствует также, что в указанном диапазоне температур *S. vetulus* обладает высокой пищевой пластичностью. Так, установлено [Bevan et al., 1980], что при изменениях температур в диапазоне $12,0$ – $25,0$ °C *S. vetulus* способны быстро восстанавливать высокую скорость ассимиляции углерода, и это интерпретируется авторами как способность к быстрой акклимации при разных температурах.

Сравнение рассчитанной нами зоны нормальной жизнедеятельности ($>7,0$ и $<29,0$ °C) с литературными данными по температурным условиям развития вида в природных условиях демонстрирует их хорошую сходимость. Так, согласно [Sharma, Pant, 1982], у *S. vetulus*

и в природных, и в лабораторных условиях увеличение смертности и снижение рождаемости наблюдаются при температурах ниже 8,0 и выше 28,0 °С. П. И. Погожев и Т. Н. Герасимова [2005] пишут, что *S. vetulus* начинали развитие в водоеме через некоторое время после максимального прогрева воды до 28,5 °С, но дальше отмечают, что максимальной за сезон плодовитости и численности особей раки достигли в период снижения температуры воды с 25,0 до 21,0 °С. Эти данные, кроме того, хорошо согласуются с полученными нами ранее результатами [Вербицкий, Вербицкая, 2011], что максимальное развитие экспериментальные популяции *S. vetulus*, при прочих равных условиях, получали после фазы снижения температуры воды на ~5 °С от исходных величин 19,0–20,0 °С и 24,0–25,0 °С.

С другой стороны, по данным [van Doorslaer et al., 2007], температура 26,0 °С для *S. vetulus* является стрессующей. Но в то же время эти авторы отмечают, что у клонов, помещенных в мезокосмы с температурой 26,0 °С из более низких температур (18,0 или 22,0 °С), после первичного стресса, вызвавшего снижение выживаемости раков, происходила быстрая акклимация к повышенной температуре и они успешно жили и развивались при 26,0 °С в течение года наблюдений.

Таким образом, на примере литорального вида *S. vetulus* показано, что по данным распределения животных в температурном градиенте можно рассчитать не только конечные выбираемые температуры, соответствующие оптимальным для вида значениям, но также и диапазон термотолерантности, температурную зону нормальной жизнедеятельности и pessимальные температуры. В то же время предлагаемый методический подход, безусловно, требует дальнейшей проверки и на других видах.

Выводы

1. Для ветвистоусых раков *S. vetulus* экспериментально определен диапазон конечных выбираемых температур (13,4–25,4 °С), совпадающий с температурными условиями максимального развития раков в водоемах, что позволяет считать эти температуры оптимальными для вида.
2. Предложено весь диапазон выбираемых в течение вегетационного сезона температур (4,0–32,0 °С), ограниченный избегаемыми температурами, соотносить с границами термотолерантности вида.
3. По значениям температур, выбираемых в градиентных условиях абсолютным боль-

шинством тестируемых организмов и совпадающих с условиями достижения ими в водоемах высоких темпов роста, высокой плодовитости и низкой смертности, установлена температурная зона нормальной жизнедеятельности *S. vetulus* (>7,0 и <29,0 °С).

4. Определены pessимальные температуры (от 4,0 до 7,0 °С и от 29,0 до 32,0 °С), совпадающие с данными ряда авторов по температурным условиям угнетения развития вида в водоемах.

Авторы выражают глубокую благодарность В. Д. Смирнову за добросовестную помощь в сборе полевого материала и проведении экспериментальных работ.

Литература

- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Динамика численности популяций *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) при воздействии непериодических ступенчатых изменений температуры // Биол. внутр. вод. 2011. № 1. С. 53–61.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Конечная выбираемая температура партеногенетических самок *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), акклимированных к разным температурам // Изв. АН. Сер. биол. 2011. № 5. С. 576–583.
- Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Температурное избирание и избегание у ветвистоусых раков *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), акклимированных к постоянной температуре // Изв. АН. Сер. биол. 2012. № 1. С. 109–114.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Ред. В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин. Том. 1. Зоопланктон. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 494 с.
- Орлова-Беньковская М. Я. Ревизия группы видов *Simocephalus* (*serrulatus*) (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 8. С. 57–71.
- Погожев П. И., Герасимова Т. Н. Роль фильтрующего зоопланктона при деэвтрофировании водоемов // Водные ресурсы. 2005. Т. 32, № 3. С. 371–379.
- Angilletta M. J., Jr., Niewiarowski P. H., Navas C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biol. 2002. Vol. 27, No 4. P. 249–268.
- Balayla D. J., Moss B. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire) // Aquatic Ecol. 2003. Vol. 37. P. 417–435.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen // Hydrobiologia. 1995. Vol. 299. P. 163–167.
- Bevan L., Wallen D. G., Winner J. M. The effect of temperature, irradiance and animal size on incorporation rates of *Simocephalus vetulus* // Hydrobiologia. 1980. Vol. 69, No 1–2. P. 73–78.
- Britz P. J., Hecht T. Temperature Preferences and Optimum Temperature for Growth of African Sharptooth

Catfish (*Glorias gariepinus*) Larvae and Post-larvae // Aquaculture. 1987. Vol. 63. P. 205–214.

Bückle R. L. F., Díaz H. F., Espina S. Thermoregulatory behavior applied to the culture of *Procambarus clarkia* (Decapoda: Cambaridae) // Rev. Biol. Trop. 1996. Vol. 44. P. 123–126.

Chen H. Y., Chen Y. L. L. Temperature preferendum of postlarval black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) // Mar. Freshwat. Res. 1999. Vol. 50. P. 67–70.

Cooke S. J., Bunt C. M., Schreer J. F. Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of Smallmouth Bass in a discharge canal during winter // Environ. Manage. 2004. Vol. 33, No 1. P. 140–150.

Díaz H. F., Bückle R. F., Baron S. B., Farfan C. Behavioral thermoregulation of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia; Cephalaspidea) // J. Therm. Biol. 1996. Vol. 21. P. 319–322.

Díaz F., Del Río-Portilla M. A., Sierra E., Aguilar M., Re-Araujo A. D. Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens* // J. Therm. Biol. 2000. Vol. 25. P. 257–261.

Díaz H. F., Gutierrez-Morales P., Garrido-Mora A. Temperatura preferida y optima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae) // Rev. Biol. Trop. 1993. Vol. 41. P. 153–155.

Díaz F., Sierra E., Deniss A., Rodriguez L. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman) // J. Therm. Biol. 2002. Vol. 27. P. 423–428.

Farfan B. C., Bückle R. L. F. Spawning and onigony of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea) // The Veliger. 1988. Vol. 31. P. 114–119.

Gaston K. J., Fuller R. A. The size of species' geographic ranges // J. Appl. Ecol. 2009. Vol. 46. P. 1–9.

Gilroy A., Edwards S. J. Optimum temperature for growth of Australian abalone: preferred temperature and critical thermal maximum for blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach), and greenlip abalone, *Haliotis laevigata* (Leach) // Aquac. Res. 1998. Vol. 29, No 7. P. 481–485.

Hann B. J., Zrum L. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure // Hydrobiologia. 1997. Vol. 357. P. 37–52.

Hayward S. A. L., Worland M. R., Convey P., Bale J. S. Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic // Physiol. Entomol. 2003. Vol. 28, No 2. P. 114–121.

Hecht T. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture // Aquaculture. 1994. Vol. 126. P. 171–181.

Hernandez R. M., Bückle R. L. F., Díaz H. F. Preferred temperature of *Macrobrachium tenellum* (Crustacea, Palaemonidae) // Riv. Italian. Aquac. 1995. Vol. 30. P. 93–96.

Huey R. B., Bennett A. F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards // Evolution. 1987. Vol. 41, No 5. P. 1098–1115.

Huey R. B., Stevenson R. D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches // Am. Zool. 1979. Vol. 19. P. 357–366.

Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. fish. Biol. 1981. Vol. 19. P. 439–455.

Kelsch S. W. Temperature selection and performance by bluegills: evidence for selection in response to available power // Trans. Am. fish. Soc. 1996. Vol. 125. P. 948–955.

Lagerspetz K. Y. H. Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna* // J. Therm. Biol. 2000. Vol. 25. P. 405–410.

Lamkemeyer T., Zeis B., Paul R. J. Temperature acclimation influences temperature related behaviour as well as oxygen transport physiology and biochemistry in the water flea *Daphnia magna* // Can. J. Zool. 2003. Vol. 81. P. 237–249.

McGaw I. J. Behavioral Thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the Amphibious Purple Shore Crab // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 38–49.

Mortensen A., Ugedal O., Lund F. Seasonal variation in the temperature preference of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // J. Therm. Biol. 2007. Vol. 32, No 6. P. 314–320.

Perez E., Díaz F., Espina S. Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces: Cichlidae) // J. Therm. Biol. 2003. Vol. 28. P. 531–537.

Perrow M. R., Jowitt A. J. D., Stansfield J. H., Phillips G. L. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration // Hydrobiologia. 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm // Am. Zool. 1979. Vol. 19. P. 211–224.

Samraoui B. Branchiopoda (Ctenopoda and Anomopoda) and Copepoda from eastern Numidia, Algeria // Hydrobiologia. 2002. Vol. 470. P. 173–179.

Sharma P. C., Pant M. C. Population dynamics of *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4, No 3. P. 601–618.

Sharma P. C., Pant M. C. An energy budget for *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (Crustacea: Cladocera) // Hydrobiologia. 1984. Vol. 111. P. 37–42.

Stauffer J. R., Gates Jr. J. E., Goodfellow W. L. Preferred Temperature of Two Sympatric *Ambystoma* Larvae: A Proximate Factor in Niche Segregation? // Copeia, 1983. Vol. 4. P. 1001–1005.

van Doorslaer W., Stocks R., Jeppesen E., Meester L. Adaptive microevolutionary responses to simulated global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study // Global Change Biology. 2007. Vol. 13. P. 878–886.

Willmer P., Johnston S. G. Environmental Physiology of Animals / Blackwell Science Ltd, Blackwell publishing, USA, 2005. 752 p.

Поступила в редакцию 05.12.2013

References

- Opredelitel'* zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii [Key for zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia]. Red. V. R. Alekseev, S. Ya. Tsalolikhin. Tom. 1. Zooplankton. Moscow; St. Petersburg: T-vo nauchn. izd. KMK, 2010. 494 s.
- Orlova-Ben'kovskaya M. Ya. Reviziya gruppy vidov Simocephalus (serrulatus) (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) [Revision of Simocephalus (serrulatus) species group (Crustacea, Anomopoda, Daphnia)]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1995. T. 74, № 8. S. 57–71.
- Pogozhev P. I., Gerasimova T. N. Rol' fil'truyushchego zooplanktona pri deevtrofirovanii vodoemov [Role of filter zooplankton in deeutrophication of water bodies]. *Vodnye resursy*. 2005. T. 32, № 3. S. 371–379.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Dinamika chislenosti popul'yatsii Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) pri vozdeistvii nepriodicheskikh stupenchatykh izmenenii temperatury [The dynamics of abundance of Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776) (Crustacea, Cladocera) under acyclic stepwise changes in temperature]. *Biol. vnutr. vod*. 2011. № 1. S. 53–61.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Konechnaya izbirayemaya temperatura partenogeneticheskikh samok Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera), akklimirovannykh k raznym temperaturam [Final thermal preference in parthenogenetic females of Daphnia magna Straus (Crustacea: Cladocera) acclimated to various temperatures]. *Izv. AN. Ser. biol. [Proceedings of Academy of Sciences. Biological Series]*. 2011. № 5. S. 576–583.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I. Temperaturnoe izbiranie i izbeganie u vetvistousykh rakov Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera), akklimirovannykh k postoyannoi temperature [Thermal preference and avoidance in Daphnia magna Straus (Crustacea, Cladocera) acclimated to constant temperature]. *Izv. AN. Ser. biol. [Proceedings of Academy of Sciences. Biological Series]*. 2012. № 1. S. 109–114.
- Angilletta M. J., Jr., Niewiarowski P. H., Navas C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 2002. Vol. 27, No 4. P. 249–268.
- Balayla D. J., Moss B. Spatial patterns and population dynamics of plant-associated microcrustacea (Cladocera) in an English shallow lake (Little Mere, Cheshire). *Aquatic Ecol.* 2003. Vol. 37. P. 417–435.
- Bertilsson J., Berzing B., Pejler B. Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen. *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 299. P. 163–167.
- Bevan L., Wallen D. G., Winner J. M. The effect of temperature, irradiance and animal size on incorporation rates of *Simocephalus vetulus*. *Hydrobiologia*. 1980. Vol. 69, No 1–2. P. 73–78.
- Britz P. J., Hecht T. Temperature Preferences and Optimum Temperature for Growth of African Sharp-tooth Catfish (*Glorias gariepinus*) Larvae and Post-larvae. *Aquaculture*. 1987. Vol. 63. P. 205–214.
- Bückle R. L. F., Díaz H. F., Espina S. Thermoregulatory behavior applied to the culture of *Procambarus clarkia* (Decapoda: Cambaridae). *Rev. Biol. Trop.* 1996. Vol. 44. P. 123–126.
- Chen H. Y., Chen Y. L. L. Temperature preferendum of postlarval black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Mar. Freshwat. Res.* 1999. Vol. 50. P. 67–70.
- Cooke S. J., Bunt C. M., Schreer J. F. Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of Small-mouth Bass in a discharge canal during winter. *Environ. Manage.* 2004. Vol. 33, No 1. P. 140–150.
- Díaz H. F., Bückle R. F., Baron S. B., Farfan C. Behavioral thermoregulation of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia; Cephalaspidea). *J. Therm. Biol.* 1996. Vol. 21. P. 319–322.
- Díaz F., Del Río-Portilla M. A., Sierra E., Aguilar M., Re-Araujo A. D. Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens*. *J. Therm. Biol.* 2000. Vol. 25. P. 257–261.
- Díaz H. F., Gutierrez-Morales P., Garrido-Mora A. Temperatura preferida y optima para el crecimiento de postlarvas y juveniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Rev. Biol. Trop.* 1993. Vol. 41. P. 153–155.
- Díaz F., Sierra E., Deniss A., Rodriguez L. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *J. Therm. Biol.* 2002. Vol. 27. P. 423–428.
- Farfan B. C., Bückle R. L. F. Spawning and onigony of *Bulla gouldiana* (Gastropoda: Opisthobranchia: Cephalaspidea). *The Veliger*. 1988. Vol. 31. P. 114–119.
- Gaston K. J., Fuller R. A. The size of species' geographic ranges. *J. Appl. Ecol.* 2009. Vol. 46. P. 1–9.
- Gilroy A., Edwards S. J. Optimum temperature for growth of Australian abalone: preferred temperature and critical thermal maximum for blacklip abalone, *Haliotis rubra* (Leach), and greenlip abalone, *Haliotis laevigata* (Leach). *Aquac. Res.* 1998. Vol. 29, No 7. P. 481–485.
- Hann B. J., Zrum L. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure. *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 357. P. 37–52.
- Hayward S. A. L., Worland M. R., Convey P., Bale J. S. Temperature preferences of the mite, *Alaskozetes antarcticus*, and the collembolan, *Cryptopygus antarcticus* from the maritime Antarctic. *Physiol. Entomol.* 2003. Vol. 28, No 2. P. 114–121.
- Hecht T. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture. *Aquaculture*. 1994. Vol. 126. P. 171–181.
- Hernandez R. M., Bückle R. L. F., Díaz H. F. Preferred temperature of *Macrobrachium tenellum* (Crustacea, Palaemonidae). *Riv. Italian. Aquac.* 1995. Vol. 30. P. 93–96.
- Huey R. B., Bennett A. F. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*. 1987. Vol. 41, No 5. P. 1098–1115.
- Huey R. B., Stevenson R. D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 1979. Vol. 19. P. 357–366.
- Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of opti-

mum growth temperatures. *J. fish. Biol.* 1981. Vol. 19. P. 439–455.

Kelsch S. W. Temperature selection and performance by bluegills: evidence for selection in response to available power. *Trans. Am. fish. Soc.* 1996. Vol. 125. P. 948–955.

Lagerspetz K. Y. H. Thermal avoidance and preference in *Daphnia magna*. *J. Therm. Biol.* 2000. Vol. 25. P. 405–410.

Lamkemeyer T., Zeis B., Paul R. J. Temperature acclimation influences temperature related behaviour as well as oxygen transport physiology and biochemistry in the water flea *Daphnia magna*. *Can. J. Zool.* 2003. Vol. 81. P. 237–249.

Mcgaw I. J. Behavioral Thermoregulation in *Hemigrapsus nudus*, the Amphibious Purple Shore Crab. *Biol. Bull.* 2003. Vol. 204. P. 38–49.

Mortensen A., Ugedal O., Lund F. Seasonal variation in the temperature preference of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *J. Therm. Biol.* 2007. Vol. 32, No 6. P. 314–320.

Perez E., Díaz F., Espina S. Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces: Cichlidae). *J. Therm. Biol.* 2003. Vol. 28. P. 531–537.

Perrow M. R., Jowitt A. J. D., Stansfield J. H., Phillips G. L. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow restoration. *Hydrobiologia.* 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.

low restoration. *Hydrobiologia.* 1999. Vol. 395/396. P. 199–210.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Behavioral thermoregulation and the «final preferendum» paradigm. *Am. Zool.* 1979. Vol. 19. P. 211–224.

Samraoui B. Branchiopoda (Ctenopoda and Anomopoda) and Copepoda from eastern Numidia, Algeria. *Hydrobiologia.* 2002. Vol. 470. P. 173–179.

Sharma P. C., Pant M. C. Population dynamics of *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller). *J. Plankton Res.* 1982. Vol. 4, No 3. P. 601–618.

Sharma P. C., Pant M. C. An energy budget for *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (Crustacea: Cladocera). *Hydrobiologia.* 1984. Vol. 111. P. 37–42.

Stauffer J. R., Gates Jr. J. E., Goodfellow W. L. Preferred Temperature of Two Sympatric Ambystoma Larvae: A Proximate Factor in Niche Segregation? *Copeia*, 1983. Vol. 4. P. 1001–1005.

van Doorslaer W., Stocks R., Jeppesen E., Meester L. Adaptive microevolutionary responses to simulated global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study. *Global Change Biology.* 2007. Vol. 13. P. 878–886.

Willmer P., Johnston S. G. Environmental Physiology of Animals. *Blackwell Science Ltd, Blackwell publishing, USA*, 2005. 752 p.

Received December 5, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Вербицкий Владимир Борисович

зав. лаб., д. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: veb@ibiw.yaroslavl.ru

Вербицкая Тамара Ивановна

научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: ksenia@ibiw.yaroslavl.ru

Мальшева Ольга Анатольевна

младший научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Некоузский р-н, пос. Борок, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: olgamalish@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24508

CONTRIBUTORS:

Verbitsky, Vladimir

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: veb@ibiw.yaroslavl.ru

Verbitskaya, Tamara

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: ksenia@ibiw.yaroslavl.ru

Malysheva, Olga

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742, Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: olgamalish@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24508

УДК 574.52+574.587 (282.247.19)

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ МАКРОЗООБЕНТОСА ПОРОГОВЫХ УЧАСТКОВ РЕК КАРЕЛЬСКОГО БЕРЕГА БЕЛОГО МОРЯ

И. А. Барышев

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследованы видовой состав, численность и биомасса макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря. Показано, что продольная динамика структуры донных сообществ выражена слабо, и связано это с порожистым характером водотоков практически на всем протяжении. Отмечено, что локальные факторы могут вызывать существенные изменения в макрозообентосе. Так, на речных участках ниже проточных озер формируются особые сообщества с высокой биомассой фильтраторов (сетеплетущие личинки ручейников, личинки мошек, двустворчатые моллюски). В зонах влияния морских вод (устьевые участки рек) структура макрозообентоса существенно обеднена. Для описания продольных изменений структуры макрозообентоса рек необходимо учитывать локальные особенности ландшафта.

Ключевые слова: бентос, макрозообентос, донные сообщества, структура, реки, Белое море, Карельский берег.

I. A. Baryshev. PECULIARITIES OF MACROZOOBENTHOS STRUCTURE FORMATION IN RIFFLES OF THE KARELIAN COAST OF THE WHITE SEA

Species composition, abundance and biomass of macrozoobenthos were investigated in river riffles on the Karelian coast of the White Sea. The longitudinal dynamics of benthic communities' structure is weak due to the stony-bottomed riffles almost throughout the rivers. Local factors can cause significant changes in the structure of macrozoobenthos. Thus, the communities with a high level of filter-feeders biomass (net-weaving caddis fly larvae, midge larvae, bivalves) are formed in the river sites downstream from lotic lakes. In the areas affected by salty sea waters (estuaries), macrozoobenthos structure is significantly depleted. Local landscape features should be considered when describing the longitudinal changes in macrozoobenthos structure of rivers.

Keywords: benthos, macrozoobenthos, benthic communities, structure, rivers, the White Sea, Karelian Coast.

Введение

Развитая речная сеть Восточной Фенноскандии обуславливает важность изучения экосистем водотоков и, в частности, макрозообен-

тоса текучих вод. Гидробиологические исследования на этой территории имеют большую историю. Так, ранние работы на реках южной части Карелии были связаны с организацией в 1926 году Бородинской биологической стан-

ции. Одной из первых работ по водным беспозвоночным рек Кольского полуострова можно считать сборы 1936 г. В. И. Жадина [1940]. Большой комплекс исследований макрозообентоса рек проводили сотрудники Карельского филиала АН СССР начиная с 1960-х годов. Основное внимание исследователей было направлено на оценку кормовой базы хозяйственно значимых рыб в реках Онежского озера и Кольского полуострова [Шустов, 1977; Хренников, 1978; Шустов и др., 1986]. Вместе с тем исследования макрозообентоса рек, впадающих в Белое море в пределах Карельского берега, малочисленны и материала по формированию структуры их донных сообществ крайне недостаточно. Бассейны этих водотоков расположены на территории северной части Карелии. Руслу рек отличаются преобладанием пороговых участков и наличием множества проточных озер, что позволяет отнести их к «кольскому» типу [Жизнь..., 1950].

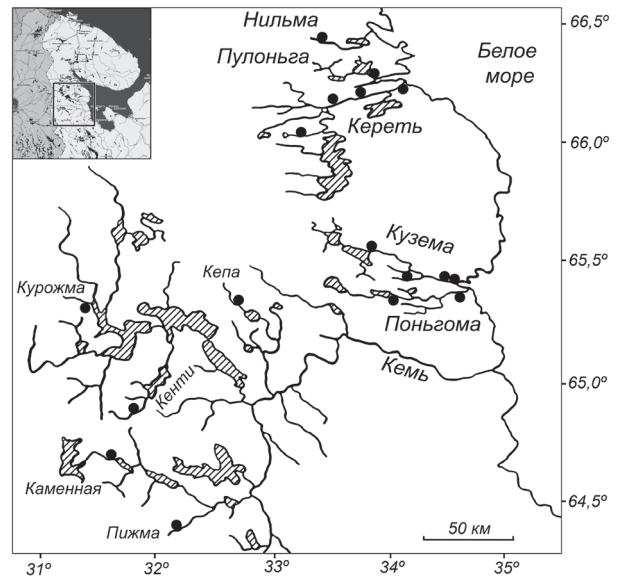
Цель работы – исследовать особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков в реках Карельского побережья Белого моря в условиях влияния проточных озер.

Материалы и методы

Работа основана на 65 количественных пробах зообентоса с 17 порогов шести речных бассейнов – Нильмы, Пулоньги, Керети, Кузема, Поньгомы, Кеми (рис.). Отбор материала производили количественной рамкой площадью 0,04 м² на пороговых участках рек (каменистые грунты, скорость течения 0,2–0,7 м/с, глубина 0,2–0,5 м) и в эстуарной зоне в летнюю межень с 1999 по 2011 гг.

Размер водотока варьировал в пределах от 5 до 50 м в ширину при расходе воды от 0,15 до 28 м³/с. Для оценки роли размера водотока в формировании структуры макрозообентоса станции разделены на группы. Существует множество размерных классификаций рек. Для водотоков «кольского» типа, на наш взгляд, наиболее удобна градация на основе десятичного логарифма расхода воды, использованная М. В. Чертопрудом [2005]. В соответствии с ней мы разделили станции на две группы – менее и более 3 м³/с (станции с расходом воды менее 0,3 м³/с следовало бы выделить в отдельную группу, однако таковая оказалась одна, и мы объединили ее с классом 0,3–3 м³/с). Кроме того, в качестве отдельной группы мы рассматриваем участки в зоне влияния морских вод.

В работе использованы архивные данные В. В. Хренникова – 13 проб. Видовую принад-



Карта-схема расположения станций отбора проб

лежность организмов зообентоса устанавливали по Определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий [1997, 1999, 2001], Краткому определителю пресноводных беспозвоночных центра Европейской России [Чертопруд, Чертопруд, 2003].

Результаты

В составе донных сообществ выявлено 57 видов и таксонов надвидового ранга водных беспозвоночных. Встречены представители Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea, Bivalvia (сем. Euglesidae, Sphaeriidae), Gastropoda (*Lymnaea ovata*), Hydracarina. В устьевые участки рек проникают морские ракообразные *Gammarus duebeni*, *G. zaddachi*. Существенную долю зообентоса составляют амфибиотические насекомые. Из отряда Trichoptera многочисленны *Hydropsyche pellucidula* (Curtis 1834), *Hydropsyche siltalai* Doehler 1963, *Ceratopsyche newae* (Kolenati 1858), *Cheumatopsyche lepida* (Pictet 1834), *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus 1758), *Brachycentrus subnubilus* Curtis 1834, *Rhyacophila nubila* Zetterstedt 1840, *Arctopsyche ladogensis* (Kolenati 1859). Кроме того, выявлены *Ceratopsyche silfvenii* (Ulmer 1906), *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834), *Lepidostoma hirtum* (Fabricius 1775), *Agraylea multipunctata* Curtis 1834, *Micrasema setiferum* (Pictet 1834), *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence 1826), *Oxietira* sp., *Ithytrichia lamellaris* Eaton 1873, *Hydroptila* sp., *Cyrnus* sp., *Ceraclea annulicornis* (Stephens 1836), *Stenophylax (Micropterna) lateralis* (Stephens, 1837).

Из поденок (Ephemeroptera) широко представлены *Heptagenia dalecarlica* Bengtsson

Таблица 1. Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) зообентоса

Группа	Река					
	Нильма	Пулоньга	Кереть	Кузема	Поньгома	Кемь
Oligochaeta	16,7	62,5	1087	102	413	8,3
	0,01	1,24	0,86	0,37	0,25	0,06
Bivalvia	158,3	1494	127	316	31,3	128,3
	0,09	2,38	0,54	0,29	0,01	0,72
Ephemeroptera	284,3	688	947	264	81,3	291,9
	0,23	0,68	0,74	0,43	0,27	0,45
Trichoptera	202,7	525	1870	1114	475	358,9
	1,26	3,47	4,21	9,60	2,39	2,74
Simuliidae	16,7	200	169	205	606	203,3
	0,03	0,10	0,12	0,34	0,45	0,29
Chironomidae	608,3	1213	3345	455	1406	505
	0,22	0,37	0,36	0,15	0,28	0,17
Прочие	200,9	268,8	1938	328,7	968,8	193,6
	0,70	0,72	1,70	1,36	3,36	0,34
Всего	1488	4451	9483	2785	3981	1689
	2,54	8,96	8,53	12,54	7,01	4,77

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – биомасса.

1912, *Nigrobaetis digitatus* (Bengtsson 1912), *Baetis rhodani* (Pictet 1843), *Baetis vernus* Curtis 1834. Кроме них выявлены *Baetis fuscatus* (Linnaeus 1761), *Centroptilum luteolum* (Muller 1776), *Caenis* sp., *Serratella ignita* (Poda 1761), *Heptagenia sulphurea* (Muller 1776), *Ecdyonurus joerensis* (Bengtsson 1909).

Наиболее распространенные виды из веснянок (Plecoptera) – *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus 1758) и *Leuctra fusca* (Linnaeus 1758). Также отмечены *Amphinemura borealis* (Morton 1894), *Protonemura intricata* (Ris 1902), *Nemoura* sp., *Xanthoperla apicalis* (Newman 1836), *Diura bicaudata* (Linnaeus 1758), *Isoperla difformis* (Klapalek 1909), *Isogenus nubecula* Newman 1833.

Водные жуки (Coleoptera) представлены реофильными видами *Elmis maugetii* Latreille 1798, *E. aenea* (Muller 1806), *Oulimnius tuberculatus* (Muller 1806), *Limnius volckmari* (Panzer 1793) и *Hydraena palustris* Erichson 1837.

Представители отряда двукрылых (Diptera) многочисленны, однако их подробного видового определения не проводили. Встречены донные беспозвоночные сем. Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae (*Cnetha verna* (Macquart 1826), *Parabyssodon transiens* (Rubzov 1940), др.), Limoniidae, Athericidae (*Atherix ibis* (Fabricius 1798)).

Численность и биомасса зообентоса в среднем составили $5,2 \pm 0,97$ тыс. экз./м² и $8,2 \pm 1,13$ г/м². Количественные характеристики зообентоса исследованных водотоков представлены в табл. 1.

Для оценки особенностей формирования структуры донных сообществ в водотоках раз-

ного размера обследованные пороги разделены на группы. Кроме того, в отдельную группу объединены участки перехода реки в море в зоне поступления соленых вод (табл. 2).

В составе макрозообентоса порогов рек с расходом воды менее 3 м³ многочисленны сетеплетущие личинки ручейников *Hydropsyche pellucidula* (16 %) и *Neureclipsis bimaculata* (10 %), личинки хирономид п/семейства Ortocladeinae (15 %), двустворчатые моллюски сем. Euglesidae и Sphaeriidae (7 %), поденки *Baetis rhodani* (6 %). Основу биомассы составляют ручейники *Hydropsyche pellucidula* (35 %), *Ceratopsyche newae* (11 %), *Rhyacophila nubila* (9 %), *Neureclipsis bimaculata* (6 %).

В донных сообществах порогов водотоков с расходом воды более 3 м³ по численности преобладают личинки хирономид п/семейства Ortocladeinae (20 %), двустворчатые моллюски сем. Euglesidae и Sphaeriidae (10 %), *Lymnaea ovata* (7 %), личинки мошек Simuliidae (6 %), личинки ручейников *Brachycentrus subnubilus* (6 %), *Hydropsyche siltalai* (5 %), *Cheumatopsyche lepida* (5 %). По биомассе доминируют личинки сетеплетущих ручейников *Arctopsyche ladogensis* (27 %) и *Hydropsyche pellucidula* (10 %), представители Oligochaeta (8 %), *Atherix ibis* (8 %), *Lymnaea ovata* (7 %), двустворчатые моллюски сем. Euglesidae и Sphaeriidae (7 %), *Rhyacophila nubila* (6 %), пиявки Hirudinea (5 %).

Биологическое разнообразие сообществ макрозообентоса и сапробность исследованных групп водотоков (менее и более 3 м³) существенно не различаются (см. табл. 2).

Таблица 2. Характеристики пороговых участков и донных сообществ зообентоса в водотоках разного размера и эстуарной зоне

Параметр	Все участки	Менее 3 м ³ /с	Более 3 м ³ /с	Эстуарная зона
Число проб	65	27	38	3
Ср. ширина, м	23,6	15,0	33,0	50,0
Ср. длина, км	55,0	24,0	99,3	69,0
Численность, экз./м ²	5,2 ± 0,97*	2,8 ± 0,36	8,1 ± 1,65	0,5 ± 0,16
Биомасса, г/м ²	8,2 ± 1,13	8,6 ± 2,4	8,5 ± 0,95	0,3 ± 0,10
Число видов	57	53	41	7
Доля фильтраторов по биомассе	0,36	0,37	0,42	0,00
Инд. Шеннона	1,62 ± 0,055	1,65 ± 0,081	1,69 ± 0,059	0,53 ± 0,171
Сапробность	1,64 ± 0,059	1,65 ± 0,06	1,65 ± 0,02	–

Примечание. * – здесь и далее приведена ошибка средней.

В структуре макрозообентоса порогов рек обеих групп довольно высока доля фильтрующих форм (сетеплетущих личинок ручейников, двустворчатых моллюсков, личинок мошек).

Донная фауна эстуария с солоноватой водой бедна. Здесь встречены несколько видов хирономид (77 % по численности, 30 % по биомассе), бокоплав *Gammarus duebeni* и *G. zaddachi* (8 % по численности и 35 % по биомассе), представители *Oligochaeta* (8 % по численности и биомассе), ручейники *Brachycentrus subnubilus* (2 % по численности и 8 % по биомассе). Биологическое разнообразие невелико. Из-за малого числа видов достоверно установить сапробность не удалось.

Для оценки влияния проточных озер на формирование зообентоса нами выделены три группы пороговых участков рек: 1 – участки, не подверженные влиянию озер (озера выше по течению отсутствуют на расстоянии более 10 км); 2 – участки с умеренным влиянием озер (приточное озеро на расстоянии 1–10 км); 3 – участки на расстоянии менее 1 км от проточного озера (табл. 3).

Выявлены различия в составе зообентоса на разном удалении речных участков от проточных озер. На участках, не подверженных влиянию озер, многочисленны личинки мошек (*Simuliidae*) (20 %), ручейники *Hydropsyche pellucidula* (9 %), *Brachycentrus subnubilus* (9 %), двустворчатые моллюски сем. *Euglesidae* и *Sphaeriidae* (9 %). По биомассе преобладают ручейники *Arctopsyche ladogensis* (25 %) и *Hydropsyche pellucidula* (14 %), *Sphaeriidae* (14 %), *Limoniidae* (*Diptera*) (12 %). Численность и биомасса зообентоса на этих участках низкие. Доля фильтраторов в сообществах составляет около половины.

В зоне умеренного влияния озера по численности доминируют *Hydropsyche pellucidula* (12 %), *Cheumatopsyche lepida* (11 %), *Hydro-*

psyche siltalai (10 %), *Simuliidae* (9 %), *Baetis vernus* (9 %). Основа биомассы – *Oligochaeta* g. sp. (16 %), *Rhyacophila nubila* (15 %), *Arctopsyche ladogensis* (14 %), *Hydropsyche pellucidula* (12 %), *Atherix* sp. (8 %). Количественные показатели зообентоса в этой зоне находятся на высоком уровне. Доля фильтраторов ниже, чем на других типах участков.

На участках ниже проточного озера, в зоне его непосредственного влияния, по численности преобладают фильтраторы: *Hydropsyche pellucidula* (16 %), *Bivalvia* (15 %), *Neureclipsis bimaculata* (12 %), *Baetis rhodani* (8 %), *Lymnaea ovata* (7 %). По биомассе существенная доля приходится на *Hydropsyche pellucidula* (33 %), *Ceratopsyche newae* (11 %), *Bivalvia* (7 %), *Rhyacophila nubila* (7 %), *Neureclipsis bimaculata* (6 %). Численность зообентоса ниже, чем на удалении от озера, однако биомасса здесь максимальна.

Обсуждение

Видовой состав зообентоса порогов рек Карельского побережья Белого моря представлен преимущественно личинками амфибиотических насекомых отрядов ручейники (*Trichoptera*), двукрылые (*Diptera*), поденки (*Ephemeroptera*), веснянки (*Plecoptera*) и жуки (*Coleoptera*), а также представителями групп *Nematoda*, *Oligochaeta*, *Hirudinea*, *Bivalvia*, *Gastropoda*, *Hydracarina* и *Crustacea*, что в целом соответствует выявленному ранее составу донных сообществ рек соседних регионов (Карелии, Мурманской области) и отдельных рек данного региона [Кухарев, 2003; Khrennikov et al., 2007; Барышев, Веселов, 2007; Барышев 2010; Чужекова и др., 2010; Барышев и др., 2013; Чертопруд, Палатов, 2013]. Численность и биомасса донных сообществ в среднем (5,2 ± 0,97 тыс. экз./м² и 8,2 ± 1,13 г/м²) оказались несколько больше,

Таблица 3. Характеристики пороговых участков и донных сообществ зообентоса на различном расстоянии от проточного озера

Параметр	Расстояние от озера		
	Вне влияния озер	Умеренное влияние озер	Непосредственное влияние озера
Число проб	14	27	24
Ср. расстояние от озера, км	19,6	4,2	0,4
Число видов	43	51	54
Численность, экз./м ²	1,8 ± 0,41	8,3 ± 2,16	3,9 ± 0,61
Биомасса, г/м ²	4,1 ± 1,25	8,3 ± 1,15	11,3 ± 2,76
Доля фильтраторов по биомассе	0,49	0,20	0,45
Инд. Шеннона	1,4 ± 0,16	1,8 ± 0,06	1,6 ± 0,08
Сапробность	1,55 ± 0,076	1,63 ± 0,065	1,71 ± 0,021

чем было указано ранее – $4,3 \pm 0,90$ тыс. экз./м² и $5,50 \pm 1,10$ г/м² [Khrennikov et al., 2007]. Уровень развития зообентоса и кормовые условия для речных рыб можно оценить как средние по шкале Ю. А. Шустова [1983].

Сравнение структуры макрозообентоса на порогах рек разного размера и в эстуарной зоне показало, что наибольшие отличия характерны для донных сообществ нижних порогов рек в зоне влияния морских вод. Эстуарные участки водотоков отличаются скудным видовым составом зообентоса и низкими количественными характеристиками, что согласуется с полученными ранее данными [Кухарев, 2003; Чужекова и др., 2010]. Напротив, различия в структуре макрозообентоса водотоков с относительно малым (менее 0,3 м³) и большим (более 0,3 м³) расходом воды можно считать несущественными. Несмотря на некоторые отличия в численности (см. табл. 2) и процентном соотношении видов, такие функциональные характеристики, как биомасса, индекс Шеннона и доля фильтраторов по биомассе, очень близки; не различается и сапробность. Обследованные участки рек, как в небольших водотоках, так и в крупных, отличались каменистыми грунтами, турбулентным течением и могут быть отнесены к ритралу [Illies, 1961]. В пределах исследованных размеров на структуру макрозообентоса существенно большее влияние оказывают локальные факторы – морская вода в устьевых зонах и проточные озера, откуда в водотоки обильно поступает зоопланктон, являющийся энергетически ценным пищевым объектом для многих бентосных организмов [Круглова, Барышев, 2010]. На речных участках ниже озер обильно развивается зообентос, особенно фильтрующие формы. Биомасса донных сообществ на таких участках может быть повышена на порядок [Барышев, Кухарев, 2011]. Таким образом, в условиях рек «кольского» типа продольные изменения структуры макрозообен-

тоса не могут быть полностью описаны концепцией речного континуума, базирующейся на закономерных продольных изменениях морфологии русла [Vannote et al., 1980]. Представляется рациональным использовать модели, уделяющие достаточное внимание локальным особенностям ландшафта. Таковыми, в частности, являются концепция гидравлики водотока, учитывающая проточные озера и влияние морских вод [Statzner, Higler, 1986], концепция динамики пятен [Townsend, 1989], комбинированная концепция функционирования речных экосистем [Богатов, 1995].

Выводы

В зообентосе порогов рек Карельского побережья Белого моря выявлено 57 видов и таксонов надвидового ранга. Количественные характеристики макрозообентоса составили в среднем $5,2 \pm 0,97$ тыс. экз. м² и $8,2 \pm 1,13$ г/м², что оказалось несколько выше, чем было ранее отмечено для этого района.

Особенности формирования структуры макрозообентоса на пороговых участках рек Карельского берега Белого моря связаны с характерными чертами рек «кольского» типа. Порожистый характер практически на всем протяжении обуславливает малое влияние размера водотока на структуру макрозообентоса, в целом соответствующего зоне ритрала. Проточные озера обуславливают локальные изменения в структуре донных сообществ (повышение биомассы, доли фильтраторов) рек. Отдельным фактором локальных изменений можно считать морские воды в устьевой зоне, существенно обедняющие структуру макрозообентоса.

Для описания продольных изменений структуры макрозообентоса рек Карельского берега Белого моря в связи с их слабо выраженной зональностью следует использовать концепции,

уделяющие достаточное внимание локальным особенностям ландшафта.

Автор выражает глубокую признательность С. Ф. Комулайнну, А. Е. Веселову и И. Н. Бахмету за помощь в сборе материала. Исследования выполнены в рамках ГЗ, тема № 0221-2014-0004.

Литература

Барышев И. А. Формирование зообентоса пороговых участков рек северо-запада Мурманской области в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов // Труды Карельского научного центра РАН. 2010. № 1. С. 105–112.

Барышев И. А., Белякова Е. Н., Веселов А. Е. Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 43–51.

Барышев И. А., Веселов А. Е. Сезонная динамика бентоса и дрефта беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 80–86.

Барышев И. А., Кухарев В. И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Уч. зап. ПетрГУ. 2011. № 6 (119). С. 16–19.

Богатов В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л., 1940. 991 с.

Жизнь пресных вод СССР. Т. 3 / Под ред. В. Жадина и Е. Павловского. Зоологический институт АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950 г. 910 с.

Круглова А. Н., Барышев И. А. Элиминация лимнического зоопланктона в порожистой реке (на примере оз. Кедрозеро и р. Лижма, бас. Онежского озера) // Гидробиологический журнал. 2010. Т. 46, № 6. С. 15–23.

Кухарев В. И. Макрозообентос устьевых участков некоторых притоков Белого моря // Гидрологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. СПб. стат. Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2003. С. 113–118.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые / Ред. С. Я. Цалолыхин. СПб.: Наука, 1997. 440 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / Ред. С. Я. Цалолыхин. СПб.: Наука, 1999. 1000 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / Под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 2001. 836 с.

Хренников В. В. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. 1978. С. 41–50.

Чертопруд М. В., Палатов Д. М. Реофильные сообщества макробентоса юго-западной части Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 34–42.

Чертопруд М. В. Продольная изменчивость фауны макробентоса водотоков центра Европейской России // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 6. С. 491–502.

Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С. Краткий определитель пресноводных беспозвоночных центра Европейской России. М.: МАКС Пресс. 2003. 196 с.

Чужекова Т. А., Фатеев Д. А., Стогов И. А. Структурно-функциональные характеристики макрозообентоса нижнего течения реки Летняя (Карельский берег Белого моря) // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2010. Серия 3, вып. 4. С. 52–60.

Шустов Ю. А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера // Гидробиологический журнал. 1977. Т. 13, № 3. С. 32–37.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Митенев В. К., Смирнов Ю. А. Кормовая база молоди семги р. Пялицы (Кольский полуостров) // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22, № 6. С. 99–100.

Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Reneges. Hydrobiol. 1961. Vol. 2, No 46. S. 205–213.

Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology&Hydrobiology. 2007. Vol. 7, No 1. P. 71–77.

Statzner B., Higl B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // Freshwat. Biol. 1986. Vol. 16. Is. 1. P. 127–139.

Townsend C. R. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology // Journal of the North American Benthological Society. 1989. Vol. 8, No 1. P. 36–50.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept // Can. J. fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, No 1. P. 130–137.

Поступила в редакцию 12.12.2013

References

Baryshev I. A. Formirovanie zoobentosa porogovykh uchastkov rek Severo-zapada Murmanskoi oblasti v zone povyshennykh kontsentratsii tyazhelykh metall-ov [Zoobenthos formation in river riffles in northwest

of Murmansk region in the area of high concentration of heavy metals]. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS]*. 2010. № 1. S. 105–112.

Baryshev I. A., Belyakova E. N., Veselov A. E. Zoobentos porogovykh uchastkov lososevykh rek yugovostoka Kol'skogo poluostrova [Zoobenthos in riffles of salmon river in southeast of Kola Peninsula]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2013. № 4. S. 43–51.

Baryshev I. A., Veselov A. E. Sezonnaya dinamika bentosa i drifta bespozvonochnykh organizmov v nekotorykh pritokakh Onezhskogo ozera [Seasonal dynamics of benthos and invertebrate drift in some tributaries of Lake Onega]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2007. № 1. S. 80–86.

Baryshev I. A., Kukharev V. I. Vliyaniye protochnogo ozera na strukturu zoobentosa v reke s bystrym techeniem (na primere r. Lizhma, bassein Onezhskogo ozera) [Effect of drainage lake on zoobenthos structure in the rapid river (case study of Lizhma River, Onega Lake basin)]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta [Proceedings of Petrozavodsk State University]*. 2011. № 6 (119). S. 16–19.

Bogatov V. V. Kombinirovannaya kontseptsiya funktsionirovaniya rechnykh ekosistem [Combined concept of river ecosystems functioning]. *Vestnik DVO RAN [Bulletin of Far Eastern Branch of RAS]*. 1995. № 3. S. 51–61.

Chertoprud M. V., Palatov D. M. Reofil'nye soobshchestva makrobentosa yugo-zapadnoi chasti Kol'skogo poluostrova [Rheophilic communities of macrobenthos in Southwest of Kola Peninsula]. *Biologiya vnutrennikh vod*. 2013. № 4. S. 34–42.

Chertoprud M. V. Prodol'naya izmenchivost' fauny makrobentosa vodotokov tsentra Evropeiskoi Rossii [Longitudinal variability in macrobenthos fauna in streams of central region of European Russia]. *Zhurn. obshch. biologii*. 2005. T. 66, № 6. S. 491–502.

Chertoprud M. V., Chertoprud E. S. Kratkii opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh tsentra Evropeiskoi Rossii [Brief key to freshwater invertebrates in central region of European Russia]. Moscow: MAKS Press. 2003. 196 s.

Chuzhekova T. A., Fateev D. A., Stogov I. A. Strukturno-funktsional'nye kharakteristiki makrozoobentosa nizhnego techeniya reki Letnyaya (Karel'skii bereg Belogo morya) [Structural and functional features of macrozoobenthos in lower course of the Letnyaya River (Karelian Coast of the White Sea)]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta [Herald of St. Petersburg University]*. 2010. Seriya 3, Vyp. 4. S. 52–60.

Khrennikov V. V. Bentos pritokov Onezhskogo ozera [Benthos in Onega Lake tributaries]. *Lososevye neresstovye reki Onezhskogo ozera [Salmon spawning rivers of Lake Onega]*. Leningrad: Nauka. 1978. S. 41–50.

Kruglova A. N., Baryshev I. A. Eliminatsiya limnicheskogo zooplanktona v porozhstoi reke (na primere oz. Kedrozero i r. Lizhma, bas. Onezhskogo ozera) [Elimination of limnic zooplankton in the rapid river (Case study of Lake Kedrozero and the Lizhma river, Onega Lake basin)]. *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 2010. T. 46, № 6. S. 15–23.

Kukharev V. I. Makrozoobentos ust'evykh uchastkov nekotorykh pritokov Belogo moraya [Macrozoobenthos in uterine areas of some of the White Sea tributaries]. *Gidrobiologicheskie problemy Karelii i ispol'zovanie vodnykh resursov [Hydrobiological problems of Karelia and wa-*

ter resources use]. SPb. stat. Petrozavodsk: Izd. KarNTs RAN. 2003. S. 113–118.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [The key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. T. 3. Paukoobraznye i nizshie nasekomye [Arachnids and the lower insects]. Red. S. Ya. Tsalolikhin. St. Petersburg: Nauka 1997. 440 s.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [The key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. T. 4. Vysshie nasekomye. Dvukrylye [The higher insects. Diptera]. Red. S. Ya. Tsalolikhin. St. Petersburg: Nauka, 1999. 1000 s.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [Key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. T. 5. Vysshie nasekomye (rucheiniki, cheshuekrylye, zhestkokrylye, setchatokrylye, bol'shekrylye, pereponchatokrylye) [The higher insects. Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera, Macroptera, Hymenoptera]. Pod obshch. red. S. Ya. Tsalolikhina. St. Petersburg: Nauka. 2001. 836 s.

Shustov Yu. A. Drift donnykh bespozvonochnykh v lososevykh rekakh basseina Onezhskogo ozera [Drift of benthic invertebrates in salmon rivers of Onega Lake basin]. *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 1977. T. 13, № 3. S. 32–37.

Shustov Yu. A. Ekologiya molodi atlanticheskogo lososya [Ecology of Atlantic salmon juveniles]. Petrozavodsk: Kareliya, 1983. 152 s.

Shustov Yu. A., Kuz'min O. G., Mitenev V. K., Smirnov Yu. A. Kormovaya baza molodi semgi r. Pyalitsy (Kol'skii poluostrov) [Forage resources of salmon juveniles in the Pyalitsy River (Kola Peninsula)]. *Gidrobiologicheskii zhurnal*. 1986. T. 22, № 6. S. 99–100.

Zhadin V. I. Fauna rek i vodokhranilishch [Fauna of rivers and reservoirs]. Moscow; Leningrad, 1940. 991s.

Zhizn' presnykh vod SSSR [Freshwater life in the USSR]. T. 3. Pod red. V. Zhadina i E. Pavlovskogo. Zoologicheskii institut AN SSSR. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 1950 g. 910 s.

Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer. *Int. Reneges. Hydrobiol.* 1961. Vol. 2, No 46. P. 205–213.

Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia). *Ecology & Hydrobiology*. 2007. Vol. 7, No 1. P. 71–77.

Statzner B., Higl B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwat. Biol.* 1986. Vol. 16. Is. 1. P. 127–139.

Townsend C. R. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 1989. Vol. 8, No 1. P. 36–50.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept. *Can. J. fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, No 1. P. 130–137.

Received December 12, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**Барышев Игорь Александрович**

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: i_baryshev@mail.ru
тел.: (8142) 561679

CONTRIBUTOR:**Baryshev, Igor**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: i_baryshev@mail.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 599.323.43

К ЭКОЛОГИИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Э. В. Ивантер, Е. А. Моисеева

Петрозаводский государственный университет

Анализируются причины создавшегося у юго-западных границ видового ареала угнетения популяции красной полевки. Обнаруживаются тенденции к дальнейшему сокращению численности и области распространения вида, сопровождающиеся его отступлением на восток. Установлены характерные для периферии ареала особенности пространственной и экологической структуры населения, такие как низкая и неустойчивая численность, дисперсность и мозаичность внутривидовых группировок, снижение репродуктивного потенциала, затухающий, фибрилляционный тип популяционной динамики и др. Рассматривается ряд взаимоисключающих гипотез, пытающихся объяснить выявленные процессы с экологических и исторических позиций, в том числе как следствие межвидовой конкуренции и общей смены популяционной стратегии вида.

Ключевые слова: красная полевка, периферические популяции, динамика и факторы численности, пространственная организация населения, репродукция, межвидовая конкуренция.

E. V. Ivanter, E. A. Moiseeva. ECOLOGY OF THE RED-BACKED VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) IN THE SOUTHWESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE

The factors causing the suppression of the red-backed vole population in the southwestern periphery of the area are analyzed. Trends towards a further reduction in species abundance and distribution area, accompanied by its movement eastwards, have been detected. The features of spatial and ecological structure typical for the peripheral area include low and unstable abundance, dispersion and mosaic interpopulation groupings, a decrease in reproductive potential, fading fibrillation type of population dynamics, etc. A number of mutually exclusive hypotheses, explaining the observed processes both from the ecological and historical points of view, e. g. as a result of interspecific competition and a general shift in the species population strategy, are studied.

Key words: red-backed vole, peripheral populations, population dynamics and factors affecting abundance, spatial structure of population, reproduction, interspecific competition.

Введение

Современная область распространения красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) по-прежнему охватывает всю территорию Восточной Фенноскандии, но с начала 1970-х годов она стала здесь чрезвычайно редким видом и встречается не каждый год и главным образом спорадически. Особенно сильно сократилась численность вида в последние десятилетия. Если каких-то 30–40 лет назад красная полевка достаточно регулярно встречалась и в Карелии [Ивантер, 1975], и в Финляндии [Сиивонен, 1979], правда, в основном в виде немногочисленных мозаичных поселений, то теперь сборы и вовсе ограничиваются случайными поимками единичных особей (заповедник «Кивач», дер. Гомсельга, Каскеснаволоок и Карку). Аналогичная тенденция к отступлению этого вида на исходные позиции к востоку прослеживается и в Финляндии [Henttonen et al., 1977]. Все сказанное позволяет однозначно подтвердить изложенное ранее мнение [Курхинен и др., 2006], согласно которому по крайней мере юг Финляндии и юго-запад Карелии уже не входят в область сплошного ареала красной полевки. Выяснена и основная причина ее отступления на восток. У красной полевки, как сибирского вида, отчетливо тяготеющего к спелым темнохвойным лесам, она прежде всего связана с весьма характерными для нашего региона широкомасштабными промышленными рубками коренных хвойных древостоев.

Материалы и методы

Материал собирался по всей территории Карелии двумя основными стандартными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Учет зверьков ловушками заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия (численности) принимали число зверьков, попавшихся за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом,

что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида, выраженное в процентах от общего числа добытых (индекс доминирования, %). Кроме того, для оценки степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в сообществе), мы вычисляли особый показатель – коэффициент (или индекс) верности биотопу, предложенный сибирскими териологами [Готов и др., 1978] и определяемый по формуле:

$$X = M_1 - M_2 / \delta_2,$$

где M_1 – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе; M_2 – средняя многолетняя численность вида в регионе; δ_2 – среднее квадратичное отклонение для многолетней средней в регионе. Всего отработано 188 000 ловушко-суток и 5100 канавко-суток, материалы по которым собраны в 1958–2013 годах. Общее число добытых и проведенных через зооанатомический анализ зверьков исследуемого вида составило около 200 экз.

Результаты и обсуждение

Численность и биотопическое размещение. Средний за все годы учетов (1958–2013) показатель численности рассматриваемого вида в Карелии составляет 0,07 экз. на 100 ловушко-суток (доля в уловах мелких млекопитающих 0,9 %) и 0,03 на 10 канавко-суток (0,2 %). Сопоставление этих цифр с данными по другим регионам позволяет отнести исследуемую территорию к областям с минимальной плотностью дисперсно распределенного и весьма неустойчивого по годам населения, что, как показали наши исследования [Ивантер, 2006, 2010, 2012], весьма характерно для приграничных (периферийных) зон любого видового ареала. Тем не менее непосредственную причину современной крайне низкой и чрезвычайно изменчивой численности красной полевки на всей территории Восточной Фенноскандии следует искать не только в сокращении площадей коренных лесов, но и в самой истории расселения этого вида на запад, а также в его неоднозначных взаимоотношениях с доминирующим в Европе аборигеном – рыжей полевкой [Башенина, 1968]. Не исключено также, что бывшее активное расселение вида на запад, сменившееся недавно таким же массовым отступлением к востоку, связано и с характерными популяционными процессами, протекавшими в границах исходного ареала. Так, быстрый

Таблица 1. Биотопическое распределение красной полевки в Северо-Восточном Приладожье (сводные данные за 1965–2013 гг.)

Биотоп	Учеты ловушко-линиями				Учеты ловчими канавками			
	число ловушко-суток	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	коэффициент верности биотопу	число канавко-суток	на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %	коэффициент верности биотопу
Сосняки лишайниковые	3700	0,19	36,80	+1,80	учеты не проводили			
Сосняки зеленомошные	25818	0,03	1,15	-0,47	2795	0,03	0,26	+0,39
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	25818	0,11	3,12	+0,88	2795	-	-	-
Спелые лиственные и смешанные леса	36614	0,02	0,55	-0,74	учеты не проводили			
Лиственное мелколесье	25818	0,01	0,25	-0,88	2795	0,01	0,08	-0,66
Молодые зарастающие вырубки	15224	0,007	0,10	0,00	учеты не проводили			

Таблица 2. Численность красной полевки в коренных и трансформированных сплошными рубками биотопах средней тайги Восточной Финноскандии [по Курхинен и др., 2006 с изменениями]

Биотоп	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	число ловушко-суток	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	число канавко-суток	на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Спелые сосняки-зеленомошники	7640	-	-	58	0,2	10,0
Спелые ельники-зеленомошники	3795	0,02	0,8	13	-	-
Открытые вырубки (от 1 до 5 лет)	7030	0,01	0,2	77	0,5	32,0
Молодняки:						
6–20 лет	9551	-	-	127	0,2	14,0
20–40 лет	3004	2,0	70,0	36	0,2	10,0
Вторичные лиственные и смешанные леса	4841	-	-	18	-	-
Семенные куртины	1140	-	-	46	0,3	14,0
Недорубы	1655	0,06	0,4	35	0,06	3,0

рост численности центральных популяций по литипического вида, приведший когда-то к перенаселению и массовой эмиграции животных за границы ареала, мог смениться восстановлением оптимальной плотности и полной потерей стимула к расселению на запад. Возможно и совместное действие названных факторов.

Как уже указывалось [Ивантер, 1975], в условиях Карелии красная полевка селится почти исключительно в лесных биотопах, предпочитая ельники-зеленомошники (табл. 1, 2). Осенью, в период расселения молодняка, она распространена несколько шире и встречается

в лиственном мелколесье с примесью хвойных пород. Однако даже в этот период избегает открытых стадий. Это вполне согласуется с выводом А. Н. Формозова [1948] о стенопотности красной полевки в юго-западных частях ареала и тяготении вида к зеленомошным ельникам.

Размножение. Первая по срокам поимки беременная самка добыта в Карелии 14.05.1970 г., однако размножение зимовавшей части популяции начинается, очевидно, еще в апреле. На это указывает поимка 12.05.1957 г. кормящей самки и осмотр репродуктивных органов полевков, отловленных во

второй половине апреля. Пробные мазки из семенников и придатков выявили присутствие в них зрелых сперматозоидов, свидетельствующее об активном сперматогенезе. Последняя кормящая самка отловлена 21.09.1961 г. Таким образом, общая продолжительность репродуктивного периода у красной полевки составляет в Карелии около 5 месяцев. При этом связи сроков размножения с плотностью населения полевков, погодными условиями и состоянием кормовой базы выявить не удалось. Во все годы размножение начиналось и заканчивалось в близкие сроки. То же можно сказать и об интенсивности размножения, которая была стабильно высокой при любом уровне весенне-летней численности зверьков.

В апреле–июне активный сперматогенез обнаружен у всех добытых самцов. Длина семенников составляла у них 9,2–13,4 мм, семенных пузырьков – 7,1–9,4 мм, вес двух семенников – 434–1080 мг. Из трех исследованных в мае–июне самок одна была беременной, другая кормила первый выводок, а третья, будучи беременной вторично, одновременно продолжала лактацию. В июле около 70 % зимовавших самок вынашивают второй помет, а остальные уже родили и кормят второй выводок. Самцы в это время имеют крупные семенники и придатки (длина тестикул 8,7–10,5 мм, вес 306–574 мг) и находятся в состоянии активного сперматогенеза. В августе сохранившиеся до этого времени самки приносят третий выводок, а самцы по-прежнему способны к размножению; длина семенника 9,5–13,4 мм, семенных пузырьков – до 15 мм, вес двух семенников 509–960 мг.

Массовый выход молодых зверьков из нор приурочен к июлю. Уже в первой декаде этого месяца они составляют в уловах более 60 %, а к концу июля – около 80 %. В июле начинают активно размножаться сеголетки ранних выводков, родившиеся в мае – начале июня и достигшие веса 13–16 г. По интенсивности размножения они не уступают взрослым: поголовно участвуют в репродукции и успевают принести за сезон два выводка. Прибылые позднего рождения (июльско-августовского приплода), за очень редким исключением (в наших сборах 3 %), не созревают в год появления на свет и впервые размножаются лишь после зимовки.

Прибылые зверьки I генерации составляют как бы промежуточное поколение, которое имеет короткий срок жизни, но выполняет важнейшую роль в воспроизводстве популяции, обеспечивая, наравне с зимовавшими полевками, нарастание поголовья к осени и определяя уровень численности уходящего под снег

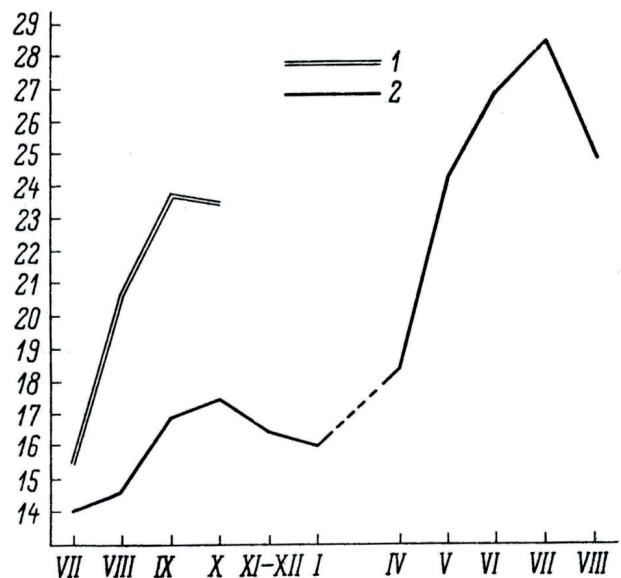


Рис. 1. Особенности весового роста красных полевков разного времени рождения.

1 – родившиеся в мае – первой половине июня (ранние выводки); 2 – родившиеся в июле–августе (поздние выводки). По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – вес, г

населения. В свою очередь живущие гораздо дольше сеголетки поздних выводков служат главным резервом популяции для следующего сезона размножения и определяют уровень весенне-летней репродукции перезимовавшего поголовья. Их отличает не только позднее половое созревание, но и более медленный весовой рост (рис. 1). Если прибылые ранних выводков за первые 3–4 месяца послегнездовой жизни прибавляют в весе в среднем 8,2 г, или 53 %, то у молодых более позднего рождения соответствующая прибавка в весе составляет за тот же срок 2,9 г, или 20 %. Как и у землероек [Ивантер и др., 1985], у них наблюдается, правда, относительно небольшое, зимнее падение веса и быстрый скачок роста в апреле–июне следующего года.

Число эмбрионов и плацентарных пятен колеблется у красных полевков Карелии от 4 до 11 и составляет в среднем для зимовавших самок $6,29 \pm 0,42$, для прибылых – $6,21 \pm 0,46$ (табл. 3). Это несколько выше или близко к соответствующим показателям из других мест ареала [Кошкина, 1957; Попов, 1960; Воронцов, 1961; Большаков, 1962; Башенина, 1968 и др.].

Как видно из полученных данных (см. табл. 3), у взрослых самок показатель плодовитости заметно увеличивается от выводка к выводку. По первой генерации он равен 5,8; по второй 6,6; по третьей 6,7. Подобное увеличение размеров выводков Ю. В. Ревин считает «экологическим приспособлением, способствующим наибольшей выживаемости молодня-

Таблица 3. Вариации величины выводка у красных полевков Карелии

Возрастная группа	Общее число беременных самок	Количество самок с соответствующим числом эмбрионов								Среднее число эмбрионов на 1 самку
		4	5	6	7	8	9	10	11	
Зимовавшие:										
I выводок	10	1	5	1	2	–	1	–	–	5,8 (2,9 + 2,9)
II выводок	9	–	2	1	5	1	–	–	–	6,6 (2,8 + 3,8)
III выводок	4	1	1	–	1	–	–	–	1	6,7 (3,3 + 3,3)
I–III выводок	23	2	8	2	8	1	1	–	1	6,3 (2,9 + 3,4)
Прибылые	17	3	2	5	4	2	–	1	–	6,2 (3,2 + 3,0)

Примечание. В скобках указано число эмбрионов в правом и левом рогах матки.

Таблица 4. Возрастной и половой состав популяции красной полевки в Карелии

Месяц	Число прибылых			Число зимовавших			Общее число зверьков	Относительное число зверьков, %		
	абс.	самцы, %	χ^2	абс.	самцы, %	χ^2		ЗМ	ПР	ПП
Апрель	–	–	–	2	100,0	–	2	100,0	–	–
Май	–	–	–	4	50,0	–	4	100,0	–	–
Июнь	–	–	–	2	50,0	–	2	100,0	–	–
Июль	42	66,7	4,7	14	57,1	0,3	56	25,0	60,7	14,3
Август	29	58,6	0,9	6	50,0	–	35	17,1	40,0	42,9
Сентябрь	26	73,1	5,6	–	–	–	26	–	34,6	65,4
Октябрь	41	63,4	2,9	–	–	–	41	–	17,1	82,9
Ноябрь – январь	6	66,7	0,6	–	–	–	6	–	–	100,0
Всего	144	65,3	13,4	28	57,2	0,6	172	16,3	37,2	46,5

Примечание. ЗМ – зимовавшие, ПР – прибылые ранних выводков, ПП – прибылые поздних выводков.

ка, поскольку основная его масса появляется в периоды, характеризующиеся обилием кормов и преобладанием оптимальных погодных условий [Ревин, 1968. С. 53]. Обращает на себя внимание и значительная асимметричность распределения самок по числу эмбрионов ($A = +0,73$). Это говорит о том, что плодовитость у красных полевков Карелии еще не достигла оптимального для данных условий уровня и отбор на повышение еще продолжается.

Резорбция эмбрионов обнаружена у 3 из 13 беременных самок (23%), причем гибель эмбрионов составила 7,6% (из 93 зародышей рассасывалось 7). Если же судить об эмбриональной смертности по соотношению между средним числом эмбрионов и плацентарных пятен, то она равна 10% (13% у молодых самок и 2,1% у зимовавших). Интересно, что в таежной Сибири, представляющей для красной полевки оптимальную зону ареала, эмбриональная смертность гораздо ниже: 0,6–3,4% [Окулова, Аристова, 1970; Попов, 1971].

Экологическая структура популяции. Применение известной методики определения возраста красных полевков по развитию корней зуба M_3 [Тупикова и др., 1970] позволяет с достаточной точностью выделять три возрастные группы зверьков – зимовавших и сеголе-

ток раннего и позднего рождения. Полученные в результате этого данные (табл. 4, рис. 2) свидетельствуют о закономерной сезонной динамике возрастной структуры популяции, связанной с размножением и отмиранием особей отдельных возрастных групп.

В апреле–июне популяция целиком состоит из взрослых перезимовавших полевков, относящихся к поздним генерациям прошлого года. Начиная с конца июня в ней все большую долю занимают прибылые первого, а затем и последующих пометов. В июле сеголеток 75%, в августе – 83%, в сентябре – 100%. Несколько позднее из популяции исчезают прибылые первого выводка. В июле они составляют основу популяции – 61%, в августе – 40%, в сентябре – 35%, в октябре – 17%, а в ноябре полностью вымирают.

Среди взрослых и молодых полевков, добытых в бесснежный период, преобладают самцы. У взрослых эта диспропорция незначительна, а у молодых более существенна и достоверна. Возможно, это связано с участием прибылых зверьков в размножении, в результате чего самки, ведущие более скрытый и менее подвижный образ жизни, реже попадают в ловушки и конуса ловчих канавок. На это указывает и различие в соотношении полов

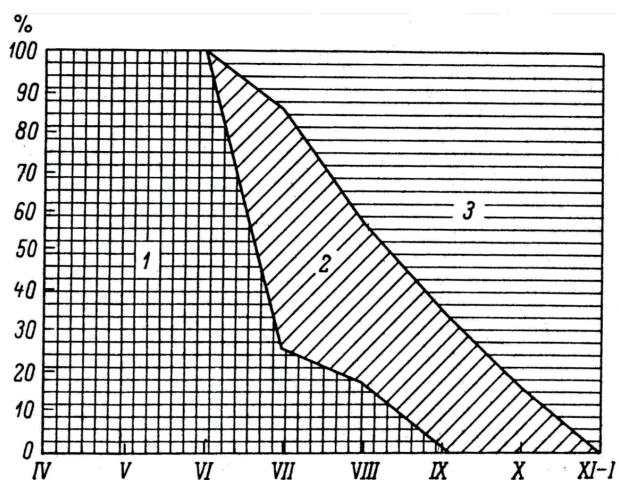


Рис. 2. Сезонные изменения возрастного состава популяции красной полевки по данным отлова.

1 – зимовавшие; 2 – прибылые ранних выводков; 3 – прибылые поздних выводков. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – относительное количество зверьков определенного возраста, % от общего числа

у отловленных сеголеток ранних и поздних выводков. У первых (они размножаются) было 72 % самцов, у вторых (не участвуют в размножении) – 59 %. И все же не исключено, что количественное преобладание самцов в уловах красных полевков является не только результатом их большей двигательной активности, но и отражает их количественное преобладание в популяции.

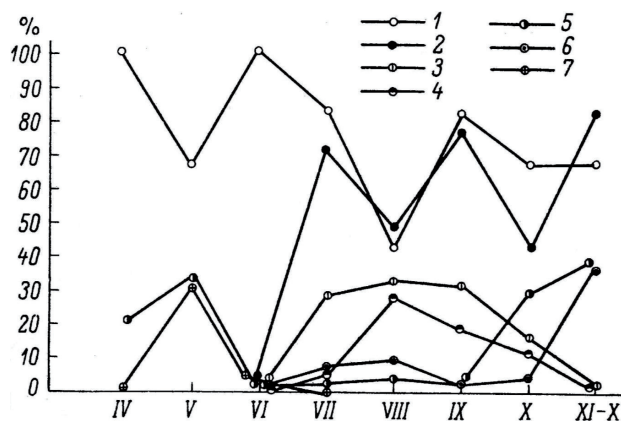


Рис. 3. Сезонные изменения питания красной полевки.

1 – зелень; 2 – семена; 3 – ягоды; 4 – грибы; 5 – мхи и лишайники; 6 – кора; 7 – животный корм. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – встречаемость, % от общего числа исследованных желудков

Особенности питания. Питание красной полевки изучалось в различных частях ареала (табл. 5), и всюду отмечалась широкая эврифагия этого вида. Зверьки используют практически все имеющиеся в их местообитаниях корма, отдавая предпочтение более разнообразным и питательным. Повсеместно основу рациона составляют зеленые части растений, семена хвойных, ягоды, грибы и мхи. Степень

Таблица 5. Питание красной полевки в различных частях ареала в бесснежный период (встречаемость, % от общего числа исследованных желудков)

Место исследований	Виды корма								Источник данных
	зелень	семена	ягоды	грибы	бесхлорофильные части растений	мхи и лишайники	кора	животный корм	
Кольский п-ов	12,9	29,0	14,5	3,0	11,7	61,3	–	35,0	Кошкина, 1957
Карелия	63,2	52,7	23,6	12,2	3,8	18,5	7,5	1,9	Наши данные
Республика Коми	47,6	12,5	54,4	44,4	6,6	2,2	–	3,0	Воронцов, 1961
Вологодская обл.	50,0	5,5	61,2	3,0	–	–	–	16,6	Башенина, 1968
Кировская обл.	26,8	63,0	6,5	8,3	–	–	–	4,6	Там же
Средний Урал	67,7	25,5	13,7	0,6	8,9	2,5	17,2	–	Марвин, 1966
Нижегородская обл.	85,7	38,1	4,7	4,7	–	–	–	–	Козлов, Тухсанова, 1966
Якутия:									Ревин, 1968; Попов, 1971
равнинные районы	14,5	8,6	25,2	47,5	–	23,1	3,6	0,1	
горные районы	8,4	7,2	30,3	31,6	–	53,3	1,7	1,0	
Западный Саян	46,8	20,5	13,2	3,8	–	–	–	–	Штильмарк, 1965
Тайга Средней Сибири	59,0	47,0	3,6	9,2	–	12,2	–	1,6	Реймерс, 1966

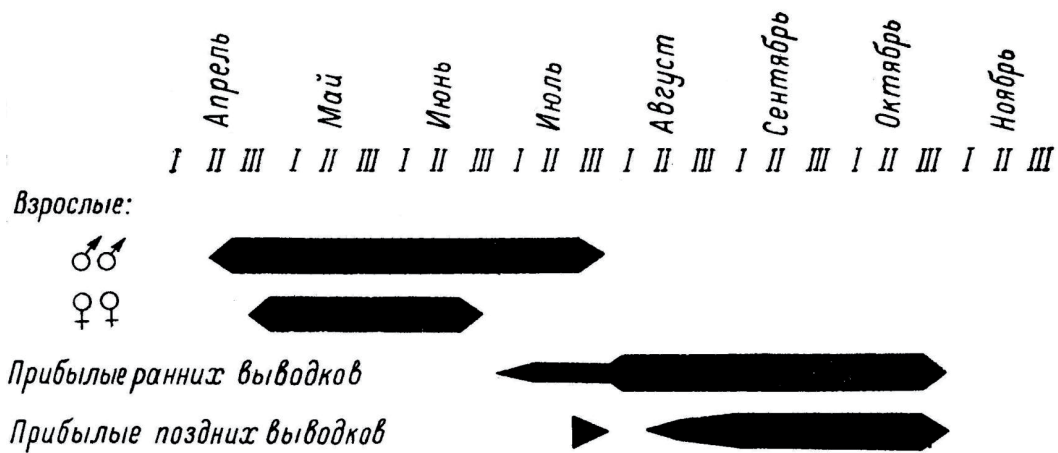


Рис. 4. Сроки линьки красных полевок разного возраста

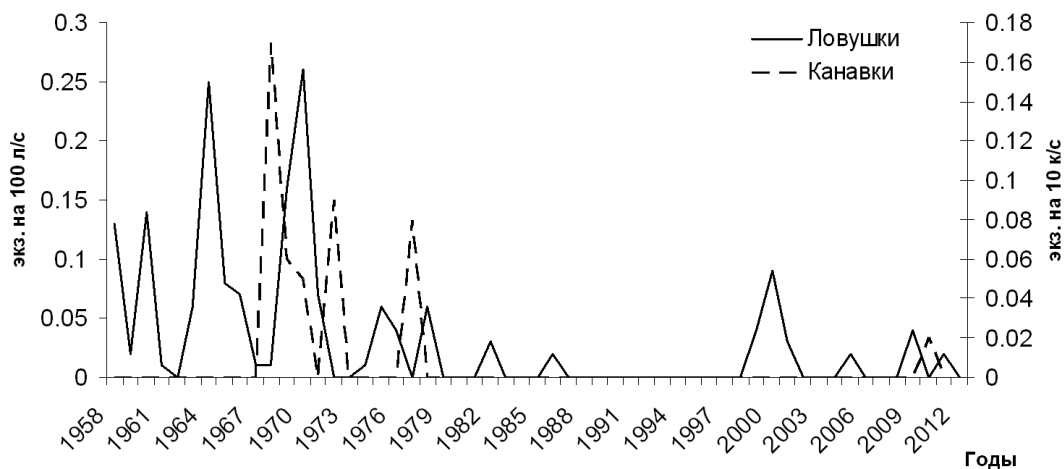


Рис. 5. Многолетние изменения численности красной полевки в Карелии по данным учетов в 1958–2013 гг.

их потребления зависит от обилия в природе и сезона года, причем сезонные различия гораздо существеннее географических.

Сопоставление полученных нами данных с литературными (рис. 3, табл. 5) показывает, что по характеру питания красная полевка в Карелии существенно не отличается от популяций из других мест ареала. Вместе с тем в ее питании в Карелии есть и некоторые особенности. Главная из них – почти одинаково частое потребление зелени и семян при относительно более редком поедании грибов и ягод. Последнее можно объяснить относительно невысоким урожаем этих кормов в период исследований.

Питание красной полевки закономерно меняется по сезонам (см. рис. 3). В апреле, мае и июне оно однообразно: пища состоит из свежей зелени, мхов и лишайников. В конце весны и начале лета чаще, чем в другие сезоны, поедается животный корм. В июле–августе пищевой рацион становится разнообразнее. Зеленая масса потребляется реже, и на смену ей приходят созревающие ягоды (земляника, черника, брусника и др.), семена трав и хвой-

ных деревьев, а также грибы. Осень – период смешанного питания, а зимой помимо подснежной зелени и семян хвойных все большую роль в пищевом рационе полевок играют грубые корма – мхи, лишайники и кора.

Линька. Весенняя линька у зимовавших самцов красной полевки очень растянута. Она начинается с середины апреля и длится до конца июля (рис. 4). Самки вылинивают раньше. Подрост летнего волоса заканчивается у них в последней декаде июня. В июле мездра уже чистая. У сеголеток ранних выводков возрастная линька (смена ювильного меха на взрослый) без перерыва переходит в осеннюю. В первой декаде июля пигментированную мездру имели 50 % прибылых зверьков, во второй – 73, в третьей – 75 %. В августе, сентябре и первых двух декадах октября линяли все отловленные полевки. В конце октября линька у них заканчивается, и в ноябре все прибылые майско-июньского рождения носят уже зимний мех. У молодых второй генерации линька протекает приблизительно в том же темпе, но несколько смещена на более поздние сро-

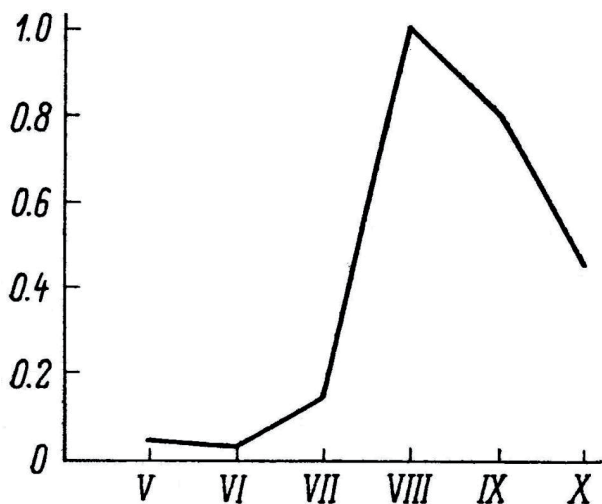


Рис. 6. Сезонные изменения численности красной полевки (сводные данные учетов в Питкярантском районе Карелии, Приладожский териологический стационар, 1965–2012 гг.).

По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – число зверьков на 100 ловушко-суток

ки и проходит с небольшим перерывом между возрастной и осенней сменами наряда.

Изменения численности. Численность красной полевки в изучаемом регионе отличается непостоянством и в целом, особенно в последние десятилетия, держится на самом низком уровне (см. рис. 5). В течение первых 20 с небольшим лет наблюдений (1958–1980) показатель отлова изменялся примерно в 25 раз: от 0–0,01 до 0,26 экз. на 100 ловушко-суток. За эти годы наблюдалось четыре отчетливых подъема численности – в 1958, 1960, 1964 и 1969–1970 гг. и четыре периода глубокой депрессии – в 1959, 1961–1962, 1966–1968 и 1974–1975 гг. В дальнейшем (с 1975–1976 гг.) былой более или менее нормальный ритм полностью сбился на беспорядочные затухающие колебания типа фибрилляций, и отлов практически полностью прекратился. При этом обращает на себя внимание отсутствие синхронности в многолетних колебаниях численности красной и рыжей полевки. На это указывали и другие исследователи, в частности А. Н. Формозов [1948], П. Б. Юргенсон [1957], В. Н. Большаков [1962] и Н. В. Башенина [1968], по наблюдениям в центральных областях России и на Урале. В годы наименьшей численности красной полевки вместо нее ловилась более многочисленная рыжая полевка, и наоборот.

По поводу факторов, определяющих уровень и характер колебаний численности красной полевки, у авторов тоже нет единого мнения. Некоторые из них связывают изменения численности этого вида с условиями погоды

и урожаем кормов, особенно семян хвойных [Теплов, 1960; Башенина, 1968; Попов, 1971]. В то же время А. Н. Формозов [1948], П. Б. Юргенсон [1957] и финский исследователь О. Калела с соавторами [Kalela et al., 1971] на первый план выдвигают межвидовую конкуренцию – угнетение со стороны доминирующего вида – рыжей полевки. Красная полевка, как угнетенный вид, получает возможность для роста численности лишь при временной депрессии господствующего вида. В теплые и влажные годы доминирует рыжая полевка, а после суровых морозных зим она уступает место более устойчивому к холоду сибирскому виду – красной полевке [Формозов, 1948].

К близкому выводу приходит и Т. В. Кошкина [1966, 1971]. Межвидовую конкуренцию у грызунов она считает главной причиной как относительно невысоких изменений плотности популяции доминирующего вида по годам, так и резких многолетних колебаний численности соподчиненных видов полевки. «При высокой и относительно устойчивой численности доминирующего вида второстепенные близкие виды, по-видимому, всегда находятся в угнетении. В периоды понижения численности зверьков пресс доминирующего вида ослабевает, в годы пика он возрастает. Воздействие этого пресса сильно ограничивает плотность населения второстепенных видов полевки, усугубляет депрессию их численности после пика, увеличивает амплитуду колебаний численности» [Кошкина, 1971. С. 59].

Правда, в Салаирской тайге, где проводила исследования Т. В. Кошкина, доминирует красная полевка, а рыжая является второстепенным видом. Но это не меняет сути дела. Более того, это подчеркивает лабильность специфических адаптаций вида для поддержания его численности на оптимальном уровне. В тех местах, где вид доминирует, он вырабатывает и проявляет внутривидовые регуляторные механизмы, тормозящие репродукцию популяции при перенаселении территории и истощении кормовых ресурсов. Напротив, там, где вид малочислен и испытывает давление со стороны доминанта, вырабатывается другой тип адаптации: высокая интенсивность размножения, быстрый рост и созревание молодняка компенсируют большие размеры убыли в результате смертности и миграции, смягчают пресс многочисленного конкурента.

На первый взгляд, две изложенные выше точки зрения выглядят несовместимыми. Однако на самом деле они не противоречат друг другу. В европейской части России, где красная полевка недавний пришелец, немногочис-

ленна и испытывает давление со стороны доминанта (рыжей полевки), важнейшим фактором, определяющим уровень ее численности, становятся межвидовые отношения, а в Сибири, где красная полевка доминирует, главную роль играют экзогенные – кормовые и метеорологические – условия. Соответственно, и популяционные механизмы адаптации вида имеют в разных частях ареала разный характер и играют разную роль. В присутствии сильного конкурента нет необходимости вырабатывать внутривидовые механизмы регуляции численности, так как сам конкурент служит тормозом для роста численности второстепенного вида, но зато важно поддерживать высокий темп размножения популяции, поскольку иначе появляется опасность снижения ее численности до критической величины из-за неблагоприятных условий среды. Иное положение складывается в случае, если красная полевка сама является доминантом. Тогда численность ее определяется емкостью угодий – запасами корма, метеорологическими факторами и т. д. В этой ситуации особенно опасно чрезмерное увеличение численности, поэтому в популяции вырабатываются авторегуляторные механизмы, призванные сдерживать рост собственно населения.

Сезонная динамика численности красной полевки в Карелии показана на рис. 6. Максимального обилия в уловах этот вид достигает в августе. В дальнейшем показатель численности постепенно снижается, зимой несколько стабилизируется, а весной снова падает, достигая годового минимума. Что же касается характерных падений уловов в конце осени и весны, то они отражают увеличение смертности животных в переходные периоды.

Литература

Башенина Н. В. Материалы по экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1968. Т. 52. С. 3–44.

Большаков В. Н. Географическая изменчивость экологических признаков полевок рода *Clethrionomys* // Вопр. экологии. 1962. Вып. 6. С. 28–29.

Воронцов Н. Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys tiliarius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1961. Т. 29. С. 101–136.

Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Ивантер Э. В. К разработке концепции периферических популяций как эволюционных и экологических форпостов вида // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера: мат. конф. Петрозаводск, 2006. Ч. 1. С. 138–142.

Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты эволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная наука. СПб., 2010. С. 276–283.

Ивантер Э. В. Популяционная организация политипического вида и ее роль в процессе эволюции // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2012. С. 28–32.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Козлов В. И., Тухсанова Н. Г. Питание мышевидных грызунов // Ученые записки Горьковского ун-та. 1966. С. 144–151.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1957. Вып. 5. С. 3–65.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1966. Вып. 5. С. 5–27.

Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП, биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 3–14.

Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.

Марвин М. Я. Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Ученые записки Урал. ун-та. Свердловск, 1966. Т. 47, вып. 3. С. 11–21.

Окулова Н. М., Аристова В. А. Состояние популяции красной полевки в участке снижения численности // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Информ. материалы. Свердловск, 1970. Вып. 2. С. 38–46.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 468 с.

Попов М. В. Сибирская красная полевка // Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомых и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 19–37.

Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М., 1966. 420 с.

Сивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М., 1979. 232 с.

Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных пещорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. зап.-ведн. 1960. Т. 8. С. 5–221.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1970. С. 49–87.

Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в пе-

риод 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1948. С. 3–110.

Штильмарк Ф. Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965. С. 5–52.

Юргенсон Н. Б. Межвидовые отношения у лесных полевок рода *Clethrionomys* по данным изменения численности популяции // Труды Воронежского гос. заповедника. Воронеж, 1957. С. 17–31.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. Übersicht über das Vorkommen von Kleinsaugern auf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland // *Suomal. Tiedekat. Toim.*, Ser. A45 185, 1971. S. 38–51.

Поступила в редакцию 13.08.2014

References

Bashenina N. V. Materialy po ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeiskoi taigi [Data on ecology of small mammals in European taiga zone]. *Uch. zap. Permsk. gos. ped. in-ta [Proceedings of Perm State University]*. 1968. T. 52. S. 3–44.

Bol'shakov V. N. Geograficheskaya izmenchivost' ekologicheskikh priznakov polevok roda *Clethrionomys* [Geographic variation in ecological features of voles of genus *Clethrionomys*]. *Vopr. Ekologii*. 1962. Vyp. 6. S. 28–29.

Formozov A. N. Melkie gryzuny i nasekomoyadnye Shar'inskogo raiona Kostromskoi oblasti v period 1930–1940 gg [Small rodents and insectivores in Sharinskiy district of Kostroma province in 1930–1940]. *Fauna i ekologiya gryzunov*. Moscow: MOIP, 1948. S. 3–110.

Glotov I. N., Erdakov L. N., Kuzyakin V. A. i dr. Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh Baraby [Communities of small mammals of Baraba]. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 s.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR [Population ecology of small mammals of North-West taiga of USSR]. Leningrad: Nauka, 1975. 246 s.

Ivanter E. V. K razrabotke kontseptsii perifericheskikh populyatsii kak evolyutsionnykh i ekologicheskikh forpostov vida [On development of the concept of peripheral populations as species evolutionary and ecological outposts]. *Strukturno-funktsional'nye osobennosti biosistem Severa [Structural-functional features of North biosystems]*. Mat. konf. Petrozavodsk, 2006. Ch. 1. S. 138–142.

Ivanter E. V. Perifericheskie populyatsii politipicheskogo vida kak forposty evolyutsionnogo protsesssa [Peripheral populations of polytypic species as an evolutionary process outpost]. *Charl'z Darvin i sovremennaya nauka [Charles Darwin and modern science]*. St. Petersburg, 2010. S. 276–283.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya organizatsiya politipicheskogo vida i ee rol' v protsesse evolyutsii [Population-based organization of polytypic species and its role in evolutionary process]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh [Ecology, evolution and systematization of animals]*. Ryazan', 2012. S. 28–32.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh [Adaptation features of small mammals]. Leningrad: Nauka, 1985. 318 s.

Kozlov V. I., Tukhsanova N. G. Pitanie myshevidnykh gryzunov [Nutrition of mouse-like rodents]. *Uchenye za-*

piski Gor'kovskogo un-ta [Proceedings of Gorkov State University]. 1966. S. 144–151.

Koshkina T. V. Sravnitel'naya ekologiya ryzhikh polevok v severnoi taiga [Comparative ecology of red-backed voles in northern taiga]. *Fauna i ekologiya gryzunov [Rodent fauna and ecology]*. Moscow: MOIP, 1957. Vyp. 5. S. 3–65.

Koshkina T. V. Vzaimootnosheniya blizkikh vidov melkikh gryzunov i regulyatsiya ikh chislennosti [Relationships of related species of small rodents and regulation of their population]. *Fauna i ekologiya gryzunov [Rodent fauna and ecology]*. Moscow: MOIP, 1966. Vyp. 5. S. 5–27.

Koshkina T. V. Mezovidovaya konkurentsiya u gryzunov [Interspecies competition among rodents]. *Byull. MOIP, biol.* 1971. T. 76, vyp. 1. S. 3–14.

Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. Mlekopitayushchie Vostochnoi Fennoskandii v usloviyakh antropogennoi transformatsii taezhnykh ekosistem [Mammals of Eastern Fennoscandia under anthropogenic transformation of taiga ecosystems]. Moscow: Nauka, 2006. 208 s.

Marvin M. Ya. Myshevidnye gryzuny severnykh raionov Srednego Urala [Mouse-like rodents of northern regions of Middle Urals]. *Uchenye zapiski Ural. un-ta [Proceedings of Ural State University]*. Sverdlovsk, 1966. T. 47, vyp. 3. S. 11–21.

Okulova N. M., Aristova V. A. Sostoyanie populyatsii krasnoi polevki v uchastke snizheniya chislennosti [State of red-backed vole population in area of decreasing abundance]. *Optimal'naya plotnost' i optimal'naya struktura populyatsii zhivotnykh [Optimum density and structure of animal population]*. Inform. Materialy. Sverdlovsk, 1970. Vyp. 2. S. 38–46.

Popov V. A. Mlekopitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraja [Mammals of Volga-Kama region]. Kazan', 1960. 468 s.

Popov M. V. Sibirskaya krasnaya polevka [Siberian red-backed vole]. *Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]*. Moscow: Nauka, 1971. 660 s.

Revin Yu. V. Ekologo-faunisticheskii ocherk nasekomoyadnykh i melkikh gryzunov Olekmo-Charskogo nagor'ya [Ecology-faunal essay of insectivores and small rodents in Olekmo-Charskoe highlands]. *Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkikh mlekopitayushchikh Yakutii [Biology and population dynamics of small mammals of Yakutia]*. Yakutsk, 1968. S. 19–37.

Reimers N. F. Ptitsy i mlekopitayushchie yuzhnoi taigi Srednei Sibiri [Birds and mammals of southern taiga of Middle Siberia]. Moscow, 1966. 420 s.

Siivonen L. Mlekopitayushchie Severnoi Evropy [Mammals of Northern Europe]. Moscow, 1979. 232 s.

Shtil'mark F. R. Osnovnye cherty ekologii myshevidnykh gryzunov v kedrovyykh lesakh Zapadnogo Sayana [Basic features of ecology of mouse-like rodents in cedar forests of western Sayan]. *Fauna kedrovyykh lesov Sibiri i ee ispol'zovanie* [Fauna of cedar forests of Siberia and their use]. Moscow, 1965. S. 5–52.

Teplov V. P. Dinamika chislennosti i godovye izmeneniya v ekologii promyslovyykh zhyvotnykh pechorskoi taigi [Population dynamics and annual changes in ecology of commercial animals of Pechora taiga]. *Tr. Pechorolychskogo gos. zapovedn.* [Proceedings of Pechora-Ilychskii state reserve]. 1960. T. 8. S. 5–221.

Tupikova N. V., Sidorova G. A., Konvalova E. A. Opredelitel' vozrasta lesnykh polevok [Key to age of forest voles]. *Fauna i ekologiya gryzunov.* Moscow, 1970. S. 49–87.

Vorontsov N. N. Ekologicheskie i nekotorye morfoloicheskie osobennosti ryzhikh polevok (Clethrionomys Tilesius) evropeiskogo severo-vostoka [Ecological

and some morphological features of red-backed voles (Clethrionomys Tilesius) in European North-East]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Proceedings of Zoological Institute of USSR Academy of Sciences]. 1961. T. 29. S. 101–136.

Yurgenson N. B. Mezhhvidovye otnosheniya u lesnykh polevok roda Slethrionomus po dannym izmeneniya chislennosti populyatsii [Interspecies relations of forest voles of Clethrionomus genus according to population dynamics]. *Trudy Voronezhskogo gos. Zapovednika* [Proceedings of Voronezh State Nature reserve]. Voronezh, 1957. S. 17–31.

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.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. Ubersicht uber das Vorkommen von Kleinsaugern auf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnkand. *Suomal. Tiedekat. Toim.*, Ser. A45 185, 1971. S. 38–51.

Received August 13, 2014

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивантер Эрнест Викторович

декан эколого-биологического факультета, зав. кафедрой зоологии и экологии, член-корр. РАН, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ivanter@petsu.ru

Моисеева Елена Анатольевна

доцент кафедры зоологии и экологии
эколого-биологического факультета, к. б. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910,
эл. почта: ekozoo@petsu.ru

CONTRIBUTORS:

Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University,
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ivanter@petsu.ru

Moiseeva, Elena

Petrozavodsk State University,
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ekozoo@petsu.ru

УДК 574.5; 577.472

ВЛИЯНИЕ СТОКОВ ГОРНОРУДНОГО ПРОИЗВОДСТВА НА ЗООПЛАНКТОННОЕ СООБЩЕСТВО ГУБЫ БЕЛОЙ ОЗЕРА ИМАНДРА

О. И. Вандыш, А. А. Черепанов, Н. А. Кашулин, Д. Б. Денисов

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН

Выявлены структурные особенности зоопланктонного сообщества губы Белой оз. Имандра при многолетнем воздействии сточных вод апатит-нефелинового производства и дана оценка современного экологического состояния этого участка водоема. Полученные результаты дополняют сведения об ответной реакции гидробионтов на воздействие стоков предприятий горнорудного производства и возможности использования зоопланктона как надежного индикатора данного типа антропогенного воздействия.

Ключевые слова: оз. Имандра, зоопланктон, информативные показатели сообщества, мониторинг, эвтрофирование, сточные воды, горнопромышленные предприятия.

O. I. Vandysh, A. A. Cherepanov, N. A. Kashulin, D. B. Denisov. THE INFLUENCE OF MINING PRODUCTION WASTEWATER ON ZOOPLANKTON COMMUNITY IN BELAYA BAY OF LAKE IMANDRA

Structural features of the zooplankton community in Belaya Bay of Lake Imandra, exposed to a long-term influence of wastewater from apatite-nepheline production, are revealed, and the assessment of current environmental state is given for this part of the water body. The obtained results add to the knowledge of aquatic organisms' response to mining production wastewater, and open up an opportunity for using zooplankton as a reliable indicator of this type of human impact.

Key words: Lake Imandra, zooplankton, informative indices of a community, monitoring, eutrophication, wastewater, mining enterprises.

Введение

Высокие темпы индустриализации северных регионов в XX веке породили целый ряд проблем, связанных с изменением качества окружающей среды. Сосредоточение на относительно небольших территориях населенных пунктов с большой численностью населения,

мощных горнодобывающих, горно-перерабатывающих, металлургических, энергетических, транспортных и других предприятий способствует образованию вблизи индустриальных центров зон экологического неблагополучия. На Кольском п-ове примером многолетнего комплексного загрязнения природного объекта является субарктическое оз. Имандра, про-

блемы которого неразрывно связаны с процессами, происходящими в регионе. На берегах озера сосредоточены предприятия горно-металлургической, обогатительной, химической промышленности и атомной энергетики, в городах и поселках проживает более 300 тыс. человек, что составляет около 35 % от общего числа жителей Мурманской обл. [Моисеенко и др., 2009]. Водоем используется не только как источник водоснабжения, но и как объект размещения отходов, что приводит к ухудшению качества воды и деградации его экосистемы в целом [Кашулин и др., 2013].

Зоопланктонное сообщество, являясь большой и сложной частью экосистемы озера, тесно связано со всеми остальными звеньями биоты: фито- и бактериопланктоном, бентосом, рыбами. Оно отражает общее состояние водоема и играет значительную роль в определении его рыбопродуктивности. Исходя из этой концепции, зоопланктон рассматривается как организованная биологическая система с определенной взаимосвязью и упорядоченностью ее структурных и функциональных показателей. Изменение условий существования организмов отражается на видовом составе, количественном развитии, соотношении таксономических групп и других показателях структурной организации зоопланктона.

Роль зоопланктона в оценке экологического состояния водных экосистем постоянно обсуждается вследствие ряда противоречий. С одной стороны, зоопланктонные организмы более чувствительны, чем позвоночные, и даже эпизодическое отклонение качества среды может привести к радикальным изменениям видового состава сообществ, сохраняющимся даже после прекращения воздействия. С другой стороны, большинство видов являются эврибионтами, имеют достаточно широкую экологическую валентность и почти всесветное распространение. Кроме того, существует мнение, что зоопланктон не характеризует качество воды в месте отбора проб в условиях высокой динамики водных масс. Однако эта точка зрения меняется в настоящее время, и зоопланктон широко используется в биоиндикации пресноводных экосистем [Смельская, 1994; Андроникова, 1996].

В диагностических целях чаще используются структурные, а не функциональные характеристики, что связано с методическими трудностями получения количественных оценок последних [Андроникова, 1993, 1988]. В связи с увеличением числа анализируемых показателей очень важен выбор наиболее информативных из них. Перечень показателей, рекомен-

дуемый для системы мониторинга, приведен в работах И. Н. Андрониковой [1996].

Специфические климато-географические факторы, комплексный характер антропогенного воздействия на водоемы Кольского региона, в том числе и на оз. Имандра, существенно затрудняют выявление наиболее информативных и специфических показателей зоопланктона как компонента экологического мониторинга.

Цель работы – выявить особенности структурной организации зоопланктона в условиях влияния сточных вод апатит-нефелинового производства, определить наиболее информативные показатели, характеризующие долгосрочное техногенное воздействие, и на основе имеющихся данных оценить экологическое состояние загрязняемого участка водоема.

Материалы и методы

Озеро Имандра – самый крупный водоем на Кольском полуострове: длина озера 109 км, средняя ширина 3,2 км, площадь с островами 880,5 км², средняя глубина 13 м, объем воды 10,9 км³. Площадь водосбора составляет 12 300 км² и представлена 1379 водотоками [Моисеенко, Яковлев, 1990]. Озеро состоит из трех в значительной степени обособленных плесов: Большой, Йокостровской и Бабинской Имандры, соединяющихся между собой узкими проливами – салмами. По исследованиям И. В. Баранова [1961], оз. Имандра – субарктический водоем с олиготрофным типом вод и низкой минерализацией [Большие озера..., 1976]. В настоящее время состав вод значительно трансформирован.

Объектом исследований являлась губа Белая, расположенная в юго-восточной части плеса Большая Имандра (рис. 1). После отсечения части ее акватории дамбой с целью складирования там отходов апатит-нефелиновых обогатительных фабрик (АНОФ) ОАО «Апатит» (хвостохранилище) она представляет собой довольно узкий залив, в который впадают реки Большая и Малая Белая. ОАО «Апатит» с 1930 г. сбрасывает по р. Большая Белая сточные воды, содержащие тысячи тонн взвешенных веществ, сульфатов, хлоридов, десятки тонн фосфора, нефтепродуктов и других загрязняющих веществ, применяемых в процессе флотации апатит-нефелиновых руд (ОП-4, талловые масла и др.). Сюда также сбрасываются коммунально-бытовые сточные воды городов Кировск и Апатиты.

Для понимания последствий антропогенного воздействия на зоопланктон губы Белой в качестве условно-фоновых показателей рас-

смаатриваются сообщества восточного и западного участков плеса Бабинская Имандра (см. рис. 1), которые не испытывают прямого техногенного воздействия.

Отбор проб зоопланктона в губе Белой проводили в летний сезон 1996, 1998, 2001, 2003, 2006, 2011 и 2012 гг., в условно-фоновом районе – в 1996, 1998, 2003, 2006 и 2011 гг. Всего собрано, обработано и проанализировано 50 проб (см. рис. 1).

Количественные пробы отбирали батометром (объем 2 и 6 л) от поверхности до дна через 1 м в слоях 0–2 м, 2–5 м, 5–10 м, 10 м – дно. Интегральные пробы с каждого слоя процеживали через качественную сеть Апштейна (сито № 70) в бутылки с плотными резиновыми пробками. Для установления видового состава зоопланктона проводили тотальный лов той же сетью. Полученный материал фиксировали 4%-м формалином.

Обработка проб и необходимые расчеты проводились согласно общепринятым методикам гидробиологического мониторинга [Руководство..., 1992]. Расчет биомассы выполнен на основе уравнения зависимости между длиной и массой тела планктонных коловраток и ракообразных [Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979]. Базовую статистическую обработку количественных показателей зоопланктона проводили с использованием программы Statistica 6,0.

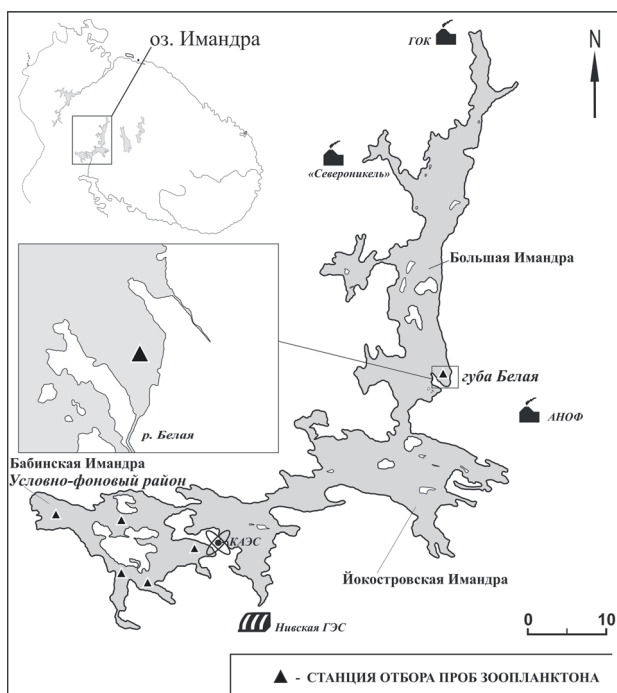


Рис. 1. Карта-схема района исследований и станции отбора гидробиологических проб

Индекс сапробности по Пантле и Букку в модификации Сладечека рассчитывали исходя из индивидуальных характеристик сапробности видов [Макрушин, 1974]. Оценка качества воды по гидробиологическим показателям проводилась согласно «Правилам контроля качества воды водоемов и водотоков». Межгосударственный стандарт ГОСТ 17.1.3.07–82 [Правила...]. При определении трофического статуса исследованных участков водоема использовали шкалу трофности [Китаев, 1984].

Результаты и обсуждение

Гидрохимические показатели. Вода субарктического олиготрофного оз. Имандра характеризуется низкой минерализацией (20–30 мг/л) и относится к гидрокарбонатно-натриевому типу. Однако продолжительное интенсивное загрязнение водоема обусловило изменение его гидрохимического режима, наиболее ярко проявляющееся в местах сброса сточных вод. Губа Белая является одним из наиболее загрязняемых участков акватории оз. Имандра. Согласно ряду данных [Моисеенко, 1997; Кашулин и др., 2008], в период интенсивного антропогенного воздействия стоки ОАО «Апатит» приводили к увеличению в воде губы Белой содержания Sr (превышение фонового уровня в 5 раз), Al (в 3 раза), Mn (в 2 раза) и Zn (в 3,5 раза). Также высокими были и концентрации Na, K, P, Al, содержащихся в апатит-нефелиновых рудах и вскрышных породах, прежде всего в апатите и нефелине. То же относится и к сопутствующим им Sr, Mg и др. редкоземельным элементам.

Максимальное загрязнение озера отмечалось в конце 1970-х годов, когда ежегодно в водоем сбрасывалось до 240 млн м³ сточных вод, содержащих тысячи тонн взвешенных веществ (сульфатов, хлоридов, фосфора, нефтепродуктов) и других загрязняющих веществ, в составе которых присутствовали остаточные концентрации токсичных органических веществ, применяемых в процессе флотации апатит-нефелиновых руд (ОП-4, талловые масла и др.). Прозрачность воды в губе Белой в этот период составляла 0,5–1,0 м. В сентябре 1978 г. была введена первая очередь комплекса с использованием в технологическом процессе частичного оборотного водоснабжения, что позволило снизить объем сброса сточных вод. В дальнейшие годы тенденция снижения сохранялась в связи с сокращением производства вследствие экономического кризиса, а с 1997 г. объем сточных вод опять стал резко увеличиваться [Моисеенко и др., 2002].

Таблица 1. Гидрохимические показатели условно-фонового района и губы Белой оз. Имандра в многолетнем ряду наблюдений

Дата отбора проб	Гидрохимические показатели																		
	N _{общ} (мкг/л)	NO ₃ ⁻ (мкг/л)	NH ₄ ⁺ (мкг/л)	P _{общ} (мкг/л)	PO ₄ ³⁻ (мкг/л)	Ca ²⁺ (мг/л)	Mg ²⁺ (мг/л)	Na ⁺ (мг/л)	K ⁺ (мг/л)	SO ₄ ²⁻ (мг/л)	Cl ⁻ (мг/л)	Si (мг/л)	Fe (мкг/л)	Al (мкг/л)	Cu (мкг/л)	Ni (мкг/л)	Zn (мкг/л)	Mn (мкг/л)	Sr (мкг/л)
Условно-фоновый район																			
27.07.1996	136,0	7,5	30,0	8,0	1,0	3,5	1,1	6,7	1,4	11,4	2,8	1,4	15,5	22,5	2,1	2,0	1,1	1,6	63,0
30.07.1998	104,0	32,0	17,0	1,0	0,1	3,3	0,9	5,4	1,3	9,4	2,1	1,2	19,5	19,5	2,3	1,9	2,0	0,9	39,5
20.06.2001	136,7	33,2	13,0	4,0	0,5	3,1	1,0	4,6	1,2	8,1	1,7	1,6	19,4	17,7	2,2	1,8	0,8	1,8	47,7
14.08.2003	94,0	1,0	6,0	4,0	2,0	3,5	1,1	6,3	1,3	10,7	2,2	1,1	14,0	10,7	2,6	2,2	2,2	2,1	51,0
17.08.2006	142,0	1,0	11,5	4,5	1,0	3,4	1,0	6,5	1,5	10,1	2,5	1,0	10,9	14,5	6,7	3,8	2,3	1,3	42,5
23.07.2011	142,0	6,2	6,0	3,0	2,0	3,2	1,0	6,2	1,3	9,9	2,2	1,1	17,0	17,0	3,7	1,6	0,9	2,4	53,0
Губа Белая																			
30.07.1996	433,5	291,5	92,0	54,0	15,0	4,5	1,1	16,4	2,5	23,7	5,8	0,5	27,0	82,5	3,7	7,0	0,9	18,0	82,0
23.07.1998	381,0	162,5	8,5	10,5	4,5	4,0	1,0	13,3	2,8	21,7	4,5	0,3	49,5	88,5	9,1	15,5	2,8	19,5	62,5
29.08.2001	348,0	114,0	48,5	58,0	5,4	4,2	0,5	17,5	3,1	25,5	5,4	0,7	63,4	85,0	3,6	6,1	1,5	16,8	84,0
13.08.2003	341,0	72,5	56,0	57,0	6,0	4,1	1,2	17,5	3,1	28,5	5,6	0,3	41,9	113,0	4,7	8,2	2,4	13,3	69,5
14.08.2006	351,0	102,5	58,0	53,5	20,0	4,1	1,1	15,5	3,4	22,4	4,9	0,1	49,4	53,0	5,2	6,2	2,1	15,7	50,5
27.07.2011	334,0	176,0	58,0	30,0	9,5	4,0	1,0	16,2	3,2	26,5	5,5	0,2	62,0	114,0	4,2	6,1	1,9	21,0	82,5

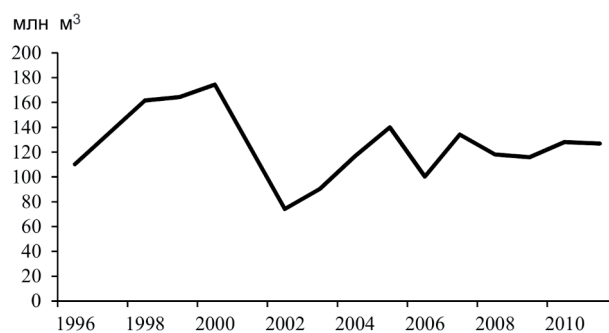


Рис. 2. Динамика объема стоков ОАО «Апатит»

В 1999–2000 гг. объем стоков составлял 164–174 млн м³, в 2002–2003 гг. он снизился приблизительно в 2 раза, затем в 2005 г. снова возрос до 140 млн м³, но не достиг уровня загрязнения конца 1990-х годов. Начиная с 2005 г. наметилась тенденция к снижению техногенной нагрузки на водоем, которая сохраняется по настоящее время (рис. 2) [Состояние..., 1999, 2000, 2002; Доклад..., 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2011, 2012].

В современный период прозрачность воды в губе Белой составляет 2,8 м, но содержание взвешенных веществ > 2,0 мг/л (при нормативе 0,25 мг/л для водоемов высшей рыбохозяйственной категории), что превышает фоновые показатели [Об утверждении..., 2010]. Концентрации N_{общ} и P_{общ} также значительно выше, чем в остальных районах озера (табл. 1). Высокая концентрация фосфора связана с поступлением коммунальных стоков из Кировска и Апатитов, а также с распространением тонкодисперсных фосфорсодержащих взвесей, присутствующих в сточных водах ОАО «Апатит». Здесь же отмечается и максимальное количество нитратов, которые составляют ≥ 50 % от общего содержания азота. Высокая концентрация N_{общ} в воде может являться следствием попадания в водоемы нитратов и нитритов, образующихся при использовании азотсодержащих взрывчатых веществ в процессе добычи апатитовой руды.

Зоопланктон условно-фонового района в настоящее время представлен 27 видами: Rotifera – 9, Cladocera – 10, Copepoda – 8 (табл. 2). За период исследований значительных изменений видового состава зоопланктона не отмечено. Доминировали *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Notholca caudata*, *Bosmina obtusirostris*.

Численность и биомасса зоопланктона непостоянны и варьировали в пределах 7,8–230,1 тыс. экз./м³ и 0,2–1,0 г/м³ соответственно (табл. 3). Высокие значения данных показателей были зарегистрированы в июле 1996 г.

Таблица 2. Таксономический состав зоопланктонного сообщества условно-фоновой района и губы Белой оз. Имандра в многолетнем ряду наблюдений

Таксоны	Губа Белая							Условно-фоновый район
	1996	1998	2001	2003	2006	2011	2012	1996, 1998, 2003, 2006, 2011
Rotifera								
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+D	+	+D	+	+	+	+D
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	+	+D	+	+	+	+	+
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	-	-	-	-	-	+	+D	-
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+	+	+	+	+	+	+	+D
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+D	+	+	+	+D	+D	+D	+D
<i>K. hiemalis</i> Carlin	+D	-	-	-	-	-	-	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	+D	+	-	+	+	+	+D
<i>Notholca caudata</i> Carlin	+D	+D	-	+	-	-	+	+D
<i>Polyarthra</i> sp.	+	+	-	+	+D	+D	+D	+D
<i>Ploesoma</i> sp.	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Rotatoria</i> sp.	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Synchaeta</i> sp.	+	+	+D	+D	+	+D	+	-
<i>Trichocerca</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichotria</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-
Число видов в группе	11	8	6	10	7	9	11	9
Cladocera								
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müll.)	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Alonopsis elongata</i> Sars	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Bosmina obtusirostris</i> Sars	+	+	+D	+	+	+	+	+D
<i>Bythotrephes cederstroemii</i> Schoedler	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Chydorus globosus</i> Baird	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Daphnia cristata</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Daphnia</i> sp.	-	-	+	+	-	-	+	-
<i>Eurycercus lamellatus</i> (Müller)	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	-	-	-	+	-	+	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (Müller)	-	-	-	-	-	-	-	+
Число видов в группе	1	1	3	4	1	3	3	10
Copepoda								
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jurine)	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisch.)	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Acanthocyclops</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Cyclops scutifer</i> Sars	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Cyclops</i> sp.	+	-	+	+	-	+	+	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	-	+	+D	+	-	-	+	+
Число видов в группе	4	6	3	2	-	2	2	8
Общее число видов	16	15	12	16	8	14	16	27

Примечание. «+» – присутствие вида, «-» – отсутствие. D – доминирующий вид в конкретный период исследования.

(см. табл. 3). Основу численности и биомассы составляли коловратки (табл. 4).

В июле 1998 г. общая численность по сравнению с 1996 г. снизилась примерно в 5 раз (см. табл. 3). На долю коловраток приходилось 45,7 %, копепод – 36,7 % общей численности, по биомассе преобладали кладоцеры (см. табл. 4).

В августе 2003 г. величины общей численности и биомассы оставались невысокими (см. табл. 3), по численности преобладали коловратки, по биомассе – копеподы (см. табл. 4).

В августе 2006 г. по сравнению с 2003 г. общая численность зоопланктона увеличилась в 6 раз, биомасса – в 2 раза (см. табл. 3). По численности также преобладали коловратки, по биомассе – копеподы (см. табл. 4).

Самая высокая для данного района численность зоопланктона отмечена в июле–августе 2011 г., в то время как биомасса достоверно не отличалась от таковой в предыдущие периоды исследований (см. табл. 3). Это было обусловлено массовым развитием мелких коловраток *Polyarthra* sp. (75,9 %) и *Keratella cochlearis* (51,0 %).

В целом за исследованный период в зоопланктоне условно-фоновом участка по численности преобладали коловратки, по биомассе – наиболее ценные в кормовом отношении ветвистоусые (*Bosmina obtusirostris*, *Daphnia cristata*, *Holopedium gibberum*) и веслоногие (*Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis*) ракообразные (см. табл. 4). Это подтверждает и показатель отношения биомассы ракообразных к биомассе коловраток ($B_{Crust}/B_{Rot} > 1$, за исключением августа 2006 г.). Кладоцеры преобладали над веслоногими по численности в июле 1996 и 1998 гг. ($N_{Clad}/N_{Cop} > 1$), в июле 2003, 2006 и 2011 гг. наблюдалась обратная картина ($N_{Clad}/N_{Cop} < 1$). В 1996 и 1998 гг. следует отметить обильное развитие чувствительных к загрязнению активных «грубых» мирных фильтраторов Calanoida (*Eudiaptomus gracilis*, *Holopedium appendiculata*), играющих значительную роль в процессе самоочищения воды (отношение биомассы хищных форм к биомассе фильтраторов $B_3/B_2 < 1$). В остальные годы исследований хищники преобладали над мирными. Индекс видового разнообразия Шеннона варьировал от 1,7 до 2,9 бит/экз. Диапазон колебаний средней индивидуальной массы зоопланктона (0,006–0,021 мг) согласуется с данными для других водоемов Кольского п-ова [Кашулин и др., 2005, 2008].

По шкале трофности вода условно-фоновой района относилась к низкому типу трофнос-

ти, трофический статус – олиготрофный (см. табл. 3).

Зоопланктон губы Белой радикально отличается от такового в условно-фоновом районе. Для него характерны резкие колебания численности и биомассы, изменение видового состава. Ретроспективный анализ данных показал, что многолетняя динамика зоопланктона до начала 1980-х гг. характеризовалась сокращением видового богатства, численности и биомассы, а к 1990 г. – увеличением. В период исследований с 1978 по 1991 год отмечалось массовое развитие коловраток (численность выше 70 %, биомасса 55 %) [Яковлев, 1998]. Вблизи дамбы отстойника АНОФ видовой состав зоопланктона был крайне обедненным, а количественные показатели низкими. К выходу в открытое озеро видовое богатство, численность и биомасса зоопланктона закономерно возрастали (в основном за счет коловраток). На специфическую структуру сообщества зоопланктона могло оказать влияние и обильное развитие в воде сапрофитных, денитрифицирующих бактерий, актиномицетов и «фосфорных» бактерий, способных разлагать некоторые нерастворимые минеральные формы $P_{общ}$. [Евдокимова, 1988; Яковлев, 1998]. Среди доминирующих таксонов отмечались *Asplanchna priodonta*, *Notholca* sp., *Acanthocyclops* sp. Фильтраторы и седиментаторы были обнаружены только в пелагиали плеса, где концентрация минеральных тонкодисперсных частиц в воде была сравнительно низкой. Здесь наряду с *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis* и *Synchaeta pectinata* в пробах присутствовал рачок *Bosmina obtusirostris* [Деньгина, 1980; Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1995].

В ходе наших исследований в составе зоопланктона губы Белой выявлено 30 видов: Rotifera – 17, Cladocera – 6, Copepoda – 7. В составе руководящего комплекса организмов в разные периоды исследований преобладали коловратки *Asplanchna priodonta*, *Brachionus calyciflorus*, *Bipalpus hudsoni*, *Keratella cochlearis*, *K. hiemalis*, *K. quadrata*, *Notholca caudata*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp. и ветвистоусый рачок-фильтратор *Bosmina obtusirostris* (см. табл. 2).

Следует отметить, что видовой состав зоопланктона в различные годы был непостоянен и число видов в отдельные сезоны колебалось от 8 до 16. Присутствовали зоопланктеры, которые не встречались в условно-фоновом районе: из коловраток – *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, *Ploesoma* sp., *Synchaeta* sp., *Trichocerca* sp., *Trichotria* sp.; из кладоцер – *Alonopsis elongata*,

Таблица 3. Количественные показатели зоопланктонного сообщества условно-фоновый района и губы Белой оз. Имандра в многолетнем ряду наблюдений

Периоды	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³	H (N), бит/экз.	Трофический статус
Условно-фоновый район				
июль 1996 г.	96,5	1,0	2,5	олиготрофный
июль 1998 г.	20,1	0,4	2,6	олиготрофный
август 2003 г.	7,8	0,2	2,9	олиготрофный
август 2006 г.	43,4	0,4	1,7	олиготрофный
июль-август 2011 г.	<u>230,1</u> 76,0–331,6	<u>0,5</u> 0,4–0,6	<u>1,7</u> 1,6–1,9	олиготрофный
Губа Белая				
июль 1996 г.	491,1	3,4	2,9	β-мезотрофный
июль 1998 г.	326,5	2,8	1,9	β-мезотрофный
август 2001 г.	14,5	0,2	1,6	олиготрофный
август 2003 г.	35,8	0,6	2,9	олиготрофный
август 2006 г.	232,9	0,3	2,2	олиготрофный
июль-август 2011 г.	<u>1064,5</u> 206,6–1927,7	<u>7,1</u> 0,2–12,7	<u>1,1</u> 0,5–1,6	α-эвтрофный
июль-август 2012 г.	<u>645,5</u> 611,2–680,0	<u>1,3</u> 1,2–1,3	<u>2,1</u> 2,1–2,4	α-мезотрофный

Таблица 4. Структурные показатели зоопланктонного сообщества в исследованных районах оз. Имандра в многолетнем ряду наблюдений

Показатель	июль 1996	июль 1998	август 2001	август 2003	август 2006	июль-август 2011	июль-август 2012
Условно-фоновый район							
$N_{Rot} : N_{Clad} : N_{Cop}$, %	87:8:5	46:37:17	–	63:11:26	86:1:14	93:2:5	–
$B_{Rot} : B_{Clad} : B_{Cop}$, %	50:32:18	16:56:28	–	24:14:62	26:1:74	32:11:57	–
B_{Crust} / B_{Rot}	1,0	5,3	–	3,2	0,01	2,4	–
N_{Clad} / N_{Cop}	1,7	2,1	–	0,4	0,04	0,2	–
B_3 / B_2	0,6	0,5	–	1,9	3,9	2,3	–
Индекс Шеннона, бит/экз.	2,7	2,8	–	2,9	1,7	1,7	–
$w = B/N$, мг	0,006	0,02	–	0,02	0,01	0,01	–
Губа Белая							
$N_{Rot} : N_{Clad} : N_{Cop}$, %	97:1:3	98:1:1	37:37:36	77:9:14	97:2:1	96:3:1	97:2:1
$B_{Rot} : B_{Clad} : B_{Cop}$, %	92:1:7	96:1:3	8:53:39	15:59:26	54:45:1	58:29:13	49:37:14
B_{Crust} / B_{Rot}	0,1	0,04	11,8	6,5	0,9	0,9	1
N_{Clad} / N_{Cop}	0,1	1,0	1,4	0,6	–	8,8	6,1
B_3 / B_2	0,9	0,9	0,6	2,8	0,2	2,1	0,4
Индекс Шеннона, бит/экз.	2,9	1,9	1,6	2,9	2,3	1,3	2,1
$w = B/N$, мг	0,007	0,008	0,014	0,01	0,001	0,006	0,001

Примечание. N_{Rot} , N_{Clad} , N_{Cop} – численность коловраток, кладоцер и копепод; B_{Rot} , B_{Clad} , B_{Cop} , B_{Crust} – биомасса коловраток, кладоцер, копепод, ракообразных; B_3 – биомасса хищного зоопланктона, B_2 – «мирного»; «–» – отсутствие данных.

Chydorus globosus, *Daphnia* sp.; из копепод – *Acanthocyclops vernalis*.

В июле 1996 и 1998 гг. в губе Белой были зарегистрированы высокие значения общей численности зоопланктона (см. табл. 3), число видов – 16 и 15 соответственно (см. табл. 2). Основу численности составляли коловратки за счет *Asplanchna priodonta* (80–90 % от общей численности). Величины общей биомассы также были высокими (см. табл. 3), преобладали коловратки.

Подобная структура зоопланктона характерна и для других северных озер, загрязняемых стоками горнорудных производств. Так, В. И. Кухарев с соавт. [1998] также отмечает доминирование коловраток и практически полное исчезновение рачков группы *Calanoida* в водах наиболее экологически нарушенного водоема – хвостохранилища Костомукшского ГОК.

По шкале трофности вода губы Белой летом 1996 и 1998 гг. относилась

к среднему типу трофности, трофический статус – β -мезотрофный (см. табл. 3).

В конце августа 2001 г. в планктоне губы Белой было выявлено 12 видов беспозвоночных, из них Rotifera – 6, Cladocera – 3, Copepoda – 3 (см. табл. 2). Значения общей численности, биомассы и индекса видового разнообразия Шеннона были самыми низкими в многолетнем ряду наблюдений (см. табл. 3). В планктоне не были обнаружены ранее обычные для озера ценные в кормовом отношении ветвистоусые (*Daphnia longispina*, *D. galeata*, *D. longiremis*, *Leptodora kindtii*) и веслоногие (*Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*) ракообразные. Доминирующий комплекс составляли *Synchaeta* sp., *Bipalpus hudsoni*, *Bosmina obtusirostris*, *Mesocyclops leuckarti*.

В середине августа 2003 г. зарегистрировано 16 таксонов видового ранга: Rotifera – 10, Cladocera – 4, Copepoda – 2 (см. табл. 2). Показатели общей численности и биомассы зоопланктона превышали таковые за 2001 г. (соответственно в 2,5 и 3 раза), но по-прежнему оставались низкими по сравнению с другими периодами исследований, чего нельзя сказать об индексе видового разнообразия Шеннона (см. табл. 3). Доминировали коловратки *Bosmina hudsoni* и *Kellicottia longispina*. Следует отметить, что в планктоне были обнаружены ранее обычные для озера и ценные в кормовом отношении ветвистоусые ракообразные *Holopedium gibberium* и *Daphnia* sp.

В августе 2006 г. общая численность зоопланктона снова возросла до 232,9 тыс. экз./м³, в то время как величина общей биомассы оставалась довольно низкой (0,3 г/м³) (см. табл. 3), что было обусловлено преобладанием коловраток, имеющих мелкие размеры – *Keratella cochlearis* и *Polyarthra* sp. Из ветвистоусых ракообразных была отмечена только *Bosmina obtusirostris*, представители веслоногих в пробах отсутствовали. Общее число видов в сообществе было минимальным – 8 (см. табл. 2).

По шкале трофности вода акватории губы Белой в 2001, 2003 и 2006 гг. принадлежала к низкому классу трофности, трофический статус – олиготрофный (см. табл. 3).

Аномально высокие показатели численности и биомассы зоопланктона зарегистрированы в июле 2011 г., что по-прежнему было связано с массовым развитием коловраток (*Keratella cochlearis*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp.) и присутствием в пробах ветвистоусых ракообразных родов *Bosmina*, *Chydorus*, хищной

Leptodora kindtii, обладающей крупными размерами, а также веслоногих хищных Cyclopoida родов *Acanthocyclops* и *Cyclops* (см. табл. 2). При этом индекс видового разнообразия Шеннона был самым низким по сравнению с предыдущими годами (см. табл. 3). Высокие количественные показатели зоопланктона, по-видимому, связаны с процессом эвтрофирования, вызванным высоким содержанием в воде основных биогенных элементов $N_{\text{общ}}$ (334,0 мкг/л) и $P_{\text{общ}}$ (30,0 мкг/л), поступающих с хозяйственно-бытовыми стоками и отходами апатит-нефелиновой индустрии (см. табл. 1). Биогены снижают токсичность тяжелых и других металлов и частично оказывают стимулирующее влияние на развитие зоопланктона [Дубровина и др., 1991]. М. Т. Сярки [Биоресурсы..., 2008] также отмечает максимальные биомассы зоопланктона для антропогенно-эвтрофированной системы в вершинной части Кондопожской губы Онежского озера (до 6 г/м²), где с увеличением трофности повышалась доля кладоцер и коловраток.

К августу количественные показатели зоопланктона снизились до величин, близких к отмеченным в предыдущие периоды исследований (см. табл. 3), общее число видов – 14 (табл. 2). Вода принадлежала к высокому классу трофности, трофический статус – α -эвтрофный (см. табл. 3).

Летом 2012 г. в губе Белой было отмечено 16 видов зоопланктеров: Rotifera – 11, Cladocera – 3, Copepoda – 2 (см. табл. 2). Величины общей численности и биомассы были соответственно в 1,6 и 5,5 раза ниже, чем в 2011 г., но превышали таковые за многолетний период (см. табл. 3). Индекс видового разнообразия Шеннона 2,1 бит/экз. Доминировали коловратки *Brachionus calyciflorus*, *Keratella cochlearis* и *Polyarthra* sp. Трофический статус акватории характеризовался как α -мезотрофный.

В целом за период наших исследований отмечено преобладание типичных индикаторов загрязнения – коловраток (*Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp.). Это подтверждает и показатель отношения биомассы ракообразных к биомассе коловраток ($B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}} \leq 1$ за исключением августа 2001 и 2003 гг.). В разные годы наблюдались вспышки численности и других видов коловраток, например, *Bipalpus hudsoni* (2001 г.), *Brachionus calyciflorus* (2012 г.), *Notholca caudata* (1996–1998 гг.). «Мирная» коловратка *Keratella hiemalis* доминировала в 1996 г., но в дальнейший период в пробах не встречалась. Из кладоцер наибольшего развития достигала *Bosmina obtusirostris*, из весло-

ногих – *Cyclops* sp. Показатель $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}} > 1$ за исключением 1996 и 2003 гг. Следует отметить, что чувствительные к загрязнению активные «грубые» фильтраторы Calanoida, изымающие из толщи воды крупные частицы взвешенных органических веществ, в пробах отсутствовали или были отмечены единично, что свидетельствует о снижении биофильтрационной активности зоопланктона в данном районе озера. «Мирные» формы зоопланктона преобладали над хищными ($B_3/B_2 < 1$, исключение – 2003 и 2011 гг.). Индекс видового разнообразия Шеннона варьировал от 1,3 до 2,9 бит/экз. Величина средней индивидуальной массы зоопланктона (0,001–0,018 мг) отражает преобладание форм, имеющих мелкие размеры, – коловраток.

Обильное развитие коловраток можно объяснить их повышенной устойчивостью к токсикантам, благодаря смешанному характеру питания, слабым выеданием хищниками, а также меньшей по сравнению с ракообразными чувствительностью к условиям высоких концентраций неорганической взвеси в воде [Телеш, 1996; Gliwicz, 1969; Malley et al., 1982; Brezonik et al., 1984].

К многочисленным факторам среды, воздействующим на гидробионтов, относится и повышение мутности водных масс в результате влияния естественных и антропогенных факторов. По данным Л. М. Суцzeni [1975] и Б. Л. Гутельмахера [1986], избыток взвеси оказывает механическое воздействие на низших ракообразных. Минеральные частицы забивают фильтрационный аппарат многих фильтраторов (клагоцеры и каланоиды), препятствуя тем самым их питанию и способствуя погружению организмов ко дну и их отмиранию [Ривьер, 1990]. Опыты, проведенные на популяции *Daphnia magna* Straus, показали, что после пребывания рачков в воде с высоким содержанием минеральных частиц грунта отмечается снижение устойчивости дафний к воздействию токсических веществ за счет изменения состояния адаптационных возможностей организма [Горбунова, 1991]. Отрицательное влияние механических примесей на гидробионтов выражается в основном в гибели взрослых особей и молоди, а также в нарушении процессов размножения и развития, в резорбции и выбрасывании яиц и мертвых зародышей, образовании эфиппиев. Коагуляционные частицы засоряют фильтрационные аппараты рачков, лишая их возможности нормально плавать и питаться [Куликова, 1976].

Отсутствие в пробах наиболее чувствительных к загрязнению типичных обитателей север-

ных водоемов из зон тундры и тайги каланоид (*Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*) указывает на неблагоприятную экологическую ситуацию в зоне влияния сточных вод апатит-нефелинового производства.

Полученные данные согласуются с результатами других исследователей. В частности, Н. М. Калинкина и Т. П. Куликова [2005, 2009] в своих работах отмечают меньшую устойчивость данных рачков к действию минеральных загрязняющих веществ. Эврибионтные виды клadoцер и коловраток (родов *Bosmina*, *Asplanchna*, *Keratella*) более толерантны к минеральному загрязнению, что обусловило их выживание в водах с повышенными концентрациями неорганических веществ. Основным фактором, с которым связаны перестройки в сообществе, по мнению данных авторов, является не ухудшение трофических условий, а различная толерантность планктонных беспозвоночных к отходам горнорудного производства. По степени толерантности к нарушению ионного состава воды среди массовых видов были выделены три группы организмов: с весьма низкой толерантностью – *Holopedium gibberum*, *Leptodora kindtii*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longimanus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*; со средней – *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cristata*, *Bosmina obtusirostris*, *Kellicottia longispina* и с высокой – *Daphnia longispina*, *Bipalpus hudsoni* и др. [Калинкина, Куликова, 2005, 2009].

Анализ количественных показателей зоопланктона исследуемых районов оз. Имандра за многолетний период наблюдений выявил, что значения общей численности и биомассы в губе Белой значительно превышали таковые условно-фоновому району (табл. 5). При этом для них характерны резкие колебания (рис. 3) при непостоянстве видового состава (см. табл. 2). Совершенно очевидно, что система находится в нестабильном состоянии и подвержена значительным флуктуациям. Выделить ключевые факторы, контролирующие численность зоопланктона губы Белой в условиях многофакторного разноуровневого загрязнения, достаточно сложно.

Несмотря на снижение в последнее десятилетие уровня антропогенной нагрузки, качество воды оз. Имандра по-прежнему остается неблагоприятным.

Раскрытие закономерностей и понимание механизмов формирования структуры зоопланктона в губе Белой оз. Имандра требует продолжения систематических гидробиологических и гидрохимических исследований.

Таблица 5. Количественные показатели численности (N), биомассы (B) зоопланктона и индекса видового разнообразия Шеннона по численности H (N) изученных участков оз. Имандра в период исследований

Показатель	$M \pm m$ min-max	Std. Dev.
Условно-фоновый район		
N общая (тыс. экз./м ³)	$68,7 \pm 44,1$ 7,8–230,1	49,1
B общая (г/м ³)	$0,4 \pm 0,2$ 0,1–0,7	0,2
H (N) (бит/экз.)	$2,0 \pm 0,5$ 1,7–2,9	0,5
Губа Белая		
N общая (тыс. экз./м ³)	$401,5 \pm 140,1$ 14,5–1064,5	190,1
B общая (г/м ³)	$2,2 \pm 0,9$ 0,2–7,1	1,6
H (N) (бит/экз.)	$2,1 \pm 0,2$ 1,1–2,9	0,6

Примечание. В числителе – среднее значение и стандартная ошибка ($M \pm m$, $p = 0,05$), в знаменателе – предельные значения (min-max).

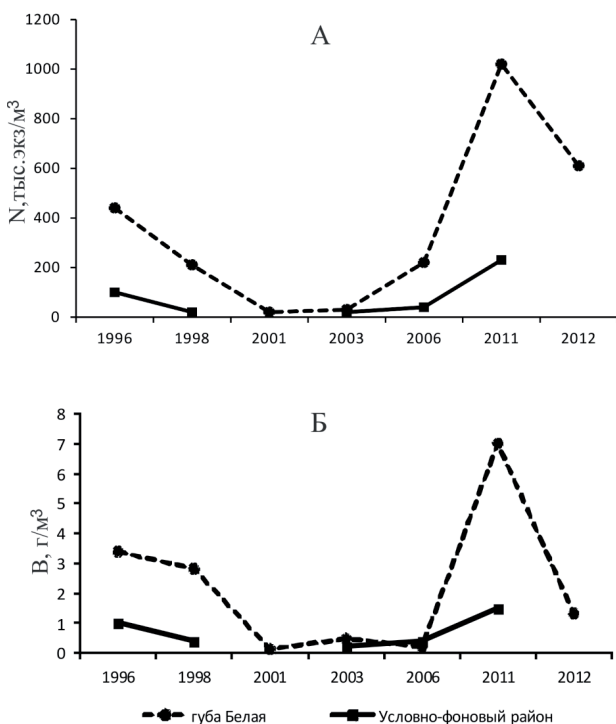


Рис. 3. Количественные показатели зоопланктона исследованных участков оз. Имандра в многолетнем ряду наблюдений: А – численность, Б – биомасса

Выводы

1. Таксономическая структура зоопланктонного сообщества является хорошим индикатором степени загрязнения водоема в целом или его отдельных участков. Зоопланктон удаленного от источников загрязнения условно-фоновый район оз. Имандра характеризуется высокой долей фильтраторов за счет наиболее ценных в кормовом отношении крупных ветвистоусых (*Bosmina obtusirostris*, *Daphnia cristata*, *Holopedium gibberum*) и веслоногих (*Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis*) ракообразных, а также обильным развитием чувствительных к загрязнению активных «грубых» фильтраторов среди Calanoida (*Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*), играющих значительную роль в процессе самоочищения воды.

2. В зоне влияния сточных вод апатит-нефелинового производства снижается обилие типичных представителей фауны олиготрофных озер (*Leptodora kindtii*, *Holopedium gibberum*) или полностью исчезают наиболее чувствительные к загрязнению обитатели северных водоемов – каланоиды *Eudiaptomus graciloides* и *Heterocope appendiculata*. Их замещают и постепенно формируют состав руководящего комплекса эврибионтные виды с широкой экологической валентностью, простыми жизненными циклами и высокой скоростью размножения – коловратки (*Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta* sp.), значительная доля которых относится к космополитам. Это свидетельствует о снижении биофильтрационной активности зоопланктона в данном районе озера.

3. Количественные показатели зоопланктона также проявляют определенную специфику в зависимости от степени техногенного загрязнения водоема. Общая численность и биомасса зоопланктона в условно-фоновом районе составляли соответственно $68,7 \pm 44,1$ тыс. экз./м³ и $0,4 \pm 0,2$ г/м³ против $401,5 \pm 140,1$ тыс. экз./м³ и $2,2 \pm 0,9$ г/м³ в губе Белой. Обильное развитие зоопланктона в губе Белой связано с процессом эвтрофирования, которое выступает здесь «ведущим» фактором и обусловлено достаточно высокими концентрациями в воде биогенных (N и P) и органических веществ при сопутствующем техногенном загрязнении неорганической взвесью.

4. Установлено, что к наиболее информативным показателям структурной организации зоопланктона в условиях влияния сточных вод апатит-нефелинового производства относятся: соотношение основных таксономических

групп планктонных беспозвоночных в общей численности и биомассе; информационный индекс видового (таксономического) разнообразия Шеннона ($H_{\text{бит}}$) по численности; общая численность и биомасса зоопланктона; отношение биомассы Cladocera к биомассе Rotifera ($B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}}$), численности Cladocera к численности Copepoda ($N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cop}}$), биомассы хищных форм зоопланктона к биомассе фильтраторов (B_3/B_2); средняя индивидуальная масса зоопланктона (w).

5. Согласно шкале трофности С. П. Китаева [1984] в современный период исследований трофический статус губы Белой оз. Имандра характеризуется как переходный от повышенного α -эвтрофного к умеренному α -мезотрофному типу, трофический статус условно-фоновый района – олиготрофный.

Авторы выражают благодарность за практическую помощь при подготовке работы к. г. н. Л. П. Кудрявцевой, инженеру С. Н. Макогонюку, инженеру С. В. Постновой, студентке Кольского филиала Петрозаводского государственного университета И. В. Радущинской.

Литература

- Андрионикова И. Н. Классификация озер по уровню биологической продуктивности // Теоретические вопросы классификации озер. СПб., 1993. С. 51–72.
- Андрионикова И. Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологическое исследование морских и пресных вод. Л., 1988. С. 47–53.
- Андрионикова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб., 1996. 189 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979. С. 58–72.
- Баранов И. В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1961. 276 с.
- Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 2008. С. 54–67.
- Большие озера Кольского п-ова. Л.: Наука, 1976. С. 349.
- Горбунова А. В. Влияние повышенной мутности воды на токсикорезистентность дафний // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии. СПб., 1991. Т. 1. С. 121–122.
- Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л., 1986. 155 с.
- Деньгина Р. С. Экосистема озера Имандра под влиянием техногенного загрязнения. Апатиты. Кольск. фил. АН СССР. 1980. 78 с.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Мурманской области в 2003 году. Мурманск, 2004. 138 с.
- Доклад о состоянии и охране окружающей природной среды Мурманской области в 2004 году. Мурманск, 2005. 128 с.
- Доклад по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов Мурманской области в 2005 году. Мурманск, 2006. 120 с.
- Доклад по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов Мурманской области в 2006 году. Мурманск, 2007. 160 с.
- Доклад по охране окружающей среды и рациональному использованию природных ресурсов Мурманской области в 2007 году. Мурманск, 2008. 147 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2008 году. Мурманск: Мурм. кн. изд-во, 2009. 152 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2010 году. Мурманск: Рекламное агентство XXI век, 2011. 152 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2011 году. Мурманск: Ростсервис, 2012. 152 с.
- Дубровина Л. В., Помазовская И. В., Федорова Н. Ф., Флинк Е. В. К вопросу о влиянии биотических и абиотических факторов среды на токсичность тяжелых металлов // Тез. докл. II Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии. СПб., 1991. Т. 1. С. 168–170.
- Евдокимова Г. А. Изменение интенсивности микробиологических процессов в озере Имандра в связи с его загрязнением // Природа и хозяйство Севера. 1988. Вып. 16. 59 с.
- Калинкина Н. М., Куликова Т. П. Экологические особенности различных видов пресноводного зоопланктона и их толерантность к антропогенному воздействию // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): матер. конф. (Петрозаводск, 26–30 сент. 2005 г.). Ч. 1. Петрозаводск. 2005. С. 159–162.
- Калинкина Н. М., Куликова Т. П. Эволюционная обусловленность реакции гидробионтов на изменение ионного состава воды (на примере пресноводного зоопланктона) // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 2. С. 243–248.
- Кашулин Н. А., Даувальтер В. А., Кашулина Т. Г. и др. Антропогенные изменения лотических экосистем Мурманской области. Ч. 1: Ковдорский район. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. 234 с.
- Кашулин Н. А., Денисов Д. Б., Сандимиров С. С. и др. Антропогенные изменения водных систем Хибинского горного массива (Мурманская область). Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2008. Т. 2. 282 с.
- Кашулин Н. А., Даувальтер В. А., Денисов Д. Б., Валькова С. А., Вандыш О. И., Терентьев П. М., Кашулина А. Н. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестник МГТУ. 2013. Т. 16, № 1. С. 98–107.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

Куликова Т. П. Сезонные изменения влияния сточных вод целлюлозно-бумажного комбината на зоопланктон Северного Выгозера (водохранилища) // Влияние отдельных компонентов сточных вод анилинокрасочной промышленности на гидробионтов. Л., 1976. С. 118–126.

Кухарев В. И., Калинин Н. М., Дубровина Л. В., Рябинкин А. В., Власова Л. И., Морозов А. К., Лозовик П. А. Комплексная оценка эколого-техногенной нагрузки (Костомукшский ГОК) на водные системы (р. Кенти) // Инженерная экология. М.: Инженерная экология, 1998. № 6. С. 33–41.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 60 с.

Моисеенко Т. И., Яковлев В. А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л., 1990. 221 с.

Моисеенко Т. И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты, 1997. 261 с.

Моисеенко Т. И., Даувальтер В. А., Кудрявцева Л. П., Ильяшук Б. П., Ильяшук Е. А., Лукин А. А., Сандимиров С. С., Каган Л. Я., Вандыш О. И., Шаров А. Н., Шарова Ю. Н., Королева И. М. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра / Ред. Т. И. Моисеенко. М.: Наука, 2002. 487 с.

Моисеенко Т. И., Гашкина Н. А., Шаров А. Н., Вандыш О. И., Кудрявцева Л. П. Антропогенная трансформация Арктической экосистемы озера Имандра: тенденции к восстановлению после длительного периода загрязнения // Водные ресурсы. 2009. Т. 36, № 3. С. 312–325.

Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Приказ Росрыболовства от 18.01.2010 № 20.

Правила контроля качества воды водоемов и водотоков (Межгосударственный стандарт ГОСТ 17.1.3.07–82).

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Наука, 1992. С. 318.

Ривьер И. К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 42–58.

Смельская М. В. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния озера Галичского. СПб., 1994. С. 1–2.

Состояние природной среды и проблемы экологии на Кольском полуострове: Докл. Гос. ком. по охране окружающей среды Мурман. области. Мурманск, 1999. 217 с.

Состояние природной среды и проблемы экологии на Кольском полуострове: Докл. Гос. ком. по охране окружающей среды Мурман. области. Мурманск, 2000. 203 с.

Состояние природной среды и проблемы экологии на Кольском полуострове: Докл. Гос. ком. по охране окружающей среды Мурман. области. Мурманск, 2002. 128 с.

Суценья Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 208 с.

Сярки М. Т. Зоопланктон Кондопожской губы Онежского озера в условиях антропогенного воздействия // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 113–114.

Телеш И. В. Роль планктонных ракообразных в водных экосистемах разного типа (на примере Ладожского озера, р. Невы и Невской губы) // Материалы VII съезда гидробиол. общ. РАН. Казань. 1996. Т. 2. С. 90–92.

Яковлев В. А. Оценка многолетних изменений в развитии и структуре зоопланктона и зообентоса крупного субарктического водоема (на примере оз. Имандра). Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 1995. 89 с.

Яковлев В. А. Реакция зоопланктона и зообентоса на изменение качества воды субарктического водоема (на примере озера Имандра) // Вод. рес. 1998. Т. 25, № 6. 715 с.

Brezonik P. L., Crisman T. L., Schultz R. L. Planktonic communities in Florida softwater lakes of varying pH // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1984. Vol. 41. P. 46–56.

Gliwicz Z. M. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy // Ekol. pol., 1969. Vol. 17, No 36. P. 663–708.

Malley D. F., Findlay D. L., Chang P. S. Ecological effects of acid precipitation on zooplankton // Acid precipitation: effects on ecological systems. Ann Arbor Publishers, Ann Arbor., 1982. P. 297–327.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. P. 71–78.

Поступила в редакцию 05.07.2013

References

Andronikova I. N. Klassifikacija ozer po urovnju biologicheskoj produktivnosti [Lake classification based on the level of biological productivity]. *Teoreticheskie voprosy klassifikacii ozer [Theoretical issues of lake classification]*. St. Petersburg, 1993. S. 51–72.

Andronikova I. N. Ispol'zovanie strukturno-funkcional'nyh pokazatelej zooplanktona v sisteme monitoring

[The use of structural and functional parameters of zooplankton in the monitoring system]. *Gidrobiologicheskoe issledovanie morskikh i presnykh vod. [Hydrobiological study of sea and fresh waters]*. Leningrad, 1988. S. 47–53.

Andronikova I. N. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh

troficheskikh tipov [Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of various trophic types]. St. Petersburg, 1996. 189 s.

Balushkina E. V., Vinberg G. G. Zavisimost' mezhdudlinoi i massoi tela planktonnykh rakoobraznykh [Length – body mass relation in plankton crustaceans]. *Ekspierimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field studies on biological bases of lake productivity]. Leningrad, 1979. S. 58–72.

Baranov I. V. Limnologicheskie tipy ozer SSSR [Limnological types of the USSR lakes]. Leningrad, 1961. 276 s.

Bioresursy onezhskogo ozera [Lake Onega biore-sources]. Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2008. S. 54–67.

Bol'shie ozera Kol'skogo p-ova [Large lakes of the Kola peninsular]. Leningrad: Nauka, 1976. S. 349

Den'gina R. S. Ekosistema ozera Imandra pod vliyaniem tekhnogennogo zagryazneniya [The ecosystem of Lake Imandra under industrial pollution]. Apatity: Kol'sk. fil. AN SSSR. 1980. 78 s.

Doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchei sredy Murmanskoi oblasti v 2003 godu [Report on environmental conditions and conservation in the Murmansk region in 2003]. Murmansk, 2004. 138 s.

Doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchei prirodnoi sredy Murmanskoi oblasti v 2004 godu [Report on environmental conditions and conservation in the Murmansk region in 2004]. Murmansk, 2005. 128 s.

Doklad po okhrane okruzhayushchei sredy i ratsional'nomu ispol'zovaniyu prirodnykh resursov Murmanskoi oblasti v 2005 godu [Report on environmental conservation and sustainable use of natural resources in the Murmansk region in 2005]. Murmansk, 2006. 120 s.

Doklad po okhrane okruzhayushchei sredy i ratsional'nomu ispol'zovaniyu prirodnykh resursov Murmanskoi oblasti v 2006 godu [Report on environmental conservation and sustainable use of natural resources in the Murmansk region in 2006]. Murmansk, 2007. 160 s.

Doklad po okhrane okruzhayushchei sredy i ratsional'nomu ispol'zovaniyu prirodnykh resursov Murmanskoi oblasti v 2007 godu [Report on environmental conservation and sustainable use of natural resources in the Murmansk region in 2007]. Murmansk, 2008. 147 s.

Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchei sredy Murmanskoi oblasti v 2008 godu [Report on environmental conditions and conservation in the Murmansk region in 2008]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 2009. 152 s.

Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchei sredy Murmanskoi oblasti v 2010 godu [Report on environmental conditions and conservation in the Murmansk region in 2010]. Murmansk: Reklamnoe agentstvo XXI vek, 2011. 152 s.

Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchei sredy Murmanskoi oblasti v 2011 godu [Report on environmental conditions and conservation in the Murmansk region in 2011]. Murmansk: Rostservis, 2012. 152 s.

Dubrovina L. V., Pomazovskaya I. V., Fedorova N. F., Flink E. V. K voprosu o vliyanii bioticheskikh i abioticheskikh faktorov sredy na toksichnost' tyazhelykh metallov [On the issue of biotic and abiotic environmen-

tal factors impact on toxicity of heavy metals]. *Tez. dokl. II Vsesoyuzn. konf. po rybokhoz. toksikologii* [Abstracts of the 2nd All-union conference on fishery toxicology]. St. Petersburg, 1991. T. 1. S. 168–170.

Evdokimova G. A. Izmenenie intensivnosti mikrobiologicheskikh protsessov v ozere Imandra v svyazi s ego zagryazneniem [Changes in the intensity of microbiological processes in Lake Imandra as a result of its pollution]. *Priroda i khozyaistvo Severa* [Nature and economy of the North]. 1988. Vyp. 16. 59 s.

Gorbunova A. V. Vliyanie povyshennoi mutnosti vody na toksikorezistentnost' dafnii [The effect of increased water turbidity on toxicity resistance in Daphnia]. *Tez. dokl. II Vsesoyuzn. konf. po rybokhoz. toksikologii* [Abstracts of the 2nd All-union conference on fishery toxicology]. St. Petersburg, 1991. T. 1. S. 121–122.

Gutel'makher B. L. Metabolizm planktona kak edinogo tselogo. Trofometabolicheskie vzaimodeistviya zoo- i fitoplanktona [Metabolism in plankton as an organic whole. Trophometabolic interactions of zoo- and phytoplankton]. Leningrad, 1986. 155 s.

Kalinkina N. M., Kulikova T. XP. Ekologicheskie osobennosti razlichnykh vidov presnovodnogo zooplanktona i ikh tolerantnost' k antropogennomu vozdeistviyu [Ecological features of various types of freshwater zooplankton and their tolerance to human impact]. *Strukturno-funktsional'nye osobennosti biosistem Severa (osobi, populyatsii, soobshchestva): mater. konf. (Petrozavodsk, 26–30 sent. 2005 g.). Ch. 1.* [Structural and functional features of biosystems in the North (species, populations, communities): conference proceedings (Petrozavodsk, 26–30 Sept. 2005). Part 1]. Petrozavodsk. 2005. S. 159–162.

Kalinkina N. M., Kulikova T. P. Evolyutsionnaya obuslovlennost' reaktsii gidrobiontov na izmenenie ionnogo sostava vody (na primere presnovodnogo zooplanktona) [Evolutionary conditionality of hydrobionts response to the changes in ionic composition of water]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the RAS. Biological series]. 2009. № 2. S. 243–248.

Kashulin N. A., Dauval'ter V. A., Kashulina T. G. i dr. Antropogennye izmeneniya loticheskikh ekosistem Murmanskoi oblasti. Ch. 1 [Human-made changes in lotic ecosystems of the Murmansk region. Part 1]. Kovdorskii raion. Apatity: Izd-vo Kol'skogo NTs RAN, 2005. 234 s.

Kashulin N. A., Denisov D. B., Sandimirov S. S. i dr. Antropogennye izmeneniya vodnykh sistem Khibinskogo gornogo massiva (Murmanskaya oblast') [Human-made changes in aquatic systems of the Khibiny Mountains (the Murmansk region)]. Apatity: Izd-vo Kol'skogo NTs RAN, 2008. T. 2. 282 s.

Kashulin N. A., Dauval'ter V. A., Denisov D. B., Val'kova S. A., Vandysh O. I., Terent'ev P. M., Kashulin A. N. Nekotorye aspekty sovremennogo sostoyaniya presnovodnykh resursov Murmanskoi oblasti [Some aspects of the current state of freshwater resources of the Murmansk region]. *Vestnik MGTU* [Herald of the MSTU]. 2013. T. 16, № 1. S. 98–107.

Kitaev S. P. Ekologicheskie osnovy bioproduktivnosti ozer raznykh prirodnykh zon [Ecological bases of lakes bioproductivity in different natural zones]. Moscow, 1984. 207 s.

Kulikova T. P. Sezonnnye izmeneniya vliyaniya stochnykh vod tsellyulozno-bumazhnogo kombinata na zooplankton Severnogo Vygozera (vodokhranilishcha) [Seasonal changes in the influence of pulp and paper mill wastewaters on zooplankton in the Northern Vygozero (reservoir)]. *Vliyanie otdel'nykh komponentov stochnykh vod anilinokrasochnoi promyshlennosti na gidrobiontov* [The effect of separate components of wastewaters from aniline-dye industry on hydrobionts]. Leningrad, 1976. S. 118–126.

Kukharev V. I., Kalinkina N. M., Dubrovnia L. V., Ryabinkin A. V., Vlasova L. I., Morozov A. K., Lozovik P. A. Kompleksnaya otsenka ekologo-tekhnogennoi nagruzki (Kostomukshskii GOK) na vodnye sistemy (r. Kenti) [Integrated assessment of ecological and development pressure (the Kostomuksha iron-ore mining and concentration mill) on the aquatic systems (the Kenti River)]. *Inzhenernaya ekologiya*. M.: Inzhenernaya ekologiya. 1998. № 6. S. 33–41.

Makrushin A. V. Biologicheskii analiz kachestva vod [Biological analysis of water quality]. Leningrad, 1974. 60 s.

Moiseenko T. I., Yakovlev V. A. Antropogennyye preobrazovaniya vodnykh ekosistem Kol'skogo Severa [Human-induced transformations in the aquatic ecosystems of the Kola North]. Leningrad, 1990. 221 s.

Moiseenko T. I. Teoreticheskie osnovy normirovaniya antropogennykh nagruzok na vodoemy Subarktiki [Theoretical fundamentals of regulating human-induced load on the Subarctic water bodies]. Apatity, 1997. 261 s.

Moiseenko T. I., Dauval'ter V. A., Kudryavtseva L. P., Il'yashuk B. P., Il'yashuk E. A., Lukin A. A., Sandimirov S. S., Kagan L. Ya., Vandyshe O. I., Sharov A. N., Sharova Yu. N., Koroleva I. M. Antropogennyye modifikatsii ekosistemy ozera Imandra [Human-induced modifications in the ecosystem of Lake Imandra]. Red. T. I. Moiseenko. Moscow: Nauka, 2002. 487 s.

Moiseenko T. I., Gashkina N. A., Sharov A. N., Vandyshe O. I., Kudryavtseva L. P. Antropogennaya transformatsiya Arkticheskoi ekosistemy ozera Imandra: tendentsii k vosstanovleniyu posle dlitel'nogo perioda zagryazneniya [Human-induced transformation of the Arctic ecosystem of Lake Imandra: the tendencies towards regeneration after a long-term period of pollution]. *Vodnye resursy*. 2009. T. 36, № 3. S. 312–325.

Ob utverzhenii normativov kachestva vody vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsii vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya. Prikaz Rosrybolovstva ot 18.01.2010 [Ratification of the water quality standards in the water bodies of fishery significance including the standards of maximum admissible concentration of hazardous substances in the waters of water bodies of fishery significance. Order of the Russian Federal Agency for Fishery № 20, from January 18, 2010].

Pravila kontrolya kachestva vody vodoemov i vodotokov (Mezhgosudarstvennyi standart GOST 17.1.3.07–82) [Guidelines for water quality control in water bodies and channels (Interstate standard GOST 17.1.3.07–82)].

Riv'er I. K. Vliyanie stokov g. Cherepovca na zooplankton Sheksninskogo [The effect of wastewaters from Cherepovets on zooplankton in the Sheksna stretch]. *Vli-*

yanie stokov Cherepoveckogo promyshlennogo uzla na ekologicheskoe sostoyanie Rybinskogo vodokhranilishha. plesa [The impact of Cherepovets industrial cluster on the ecological state of the Rybinsk Reservoir]. Rybinsk, 1990. S. 42–58.

Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. St. Petersburg: Nauka, 1992. S. 318.

Smel'skaya M. V. Indikatornaya rol' zooplanktona v otsenke ekologicheskogo sostoyaniya ozera Galichskogo [The role of zooplankton as an indicator of ecological state of Lake Galichskoe]. St. Petersburg, 1994. S. 1–2.

Sostoyanie prirodnoi sredy i problemy ekologii na Kol'skom poluostrove: Dokl. Gos. kom. po okhrane okruzhayushchei sredy Murm. oblasti [Environmental state and ecological problems on the Kola Peninsula: the report of the Federal Committee on Environmental Protection of the Murmansk region]. Murmansk, 1999. 217 s.

Sostoyanie prirodnoi sredy i problemy ekologii na Kol'skom poluostrove: Dokl. Gos. kom. po okhrane okruzhayushchei sredy Murm. oblasti [Environmental state and ecological problems on the Kola Peninsula: the report of the Federal Committee on Environmental Protection of the Murmansk region]. Murmansk, 2000. 203 s.

Sostoyanie prirodnoi sredy i problemy ekologii na Kol'skom poluostrove: Dokl. Gos. kom. po okhrane okruzhayushchei sredy Murm. oblasti [Environmental state and ecological problems on the Kola Peninsula: the report of the Federal Committee on Environmental Protection of the Murmansk region]. Murmansk, 2002. 128 s.

Sushchenja L. M. Kolichestvennyye zakonomernosti pitaniya rakoobraznykh [Quantitative patterns in the diet of crustaceans]. Minsk, 1975. 208 s.

Syarki M. T. Zooplankton Kondopozhskoi guby Onezhskogo ozera v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya [Zooplankton from Kondopoga Bay of Lake Onega under human impact]. *Biologicheskije resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa. Tez. dokl. mezhd. konf.* [Biological resources of the White Sea and inland water reservoirs of the European North. Abstracts of the international conference]. Petrozavodsk, 1995. S. 113–114.

Telesh I. V. Rol' planktonnykh rakoobraznykh v vodnykh ekosistemakh raznogo tipa (na primere Ladozhskogo ozera, r. Nevy i Nevskoi guby) [The role of plankton crustaceans in different types of aquatic systems (on the example of Lake Ladoga, the Neva river and Neva Bay)]. *Materialy VII s'ezda gidrobiol. obshch. RAN* [Proceedings of the 7th Congress of Hydrobiological Society of RAN]. Kazan'. 1996. T. 2. S. 90–92.

Yakovlev V. A. Otsenka mnogoletnikh izmenenii v razviti i strukture zooplanktona i zoobentosa krupnogo subarkticheskogo vodoema (na primere oz. Imandra). Problemy khimicheskogo i biologicheskogo monitoringa ekologicheskogo sostoyaniya vodnykh ob'ektov Kol'skogo Severa [Assessment of long-term changes in the development and structure of zooplankton and zoobenthos of a large subarctic water body (on the example

of Lake Imandra). Problems of chemical and biological monitoring of ecological state of water bodies of the Kola North]. Apatity: KNTs RAN, 1995. 89 s.

Yakovlev V. A. Reaktsiya zooplanktona i zoobentosa na izmeneniye kachestva vody subarkтического водоема (na primere озера Imandra) [Response of zooplankton and zoobenthos to changes in the water quality in a subarctic water body (Case study of Lake Imandra)]. *Vodnye resursy*. 1998. T. 25, No 6. 715 s.

Brezonik P. L., Crisman T. L. and Schultz R. L. Planktonic communities in Florida softwater lakes of varying pH. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1984. Vol. 41. P. 46–56.

Gliwicz Z. M. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophic. *Ekol. pol.*, 1969. Vol. 17, No 36. P. 663–708.

Malley D. F., Findlay D. L., Chang P. S. Ecological effects of acid precipitation on zooplankton. *Acid precipitation: effects on ecological systems*. Ann Arbor Publishers, Ann Arbor., 1982. P. 297–327.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers. *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 1977. Bd. 8. P. 71–78.

Received July 05, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Вандыш Оксана Ивановна

ученый секретарь, к. б. н.
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН,
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: vandysh@inep.ksc.ru
тел.: (81555) 79758

Черепанов Александр Александрович

младший научный сотрудник
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН,
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: cherepanov@inep.ksc.ru
тел.: (81555) 79776

Кашулин Николай Александрович

заместитель директора по научной работе, д. б. н., проф.
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН,
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: nikolay@inep.ksc.ru
тел.: (81555) 79378

Денисов Дмитрий Борисович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН,
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: denisov@inep.ksc.ru
тел.: (81555) 79776

CONTRIBUTORS:

Vandysh, Oksana

Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
14a, Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk region, Russia
e-mail: vandysh@inep.ksc.ru
tel.: (81555) 79758

Cherepanov, Alexander

Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
14a, Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk region, Russia
e-mail: cherepanov@inep.ksc.ru
tel.: (81555) 79776

Kashulin, Nikolay

Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
14a, Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk region, Russia
e-mail: nikolay@inep.ksc.ru
tel.: (81555) 79378

Denisov, Dmitry

Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
14a, Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk region, Russia
e-mail: denisov@inep.ksc.ru
tel.: (81555) 79776

УДК 597.2/.5:574.583:574.523(282.247.211)

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЗООПЛАНКТОНЕ ПЕТРОЗАВОДСКОЙ ГУБЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

М. Т. Сярки¹, Ю. Ю. Фомина²

¹ Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

² Карельское отделение ГосНИОРХ

Зоопланктон является важным звеном экосистемы Онежского озера, участвует в формировании биоресурсов озера, и его показатели входят в систему биомониторинга. Изучение сезонных изменений в планктоне стало актуальным в связи с изменением климата и температурного режима озера в последние десятилетия. На основе данных за последние 30 лет дана среднемноголетняя характеристика сезонов по составу и структуре зоопланктона. Исследуется связь сезонной динамики структуры зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы Онежского озера с гидрологическим и температурным режимом.

Ключевые слова: сезонная динамика, структура зоопланктона, сезонные состояния.

М. Т. Syarki, Yu. Yu. Fomina. SEASONAL CHANGES IN ZOOPLANKTON IN PETROZAVODSK BAY OF LAKE ONEGA

Zooplankton is an important element of Lake Onega ecosystem, it plays a significant role in the formation of lake biological resources and its characteristics are included in the state biomonitoring system. The study of seasonal changes in plankton became urgent due to the changes in climate and temperature regime observed in recent decades. Mean annual characteristics of seasonal changes in the composition and structure of zooplankton are described based on 30 years of research. The relationship between seasonal changes in zooplankton structure and hydrological and temperature conditions in Petrozavodsk Bay of Lake Onega are presented.

Keywords: seasonal dynamics, zooplankton structure, seasonal conditions.

Введение

Онежское озеро, одно из великих озер Европы, на большей части акватории имеет свой естественный природный статус, что вызывает повышенное внимание к изучению его современного состояния и сохранению уникальных свойств в будущем [Онежское озеро..., 2010; Ladoga..., 2010]. Петрозаводская губа – один из наиболее крупных заливов озера, является

источником питьевого водоснабжения г. Петрозаводска и находится под влиянием его сточных вод и поверхностного стока.

Зоопланктон Онежского озера, в том числе и Петрозаводской губы, изучался с первой половины прошлого века, и в настоящее время достаточно хорошо известен его состав, виды-доминанты, общие количественные характеристики, продукционно-деструкционные показатели и биоресурсный потенциал кормовой базы рыб

[Николаев, 1972; Филимонова, 1974; Куликова и др., 1997; Сярки, 2008]. Но в связи с отсутствием подробных сезонных и многолетних съемок недостаточно хорошо изучена фенология и изменчивость планктонного сообщества по сезонам. Известно, что климатические изменения и экстремальные погодные явления могут приводить к сдвигам как основных гидрологических явлений [Winder, Schindler, 2004; Филатов и др., 2012], так и сезонной сукцессии планктона, а также к десинхронизации жизненных циклов зоопланктона и рыб [Adrian et al., 2006; Wagner et al., 2013; Winder, Schindler, 2004]. Кроме того, цикличность (сезонность) необходимо учитывать в оценке состояния экосистемы [Рекомендации..., 2012]. В связи с этим становится актуальным изучение годовой цикличности и сезонной изменчивости в планктоне озера, а также связи сезонной динамики с основными гидрологическими явлениями.

Цель данной работы – исследовать сезонную изменчивость зоопланктона, его состав, количественные показатели, а также связь планктонного сообщества с основными гидрологическими и термическими явлениями в Петрозаводской губе Онежского озера.

Материалы и методы

Петрозаводская губа расположена на северо-западе озера. Длина залива составляет 19 км, средняя ширина – 7 км, площадь водной поверхности – около 125 км², средняя глубина – 18,2 м. Лед покрывает акваторию в среднем 143 суток [Онежское озеро..., 2010]. В безледный период морфометрия губы обеспечивает хорошее перемешивание и водообмен с озерной частью. Показатели планктона характеризуют систему залива как β-мезотрофную [Тимакова и др., 2011].

Основой для работы послужили данные комплексных гидробиологических съемок Института водных проблем Севера с 1980-х по 2010 г., а также фондовые и литературные данные. Для более подробного исследования зимнего состояния сообщества проведены дополнительные подледные съемки в 2010–2012 г. (февраль, март, апрель). Отбор и камеральная обработка материала производились стандартными методами [Методические рекомендации..., 1984]. Лов зоопланктона осуществлялся планктонной сетью Джели (с диаметром отверстий 50 и 125 мкм). При вычислении биомассы зоопланктона использовались размеры и значения индивидуального веса, рассчитанные для Онежского озера [Куликова, Сярки, 1994]. Для получения среднемноголетних траекторий се-

зонной динамики величин данные ранжировались по показателю сезонности (сутки с начала года) и сглаживались с помощью метода скользящих средних в модификации двойного сглаживания [Сярки, 2013]. Данная модификация применяется при анализе нерегулярных рядов. Этот метод позволяет получить плавные кривые без временных сдвигов, при усреднении не только значений функции, но и их аргументов, в нашем случае – показателей сезонности или суток с начала года.

Результаты и обсуждение

Многолетнее изучение годовой цикличности зоопланктона показало, что по количественным показателям, составу и структуре в Онежском озере выделяется пять основных сезонов: весенний, раннелетний, позднелетний, осенний и зимний (подледный) [Куликова и др., 1997; Сярки, 2008].

Зимой в подледный период складываются особые, не благоприятные для жизни планктона условия. Отсутствие света, корма и низкие температуры вынуждают большую часть видов пережить зиму в неактивном состоянии (покоящиеся яйца на дне, диапауза на различных стадиях и т. д.), поэтому зоопланктон в это время крайне малочислен (табл.). С февраля по апрель планктон представлен несколькими видами. Постоянно отмечаются взрослые веслоногие рачки *Limnocalanus macrurus* (Sars, 1863), *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863), иногда встречается *Cyclops abyssorum abyssorum* (Sars, 1863). С апреля в планктоне появляются многочисленные науплии веслоногих рачков. Всю зиму в нем присутствуют мелкие коловратки, круглогодично встречающаяся *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) и зимняя *Keratella hiemalis* (Carlin, 1943). Ветвистоусые в это время представлены редкими единичными особями *Daphnia cristata* (Sars, 1862) и *Bosmina* (*E.*) *cf. longispina* (Leydig, 1860).

Анализ сезонной изменчивости зоопланктона показал, что его сезонные состояния различаются по соотношению его основных таксономических групп (рис.).

Весенний период начинается после схода ледяного покрова в первой декаде мая, и до прохождения термобара в начале июня в планктоне больших изменений не наблюдается. Только при переходе поверхностной температуры воды через 4 °С начинаются процессы активного размножения коловраток. В этот период в Петрозаводской губе отмечается максимальная интенсивность первичной продукции [Тимакова и др., 2011] и самые высокие в году

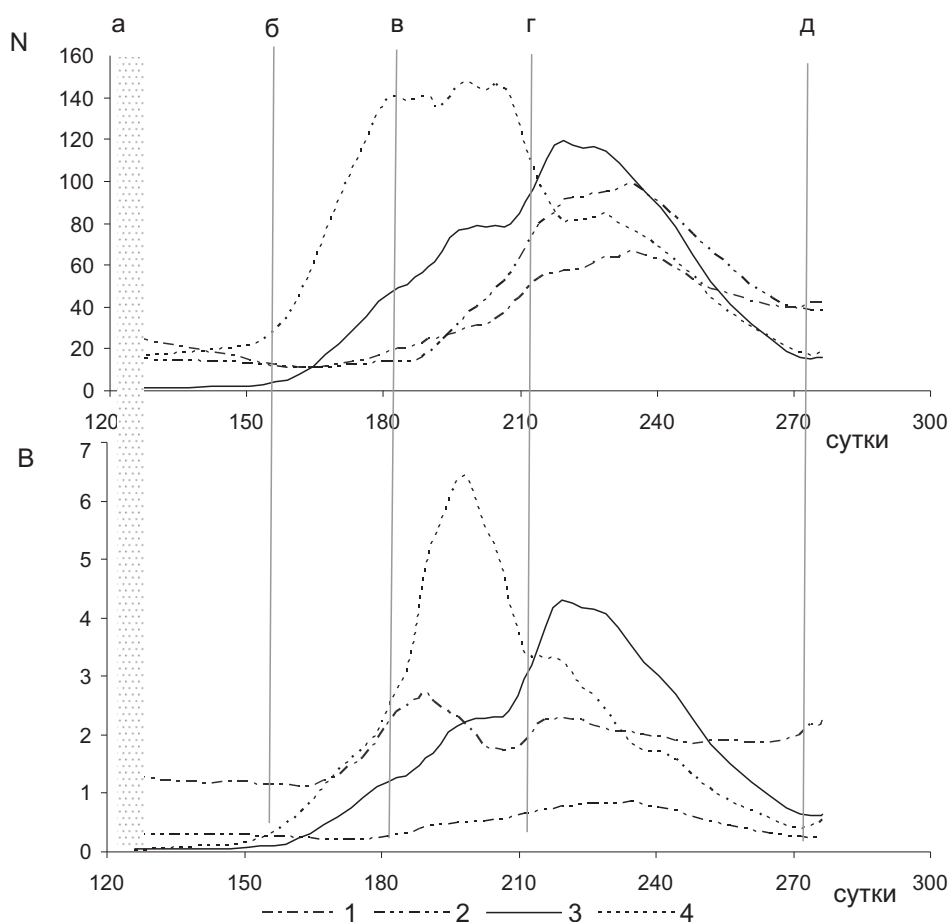
Основные показатели зоопланктона по сезонам

Сезон	Количество постоянных видов (ракообразные/коловратки)	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³
Зимний	3/2	0,2–0,5	0,01–0,02
Весенний	9/5	1,0–6,0	0,02–0,20
Раннелетний	12/8	5,0–18,0	0,10–0,80
Позднелетний	14/4	15,0–20,0	0,50–1,00
Осенний	10/3	2,0–15,0	0,05–0,50

биомассы фитопланктона, который на 90 % представлен крупной диатомовой водорослью *Aulacosia islandica* (O. Müller) [Вислянская, 1999]. Большинство планктонов не могут потреблять столь крупные пищевые объекты, основной поток органического вещества в этот период проходит через звено бактериопланктона и простейших и только затем становится доступным для тонких фильтраторов, коловраток и науплий [Куликова и др. 1997]. В июне начинается быстрый рост численности коло-

враток, и к концу его коловратки составляют до 70 % общей численности. Доля веслоногих в биомассе в этот период возрастает за счет роста копеподитных стадий рачка *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863).

В первой декаде июля поверхностные слои воды нагреваются выше 10 °С, и наступает период «биологического лета», который соответствует раннелетней фазе цикла. В это время в зоопланктоне по численности доминируют коловратки. К середине июля развива-



Среднемноголетние траектории сезонного изменения численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) основных групп зоопланктона в столбе воды Петрозаводской губы Онежского озера.

1 – *Calaniformes*, 2 – *Cyclopiformes*, 3 – *Cladocera*, 4 – *Rotifera*

а – лед, б – переход температуры воды в слое 0,5 м через 4 °С, в – переход температуры воды через 10 °С, г – среднемноголетний максимум температуры воды, д – переход температуры воды через 10 °С

ется крупная коловратка *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), что ведет к увеличению роли коловраток и в сырой биомассе зоопланктона (до 60 % общей биомассы). Доля веслоногих рачков в этот период по численности мала (до 10–20 %). За июль количество ветвистоусых ракообразных постепенно возрастает от 15 до 35 % общей численности и биомассы.

Начало позднелетнего периода отмечает максимальный прогрев поверхностных слоев воды, который наблюдается в конце июля – начале августа. В этот период происходит массовое развитие мелких зеленых и золотистых водорослей [Вислянская, 1999], являющихся кормом эффективных фильтраторов – кладоцер. Именно в это время отмечается максимальная плотность зоопланктона (численность до 20 тыс. экз./м³ и биомасса до 1,0 г/м³) и происходят заметные изменения в структуре. С середины июля показатели коловраток снижаются, а кладоцер – увеличиваются, и в результате их количество сравнивается в начале августа. Именно в этот период отмечается среднегодовалый максимум температуры поверхностного слоя воды (см. рис.). В дальнейшем лидирующую роль по численности и биомассе играют ветвистоусые ракообразные. В массе развиваются *Daphnia cristata* (Sars, 1862) и *Daphnia (Daphnia) longispina* (Müller, 1785), *Bosmina (E.) longispina* (Leydig, 1860). Растет количество копеподитов и взрослых веслоногих рачков, в том числе *Heterocope appendiculata* (Sars, 1863) и *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). Значительно возрастает количество мелких циклопов *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863).

Во второй половине августа начинаются шторма, на фоне вертикального перемешивания вод происходит постепенное и плавное снижение количественных показателей зоопланктона (с 15 до 3 тыс. экз./м³ по численности и с 0,40 до 0,15 г/м³). В сентябре начинается осенний период, характеризующийся преобладанием веслоногих над остальными группами зоопланктона. В конце сентября – начале октября может отмечаться небольшой осенний подъем численности коловраток. К началу ноября структура сообщества становится сходной со структурой зоопланктона в зимней фазе, преобладающей группой являются веслоногие рачки.

Сравнение структуры летнего зоопланктона Петрозаводской губы с сообществами центральной части озера показало, что она значительно отличается в сторону увеличения роли коловраток и мелких циклопов [Куликова и др., 1997], что объясняется нестабиль-

ностью условий, высокой динамичностью вод, а также влиянием стока р. Шуи и близостью г. Петрозаводска.

Выводы

Сезонная цикличность зоопланктона согласована с основными гидрологическими и термическими явлениями (сходом льда, периодом «биологического лета», максимальным прогревом). В среднем активная фаза развития зоопланктона продолжается 4 месяца (с первой декады июня по конец сентября) с максимальными показателями в начале августа.

Сезонные различия в состоянии зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера четко определяются его структурой или соотношением основных таксономических групп сообщества. Сезонная структура сообщества зоопланктона должна учитываться при биоиндикации состояния экосистемы Онежского озера и ее возможных изменений при действии климатического и антропогенного факторов.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14–17–00766).

Литература

- Вислянская И. Г. Структура и динамика биомассы фитопланктона / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. С. 146–158.
- Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т. Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера (справочно-информационный материал). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. 16 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ. 1984. 33 с.
- Николаев И. И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера / Ред. И. И. Николаев. Л.: Наука, 1972. С. 283–304.
- Онежское озеро. Атлас / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.
- Рекомендации. Оценка состояния пресноводных экосистем по комплексу химико-биологических показателей. Ростов-на-Дону: Росгидромет, ФГБУ ГХИ. 2012. 22 с.
- Сярки М. Т. Изучение траектории сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1 (5). С. 61–67.

Сярки М. Т. Оценка рыбопродуктивности по состоянию кормовой базы. Зоопланктон / Ред. В. И. Кухарев, А. А. Лукин. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 54–67.

Тимакова Т. М., Сабылина А. В., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Современное состояние экосистемы Онежского озера и тенденции ее изменения за последние десятилетия // Водные проблемы Севера и пути их решения. Тр. Карельского научного центра РАН. 2011. № 4. С. 42–49.

Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Семенов А. В., Анциферова А. Р., Ожигина В. Н., Богдан М. И. Изменения и изменчивость климата европейского Севера России и их влияние на водные объекты // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2 (6). С. 80–93.

Филимонова З. И. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера / Ред. Г. В. Козлова, А. В. Щемелева. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1974. С. 212–247.

Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.

References

Filatov N. N., Nazarova L. E., Georgiev A. P., Semenov A. V., Antsiferova A. R., Ozhigina V. N., Bogdan M. I. Izmeneniya i izmenchivost' klimata evropeiskogo Severa Rossii i ikh vliyanie na vodnye ob'ekty [Climate changes and variability in European north of Russia and their effect on water bodies]. *Arktika: ekologiya i ekonomika [Arctic region: ecology and economy]*. 2012. № 2 (6). S. 80–93.

Filimonova Z. I. Zooplankton Petrozavodskoi guby Onezhskogo ozera [Zooplankton in Petrozavodsk Bay of Lake Onega]. Red. G. V. Kozlova, A. V. Shchemel'eva. Petrozavodsk: Karel'skii filial AN SSSR. 1974. S. 212–247.

Kulikova T. P., Kustovlyankina H. B., Syarki M. T. Zooplankton kak komponent ekosistemy Onezhskogo ozera [Zooplankton as a component of Lake Onega ecosystem]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 1997. 112 s.

Kulikova T. P., Syarki M. T. Razmerno-vesovaya kharakteristika massovykh vidov rakoobraznykh i kolovratok Onezhskogo ozera (spravochno-informatsionnyi material) [Size-weight characteristics of dominant crustaceans and rotifers in Lake Onega (reference source)]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 1994. 16 s.

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov v gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya [Methodological recommendations for collecting and processing data in hydrobiological studies of freshwater reservoirs. Phytoplankton and its products]. Red. G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva. Leningrad: GosNIORKh. 1984. 33 s.

Nikolaev I. I. Sravnitel'no-limnologicheskaya kharakteristika zooplanktona Onezhskogo ozera [Comparative

Ladoga and Onego Great European Lakes. Observations and Modelling / Eds. L. Rukhovets, N. Filatov. London: Springer-Praxis, 2010. 302 p.

Thackeray S. J., Sparks T. H., Frederiksen M., Burthe S., Bacon P. J., Bell J. R., Botham M. S., Brereton T. M., Bright P. W., Carvalho L., Clutton-Brock T., Dawson A., Edeards M., Elliott J. M., Harrington R., Johns D., Jones I. D., Jones J. T., Leech D. I., Roy D. B., Scott W. A., Smith M., Smithers R. J., Winfield I. J., Wanless S. S. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16. P. 3304–3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x

Wagner A., Hülsmann S., Horn W., Schiller T., Schulze T., Volkmann S., Benndorf J. Food-web-mediated effects of climate warming: consequences for the seasonal Daphnia dynamics // *Freshwater Biology*. 2013. Vol. 58. P. 573–587.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes // *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10., Is. 11. P. 1844–1856.

Поступила в редакцию 17.12.2013

and limnological characteristics of Onega Lake zooplankton]. Red. I. I. Nikolaev. Leningrad: Nauka, 1972. S. 283–304.

Onezhskoe ozero. Atlas [Lake Onega. Atlas]. Red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2010. 151 s.

Rekomendatsii. Otsenka sostoyaniya presnovodnykh ekosistem po kompleksu khimiko-biologicheskikh pokazatelei [Assessment of freshwater ecosystems according to complex biochemical indicators]. Rostov-na-Donu: Rosgidromet, FGBU GKhl. 2012. 22 s.

Syarki M. T. Izuchenie traektorii sezonnoi dinamiki planktona s pomoshch'yu metoda dvoynogo sglazhivaniya [Study of seasonal dynamics of plankton trajectories using double-smoothing method]. *Printsiipy ekologii [Principles of Ecology]*. 2013. № 1 (5). S. 61–67.

Syarki M. T. Otsenka ryboproduktivnosti po sostoyaniyu kormovoi bazy. Zooplankton [Assessment of fish productivity on the basis of forage resources]. Red. V. I. Kukharev, A. A. Lukin. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2008. S. 54–67.

Timakova T. M., Sabylina A. V., Polyakova T. N., Syarki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Onezhskogo ozera i tendentsii ee izmeneniya za poslednie desyatletiya [Modern state of Onega Lake ecosystem and trends of its change during the past decades]. *Vodnye problemy severa i puti ikh resheniya. Tr. Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Water problems of the North and their solution. Proceedings of KarRC RAS]*. 2011. № 4. S. 42–49.

Vislyanskaya I. G. Struktura i dinamika biomassy fitoplanktona [Structure and dynamics of phytoplankton biomass]. Red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN. 1999. S. 146–158.

Adrian R., Wilhelm S. and Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.

Ladoga and Onego Great European Lakes. Observations and Modelling. Eds. L. Rukhovets, N. Filatov. London: Springer-Praxis, 2010. 302p.

Thackeray S. J., Sparks T. H., Frederiksen M., Burthe S., Bacon P. J., Bell J. R., Botham M. S., Brereton T. M., Bright P. W., Carvalho L., Clutton-Brock T., Dawson A., Edeards M., Elliott J. M., Harrington R., Johns D., Jones I. D., Jones J. T., Leech D. I., Roy D. B., Scott W. A., Smith M., Smithers R. J., Winfield I. J., Wanless S. S. Trophic level asynchrony in rates of phe-

nological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 2010, Vol. 16. P. 3304–3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x

Wagner A., Hülsmann S., Horn W., Schiller T., Schulze T., Volkmann S., Benndorf J. Food-web-mediated effects of climate warming: consequences for the seasonal Daphnia dynamics. *Freshwater Biology*. 2013. Vol. 58. P. 573–587.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes. *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10. Issue 11. P. 1844–1856.

Received December 17, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Фомина Юлия Юрьевна

младший научный сотрудник
Карельское отделение Государственного
научно-исследовательского института
озерного и речного рыбного хозяйства
ул. Зайцева, 65, стр. 5, оф. 202, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185026
тел.: (8142) 595511
эл. почта: rambler7780@rambler.ru

Сярки Мария Тагевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185003
тел.: (8142) 576520
эл. почта: MSyarki@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Fomina, Yulia

Karelian Branch of State Inland Fisheries Research Institute
65 Zaitseva St., bld. 5, of. 202, 185026 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
tel.: (8142) 595511
e-mail: rambler7780@rambler.ru

Syarki, Maria

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 576520
e-mail: MSyarki@mail.ru

УДК 574.589: (470.2:556.55)

ЗООПЛАНКТОН НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ ПЕТРОЗАВОДСКА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

А. Н. Круглова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследован зоопланктон трех малых озер (Четырехверстное, Ламба и Карьер) бассейна Онежского озера, расположенных на территории г. Петрозаводска и подвергающихся антропогенному воздействию. Выявлен видовой состав, численность и биомасса зоопланктона водоемов в весенний, летний и осенне-зимний период. Определен 61 вид ракообразных и коловраток, относящихся к различным экологическим группам: пелагические, литорально-зарослевые, придонные и эврибионты. Показаны сезонные изменения в структуре сообществ зоопланктона. Наибольшее видовое разнообразие и более высокие количественные показатели зоопланктона отмечены в августе. Проведена оценка степени загрязнения исследованных водоемов по составу индикаторных видов зоопланктона. Установлено, что воды озер Четырехверстное ($S = 1,42$) и Ламба ($S = 1,45$) принадлежат к олигосапробному типу и II классу чистоты вод; вода озера Карьер ($S = 1,58$) соответствует бетамезосапробному типу, III классу.

К л ю ч е в ы е с л о в а: урбанизированные территории, малые водоемы, зоопланктон, видовой состав, численность, биомасса.

A. N. Kruglova. ZOOPLANKTON IN SOME SMALL WATER BODIES OF PETROZAVODSK (REPUBLIC OF KARELIA)

Zooplankton was investigated in three small lakes (Chetyryohverstnoe, Lamba and Karjer) of Lake Onega drainage basin, which are situated within the City of Petrozavodsk and exposed to human impact. The species composition, abundance and biomass were determined for the spring, summer and autumn-winter seasons. Sixty-one Crustacea and Rotifera species belonging to different ecological groups (pelagic, littoral benthic and eurybiotic) were identified. Seasonal changes in the structure of zooplankton communities were demonstrated. The species diversity and quantity were the highest in August. The pollution rate of the lakes was assessed based on the indicator-species composition. It was determined that the water in lakes Chetyryohverstnoe ($S = 1.42$) and Lamba ($S = 1.45$) belonged to the oligosaprobic type and class II of water purity, while Lake Karjer ($S = 1.58$) fell into the betamesosaprobic type and class III.

Key words: urbanized territories, small water bodies, zooplankton, species composition, abundance, biomass.

Введение

В современной экологии континентальных водоемов основное внимание традиционно уделяется наиболее значимым в хозяйственном отношении водным объектам – крупным озерам, рекам, водохранилищам. Гидробиологический режим малых водных систем остается малоизученным [Комулайн, 2004; Крылов, 2005]. Инвентаризация зоопланктона водоемов, в том числе и малых, имеет значение для оценки и сохранения биоразнообразия гидрофауны. В настоящее время наблюдается ухудшение состояния городских водоемов вследствие антропогенного загрязнения, что является одной из важнейших экологических проблем [Игнатьева и др., 2005]. Зоопланктон, как и другие сообщества гидробионтов, отражает общее состояние водоемов, служит надежным индикатором качества воды и играет важную роль в процессах самоочищения [Кашулин и др., 2012]. Видовой состав зоопланктона, соотношение его таксономических групп, количественные показатели и структура популяций доминирующих видов служат показателями состояния водной экосистемы и используются для биоиндикации и мониторинга качества среды [Андроникова, 1996; Зыкова, Иванова, 2009].

Цель данной работы – определить видовой состав зоопланктона малых водоемов, установить его количественные показатели и дать предварительную оценку степени загрязнения озер по индикаторным видам.

Материалы и методы

Исследования зоопланктона проводились в 2010 г. (август) и в 2012 г. (февраль, апрель, август, ноябрь) на трех малоизученных озерах, расположенных в черте г. Петрозаводска: Четырехверстное (61°75' с. ш., 34°44' в. д.), Ламба (61°81' с. ш., 34°25' в. д.) и Карьер (61°77' с. ш., 34°42' в. д.). Пробы в Четырехверстном озере отбирались в центральной и прибрежной части (2 станции), в остальных водоемах – в центральной части (1 станция) с поверхностных горизонтов путем процеживания 100 л воды через планктонную сеть Апштейна. Собранные пробы фиксировались 4%-м раствором формалина и в дальнейшем обрабатывались по общепринятым методам [Киселев, 1969; Руководство..., 1983]. Таксономические названия организмов зоопланктона приводятся по Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России [2010]. Оценка качества воды исследованных озер проведена по индикатор-

ным организмам зоопланктона с использованием метода Пантле и Букк в модификации Сладечека [Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973]. Кластерный анализ выполнен на основе данных о видовом составе зоопланктона исследованных озер. Группирование озер проводилось при помощи алгоритма Евклидовой дистанции с использованием метода Полной связи (Complete linkage, пакет программ Statistica).

Результаты и обсуждение

Исследованные водоемы относятся к бассейну Онежского озера, находятся в жилой зоне г. Петрозаводска. Они отличаются по своему происхождению и основным характеристикам. Озеро Четырехверстное (площадь 11,8 га, объем $0,373 \cdot 10^6$ м³, средняя глубина 3,2 м) изначально было лесным озером, долгое время служило источником водоснабжения небольшой обувной фабрики. Озеро проточное, из него вытекает ручей Каменный. Озеро Ламба расположено в Сулажгоре (площадь 1,4 га, объем $0,047 \cdot 10^6$ м³, средняя глубина 3,4 м), относится к обычным для региона небольшим лесным озерам. Для таких водоемов характерны близкие к нейтральным значения pH и высокое содержание гумуса. Озеро Карьер заметно отличается от двух первых озер. Ранее на его месте находилась открытая горная выработка. После прекращения добычи камня образовался водоем длиной 580 м, глубиной до 13 м и площадью 13,6 га [Старцев, Коваленко, 1989; Сластина и др., 2011].

Ранее в Карелии проводилось изучение зоопланктона различного рода малых водоемов – временных и постоянных, с атмосферным и грунтовым питанием [Гордеева-Перцева, 1969; Филимонова, 1970, 1976; Белоусова, Филимонова, 1973; Филимонова, Белоусова, 1973, 1988; Филимонова, Кутикова, 1975 и др.]. Обобщенный список видов зоопланктона изученных малых водоемов Карелии (более 150) включает 366 таксонов (Rotatoria – 241, Copepoda – 34, Cladocera – 91), среди которых обнаружено большое количество редких малочисленных видов ракообразных и особенно коловраток [Куликова, 2001].

Все исследованные нами малые озера расположены в городской зоне и испытывают антропогенную нагрузку, что негативно сказывается на жизнедеятельности сообществ гидробионтов и состоянии водоемов. Выполненные исследования выявили в озерах разнообразную фауну планктонных беспозвоночных, включающую 61 вид (табл. 1), из которых коловраток – 21 (34%); кладоцер – 26 (43%); копе-

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона исследованных малых водоемов

№ п/п	Виды зоопланктона	Водоемы			
		*1	2	3	4
Коловратки (Rotifera)					
1.	<i>Notommata</i> sp.	+	-	-	-
2.	<i>Trichocerca</i> (<i>s. str.</i>) <i>elongata</i> (Gosse 1886)	+	-	-	-
3.	<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias 1893)	-	-	+	-
4.	<i>T. (s. str.) longiseta</i> (Schränk 1802)	-	+	-	-
5.	<i>Trichocerca</i> sp.	+	-	-	-
6.	<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty 1850	-	-	+	-
7.	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg 1832	+	-	-	-
8.	<i>Synchaeta</i> sp.	+	-	-	-
9.	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson 1925	-	+	-	-
10.	<i>Polyarthra</i> sp.	+	-	-	-
11.	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse 1850	+	+	+	-
12.	<i>Lecane (s. str.) unguolata</i> (Gosse 1887)	-	-	+	-
13.	<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg 1832	+	+	-	+
14.	<i>E. deflexa</i> Gosse 1851	+	-	-	-
15.	<i>Euchlanis</i> sp.	-	+	-	-
16.	<i>Brachionus urceus</i> (Linnaeus 1758)	-	-	+	-
17.	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse 1851)	+	-	+	-
18.	<i>K. quadrata</i> (Müller 1786)	+	+	-	-
19.	<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott 1879)	+	-	+	-
20.	<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet 1892	-	-	+	-
21.	<i>Testudinella</i> sp.	+	-	-	-
Кладоцеры (Cladocera)					
1.	<i>Sida crystallina crystallina</i> (O. F. Müller 1776)	+	-	-	-
2.	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin 1848)	+	-	+	-
3.	<i>Daphnia (Daphnia) longispina</i> O. F. Müller 1785	+	-	+	-
4.	<i>D. (Daphnia) pulex</i> Leydig 1860	+	+	+	-
5.	<i>D. (Daphnia) cucullata</i> Sars 1862	+	+	+	-
6.	<i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller 1776)	+	-	-	-
7.	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Müller 1785)	+	-	+	-
8.	<i>C. megops</i> Sars 1862	-	+	-	-
9.	<i>C. pulchella</i> Sars 1862	-	+	+	-
10.	<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller 1776)	-	+	-	-
11.	<i>Eurycerus (Eurycerus) lamellatus</i> (O. F. Müller 1776)	+	+	-	-
12.	<i>Pleuroxus truncates</i> (O. F. Müller 1785)	-	-	-	+
13.	<i>Alonella nana</i> (Baird 1850)	+	-	+	+
14.	<i>A. excisa</i> (Fischer 1854)	+	-	-	-
15.	<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller 1785)	+	+	+	-
16.	<i>Ch. ovalis</i> Kurz 1875	+	-	-	-
17.	<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird 1843)	-	-	+	-
18.	<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller 1785)	+	-	-	+
19.	<i>A. affinis</i> Leydig 1860	+	+	-	-
20.	<i>A. rectangula</i> Sars 1862	+	-	+	-
21.	<i>A. costata</i> Sars 1862	-	-	+	+
22.	<i>Acroperus harpae</i> (Baird 1834)	+	+	+	-
23.	<i>Alonopsis elongatus</i> Sars 1862	+	-	-	-
24.	<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O. F. Müller 1785)	+	+	+	-
25.	<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird 1857	-	-	+	-
26.	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus 1761)	+	+	+	-
Копеподы (Copepoda)					
1.	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars 1863)	+	-	+	-
2.	<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg 1888)	+	+	+	-
3.	<i>Heterocope appendiculata</i> Sars 1863	-	-	+	-
4.	<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine 1820)	+	-	+	-
5.	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer 1851)	+	+	-	-
6.	<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg 1901)	+	-	-	-
7.	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer 1851	+	+	+	-

8.	<i>C. vicinus</i> Uljanin 1875	+	-	+	-
9.	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine 1820)	+	+	-	-
10.	<i>Acanthocyclops capillatus</i> (Sars 1863)	-	+	-	-
11.	<i>Diacyclops bicaudatus</i> (Claus 1857)	+	+	-	-
12.	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus 1857)	+	+	-	+
13.	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars 1863)	+	-	-	-
14.	<i>Th. crassus</i> (Fischer 1853)	-	+	-	-
Всего видов		43	25	29	6

Примечание. 1 — озеро Четырехверстное; 2 — озеро Ламба; 3 — озеро Карьер; 4 — ручей Каменный, вытекающий из Четырехверстного озера.

Таблица 2. Соотношение основных групп в зоопланктоне исследованных водоемов

Водоем	Количество видов			Всего видов
	коловратки	клароцеры	копеподы	
Озеро Четырехверстное	13 (30 %)	19 (44 %)	11 (26 %)	43
Ручей Каменный	1 (17 %)	4 (66 %)	1 (17 %)	6
Озеро Ламба	6 (19 %)	11 (45 %)	8 (36 %)	25
Озеро Карьер	8 (27 %)	15 (52 %)	6 (21 %)	29

Таблица 3. Средние количественные показатели летнего зоопланктона исследованных водоемов

Водоем	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³	Доминирующие виды	
			по численности	по биомассе
Озеро Четырехверстное	145,6 (62,06–229,1)	4,8 (2,9–6,7)	<i>B. longirostris</i> , <i>C. quadrangula</i> , <i>D. brachyurum</i>	<i>C. quadrangula</i> <i>D. longispina</i> , <i>D. brachyurum</i>
Ручей Каменный	0,23 (0,04–0,42)	0,006 (0,002–0,011)	<i>E. dilatata</i> , <i>A. costata</i> , <i>A. quadrangularis</i>	<i>A. costata</i> , <i>A. quadrangularis</i>
Озеро Ламба	439,0 (16,7–861,3)	5,9 (0,39–11,4)	<i>B. longirostris</i> , <i>D. pulex</i> , <i>M. leuckarti</i>	<i>B. longirostris</i> , <i>D. pulex</i> , <i>M. leuckarti</i>
Озеро Карьер	8,1 (4,3–11,9)	0,32 (0,3–0,34)	<i>P. pediculus</i> , <i>E. graciloides</i> , <i>C. quadrangula</i>	<i>D. pulex</i> , <i>E. graciloides</i> , <i>P. pediculus</i>

Примечание. В скобках указаны колебания численности и биомассы зоопланктона.

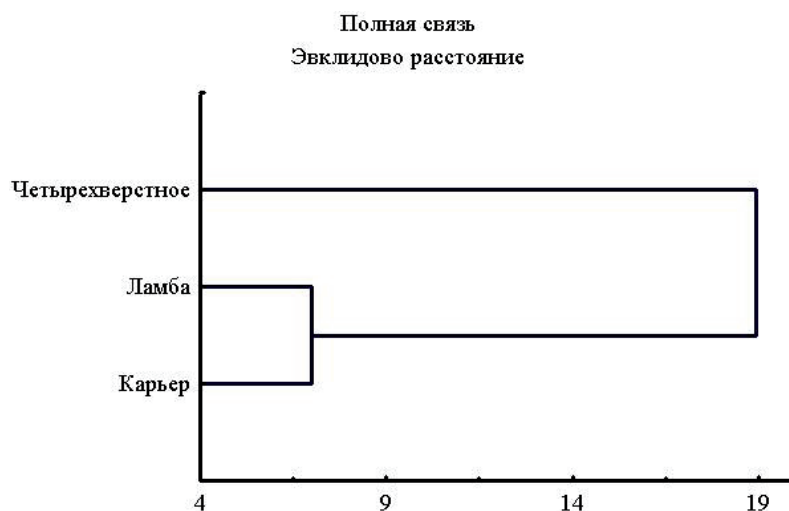


Рис. 1. Дендрограмма сходства видовой структуры зоопланктона исследованных озер

под – 14 (23%). Наиболее разнообразной видовой структурой зоопланктона отличается озеро Четырехверстное (рис. 1). Общими для всех озер являются 7 видов ракообразных и коловраток. Зоопланктон включает представителей различных экологических групп (пелагические, литорально-зарослевые, придонные и эврибионты). Основной комплекс ракообразных создают обитатели зарослевого побережья и дополняющие его эвритопные виды (*Daphnia (Daphnia) pulex* Leydig 1860, *Daphnia (Daphnia) longispina* O. F. Müller 1785, *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller 1785), *Ceriodaphnia pulchella* Sars 1862, *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller 1785), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller 1785), *Eudiaptomus graciloides* (Liljeborg 1888), *Mesocyclops leuckarti* Claus 1857, *Thermocyclops oithonoides* (Sars 1863). Число истинно планктонных, пелагических видов невелико. Они встречаются главным образом в относительно более крупных озерах Четырехверстное и Карьер. В составе зоопланктона озер присутствуют ракообразные и коловратки, обычно встречающиеся в водоемах с кислыми (*C. quadrangula*, *Polyphemus pediculus* (Linnaeus 1761), *D. longispina*, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin 1848), *Ch. sphaericus*), слабокислыми (*M. leuckarti*, *Th. oithonoides*, *B. longirostris*) водами и эврибионные виды (*Alonella nana* (Baird 1850), *Acroperus harpae* (Baird 1834), *Macrocyclops albidus* (Jurine 1820), *Kellicottia longispina* (Kellicott 1879)). Большая часть планктонных организмов эвритермна, отмечено некоторое количество холодноводных форм. В зоогеографическом отношении в зоопланктоне малых водоемов преобладают (до 50%) космополиты (*Trichocerca (s. str.) longiseta* (Schrank 1802), *Lecane (s. str.) unguolata* (Gosse 1887), *Asplanchna priodonta* Gosse 1850, *Eucyclops serrulatus* (Fischer 1851), *M. albidus*, *M. leuckarti*, *D. pulex*, *Ch. sphaericus*, *C. quadrangula*, *A. harpae*, *B. longirostris* и др.). На долю голарктических видов приходится 24%, палеарктических – 16%, бореальных – 10%.

Большинство (83%) обнаруженных в зоопланктоне исследованных озер ракообразных и коловраток относятся к видам – индикаторам сапробности воды. Среди них доминирующее значение (более 74%) имели О- и О-β-мезосапробы. Значительную долю (26%) составляют виды – индикаторы β-О, β-α и α-полисапробной зоны (*D. pulex*, *Daphnia (Daphnia) cucullata* Sars 1862, *D. longispina*, *Ch. sphaericus*, *Cyclops strenuus* Fischer 1851, *E. serrulatus*, *M. albidus*, *Megacyclops viridis* (Jurine 1820), *Brachionus urceus* (Linnaeus 1758), *Synchaeta pectinata* Ehrenberg 1832

и др.), относящиеся к числу доминантов видов – индикаторов загрязнения и эвтрофирования.

Зоопланктон Четырехверстного озера отличается наибольшим количеством видов зоопланктона (табл. 2), преобладающими (до 40%) из которых являются обитатели зарослевого побережья. На долю эврибионтов приходится 36% от общего числа видов. Оставшуюся часть составляют ракообразные и коловратки, ведущие планктонный образ жизни.

Зоопланктон озера в зимний период (февраль) насчитывал всего 8 видов. В планктоне прибрежной части озера доминируют (61% по численности и 56% по биомассе) круглогодично встречающиеся веслоногие ракообразные (*E. graciloides*, *Eudiaptomus gracilis* (Sars 1863)). Фауна кладоцер представлена *D. cucullata*, *D. longispina*, *Ch. sphaericus*, из которых чаще других (24% от общей численности) встречалась *D. cucullata*. Из коловраток отмечена немногочисленная *K. longispina*. В центральной части озера в этот период также преобладают copeподы (около 60% от общей численности), но более половины биомассы зоопланктона (55%) формируется за счет ветвистоусых (*Daphnia*, *Bosmina*). Наибольшие количественные показатели зоопланктона (численность 1,5 тыс. экз./м³; биомасса 0,13 г/м³) отмечены в прибрежной части озера.

Зоопланктон весной (апрель) не отличался разнообразием (8 видов, в основном круглогодично встречающихся). В этот период еще отсутствует большинство летних теплолюбивых видов ракообразных и коловраток. Доминирующей группой по численности и по биомассе (более 80%) были веслоногие ракообразные (*E. serrulatus*, *D. bicuspidatus* (Claus 1857)). Численность зоопланктона несколько уменьшилась (0,53 тыс. экз./м³) при сохранившейся величине биомассы (0,13 г/м³).

Летом (август) с прогреванием воды и развитием высшей водной растительности заметно увеличивается видовое разнообразие зоопланктона. Его состав возрастает до 33 видов, из них около 40% – кладоцеры, представители пяти различных семейств. Доминирующим по числу видов (5) является сем. Chydoridae. Численно преобладали эвритопные виды ветвистоусых ракообразных *B. longirostris*, *C. quadrangula*. Из веслоногих рачков отмечены *M. leuckarti*, *Th. oithonoides*, являющиеся также эвритопными видами, их численность не превышает 10%. В составе планктона присутствуют озерные пелагические виды copeпод *E. gracilis*, *E. graciloides* и типичные представители зарослево-прибрежного комплекса (*E. serrulatus*, *M. viridis*, *M. albidus* и др.).

Коловратки входят в число пяти семейств, среди которых наибольшее количество видов принадлежит сем. Brachionidae. Относительно высокой численностью отличаются *S. pectinata*, *Keratella quadrata* (Müller 1786). Уровень количественного развития зоопланктона летом достаточно высок (табл. 3). Основу его численности и биомассы (более 90%) в этом озере создают ветвистоусые ракообразные. Летняя микрофауна ручья Каменного, вытекающего из Четырехверстного озера, бедна, включает всего 6 видов, из которых 4 – ветвистоусые ракообразные, в основном обитатели зарослевого прибрежья (*Alona*, *Alonella*, *Pleuroxus*), создающие основу численности и биомассы зоопланктона. Численное превосходство имели (по 19% от общей численности) *Alona costata* Sars 1862, *A. affinis* Leydig 1860. Из коловраток наибольшим обилием (около 24%) отличался *Euchlanis dilatata* Ehrenberg 1832. Численность (0,42 тыс. экз./м³) и биомасса (0,011 г/м³) зоопланктона в ручье довольно низка.

Осенний (ноябрь) зоопланктон озера включал всего лишь 23 вида, половина из которых – ветвистоусые ракообразные. По-прежнему наибольшим количеством видов (9) представлено сем. Chydoridae, но большинство хидорид довольно малочисленны. Основу численности зоопланктона создают ветвистоусые ракообразные, главным образом *B. longirostris* (более 71% от общей численности). Веслоногие ракообразные составляют около 16% от общей численности. Среди них более высоким обилием отличаются виды родов *Eucyclops*, *Diacyclops*. Численность коловраток незначительна. В формировании биомассы доля веслоногих и ветвистоусых ракообразных примерно одинакова. Количественные показатели зоопланктона в озере значительно ниже летних (численность 51 тыс. экз./м³; биомасса 2,1 г/м³).

Выполненная оценка степени загрязнения воды озера Четырехверстного по индикаторным видам зоопланктона показала, что вода соответствует олигосапробной категории, II классу чистоты вод (S = 1,42), что объясняется присутствием значительного количества видов – индикаторов О- и О-β-мезосапробных вод (66% от общего числа видов-индикаторов озера), характеризующихся относительно невысокой индивидуальной сапробностью (не более 1,55) и высокой численностью (*B. longirostris* – 105,8 экз./м³; *C. quadrangula* – 76,4 тыс. экз./м³ и *D. brachyurum* – 23,1 тыс. экз./м³). Выносу загрязняющих веществ из озера способствует и его проточность.

Зоопланктон озера Ламба (Сулажгора) весной (апрель) представлен тремя видами

копепод (*Eucyclops*, *Diacyclops*, *Cyclops*). Его количественные показатели довольно низки (численность 0,04 тыс. экз./м³; биомасса 0,008 г/м³).

С наступлением лета (август) видовое разнообразие зоопланктона увеличивается до 22 видов за счет клadoцер (виды *Bosmina*, *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Polyphemus*, *Alona*, *Acroperus* и др.). Доминирующую роль при формировании численности и биомассы зоопланктона (около 98%) играет эвритопный вид ракообразных *B. longirostris*. Среди коловраток присутствует немногочисленная крупная *A. priodonta*. Довольно малочисленны и веслоногие ракообразные (*M. leuckarti*, *M. crassus*, *E. serpulatus*, *M. viridis*, *Acanthocyclops capillatus* (Sars 1863), *Diacyclops bicaudatus* (Claus 1857)). В этот период в озере отмечается самый высокий уровень количественного развития зоопланктона (см. табл. 3).

В ноябре состав зоопланктона уменьшился до 7 видов. Из его состава исчезли многие летние виды ракообразных. Из коловраток присутствовали *Polyarthra dolichoptera* Idelson 1925, *K. quadrata*. Ракообразные были представлены *M. viridis*, *Cyclops strenuus* Fischer 1851, *M. leuckarti*, *Ch. sphaericus*. Численность (0,2 тыс. экз./м³) и биомасса (0,02 г/м³) планктонной фауны невысока. Основу количественных показателей зоопланктона создавали ракообразные.

Вода озера Ламба соответствует II классу чистоты вод (чистые воды), по степени сапробности принадлежит к олигосапробным (S = 1,48). В составе зоопланктона озера присутствует более 70% видов – индикаторов О- и О-β-мезосапробных вод, из которых доминирующим по численности (850,0 тыс. экз./м³) является *B. longirostris*.

Зоопланктон озера Карьер в феврале включал всего 5 видов ракообразных и коловраток, характеризовался незначительными величинами численности (0,75 тыс. экз./м³) и биомассы (0,07 г/м³). Численно преобладали (58%) круглогодично встречающиеся веслоногие ракообразные (*E. graciloides*, *C. strenuus*). Кладоцеры представлены эвритопными видами *D. longispina*, *B. longirostris*, коловратки – *K. longispina*. Основу биомассы (до 89%) зоопланктона формируют ракообразные (*Eudiaptomus*, *Daphnia*).

В августе планктонная фауна озера выросла до 29 видов, более половины которых – ветвистоусые ракообразные. Она содержит компоненты озерного планктона (*K. longispina*, *A. priodonta*, *Heterocope appendiculata* Sars 1863, *E. gracilis*, *E. graciloides*, *Bosmina* (*E-*

bosmina) coregoni Baird 1857, *D. brachyurum*), а также обитателей литоральной и придонной зоны озер (*L. unguolata*, *P. pediculus*, *Ch. sphaericus*, *A. harpae*, *A. costata*, *M. albidus* и др.). В этом озере значительно богаче состав ракообразных, из которых преобладает как по численности (42%), так и по биомассе (49%) крупный хищный обитатель зарослевого прибрежья *P. pediculus*. Основным элементом фауны веслоногих ракообразных – *E. graciloides* (22% по численности и по биомассе). Из коловраток наибольшего обилия (более 17% от общей численности) достигал *B. urceus* – типичный обитатель мелких водоемов, являющийся β-мезосапробом с высокой степенью сапробности (2,2). Количественные показатели летнего зоопланктона здесь значительно ниже, чем в оз. Четырехверстном (см. табл. 3).

В ноябре видовой состав уменьшился до 6 видов, главным образом за счет ветвистоусых ракообразных. Основу численности (более 68%) зоопланктона создавали копеподы (*E. graciloides*, *E. serrulatus*), биомассы (до 99%) – ветвистоусые (*Daphnia*, *Bosmina*) и веслоногие ракообразные. Из коловраток присутствовала *K. longispina* (22% от общей численности). Численность (1,9 тыс. экз./м³) и биомасса (0,04 г/м³) ракообразных и коловраток в этот период не отличалась высокими величинами.

По степени сапробности вода озера Карьер относится к β-мезосапробным, III классу чистоты, или к умеренно загрязненным водам ($S = 1,58$). Среди видов-индикаторов здесь отмечено больше представителей группы бетамезосапробионтов (*D. cucullata*, *C. sphaericus*, *C. vicinus* Uljanin 1875, *B. urceus*, *D. pulex*), отличающихся высокими значениями степени сапробности (1,75–2,8). Из этой группы видов-индикаторов наиболее массовыми были *B. urceus* (2,1 тыс. экз./м³), *D. pulex* (0,6 тыс. экз./м³).

Исследования зоопланктона озера Карьер ранее проводились в 1987 г. Т. П. Куликовой (устное сообщение). По ее данным, зоопланктон представлен 15 видами ракообразных и коловраток. В течение всего года в составе зоопланктона преобладали коловратки (80–90% от общей численности и биомассы), что является свидетельством повышенного содержания органического загрязнения. Количественные показатели невелики. Зимой (март) и осенью (ноябрь) в поверхностном горизонте центральной части озера численность зоопланктона составляла 0,5–0,9 тыс. экз./м³; биомасса – 0,002–0,003 г/м³. Более высоким уровнем развития зоопланктона (численность 10,0 тыс. экз./м³; биомасса 0,067 г/м³) отличался летний сезон (июль). Состояние воды озера по зоопланктону

соответствовало О-β-мезосапробному уровню (воды удовлетворительной чистоты).

За прошедший период в озере Карьер произошли изменения. Заметно увеличился качественный состав зоопланктона за счет ракообразных, особенно ветвистоусых, которые стали преобладающими по численности и биомассе. Несколько повысился и уровень количественного развития зоопланктона. Оценка качества воды озера по зоопланктону показала, что к настоящему времени санитарное состояние водоема несколько ухудшилось: соответствует β-мезосапробному уровню (умеренно загрязненные воды).

Заключение

В составе зоопланктона исследованных малых озер обнаружен 61 вид ракообразных и коловраток, относящихся к различным экологическим группам (пелагические, литорально-зарослевые, придонные и эврибионты) и широко распространенных в северных водоемах. В зоогеографическом отношении в зоопланктоне водоемов преобладают (до 50%) космополиты. Наибольшим видовым разнообразием зоопланктона отличается озеро Четырехверстное, в котором присутствуют представители всех вышеперечисленных экологических групп. Наблюдаются сезонные изменения в сообществе зоопланктона озер. Наибольшее богатство видового состава и максимальные величины численности и биомассы зоопланктона характерны для летнего периода (август). Основу численности зоопланктона создают эврибионты, обладающие большей способностью приспосабливаться к изменяющимся условиям среды. Максимальные количественные показатели летнего зоопланктона отмечены в озерах Ламба и Четырехверстное. Среди видов-индикаторов, обнаруженных в озерах, преобладает (62% от общего числа видов планктона) группа олигосапробионтов (О и О-β). Группа бетамезосапробионтов (β-О, β, β-α) и альфамезосапробионтов (α) составляет 21%. Процент видов-индикаторов группы бетамезосапробионтов и альфамезосапробионтов от общего числа видов-индикаторов, обнаруженных в каждом из озер, изменялся от 29 (Ламба) до 36 (Карьер). По величине индекса сапробности озера Четырехверстное ($S = 1,42$) и Ламба ($S = 1,45$) соответствуют олигосапробному уровню (II класс чистоты вод), а озеро Карьер ($S = 1,58$) относится к бетамезосапробному (III класс чистоты вод).

Дальнейшие более детальные исследования сообществ зоопланктона озер помогут дополнить список видового состава, выявить сезон-

ную динамику видовой структуры, численности и биомассы зоопланктона, а также решить многие другие вопросы, необходимые для осуществления контроля за экологическим состоянием водоемов.

Выражаю благодарность д. б. н. С. Ф. Комулайнену и к. б. н. И. А. Барышеву за участие в сборе материала для данной статьи и оказанную консультативную помощь. Исследования выполнены в рамках ГЗ, тема № 0221-2014-0004.

Литература

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Белоусова Н. А., Филимонова З. И. Биоценозы болотных водоемов южной части Онежско-Беломорского водораздела // Экология. 1973. № 1. С. 32–35.

Гордеева-Перцева Л. И. *Heterocope borealis* (Fischer) в малых водоемах Карелии // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 6. С. 91–92.

Зыкова Е. Х., Иванова Г. Г. Зоопланктон как индикатор состояния реки Хилок Байкальского бассейна // Известия Самарского НЦ РАН. 2009. Т. 11, № 1 (3). С. 295–300.

Игнатъева Н. В., Сусарева О. М., Кузнецов Д. Д., Надеждина Н. В., Павлова О. А. Экологическое состояние водоемов северного мегаполиса (на примере Санкт-Петербурга) // Тр. межд. конф. «Экологическое состояние континентальных водоемов Арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий». СПб.: Наука, ВВМ, 2005. С. 129–142.

Кашулин Н. А., Денисов Д. Б., Валькова С. А., Вандыш О. И., Терентьев П. М. Современные тенденции изменений пресноводных экосистем Евро-Арктического региона // Тр. Кольского НЦ РАН. Прикладная экология Севера. Апатиты. 2012. Вып. 1. С. 6–53.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л., 1969. 657 с.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. 182 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

Куликова Т. П. 2001. Видовой состав зоопланктона внутренних водоемов Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 133–151.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под. ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2010. 495 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Сластина Ю. Л., Комулайнен С. Ф., Потахин М. С., Клочкова М. А. Структура криофитона в озерах города Петрозаводска // Тр. КарНЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. Петрозаводск, 2011. № 4. С. 138–141.

Старцев Н. С., Коваленко В. Н. Исследование водных ресурсов Карелии. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1989. С. 37–41.

Филимонова З. И. К вопросу о зоопланктоне малых водоемов Карелии // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск, 1970. С. 324–334.

Филимонова З. И. Пресноводные коловратки (Rotatoria) Карелии // Гидробиол. журнал. 1976. Т. XII, № 3. С. 23–28.

Филимонова З. И., Белоусова Н. А. О микрофауне малых болотных водоемов Карелии // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск, 1973. С. 69–84.

Филимонова З. И., Белоусова Н. А. О микрофауне болотных водоемов заповедника «Кивач» // Проблемы заповедного дела. 1988. № 2. С. 178–200.

Филимонова З. И., Кутикова Л. А. К фауне коловраток (Rotatoria) малых водоемов Карелии // Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск, 1975. С. 79–109.

Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. Bd. 96. 18. 1955. 604 S.

Sladěček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. f. Hydrobiol. Ergebnisse der Limnologie. Bd. 7. 1973. 218 S.

Поступила в редакцию 02.12.2013

References

Andronikova I. N. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [Zooplankton structural-functional organisation in lake ecosystems of different trophic types]. St. Petersburg.: Nauka, 1996. 189 s.

Belousova N. A., Filimonova Z. I. Biotsenozy bolotnykh vodoemov yuzhnoi chasti Onezhsko-Belomorskogo vodorazdela [Biocenoses of wetland basins in the south part of the Onega-White Sea watershed]. *Ekologiya*. 1973. № 1. S. 32–35.

Filimonova Z. I. K voprosu o zooplanktone malykh vodoemov Karelii [On zooplankton of small water bodies in Karelia]. *Vodnye resursy Karelii i puti ikh ispol'zovaniya* [Water resources of Karelia and their use]. Petrozavodsk, 1970. S. 324–334.

Filimonova Z. I. Presnovodnye kolovratki (Rotatoria) Karelii [Freshwater Rotatoria of Karelia]. *Gidrobiol. Zhurnal*. 1976. T. XII, № 3. S. 23–28.

Filimonova Z. I., Belousova N. A. O mikrofaune malykh bolotnykh vodoemov Karelii [On microfauna of

small wetland water bodies in Karelia]. *Voprosy kompleksnogo izucheniya bolot [Problems of integrated studies of mires]*. Petrozavodsk, 1973. S. 69–84.

Filimonova Z. I., Belousova N. A. O mikrofaune bolotnykh vodoemov zapovednika «Kivach» [On microfauna of wetland water bodies in the Kivach nature reserve]. *Problemy zapovednogo dela [Problems of reserve management and studies]*. 1988. № 2. S. 178–200.

Filimonova Z. I., Kutikova L. A. K faune kolovratok (Rotatoria) malykh vodoemov Karelii [On Rotatoria fauna in small water bodies in Karelia]. *Vodnye resursy Karelii i ikh ispol'zovanie [Water resources of Karelia and their use]*. Petrozavodsk, 1975. S. 79–109.

Gordeeva-Pertseva L. I. Heterocope borealis (Fischer) v malykh vodoemakh Karelii [Heterocope borealis (Fischer) in small water bodies in Karelia]. *Gidrobiol. zhurn.* 1969. T. 5, № 6. S. 91–92.

Ignat'eva N. V., Susareva O. M., Kuznetsov D. D., Nadezhdina N. V., Pavlova O. A. Ekologicheskoe sostoyanie vodoemov severnogo megapolisa (na primere Sankt-Peterburga) [Ecological state of water bodies of the northern megalopolis (by the example of Saint Petersburg)]. Tr. mezhd. konf. «Ekologicheskoe sostoyanie kontinental'nykh vodoemov Arkticheskoi zony v svyazi s promyshlennym osvoeniem severnykh territorii». [Proceedings of the international conference «Ecological state of continental water bodies in the Arctic zone due to industrial development of the northern territories»] St. Petersburg: Nauka, VVM, 2005. S. 129–142.

Kashulin N. A., Denisov D. B., Val'kova S. A., Vandysh O. I., Terent'ev P. M. Sovremennye tendentsii izmenenii presnovodnykh ekosistem Euro-Arkticheskogo regiona [Current alteration trends in freshwater ecosystems of the Euro-Arctic region]. Tr. Kol'skogo NTs RAN. Prikladnaya ekologiya Severa [Proceedings of Kola Research Centre of RAS. Applied ecology of the North]. Apatity, 2012. Vyp. 1. S. 6–53.

Kiselev I. A. Plankton morei i kontinental'nykh vodoemov [Plankton in the seas and inland water bodies]. T. 1. Leningrad, 1969. 657 s.

Komulainen S. F. Ekologiya fitoperifitona malykh rek Vostochnoi Fennoskandii [Phytoplankton ecology in small rivers of the east Fennoscandia]. Petrozavodsk: Karel'skii NTs RAN, 2004. 182 s.

Krylov A. V. Zooplankton ravninnykh malykh rek [Zooplankton in small lowland rivers]. Moscow: Nauka, 2005. 263 s.

Kulikova T. P. 2001. Vidovoi sostav zooplanktona na vnutrennikh vodoemov Karelii [Zooplankton species composition in inland water bodies of Karelia]. Tr. Karel'skogo NTs RAN [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS]. Seriya B. Biogeografiya Karelii. Petrozavodsk, 2001. Vyp. 2. S. 133–151.

Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii [Zooplankton and zoobenthos indicator in freshwater bodies in the European part of Russia]. T. 1. Zooplankton. Pod. red. V. R. Alekseeva, S. Ya. Tsaloikhina. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK. 2010. 495 s.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii [Guidance on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983. 239 s.

Slastina Yu. L., Komulainen S. F., Potakhin M. S., Klochkova M. A. Struktura kriofitona v ozerakh goroda Petrozavodsk [Cryophytone structure in lakes of Petrozavodsk city]. Tr. KarNTs RAN [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS]. Vodnye problemy Severa i puti ikh resheniya. Petrozavodsk, 2011. № 4. S. 138–141.

Startsev N. S., Kovalenko V. N. Issledovanie vodnykh resursov Karelii. Operativno-informatsionnye materialy [Survey of water resources in Karelia. Practical and informational materials]. Petrozavodsk: Karel'skii filial AN SSSR. 1989. S. 37–41.

Zykova E. Kh., Ivanova G. G. Zooplankton kak indikator sostoyaniya reki Khilok Baikalskogo basseina [Zooplankton as an indicator of the water state in the Khilok river of Baikal Lake basin]. Izvestiya Samarskogo NTs RAN [Proceedings of Samara Research Centre of RAS]. 2009. T. 11, № 1 (3). S. 295–300.

Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas- und Wasserfach. Bd. 96. 18. 1955. 604 S.

Sladčák V. System of water quality from the biological point of view. Arch. f. Hydrobiol. Ergebnisse der Limnologie. Bd. 7. 1973. 218 S.

Received December 02, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Круглова Александра Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kruglovaan45@mail.ru
тел.: (8142) 561679

CONTRIBUTOR:

Kruglova, Alexandra

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: kruglovaan45@mail.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 504.5:631.4

ОЦЕНКА ЗАГРЯЗНЕНИЯ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ ПОЧВ РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ ЗЕМЛЕПОЛЬЗОВАНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА ПЕТРОЗАВОДСКА

С. Г. Новиков

Институт леса Карельского научного центра РАН

В ходе проведенных исследований на территории города Петрозаводска выделены основные категории землепользования. Определено содержание тяжелых металлов (Pb, Cr, Cu, Co, Ni, Mn, Zn) в почвенных образцах, отобранных на землях различного пользования. Из спектра изученных поллютантов выделен основной загрязнитель. Дана характеристика среднего содержания тяжелых металлов в почвах Петрозаводска. Определен уровень и дана экологическая оценка загрязнения городских почв по комплексному показателю суммарного загрязнения Zc.

Ключевые слова: городские почвы, тяжелые металлы, валовое содержание, уровень загрязнения.

S. G. Novikov. ASSESSMENT OF HEAVY METAL CONTAMINATION IN SOILS OF DIFFERENT LAND USE TYPES IN PETROZAVODSK

The main types of urban land use within the city of Petrozavodsk were identified in the present study. The concentrations of heavy metals (Pb, Cr, Cu, Co, Ni, Mn, Zn) were determined in the soil samples collected from different land use types. The main pollutant among the studied ones was distinguished. The average values of heavy metal content in the soils of Petrozavodsk were calculated. Pollution level and environmental impact were evaluated by the integrated pollution index Zc.

Keywords: urban soils, heavy metals, total concentration, level of pollution.

Введение

В условиях урбанизации почвы находятся под воздействием антропогенного пресса, в результате чего они подвержены риску загрязнения, прежде всего – тяжелыми металлами.

Многие тяжелые металлы необходимы для живых организмов, так как активно участвуют в биохимических процессах, однако при избыточном накоплении в почве проявляют свои токсические свойства. Такая опасность всегда

существует на урбанизированной территории, где развита промышленность и высока интенсивность автомобильного движения. В связи с этим необходима организация контроля за поступлением тяжелых металлов в окружающую среду и содержанием их в почве. В настоящее время достаточно подробно изучены процессы накопления, трансформации и динамики соединений тяжелых металлов в естественных почвах Карелии [Федорец и др., 2008].

Цель наших исследований – оценка уровня загрязнения тяжелыми металлами (Pb, Cr, Cu,

Co, Ni, Mn, Zn) почв различных категорий землепользования на территории г. Петрозаводска.

Для достижения данной цели решались следующие задачи:

- выделить основные категории землепользования на территории города;
- установить средние показатели содержания тяжелых металлов в почвах г. Петрозаводска;
- дать характеристику распределения тяжелых металлов на территории города;
- оценить экологическое состояние почв г. Петрозаводска по комплексному показателю суммарного загрязнения Zc.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись антропогенно измененные почвы города Петрозаводска, а также почвы пригородных лесов. На изучаемой территории отобрали 96 смешанных почвенных проб. Для наиболее репрезентативного отбора образцов на карту города нанесли сетку с размером ячеек 1 км², которая служила лишь ориентировочными границами, чтобы с 1 км² был отобран как минимум один почвенный образец. Отбор почвенных проб осуществлялся из верхнего десятисантиметрового слоя с площадок 10×10 м, по «конверту», т. е. каждая проба состояла из почвы, отобранной по углам и в центре. Непосредственно выбор мест опробования проводился при выполнении полевых работ с учетом рекомендаций [Стурман, 2003], а именно:

- характерные точки в замкнутых и полузамкнутых пространствах дворов, в скверах и на газонах;
- места с наиболее высокой вероятностью нахождения опасных веществ: несанкционированные свалки, места расположения опасных объектов, в том числе в прошлом;
- места наиболее вероятного поступления токсикантов из почв в организм человека, т. е. игровые площадки в детских дошкольных учреждениях и во дворах, спортплощадки и школьные стадионы, рекреационные зоны.

Каждая пробная площадка имела координаты, установленные при помощи GPS. Валовое содержание тяжелых металлов (Pb, Cr, Cu, Co, Ni, Mn, Zn) определяли в ЦКП «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН методом атомно-абсорбционной спектроскопии (спектрофотометр AA-7000, «Shimadzu», Япония).

Для составления тематических карт пространственного распределения тяжелых металлов в почве и по показателю суммарного

загрязнения Zc проводили интерполяцию полученных данных при помощи программного пакета ArcGIS ArcMap методом кригинга (Kriging). Это улучшенный геостатистический метод, который позволяет строить предполагаемую поверхность из набора точек с z-значениями. Существует несколько разновидностей выбранного метода, в данном случае использовали ординарный кригинг.

Для статистической обработки данных применяли программный пакет Statistica 6.

Расчет комплексного показателя суммарного загрязнения Zc производили с учетом среднего геометрического коэффициентов концентрации и коэффициентов токсичности тяжелых металлов [Водяницкий, 2010]:

$$Zc = n \times [(Kk_1 \times Kt_1)(Kk_2 \times Kt_2) \times \dots (Kk_n \times Kt_n)]^{1/n} - (n - 1),$$

где Kk_n – коэффициент концентрации поллютанта, Kt_n – коэффициент токсичности поллютанта.

Коэффициент концентрации поллютанта Kk рассчитывали по формуле:

$$Kk_i = C_i / C_{иф},$$

где C_i – фактическое содержание поллютанта, $C_{иф}$ – фоновое содержание поллютанта.

Важно отметить, что при расчете показателя Zc учитывались только коэффициенты концентрации > 1, так как учет элементов со значением $Kk_i < 1$ противоречит понятию загрязнения [Выборов и др., 2004].

Значения коэффициентов токсичности элементов представлены в таблице 1 [Водяницкий, 2008].

Таблица 1. Классы опасности тяжелых металлов и металлоидов и коэффициенты токсичности Kt

Класс опасности	Kt	Химические элементы
1	1,5	Pb, Zn, Ni, Cr, As, Cd, Hg, Se
2	1,0	Co, Cu, Mo, B, Sb
3	0,5	Mn, Ba, W, V, Sr

Для сравнения загрязнения урбанизированной территории с естественными почвами в качестве регионального фонового показателя использовали среднее содержание тяжелых металлов в минеральных подподстилочных горизонтах почв Карелии [Федорец и др., 2008]. Кроме того, приведены уровни предельно допустимых концентраций (ПДК) валового содержания тяжелых металлов в почве [Рэуце, Кырста, 1986; Гигиенические нормативы..., 2006].

Результаты и обсуждение

В ходе исследования на территории города Петрозаводска выделены следующие катего-

Таблица 2. Описательная статистика по содержанию тяжелых металлов в почвах города Петрозаводска (n = 96 смешанных почвенных проб)

Элемент (ПДК для почв, мг/кг)	Среднее арифмети- ческое	Среднее геометри- ческое	Медиана	Мин. значение	Макс. значение	Нижний квартиль	Верхний квартиль	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка	Коэффициент вариации, %
Pb (32)	35,3	23,0	19,9	2,5	441,8	14,8	28,9	54,1	5,5	153
Cu (100)	35,4	29,1	29,2	8,0	186,7	19,2	44,9	25,9	2,6	73
Zn (300)	69,8	63,5	69,8	18,6	136,4	48,8	88,7	28,7	2,9	41
Ni (50)	25,9	23,1	22,8	5,4	122,2	18,4	30,5	14,6	1,5	56
Co (50)	10,6	9,8	9,8	3,9	32,9	7,5	12,7	4,6	0,5	43
Cr (100)	29,9	27,4	29,3	7,2	79,0	21,2	36,1	12,5	1,3	42
Mn (1500)	819,4	721,6	718,8	268,9	4349,6	521,6	918,8	521,0	53,2	64

рии землепользования в соответствии с рекомендациями [Почва..., 1997]:

- земли городской и сельской застройки – жилая часть (внутридворовые пространства, скверы, детские сады, школы и т. д.);
- земли общего пользования – промышленная зона (заводы, автохозяйства, ТЭЦ, склады, АЗС, крупные автодороги, аэропорты, железные дороги и т. д.);
- земли природно-рекреационной зоны (городские леса, лесопарки, парки, бульвары, скверы и т. д.);
- земли резерва (пустыри, свалки, карьеры).

Данные по содержанию тяжелых металлов не подчиняются закону нормального распределения, в связи с чем среднее арифметическое сильно зависит от небольшого числа образцов с максимально высокими значениями. В таких случаях более надежным и правильным будет использование среднего геометрического для оценки содержания элементов в почве [Shacklette, Boerngen, 1984; Kabala et al., 2009].

Описательная статистика по содержанию тяжелых металлов представлена в таблице 2. Важно отметить, что коэффициент корреляции по содержанию всех исследуемых тяжелых металлов > 33 %; это говорит о крайней неоднородности распределения элементов по территории города.

Среднее содержание **свинца** в почвах города составляет 35,3 мг/кг, что незначительно превышает ПДК (32 мг/кг) для почв, но в два раза выше регионального фона, составляющего 15,5 мг/кг [Федорец и др., 2008]. Рассчитанное нами среднее геометрическое значение содержания свинца в почвах Петрозаводска составляет 23 мг/кг, что близко к региональному фоновому показателю и значительно ниже ПДК. В 22 % от общего числа смешанных почвенных проб показатель содержания свинца в почве превышает ПДК. Проведенные исследования показали, что наиболее высокое загрязнение почв свинцом выявлено на землях категории общего пользования (до 170,3 мг/кг) и городской застройки (до 441,8 мг/кг), прилегающих к промышленным предприятиям, крупным автодорогам и автогаражам. Наименьшие показатели характерны для почв земель резерва (до 22,3 мг/кг) ввиду удаленности от центральных районов города. Также невысокие значения характерны для земель природно-рекреационной зоны, особенно для пробных площадей, расположенных в пригородных лесах. Здесь содержание свинца превысило ПДК (32 мг/кг) лишь в одном почвенном образце, отобранном на территории небольшой несанкционированной свалки (53,8 мг/кг). Важно отметить, что

высокие показатели отмечены в зеленой зоне центральной части города (102 мг/кг) и искусственно созданном парке «Ямка» (202,8 мг/кг). Для содержания свинца в почвах города получен наиболее высокий коэффициент вариации – 153 %, что говорит о самом большом разбросе данных и наличии отдельных точек с экстремально высокими показателями по отношению ко всему набору данных.

Содержание **цинка** в городских почвах несколько завышено по отношению к региональному фону (37,2 мг/кг), среднее значение – 69,9 мг/кг, но не превышает ПДК (300 мг/кг). Среднее геометрическое значение – 63,5 мг/кг. Прослеживается небольшое накопление цинка на урбанизированной территории и снижение его концентрации при удалении от центральных районов. Максимальное значение – 136,5 мг/кг, отмечено на землях городской застройки во дворах жилых домов, минимальное значение – 18,6 мг/кг, зафиксировано в пригородных лесах вблизи коттеджных новостроек. В целом почвы города не загрязнены цинком.

В почвах центральной и южной частей города, включая пригородные леса, а также промышленных зон города проявляется тенденция к накоплению **никеля**. Среднее значение его концентрации в почвах города – 25,9 мг/кг и находится в пределах регионального фона 27,5 мг/кг. Среднее геометрическое – 23,1 мг/кг, что также ниже уровня фона. Содержание данного элемента в почвах большей части смешанных проб (75 %) ниже уровня ПДК (50 мг/кг) независимо от категории землепользования. Значения, превышающие ПДК, зафиксированы на землях общего пользования (до 122,2 мг/кг), а также в одном образце, отобранном на территории пригородных лесов в районе несанкционированной свалки бытового мусора – 53,6 мг/кг. На землях категории городской, сельской застройки и землях резерва не зафиксировано значений выше ПДК (50 мг/кг).

Содержание **хрома** в почвах города Петрозаводска варьирует от 7,2 до 79 мг/кг, что не превышает уровень ПДК (100 мг/кг). Среднее значение содержания хрома в почвах города – 29,9 мг/кг, в три раза меньше ПДК. Среднее геометрическое – 27,4 мг/кг. Оба показателя ниже регионального фонового значения 47,3 мг/кг. Повышенные показатели относительно регионального фона отмечены в небольшом количестве образцов (< 25 %), отобранных на землях категории общего пользования, городской застройки и природно-рекреационной зоны. В целом можно сделать вывод, что почвы Петрозаводска не загрязнены хромом.

В почвах вблизи промышленных объектов выявлена тенденция к накоплению **меди**. Превышение ПДК (100 мг/кг) зафиксировано в двух смешанных пробах на землях категории общего пользования (186,7 мг/кг). Также следует отметить повышенные показатели по отношению ко всему набору данных в зеленой зоне на территории несанкционированной свалки бытового мусора – 81,9 мг/кг и на территории парка «Ямка» – 85,5 мг/кг. На землях городской застройки концентрация меди не превышает 75 мг/кг. Среднее содержание ее в почвах города Петрозаводска составляет 35,4 мг/кг, что в два раза выше регионального фонового значения 18,5 мг/кг. Среднее геометрическое для концентрации меди в почвах города – 29,1 мг/кг, что также превышает значение фона.

Концентрация **кобальта** в почвах г. Петрозаводска невысока, значения варьируют от 3,9 до 32,9 мг/кг при уровне ПДК 50 мг/кг. Максимальный показатель отмечен на территории несанкционированной свалки в зеленой зоне города между районами Пески и Соломенное – 32,9 мг/кг. Стоит заметить, что кобальт является необходимым элементом для всех живых организмов и чаще в условиях Карелии проявляется его недостаток, чем избыток [Тойкка и др., 1973]. В почве отмечается дефицит кобальта при его содержании менее 5 мг/кг [Федорец и др., 2008]. На территории Петрозаводска выявлен недостаток кобальта на пяти пробных площадях (по одной для каждой категории землепользования). Среднее значение концентрации кобальта в почвах города – 10,6 мг/кг, что близко к региональному фоновому содержанию 11,6 мг/кг. Среднее геометрическое значение – 9,8 мг/кг. Почвы города Петрозаводска не загрязнены кобальтом, в отдельных случаях отмечается его недостаток.

Среднее содержание **марганца** в почвах города составляет 819,4 мг/кг, что в три раза превышает региональный фоновый показатель (282 мг/кг), но находится в пределах ПДК (1500 мг/кг). Среднее геометрическое для концентрации марганца в почвах города – 721,6 мг/кг. Содержание марганца превышает ПДК (1500 мг/кг) в четырех смешанных пробах, отобранных на землях природно-рекреационной зоны (до 4349,6 мг/кг). На территории городской застройки повышенное значение отмечено лишь в одном образце на территории детского сада № 64 – 1815 мг/кг. Повышенное содержание марганца на землях природно-рекреационной зоны связано с тем, что данный элемент является биофильным, принимает участие в окислительно-восстановительных

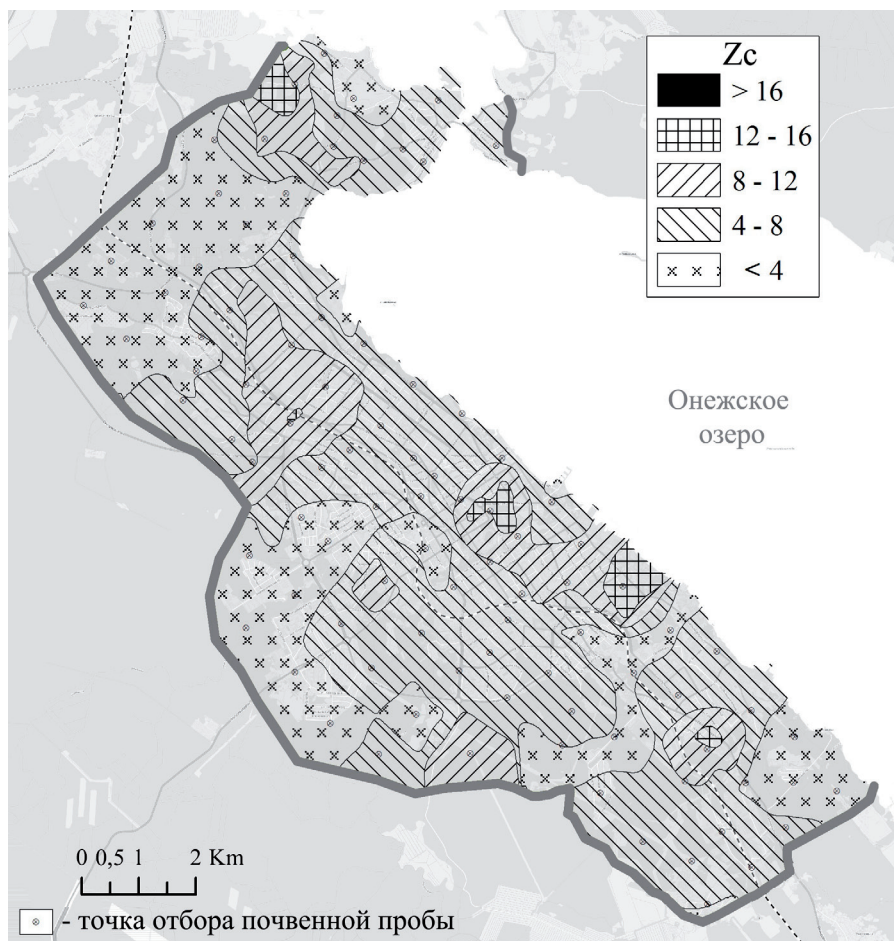


Рис. 1. Картограмма загрязнения почв г. Петрозаводска тяжелыми металлами по показателю Zc

процессах, фотосинтезе, дыхании, углеводном и белковом обмене [Федорец и др., 2008; Yoardar et al., 1991]. В связи с этим происходит его накопление в поверхностных горизонтах, в частности в лесной подстилке, состоящей из растительного опада. Высокие уровни содержания марганца проявляются на территории города локально, что не опасно, так как данный элемент не является токсичным загрязнителем.

На заключительном этапе исследования проведена комплексная оценка загрязнения почв города Петрозаводска тяжелыми металлами (Pb, Cr, Cu, Co, Ni, Mn, Zn). Для каждой пробной площади рассчитан комплексный показатель суммарного загрязнения Zc и по полученным данным построена картограмма (рис. 1). На территории города максимальное значение Zc – 19,4. Согласно существующим нормативам [Гигиеническая оценка..., 1999] при величине суммарного показателя Zc менее 16 почва относится к допустимой категории загрязнения, 16–32 – к умеренно опасной категории загрязнения. В нашем случае превышение порога допустимой категории загрязнения отмечено лишь в од-

ном почвенном образце, поэтому при составлении шкалы для картограммы в качестве верхней границы выбрано значение 16 и использован равномерный шаг – < 4, 4–8, 8–12, 12–16 и > 16.

Пробная площадь с показателем Zc = 19,4 (умеренно опасная категория загрязнения) заложена в городском парке «Ямка». Этот парк (ранее парк Онежского тракторного завода) находится в естественном понижении рельефа между проспектом Карла Маркса и рекой Лососинкой. На берегу реки находится Онежский тракторный завод, функционировавший до 2010 г. Профильная деятельность завода менялась неоднократно: в конце XVIII века здесь располагался Александровский пушечно-литейный завод, который использовал под свалку шлаков площадку, где в настоящее время обустроен парк [Ициксон, Ланратова, 2009].

В остальных случаях комплексный показатель суммарного загрязнения (Zc) находится на уровне допустимой категории загрязнения почв. На диаграмме размаха данных (рис. 2) показано распределение показателя Zc в зависимости от категории землепользования. Медиана по показателю Zc для каждой категории на-

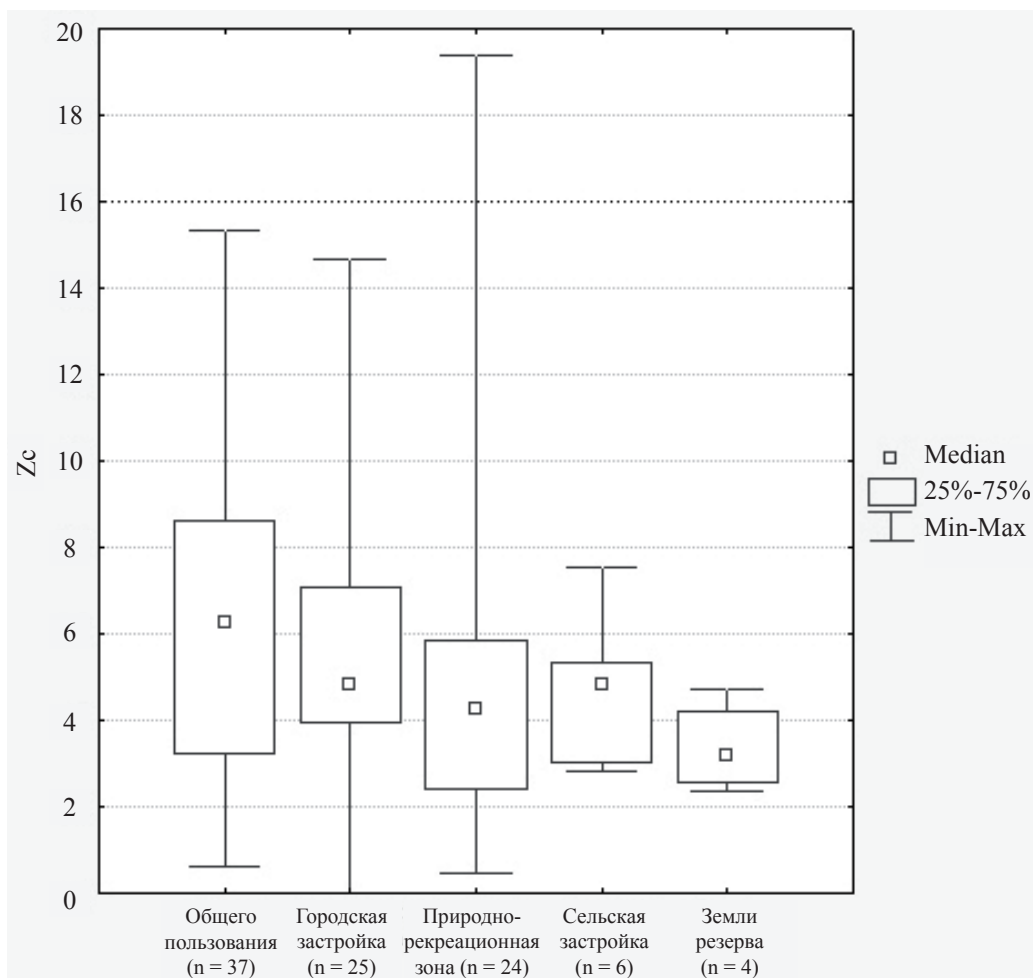


Рис. 2. Диаграмма размаха данных по показателю Z_c на землях различной категории пользования

ходится в пределах от 3 до 7. Среднее значение для территории города Петрозаводска – 5,5.

Ранее проводилось изучение содержания тяжелых металлов в почвах центральных районов г. Петрозаводска [Федорец, Медведева, 2005]. По полученным данным, приоритетным загрязнителем городских почв является свинец, что подтверждает наше исследование. В настоящее время Петрозаводск не входит в число крупных промышленных центров, в связи с этим в городе выявлен невысокий уровень загрязнения почв тяжелыми металлами. Для сравнения: на территории Санкт-Петербурга, самого крупного мегаполиса на Северо-Западе России, по данным сотрудников ФГУ ГП «Уран-гео», отмечены показатели Z_c до 7910 [Сорокин и др., 2012], многократно превышающие максимальное значение, полученное на территории г. Петрозаводска (19,41).

Выводы

На территории г. Петрозаводска выделено пять основных категорий землепользования:

общего пользования, городской и сельской застройки, природно-рекреационная зона и земли резерва. Среди тяжелых металлов, содержание которых определено в почвах города, свинец является основным загрязнителем. Наиболее высокие концентрации данного элемента, в несколько раз превышающие ПДК, отмечены вблизи промышленных объектов, крупных автодорог и автогаражей.

Прослеживается тенденция к накоплению тяжелых металлов на землях общего пользования и городской застройки, а также природно-рекреационной зоны (в частности, марганца). Наименьшее накопление в почвах характерно для кобальта, в некоторых случаях выявлен его недостаток (< 5 мг/кг).

Для оценки среднего содержания тяжелых металлов в городских почвах целесообразно использовать средние геометрические значения, т. к. на урбанизированной территории, как правило, наблюдается высокий разброс показателей, данные не подчиняются закону нормального распределения. В целом средние геометрические значения содержания тяжелых

металлов в почвах города Петрозаводска находятся в пределах ПДК.

Уровень загрязнения почв г. Петрозаводска тяжелыми металлами (Pb, Cr, Cu, Co, Ni, Mn, Zn) по комплексному показателю суммарного загрязнения Zс составляет 5,5 и может быть отнесен к допустимой категории загрязнения. Стоит отметить высокий уровень загрязнения почв тяжелыми металлами на территории городского парка «Ямка» (ранее парк Онежского тракторного завода), где Zс = 19,41 (> 16), что соответствует умеренно опасной категории.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам аналитической лаборатории и лаборатории лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН за консультации и помощь в проведении полевых и камеральных работ.

Литература

Водяницкий Ю. Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. М.: ГНУ Почвенный институт им. В. В. Докучаева РАСХН, 2008. 86 с.

Водяницкий Ю. Н. Формулы оценки суммарного загрязнения почв тяжелыми металлами и металлоидами // Почвоведение. 2010. № 10. С. 1276–1280.

Выборов С. Г., Павелко А. И., Щукин В. Н., Янковская Э. В. Оценка степени опасности загрязнения почв по комплексному показателю нарушенного геохимического поля // Современные проблемы загрязнения почв: межд. научная конф. М., 2004. С. 195–197.

Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест: методические указания. М.: ФЦ ГСЭН Минздрава России, 1999. 38 с.

Гигиенические нормативы: Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. 2.1.7.2041–06. М., 2006.

References

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Solodovnikov A. N., Morozov A. K. Pochvy Karelii: geokhimicheskii atlas [Soils of Karelia: geochemical atlas]. Otv. red. V. I. Kru-tov. In-t lesa KarNTs RAN. Moscow: Nauka, 2008. 47 s.

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Ekologo-mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv goroda Petrozavodsk [Ecological and microbiological assessment of soil state in the city of Petrozavodsk]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2005. 96 s.

Gigienicheskaya otsenka kachestva pochvy naselen-nykh mest: Metodicheskie ukazaniya [Sanitary assess-ment of soil quality in residential areas: Methodological guidelines]. Moscow: FTs GSEN Minzdrava Rossii, 1999. 38 s.

Gigienicheskie normativy: Predel'no dopustimye kontsentratsii (PDK) khimicheskikh veshchestv v pochve [Sanitary standards: Maximum permissible concentra-tion (MPC) of chemical substances in soil]. 2.1.7.2041–06. Moscow, 2006.

Ицксон Е. Е., Лантратова А. С. Парк Онежского тракторного завода в г. Петрозаводске // Карелия: энциклопедия: в 3 т. / Под ред. А. Ф. Титова. Петро-заводск: ИД ПетроПресс, 2009. Т. 2. 346 с.

Почва, город, экология / Под общ. ред. Г. В. Доб-ровольского. М.: Фонд «За экономическую грамот-ность», 1997. 320 с.

Рэуце К., Кырстя С. Борьба с загрязнением поч-вы. М.: Агропромиздат, 1986. 221 с.

Сорокин Н. Д., Королева Е. Б., Лосева Е. В., Осинцева Н. В. Пособие по вопросам изучения загрязненных земель и их санации. СПб., 2012. 119 с.

Стурман В. И. Экологическое картографирова-ние: Учебное пособие. М.: Аспект Пресс, 2003. 251 с.

Тойкка М. А., Перевозчикова Е. М., Левкина Т. И., Заварзин А. М., Михкиев А. И., Изергина М. М. Мик-роэлементы в Карелии. Л.: Наука. 1973. 284 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический ат-лас / Оtv. ред. В. И. Крутов. Ин-т леса КарНЦ РАН. М.: Наука, 2008. 47 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микро-биологическая оценка состояния почв города Петро-заводска. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 96 с.

Kabala C., Chodak T., Szerszen L., Karczewska A., Szopka K., Fraczak U. Factors influencing the con-centration of heavy metals in soils of allotment gardens in the city of wroclaw, Poland // Fresenius Environmental Bulletin. 2009. Vol. 18, No 7. P. 1118–1124.

Shacklette H. T., Boerngen J. G. Element concen-trations in soils and other surficial materials of the con-terminous United States: U. S. Geological Paper 1270, 1984. 105 p.

Yoardar, M. Shama Yoardar, A. Sharma. Manganese in cell metabolism of higher plants // The Botanical Re-view. 1991. Vol. 57, No 2. P. 117–149.

Поступила в редакцию 13.09.2013

Itsikson E. E., Lantratova A. S. Park onezhskogo traktornogo zavoda v g. Petrozavodsk [The park of the Onego Tractor Plant in the city of Petrozavodsk]. Kareliya: entsiklopediya [Karelia: encyclopedia]: v 3 t. Pod red. A. F. Titova. Petrozavodsk: ID PetroPress, 2009. T. 2. 346 s.

Pochva, gorod, ekologiya [Soil, city, ecology]. Pod red. G. V. Dobrovol'skogo. Moscow: Fond «Za economi-cheskuyu gramotnost'», 1997. 320 s.

Reutse K., Kyrstya S. Bor'ba s zagryazneniem pochvy [Prevention of soil pollution]. Moscow: Agropromiz-dat, 1986. 221 s.

Sorokin N. D., Koroleva E. B., Loseva E. V., Osintse-va N. V. Posobie po voprosam izucheniya zagryaznennykh zemel' i ikh sanatsii [Handbook of soil contamination and remediation]. St. Petersburg, 2012. 119 s.

Sturman V. I. Ekologicheskoe kartografirovanie [Eco-logical mapping: textbook]: Uchebnoe posobie. Mos-cow: Aспект Press, 2003. 251 s.

Toikka M. A., Perevozchikova E. M., Levkina T. I., Zavarzin A. M., Mikhkiev A. I., Izergina M. M. Mikroelementy v Karelii [Microelements in Karelia]. Leningrad: Nauka, 1973. 284 s.

Vodyanitskii Yu. N. Tyzhelye metally i metalloidy v pochvakh [Heavy metals and metalloids in soil]. Moscow: GNU Pochvennyi institut im. V. V. Dokuchaeva RASKhN, 2008. 86 s.

Vodyanitskii Yu. N. Formuly otsenki summarnogo zagryazneniya pochv tyzhelyimi metallami i metalloidami [Equations for assessing total contamination of soils with heavy metals and metalloids]. *Pochvovedenie*. 2010. № 10. S. 1276–1280.

Vyborov S. G., Pavelko A. I., Shchukin V. N., Yanovskaya E. V. Otsenka stepeni opasnosti zagryazneniya pochv po kompleksnomu pokazatelyu narushennogo geokhimicheskogo polya [Assessment of soil contamination hazard based on composite disturbance

index of geochemical field]. *Sovremennye problemy zagryazneniya pochv* [Modern problems of soil pollution]. Mezhd. nauchnaya konf. Moscow, 2004. S. 195–197.

Kabala C., Chodak T., Szerszen L., Karczewska A., Szopka K., Fraczkak U. Factors influencing the concentration of heavy metals in soils of allotment gardens in the city of wroclaw, Poland. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2009. Vol. 18, No 7. P. 1118–1124.

Shacklette H. T., Boerngen J. G. Element concentrations in soils and other surficial materials of the conterminous United States: U. S. Geological Paper 1270, 1984. 105 p.

Yoardar M. Shama Yoardar A. Sharma. Manganese in cell metabolism of higher plants. *The Botanical Review*. 1991. Vol. 57, No 2. P. 117–149.

Received September 13, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Новиков Сергей Геннадьевич

младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия
Россия, 185910
e-mail: novikovsergey.nsg@gmail.com
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTOR:

Novikov, Sergey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: novikovsergey.nsg@gmail.com
tel.: (8142) 768160

УДК 581.45:582.091:504.5 (470.22)

АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ И ТКАНЯХ БЕРЕЗЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Т. Ю. Кузнецова¹, Л. В. Ветчинникова¹, А. Ф. Титов²

¹ Институт леса Карельского научного центра РАН

² Институт биологии Карельского научного центра РАН

Сравнительное изучение березы повислой (*Betula pendula* Roth) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), произрастающих в условно чистом природном местообитании (территория заповедника «Кивач») и на городских территориях (г. Петрозаводск, г. Кондопога), показало существенные различия по содержанию в их органах и тканях тяжелых металлов (Cd, Pb, Cu, Zn, Ni, Fe, Mn) в зависимости от условий произрастания. В частности, в почках, листьях и особенно в многолетних укороченных побегах (брахибластах) растений, находящихся в городских условиях, отмечено повышенное содержание большинства изученных тяжелых металлов, а концентрации кадмия и свинца (в некоторых случаях также никеля и цинка) не только превышали фоновые для растений значения, но даже приближались к нижнему уровню их предельно допустимых концентраций.

Ключевые слова: тяжелые металлы, береза повислая, береза пушистая, ауксбласты, брахибласты, листья, многолетние удлиненные побеги, почки.

T. Yu. Kuznetsova, L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. HEAVY METALS ACCUMULATION IN VARIOUS ORGANS AND TISSUES OF BIRCH TREES DEPENDING ON GROWTH CONDITIONS

A comparative study of birches (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.), growing in relatively clean natural habitats (e. g. «Kivatch» forest reserve) and urban areas (e. g. cities of Petrozavodsk and Kondopoga), indicated significant differences in the content of some heavy metals (Cd, Pb, Cu, Zn, Ni, Fe, Mn) in organs and tissues depending on their growth conditions. Particularly, elevated levels of heavy metals were revealed in the buds, leaves and especially in short shoots (brachyblasts) of the plants growing in an urban environment. Notably, cadmium and lead concentration (in some cases, nickel and zinc) not only exceeded the background values, but also came close to the lower level of their limit values.

Keywords: heavy metals, *Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh., auxiblasts, brachyblasts, leaves, perennial elongated shoots, buds.

Введение

Среди многочисленных загрязнителей окружающей среды техногенного происхождения наиболее распространенными и токсичными являются тяжелые металлы. Поэтому их действие на животные и растительные объекты многие годы активно изучается. Однако в условиях Севера работы, посвященные вопросам распространения и аккумуляции тяжелых металлов в окружающей среде, получили свое развитие лишь в последние десятилетия. В частности, такого рода исследования были проведены рядом авторов на Кольском полуострове [Ярмишко, 1997; Черненко, 2002; Сухарева, 2004; Никонов и др., 2004; Кизеев, 2006; Жиров и др., 2007; Кашулина, Салтан, 2008; Костюк, 2009]. В Карелии основное внимание исследователей оказалось сосредоточенным на изучении влияния тяжелых металлов на травянистые [Титов и др., 2007; Лайдинен и др., 2011; Батова и др., 2012; Казнина и др., 2012, 2013] и хвойные [Кайбияйнен и др., 1995; Фуксман, 2002; Теребова, 2002; Галибина, 2003 и др.] виды растений. При этом Карелия в целом считается экологически чистым регионом [Федорец, 2001], хотя в отдельных городах и районах республики зафиксировано достаточно сильное загрязнение почв и напочвенного покрова тяжелыми металлами [Морозова и др., 2004; Федорец, Медведева, 2005; Федорец и др., 2008]. Основными источниками загрязнения обычно являются автотранспорт и промышленные предприятия [Гос. доклад..., 2013], но нельзя исключать и фолиарное поступление тяжелых металлов в древесные растения [Никитенко, 2007].

Исходя из этого, нами проведено сравнительное изучение аккумуляции тяжелых металлов растениями березы повислой и березы пушистой, которые являются аборигенными представителями лесных сообществ Восточной Фенноскандии и достаточно часто используются для озеленения северных городов.

Материалы и методы

Объектами исследования явились береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), произрастающие в городских условиях и на условно чистой территории. Материалом для анализа служили почки, листья, однолетние удлиненные побеги текущего года (ауксисласты), многолетние укороченные побеги (брахибласты), многолетние удлиненные побеги (не старше 2–3 лет).

Сбор образцов проводили на территории г. Петрозаводска (61°78' с. ш., 34°35' в. д.)

и г. Кондопоги (62°20' с. ш., 34°26' в. д.). В качестве условно чистого участка (контроль) принята территория, расположенная вблизи центральной усадьбы заповедника «Кивач» (62°16' с. ш., 33°58' в. д.) [Федорец, 2001]. Для сравнения с ним были выбраны наиболее загрязненные участки в центральной части г. Петрозаводска (ул. Анохина, пр. Первомайский, а также парк, находящийся в непосредственной близости от Онежского тракторного завода) и г. Кондопоги (в районе ЦБК и вблизи Дворца спорта) [Федорец, Медведева, 2005].

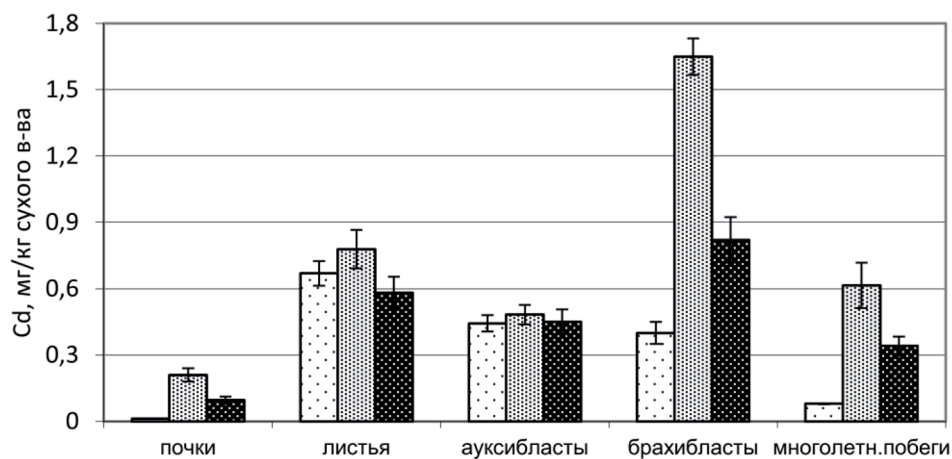
Концентрацию тяжелых металлов – кадмия, свинца, меди, никеля, цинка, железа, марганца – определяли в различных органах и тканях растений после мокрого озоления в концентрированной HNO_3 с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра AA-6800 («Shimadzu», Япония).

Математическую обработку данных проводили с помощью общепринятых методов вариационной статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel.

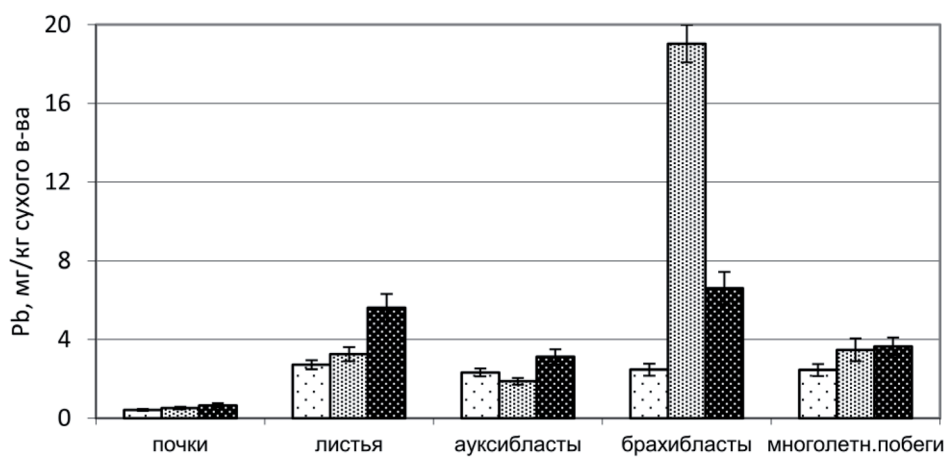
Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что содержание тяжелых металлов (Cd, Pb, Cu, Ni, Zn, Fe, Mn) в различных органах и тканях березы повислой и березы пушистой носит однотипный характер и не проявляет видовых особенностей (или находится в пределах статистической погрешности). Наряду с этим в городских условиях и на территории заповедника «Кивач» (контрольная территория) обнаружены существенные различия между растениями в зависимости от условий произрастания. В частности, содержание тяжелых металлов у растений на городских территориях оказалось в среднем в 2–6 раз выше, чем у растений контрольного участка. Наиболее существенные различия отмечены в отношении кадмия, свинца, меди, цинка и железа.

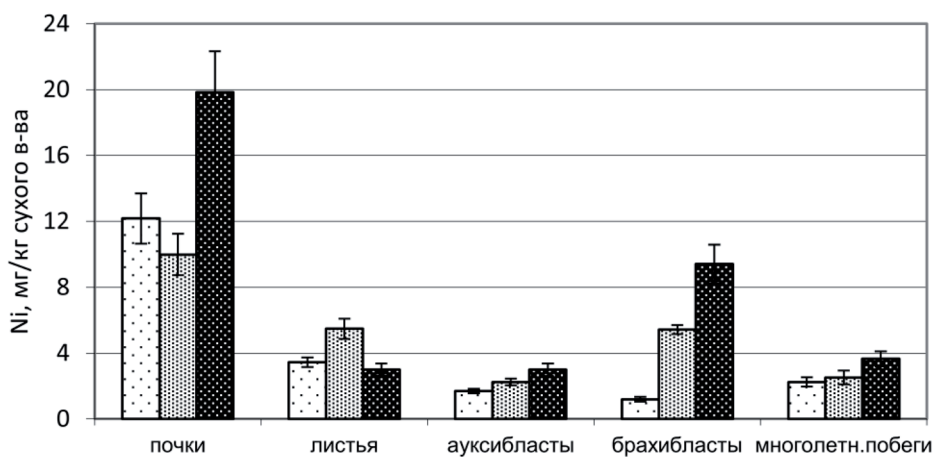
Так, если концентрация **кадмия** в органах и тканях берез на территории заповедника варьировала от 0,01 до 0,67 мг/кг сухого вещества, то в городе – от 0,1 до 1,65 (рис. 1, А). Исследования показали, что в городской среде аккумуляция кадмия происходит преимущественно в многолетних укороченных побегах (брахибластах) растений березы, составляя в условиях г. Кондопоги и г. Петрозаводска соответственно 1,6 и 0,8 мг/кг сухого вещества, что превышает фоновый уровень для растений и соответствует токсичным концентрациям. Согласно сводке Кабата-Пендиас, Пендиас [1989], фоновое содержание кадмия в надзем-



А






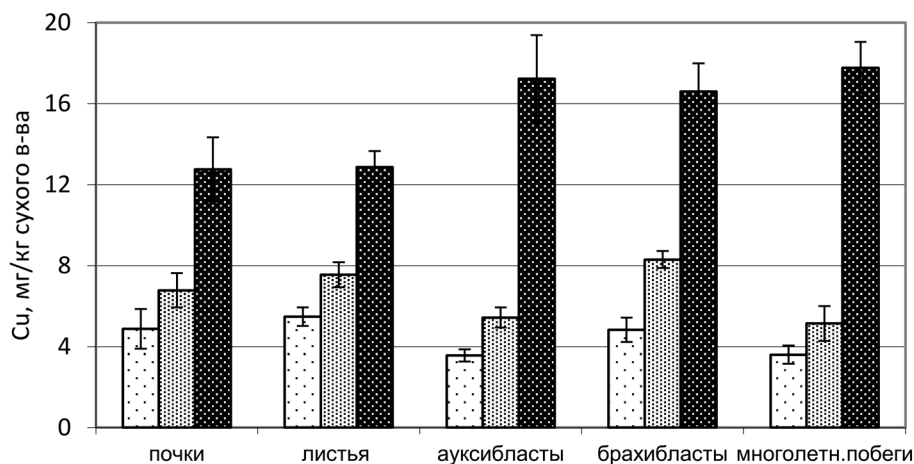
Б



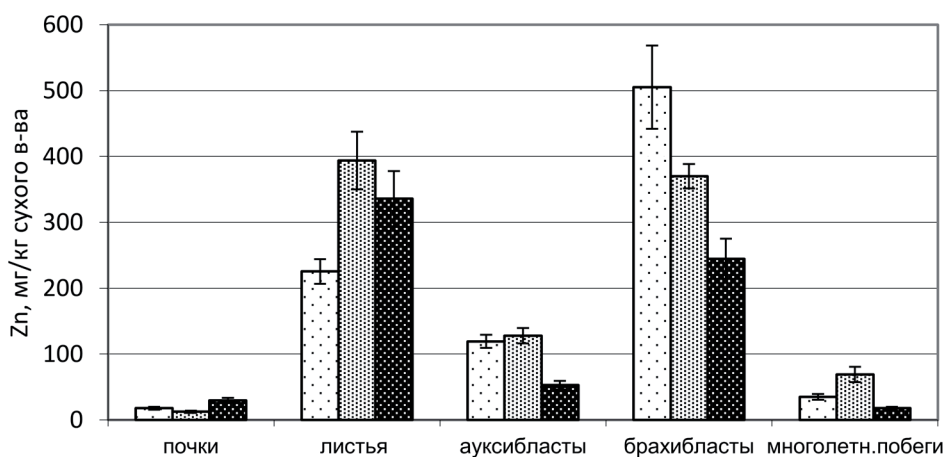
В

Рис. 1. Содержание кадмия (А), свинца (Б) и никеля (В) в различных органах берез, произрастающих на условно чистой территории (заповедник «Кивач») и в городских условиях (г. Кондопога, г. Петрозаводск).

Здесь и на рис. 2, 3:  заповедник «Кивач»  г. Кондопога  г. Петрозаводск



А



Б

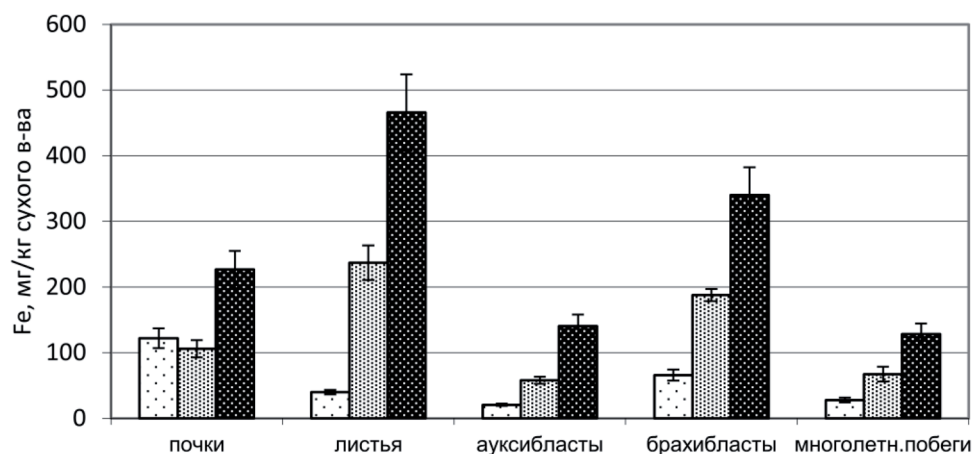
Рис. 2. Содержание меди (А) и цинка (Б) в различных органах берез, произрастающих на условно чистой территории (заповедник «Кивач») и в городских условиях (г. Кондопога, г. Петрозаводск)

ной части растений составляет 0,05–0,6 мг/кг сухого вещества, а токсичное – 1,0–70 мг/кг. На контрольном участке наибольшее количество кадмия (0,67 мг/кг сухого вещества) зафиксировано в листьях растений, и оно по величине было сходным с таковым в г. Кондопоге и г. Петрозаводске (0,78 и 0,58 мг/кг сухого вещества соответственно).

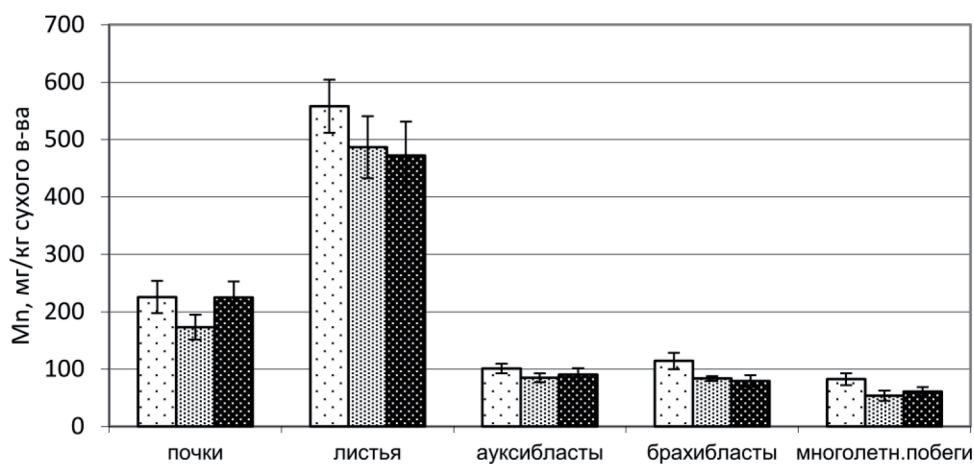
Накопление **свинца** во всех органах контрольных растений было приблизительно на одном уровне (2,7–3,0 мг/кг сухого вещества) (рис. 1, Б). В городских условиях свинец обнаруживался преимущественно в листьях и брахибластах, причем в условиях г. Кондопоги его содержание в брахибластах составляло 19,0 мг/кг сухого вещества (см. рис. 1, Б), что примерно в 8 раз превышало значения контрольного варианта и почти в 2 раза – предельно

допустимую для растений концентрацию этого элемента (10,0 мг/кг сухого вещества) [Тарабрин, 1974; Baker, Chesnin, 1975]. В г. Петрозаводске содержание свинца в органах и тканях берез не выходило за пределы фоновых значений (5,0 мг/кг сухого вещества), а в почках оно не превышало следовых количеств независимо от места произрастания.

Анализ распределения **никеля** (рис. 1, В) показал, что как в природных, так и в городских условиях его содержание в почках берез (12,2 и 19,8 мг/кг сухого вещества соответственно) было в 3–5 раз выше по сравнению с другими органами и существенно превышало фоновые значения, находясь на нижнем уровне предельно допустимых для жизнедеятельности растений. По обобщенным данным, для большинства видов растений нормальное со-



А



Б

Рис. 3. Содержание железа (А) и марганца (Б) в различных органах берез, произрастающих на условно чистой территории (заповедник «Кивач») и в городских условиях (г. Кондопога, г. Петрозаводск)

держание никеля в надземной части составляет 0,1–5,0 мг/кг сухого вещества, токсичное – 10,0–100,0 мг/кг [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. В других органах содержание никеля находилось в пределах нормы, но у растений в городских условиях наблюдалось повышенное его накопление (особенно в брахибластах) по сравнению с контролем.

Накопление **меди** (рис. 2, А) в органах и тканях изученных растений было относительно равномерным: от 3,8 до 5,1 мг/кг сухого вещества – в природных условиях и от 5,8 до 8,2 мг/кг – в городских (г. Кондопога). Вместе с тем на территории г. Петрозаводска количество этого металла в ауксибластах, брахибластах и многолетних побегах берез почти в 5 раз превосходило значения, зафиксированные у контрольных растений. Оптимальной концентрацией для меди одни авторы [Прохорова и др., 1998]

считают интервал от 5,0 до 30,0 мг/кг сухого вещества, критической – 150,0 мг/кг. Согласно другим авторам [Алексеев, 1987], фитотоксичные концентрации находятся в диапазоне от 10 до 20 мг/кг сухого вещества.

Изучение содержания **цинка** (рис. 2, Б) в различных органах и тканях березы позволило установить, что даже на условно чистом участке его содержание в брахибластах (500 мг/кг сухого вещества) вдвое больше, чем в листьях (225 мг/кг сухого вещества), и превышает предельно допустимые концентрации [Прохорова и др., 1998]. В городских условиях, напротив, цинк накапливался в большей степени в листьях (350–400 мг/кг сухого вещества) и меньше в побегах (250–350 мг/кг). Среднее содержание цинка в почках составило 23 мг/кг сухого вещества независимо от места произрастания берез. По данным Адриано [Adriano,

1986], береза характеризуется высоким фоновым содержанием цинка в листьях, что может объяснить его значительные концентрации, обнаруженные нами в растениях с территории заповедника. Наличие повышенной по сравнению с побегами концентрации цинка в листьях деревьев, произрастающих в городе, вероятно, связано с механизмом выведения металла в период осеннего листопада [Rosselli et al., 2003]. Вместе с тем следует отметить, что в молодых частях растений – в почках и однолетних побегах – цинк не накапливался. Следовательно, наибольшее количество цинка аккумулируется в брахибластах и в листьях березы, наименьшее – в почках.

Анализ содержания **железа** (рис. 3, А) у растений березы, произрастающих в городских условиях, показал, что листья и брахибласты накапливают значительно больше (в 3–5 раз) данного металла (250–465 и 196–340 мг/кг сухого вещества соответственно) по сравнению с другими органами и тканями (66–128 мг/кг сухого вещества). Следует указать, что у изученных берез отмечено повышенное (в 2–9 раз) содержание железа в городских условиях по сравнению с природными. На контрольном участке наибольшее содержание железа зафиксировано в почках берез (110 мг/кг от сухого вещества).

Основное накопление **марганца** происходило в листьях (484–558 мг/кг сухого вещества) и в почках (170–220 мг/кг) растений. В побегах березы содержание этого элемента (рис. 3, Б) в природных и городских условиях было ниже и находилось приблизительно на одном уровне (80–100 мг/кг сухого вещества). Замечено, что под влиянием загрязнения в листьях березы, произрастающих в условиях г. Кондопоги, снижение уровня накопления железа сопровождалось одновременным возрастанием количества марганца. Такое нарушение в соотношении между элементами-антагонистами в ассимиляционных органах в условиях техногенного загрязнения ранее отмечалось и другими авторами [Гиниятуллин и др., 1997].

Выводы

1. Сравнительное изучение берез, произрастающих в городских условиях (г. Петрозаводск, г. Кондопога) и в условно чистом природном биотопе (территория заповедника «Кивач»), показало наличие между ними существенной разницы по содержанию в органах и тканях тяжелых металлов (Cd, Pb, Cu, Zn, Ni, Fe, Mn). Причем на территории г. Кондопоги накопление кадмия и свинца в бра-

хибластах, многолетних побегах, листьях и почках березы в некоторых случаях более чем в 5 раз превышало значения, зафиксированные на контрольном участке (заповедник «Кивач»).

2. Накопление и распределение тяжелых металлов по органам и тканям березы происходит неравномерно. Различия между растениями, находящимися на контрольном участке и в городских условиях, проявляются в наибольшей степени по содержанию тяжелых металлов в листьях, почках и брахибластах. В частности, в листьях накапливаются преимущественно кадмий, цинк, железо, марганец, в брахибластах – кадмий, свинец, никель, цинк, железо, а в почках – никель, железо и марганец.
3. В органах растений (в почках, в листьях и особенно в многолетних укороченных побегах (брахибластах), произрастающих на городских территориях, отмечено повышенное содержание большинства изученных тяжелых металлов, при этом концентрации кадмия и свинца (в некоторых случаях также никеля и цинка) не только превышали фоновые значения, но даже приближались к нижнему уровню предельно допустимых для жизнедеятельности растений.
4. Различия между двумя наиболее широко распространенными видами берез (повислой и пушистой) по аккумуляции тяжелых металлов не выявлены (или находились в пределах статистической погрешности), что говорит об отсутствии явно выраженной видоспецифичности в реакции растений рода Береза (*Betula* L.) на загрязнение внешней среды тяжелыми металлами.
5. Благодаря осеннему листопаду древесные растения способны избавляться от значительной части накапливающихся в них токсичных соединений, что позволяет существенно снижать степень негативного воздействия тяжелых металлов и, соответственно, способствует выживанию растений, находящихся в подобных условиях окружающей среды.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН за химический анализ содержания тяжелых металлов.

Литература

Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.

Батова Ю. В., Титов А. Ф., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Накопление кадмия и его распределение по органам у растений ячменя разного возраста // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. № 2. С. 32–37.

Галибина Н. А. Клеточная стенка хвои деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях аэротехногенного загрязнения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 19 с.

Гиниятуллин Р. Х., Кулагин А. Ю., Баталов А. А., Салихова Р. Н. Содержание некоторых металлов в надземных органах березы повислой в условиях промышленного загрязнения // Биологическая рекультивация нарушенных земель: материалы Международного совещания. Екатеринбург, 26–29 августа 1996 г. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 54–67.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2012 году / Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия. Петрозаводск: Два товарища, 2013. 328 с.

Жиров В. К., Голубева Е. И., Говорова А. Ф., Хаитбаев А. Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.

Кашулина Г. М., Салтан Н. В. Химический состав растений в экстремальных условиях локальной зоны комбината «Североникель». Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2008. 239 с.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние возрастных различий на устойчивость растений ячменя к кадмию // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 5. С. 74–79.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние возраста листа на устойчивость фотосинтетического аппарата растений к кадмию // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. № 3. С. 112–118.

Кайбияйнен Л. К., Хари П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. Влияние длительности воздействия токсичных поллютантов на состояние устьиц и фотосинтез хвои *Pinus sylvestris* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 6. С. 871–877.

Кизеев А. Н. Влияние промышленных загрязнений на состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Кольском полуострове: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 27 с.

Костюк В. И. Устойчивость овса к тяжелым металлам. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2009. 117 с.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Состояние травянистой растительности в условиях промышленного загрязнения (на примере Южной Карелии) // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 3. С. 51–62.

Морозова Р. М., Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Почвы и почвенный покров Заонежья Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. 2004. Вып. 6. С. 69–89.

Никитенко М. А. Влияние урбанизации на трансформацию почвенного покрова и условия функционирования древесных растений городов среднего Предуралья: на примере г. Сарапула и г. Камбарки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ижевск, 2007. 21 с.

Никонов В. В., Лукина Н. В., Фронтасьева М. В. Растения. Поглощение элементов растениями северотаежных лесов (природные и техногенные аспекты) // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 167–181.

Прохорова Н. В., Матвеев Н. М., Павловский В. А. Аккумуляция тяжелых металлов дикорастущими и культурными растениями в лесостепном и степном Поволжье. Самара: Самар. ун-т, 1998. 97 с.

Сухарева Т. А. Химический состав и морфометрические характеристики хвои ели сибирской в условиях промышленного загрязнения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 28 с.

Тарабрин В. П. Устойчивость древесных растений в условиях промышленного загрязнения: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1974. 71 с.

Теребова Е. Н. Азотные и фосфорные соединения хвойных растений при аэротехногенном загрязнении в условиях северо-запада России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 22 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.

Федорец Н. Г. Фоновый мониторинг лесных почв в среднетаежной подзоне Карелии // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 20–37.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв города Петрозаводска. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2005. 96 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.

Фуксман И. Л. Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. 165 с.

Черненко Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.

Adriano D. C. Trace Elements in the Terrestrial Environment. Springer Verlag. New York. 1986. 533 p.

Baker D. E., Chesnin L. Chemical monitoring of soil for environmental quality animal and health // Advances in Agronomy. 1975. Vol. 27. P. 306–366.

Rosselli W., Keller C., Boschi K. Phytoextraction capacity of trees growing on a metal contaminated soil // Plant and Soil. 2003. Vol. 256. P. 265–272.

Поступила в редакцию 15.10.2013

References

Alekseev Yu. V. Tyazhelye metally v pochvakh i rasteniyakh [Heavy metals in soils and plants]. Leningrad: Agropromizdat, 1987. 142 s.

Batova Yu. V., Titov A. F., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Nakoplenie kadmiya i ego raspredelenie po organam u rastenii yachmenya raznogo vozrasta [Cadmium accumulation and distribution in barley plants depending on their age]. *Trudy KarNTs RAN [Proceedings of KarRC RAS]*. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2012. № 2. С. 32–37.

Chernen'kova T. V. Reaktsiya lesnoi rastitel'nosti na promyshlennoe zagryaznenie [Response of forest vegetation to industrial pollution]. Moscow: Nauka, 2002. 191 s.

Fedorets N. G. Fonovyi monitoring lesnykh pochv v srednetaezhnoi podzone Karelii [Background monitoring of forest soils in middle-taiga zone of Karelia]. *Bioekologicheskie aspekty monitoringa lesnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii [Bioecological aspects of monitoring of forest ecosystems of Northwest of Russia]*. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2001. S. 20–37.

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Ekologo-mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv goroda Petrozavodsk [Ecological and microbiological assessment of soils in the city of Petrozavodsk]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN. 2005. 96 s.

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Solodovnikov A. N., Morozov A. K. Pochvy Karelii: geokhimicheskii atlas [Soils of Karelia: geochemical analysis]. Moscow: Nauka, 2008. 47 s.

Fuksman I. L. Vliyanie prirodnykh i antropogennykh faktorov na metabolizm veshchestv vtorichnogo proiskhozhdeniya u drevesnykh rastenii [Effect of natural and anthropogenic factors on metabolism of secondary metabolites in woody plants]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2002. 165s.

Galibina N. A. Kletochnaya stenka khvoi derev'ev sosny obyknovennoi i eli sibirskoi v usloviyakh aerotekhnogennoho zagryazneniya [Cell wall in *Pinus sylvestris* and *Picea obovata* pine needles under aerotechnogenic pollution]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2003. 19 s.

Ginijatullin R. H., Kulagin A. Ju., Batalov A. A., Salihova R. N. Soderzhanie nekotorykh metallov v nadzemnykh organakh berezy povisloj v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Levels of some metals in above-ground organs of the silver birch, *Betula pendula* Roth., under industrial pollution]. *Biologicheskaja rekul'tivacija narushennykh zemel' [Biological remediation of disturbed sites]*: materialy Mezhdunarodnogo soveshhanija. Ekaterinburg, 26–29 avgusta 1996 g. Ekaterinburg: UrO RAN, 1997. S. 54–67.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2012 godu [State report on the condition of the environment of the Republic of Karelia in 2012]. Ministerstvo po prirodopol'zovaniyu i ekologii Respubliki Kareliya. Petrozavodsk: Dva tovarishcha, 2013. 328 s.

Kabata-Pendias A., Pendias Kh. Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh [Microelements in soils and plants]. Moscow: Mir, 1989. 439 s.

Kashulina G. M., Saltan N. V. Khimicheskii sostav rastenii v ekstremal'nykh usloviyakh lokal'noi zony kom-

binata «Severonikel'» [Chemical composition of plants in extreme conditions of local zone of «Severonikel'» industrial complex]. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2008. 239 s.

Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Vliyanie vozrastnykh razlichii na ustoichivost' rastenii yachmenya k kadmiyu [Effect of age differences on cadmium resistance in barley]. *Fiziologiya rastenii*. 2012. T. 59, № 5. С. 74–79.

Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Vliyanie vozrasta lista na ustoichivost' fotosinteticheskogo apparata rastenii k kadmiyu [Effect of leaf age on cadmium resistance of plant photosynthetic apparatus]. *Trudy KarNTs RAN [Proceedings of KarRC RAS]*. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2013. № 3. С. 112–118.

Kaibiyainen L. K., Khari P., Sofronova G. I., Bolondinskii V. K. Vliyanie dlitel'nosti vozdeistviya toksichnykh pollyutantov na sostoyanie ust'its i fotosintez khvoi *Pinus sylvestris* L. [Effect of length of Exposure to toxic pollutants on state of stomata and needle photosynthesis in *Pinus sylvestris* L.]. *Fiziologiya rastenii*. 1995. T. 42, № 6. S. 871–877.

Kizeev A. N. Vliyanie promyshlennykh zagryaznenii na sostoyanie assimilyatsionnogo apparata sosny obyknovennoi (*Pinus sylvestris* L.) na Kol'skom poluostrove [Effect of industrial pollution on assimilation apparatus in *Pinus sylvestris* L. in Kola Peninsula]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2006. 27 s.

Kostyuk V. I. Ustoichivost' ovsa k tyazhelym metalam [Resistance of oat to heavy metals]. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2009. 117 s.

Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. Sostoyanie travyanistoi rastitel'nosti v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya (na primere Yuzhnoi Karelii) [State of herbaceous vegetation under industrial pollution (example of Southern Karelia)]. *Rastitel'nye resursy*. 2011. T. 47, vyp. 3. С. 51–62.

Morozova R. M., Fedorets N. G., Bakhmet O. N. Pochvy i pochvennyi pokrov Zaonezh'ya Karelii [Soils and soil cover of Karelian Zaonezhie]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of KarRC RAS]*. Petrozavodsk. 2004. Vyp. 6. S. 69–89.

Nikitenko M. A. Vliyanie urbanizatsii na transformatsiyu pochvennogo pokrova i usloviya funktsionirovaniya drevesnykh rastenii gorodov srednego Predural'ya: na primere g. Sarapula i g. Kambarki [Effect of urbanization on soil cover transformation and functioning conditions of woody plants in Predural region: example of towns Sarapul and Kambarka]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Izhevsk, 2007. 21 s.

Nikonov V. V., Lukina N. V., Frontas'eva M. V. Rasteniya. Pogloshchenie elementov rasteniyami severo-taizhnykh lesov (prirodnye i tekhnogennye aspekty) [Plants. Absorption of elements by plants in northern taiga (natural and technological aspects)]. *Rasseyannye elementy v boreal'nykh lesakh [Trace elements in boreal forests]*. Moscow: Nauka, 2004. S. 167–181.

Prokhorova N. V., Matveev N. M., Pavlovskii V. A. Akkumulyatsiya tyazhelykh metallov dikorastushchimi i kul'turnymi rasteniyami v lesostepnom i stepnom Povolzh'e [Accumulation of heavy metals in wild and cultivated plants in forest-steppe and steppe Volga region]. Samara: Samar. un-t, 1998. 97 s.

Sukhareva T. A. Khimicheskii sostav i morfometri-cheskie kharakteristiki khvoi eli sibirskoi v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Chemical composition and morphometric characteristics of Picea obovata needles under industrial pollution]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2004. 28 s.

Tarabrin V. P. Ustoichivost' drevesnykh rastenii v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Woody plants resistance to industrial pollution]: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Kiev, 1974. 71 s.

Terebova E. N. Azotnye i fosfornye soedineniya khvoinykh rastenii pri aerotekhnogennom zagryaznenii v usloviyakh severo-zapada Rossii [Nitrogen and phosphorus compounds in coniferous plants under aerotechnological pollution in North-West Russia]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2002. 22 s.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam [Resistance of plants to heavy metals]. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2007. 172 s.

Yarmishko V. T. Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropeiskom Severe [*Pinus sylvestris* and air pollution in European North]. St. Petersburg: NII khimii SPbGU, 1997. 210 s.

Zhirov V. K., Golubeva E. I., Govorova A. F., Khaitbaev A. Kh. Strukturno-funksional'nye izmeneniya rastitel'nosti v usloviyakh tekhnogennogo zagryazneniya na Krainem Severe [Structural-functional changes in vegetation under industrial pollution in the Far North]. Moscow: Nauka, 2007. 166 s.

Adriano D. C. Trace Elements in the Terrestrial Environment. Springer Verlag. New York. 1986. 533 p.

Baker D. E., Chesnin L. Chemical monitoring of soil for environmental quality animal and health. *Advances in Agronomy*. 1975. Vol. 27. P. 306–366.

Rosselli W., Keller C., Boschi K. Phytoextraction capacity of trees growing on a metal contaminated soil. *Plant and Soil*. 2003. Vol. 256. P. 265–272.

Received October 15, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кузнецова Татьяна Юрьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru

Ветчинникова Лидия Васильевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН,
д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского
научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

CONTRIBUTORS:

Kuznetsova, Tatiana

Forest Research Institute,
Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Vetchinnikova, Lidiya

Forest Research Institute,
Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: vetchin@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Titov, Alexandr

Institute of Biology,
Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

АЛЕКСАНДР ВЛАДИМИРОВИЧ АРТЕМЬЕВ (к 60-летию со дня рождения)



Александр Владимирович Артемьев – ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН), доктор биологических наук, доцент по специальности «зоология». Родился 31 августа 1954 в дер. Кострово Судогодского района Владимирской области.

В 1976 году с отличием окончил биологический факультет Петрозаводского государственного университета. В том же году был принят на работу в лабораторию зоологии ИБ КФ АН СССР (ныне – ИБ КарНЦ РАН), где работает по настоящее время, пройдя путь от старшего лаборанта до ведущего научного сотрудника. В 1980 г. А. В. Артемьев под руководством члена-корреспондента РАН Э. В. Ивантера здесь же окончил заочную аспирантуру, а в 1985 г.

защитил кандидатскую диссертацию на тему «Биология лесных воробьиных птиц южной Карелии в послегнездовой период» в Совете Всесоюзного научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела МСХ СССР (Москва). В 2005 г. в Совете Петрозаводского государственного университета Александр Владимирович успешно защитил докторскую диссертацию по специальности 03.02.04 – «зоология» «Закономерности существования периферийных популяций политипического вида в северной зоне ареала (на примере мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, Aves, Passeriformes, Muscicapidae)».

Решающее влияние на формирование научного мировоззрения А. В. Артемьева оказали основоположники популяционно-экологических исследований в Карелии – декан эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного университета, член-корреспондент РАН Э. В. Ивантер и главный научный сотрудник ИБ КарНЦ РАН, профессор В. Б. Зимин. Владимир Борисович, кроме того, обучил начинающего ученого навыкам работы в полевых условиях и методам изучения птиц.

Область научной деятельности А. В. Артемьева – орнитология, популяционная экология и охрана птиц.

С 1990 г. А. В. Артемьев занимается педагогической деятельностью на эколого-биологическом факультете Петрозаводского государственного университета, с 2006 г. – в должности профессора кафедры. В настоящее время

он читает курсы лекций «Общая орнитология» и «Частная орнитология» для бакалавров, магистров и специалистов. Ежегодно руководит полевой практикой студентов ПетрГУ, специализирующихся на орнитологии.

За почти 40-летний период работы в науке А. В. Артемьев внес существенный вклад в развитие ряда направлений современной популяционной экологии птиц. На материалах многолетнего и детального изучения экологии ряда видов Воробьинообразных, прежде всего политипического вида – мухоловки-пеструшки, им сформулированы и обоснованы основные пути и механизмы преодоления птицами негативных воздействий экзогенных факторов, пути и механизмы стабильного существования периферических популяций, вскрыты основные закономерности регуляции численности в северной зоне видового ареала. Значительный вклад он внес в изучение миграций птиц, биологического разнообразия орнитофауны Карелии и Архангельской области, в дело охраны редких и уязвимых видов.

Александр Владимирович является членом Совета по защите докторских диссертаций при эколого-биологическом факультете ПетрГУ, заместителем ответственного редактора серии «Биогеография» журнала «Труды Карельского научного центра», членом общественных организаций, связанных с охраной и изучением птиц: Союза охраны птиц России, Рабочей группы по журавлям Евразии, Рабочей группы по гусям и лебедям восточной Европы и северной Азии. Он много лет участвовал в проведении биологических олимпиад школьников Карелии, регулярно выступает с научно-популярными заметками и интервью в местной прессе и на телевидении.

Со времени образования в 1979 г. Ладожского орнитологического опорного пункта «Маячино» А. В. Артемьев обеспечивает на нем проведение исследовательских работ, много энергии уделяет улучшению его материально-технической базы и подготовке экспедиций.

За свой многолетний труд А. В. Артемьев награжден почетными грамотами Министерства просвещения Российской Федерации и Российской академии наук, Президиума Карельского научного центра РАН. Он являлся руководителем проектов и договорных тем, в т. ч. РФФИ (1995), ОБН РАН (2009–2011, 2012–2014), в разные годы был исполнителем более чем в 20 российских и международных проектах и грантах.

А. В. Артемьевым опубликовано более 200 научных работ, в том числе ряд очерков

в двух изданиях Красной книги Карелии (Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 1995; 2007); энциклопедии Карелии (Карелия: Энциклопедия. Т. 2. Петрозаводск: Петропресс, 2009); монографиях (Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, 1993; Линька воробьиных птиц Северо-Запада. Л.: Изд. ЛГУ, 1990; Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН, 2010); в сборнике «Ключевые орнитологические территории России». Т. 1 (Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России). М., 2000; а также статьи в научных сборниках и материалах конференций.

Искренне поздравляем Александра Владимировича Артемьева с юбилеем и желаем здоровья, творческих успехов, талантливых учеников!

Н. В. Лапшин

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ А. В. АРТЕМЬЕВА

1983. О территориальном распределении молодых мухоловок-пеструшек // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 29–34. (Совместно с В. И. Голованем).

1986. О послегнездовой жизни большой синицы в южной Карелии // Экология позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 20–26.

Территориальное поведение зарянок в послегнездовой период (по наблюдениям в юго-восточном Приладожье) // Экология позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 5–20. (Совместно с В. Б. Зиминим).

1988. Биология зяблика (*Fringilla coelebs*) в послегнездовой период в южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 36–51.

1991. Демография популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье. Структура гнездового населения // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 57–64.

1993. Биология гнездования большой синицы *Parus major* в юго-восточном Приладожье // Русский орнитол. журн. Т. 2, № 2. С. 201–207.

1994. Отношение к территории у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в юго-восточном Приладожье // Территориальное поведение птиц. Петрозаводск. С. 92–112.

1995. Индивидуальные вариации летних явлений годового цикла у мухоловки-пеструшки в Приладожье // Орнитология. М.: Изд. МГУ. № 26. С. 33–44.

1997. Водно-болотные угодья Олонецких полей // Материалы Первого семинара по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденции их изменений в России» (СПб, 25–29.01.1997). (На русском и английском языках). М.; СПб. С. 20–32. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным).

1998. Демография мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в северной зоне ареала // Зоол. журн. Т. 77, № 6. С. 706–714.

Большой пестрый дятел (*Dendrocopos maior* L.) как разоритель гнезд птиц-дуплогнезdnиков в таежных лесах Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных животных Республики Карелия. Петрозаводск. С. 74–86. (Совместно с В. Б. Зиминым).

О распространении белоспинного дятла *Dendrocopos leucotos* на Северо-Западе России // Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск. Т. 7, № 39. С. 8–12. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

Орнитофауна охраняемых и перспективных для охраны приграничных территорий Республики Карелия // Инвентаризация и изучение биоразнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск. С. 116–131. (Совместно с В. Б. Зиминым, С. В. Сазоновым, Н. В. Лапшиным, Т. Ю. Хохловой).

Отчет о весенних учетах на Олонецких полях в 1997 году // Материалы Второго семинара по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России» (Москва, 18–20.02.1998). М. С. 36–46. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным).

1999. Птицы охотничьих (зоологических) заказников Карельского Прибеломорья и их окрестностей // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск. С. 88–105. (Совместно с Т. Ю. Хохловой).

2000. Заонежский полуостров. Птицы. Общая характеристика орнитофауны // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территориях Заонежского полуострова и северного Приладожья. Петрозаводск. С. 133–148. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

2001. Comparative characteristics of bird concentrations in the Olonets fields in the springs of 1997 and 1998 // Study of the Status and Trends

of Migratory Bird populations in Russia (Third issue). St. Petersburg. P. 7–18. (Совместно с V. B. Zimin, N. V. Lapshin).

Study of geese aggregations and spring bird migration in the Olonets fields in 1999 // Study of the Status and Trends of Migratory Bird populations in Russia (Third issue). St. Petersburg. P. 19–31. (Совместно с V. B. Zimin, N. V. Lapshin).

Предварительные итоги орнитофаунистического обследования районов Сегозера и Выгозера // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии. Петрозаводск. С. 119–133. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

2002. Survey of spring bird migrations and stopovers in the Olonets fields in Karelia // Study of the Status and Trends of Migratory Bird populations in Russia (Fourth issue). St. Petersburg. P. 18–28. (Совместно с V. B. Zimin, N. V. Lapshin).

Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. Т. 81, № 7. С. 841–849.

Результаты кольцевания птиц в Карелии // Кольцевание и мечение птиц в России и сопредельных государствах 1988–1999 гг. / Центр кольцевания птиц. М. 73–116. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным, Т. Ю. Хохловой).

2003. Общая характеристика орнитофауны // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск. С. 139–150. (Совместно с Т. Ю. Хохловой).

General characteristics of bird fauna // Biotic diversity of Karelia: Conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk. P. 118–127. (Совместно с Т. Ю. Хохловой).

2004. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae) в Карелии // Зоол. журн. Т. 83, № 9. С. 1127–1137.

2005. Материалы по совам (Strigiformes) Республики Карелия // Сова Северной Евразии. М. С. 46–57. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой, В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным, А. В. Суховым).

Осенние скопления серых журавлей *Grus grus* L. на юго-западе Архангельской области. Журавли Евразии (биология, охрана, разведение) // Сборник трудов международной конференции «Журавли на рубеже тысячелетий» (7–10 октября 2003 г., Аскания-Нова). М. Вып. 2. С. 134–143. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

2006. Spring migration of the Falconiformes fauna in the south of Russian Karelia // Status of raptor populations in eastern Fennoscandia. Proceedings of the Workshop, Kostomuksha, Karelia, Russia November 8–10.2005. Petrozavodsk. P. 91–96. (Совместно с N. V. Lapshin, V. B. Zimin).

A review of diurnal raptor species breeding in Karelia // Status of raptor populations in eastern Fennoscandia. Proceedings of the Workshop, Kostomuksha, Karelia, Russia November 8–10.2005. Petrozavodsk. P. 168–184. (Совместно с V. B. Zimin, S. V. Sazonov, N. V. Lapshin et al.).

Pied flycatchers travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date // *Ardea*. Vol. 94, No 3. P. 511–525. (Совместно с C. Both, J. J. Sanz, B. Blaauw et al.).

2007. Олонекские весенние скопления птиц. Общая характеристика. Гуси. М.: Наука. 299 с. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным).

2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 268 с.

Популяционная экология большой синицы *Parus major* в таежных лесах Карелии. Часть 1. Структура населения и особенности гнездования // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Естественные и технические науки. № 2. С. 31–43.

Популяционная экология большой синицы *Parus major* в таежных лесах Карелии. Часть 2. Продуктивность размножения и динамика популяции // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Естественные и технические науки. № 3. С. 21–29.

Factors responsible for long-term population dynamics of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in taiga forests (Karelia, Russia) // *Acta Ornithologica*. Vol. 43, No 1. P. 10–16.

Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast. *Avian Ecology and Behaviour*. Vol. 14. P. 1–33.

Весенняя орнитофауна агроценозов Олонекской равнины // Труды Карельского научного центра РАН. № 14. Биогеография. С. 49–62. (Совместно с Н. В. Лапшиным, В. Б. Зиминым).

2009. Птицы Кенозерского национального парка (Неворобьиные – Non-Passerine) // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. № 5. С. 32–47. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

Geographic patterns of genetic differentiation and plumage colour variation are different in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *Molecular Ecology*. Vol. 18. P. 4463–4476. (Совместно с P. K. Lehtonen, T. Laaksonen, E. Belskii et al.)

Новый список птиц Красной книги Республики Карелия // Труды Карельского научного

центра РАН. № 1. Сер. Б. Вып. 8. Петрозаводск. С. 75–80. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным, С. В. Сазоновым, Т. Ю. Хохловой).

2010. Весенняя орнитофауна агроценозов окрестностей поселка Шуя // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 8. СПб.: Тускарора. С. 30–38. (Совместно с В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным, Т. Ю. Хохловой).

The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases // *Acta Ornithol.* Vol. 45. P. 1–26. (Совместно с M. M. Lambrechts, F. Adriaensen, D. R. Ardia et al.)

Ecological prerequisites for changes in the parental behavior of male pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 41, No 5. P. 418–421.

Водно-болотные птицы олонекских весенних скоплений (Россия, Республика Карелия) // Вестник охотоведения. Т. 7, № 2. С. 259–263. (Совместно с Н. В. Лапшиным, В. Б. Зиминым, А. Р. Тюлиным, С. А. Симоновым).

Распределение и численность редких и охраняемых видов птиц // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск. С. 139–156. (Совместно с С. В. Сазоновым, В. Б. Зиминым, Н. В. Лапшиным, Т. Ю. Хохловой).

Охрана редких видов птиц // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск. С. 306–308. (Совместно с С. В. Сазоновым).

Ресурсные виды птиц. Водоплавающие птицы // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск. С. 105–125. (Совместно с Н. В. Лапшиным, В. Б. Зиминым, Т. Ю. Хохловой).

2011. Значение Зеленого пояса Фенноскандии для сохранения таежного орнитокомплекса Европы // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. Сер. Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск. С. 127–132. (Совместно с Т. Ю. Хохловой).

Методические рекомендации по осуществлению на территории Республики Карелия мониторинга видов орнитофауны, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Петрозаводск. 48 с. (Совместно с Н. В. Лапшиным, В. Б. Зиминым, С. А. Симоновым, М. В. Матанцевой).

2012. Candidate genes for colour and vision exhibit signals of selection across the Pied flycatcher

(*Ficedula hypoleuca*) breeding range // *Heredity* (2012) 108 (4), 431–440. (Совместно с Р. К. Lehtonen, Т. Laaksonen, Е. Belskii et al.)

Дубровник *Emberiza aureola* в Карелии // Русский орнитол. журн. Экспресс-выпуск. Т. 21, № 762. С. 1262–1266. (Совместно с Т. Ю. Хохловой).

2013. О гнездовании мородунки *Xenus cinereus* в Карелии // Русский орнитол. журнал. Экспресс-выпуск. Т. 22, № 856. С. 662–667. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой.)

The influence of climate change on the ecology of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Southern Karelia // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 44, No 3. P. 239–246.

Птицы Кенозерского национального парка (Воробьиные – Passerine) // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Естественные и технические науки. № 4. С. 25–34. (Совместно с Т. Ю. Хохловой, М. В. Яковлевой).

К изучению паразитов скопы (*Pandion haliaetus*) северо-запада России // *Паразитология*. Т. 47, № 2. С. 130–135. (Совместно с Д. И. Лебедевой, Г. А. Яковлевой).

2014. Clutch size variation in Western Palearctic secondary hole-nesting passerine birds

in relation to nest box design // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 5, No 4. P. 353–362. (Совместно с А. Møller, F. Adriaensen, J. Bañbura et al.).

Variation in clutch size in relation to nest size in birds // *Ecology and Evolution*. Vol. 4, No 18. P. 3583–3595. (Совместно с А. Møller, F. Adriaensen, J. Bañbura et al.)

Перспективы прогнозирования изменений численности гусей и казарок на весенних миграционных стоянках Карелии // *Вестник охотоведения*. Т. 11, № 2. С. 249–255. (Совместно с Н. В. Лапшиным, С. А. Симоновым).

Первый опыт осеннего отлова вальдшнепов в Карелии и предварительные результаты кольцевания птиц // *Вестник охотоведения*. Т. 11, № 2. С. 303–305.

Пути управления размещением и численностью гусей и казарок на весенних миграционных стоянках // *Вестник охотоведения*. Т. 11, № 2. С. 244–248. (Совместно с Н. В. Лапшиным, С. А. Симоновым).

Паразиты некоторых Гусеобразных птиц южной Карелии // *Вестник охотоведения*. Т. 11, № 2. С. 295–298. (Совместно с Д. И. Лебедевой, Г. А. Яковлевой).

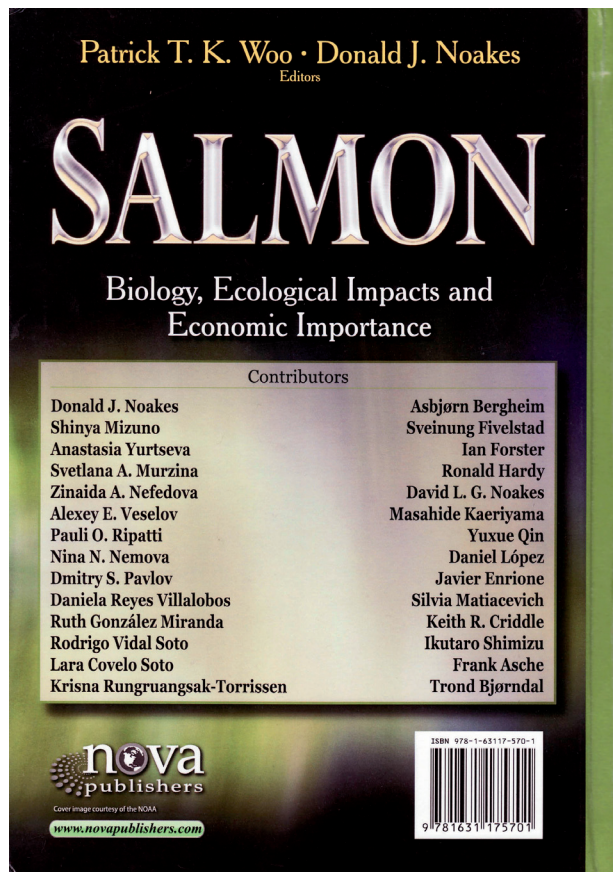
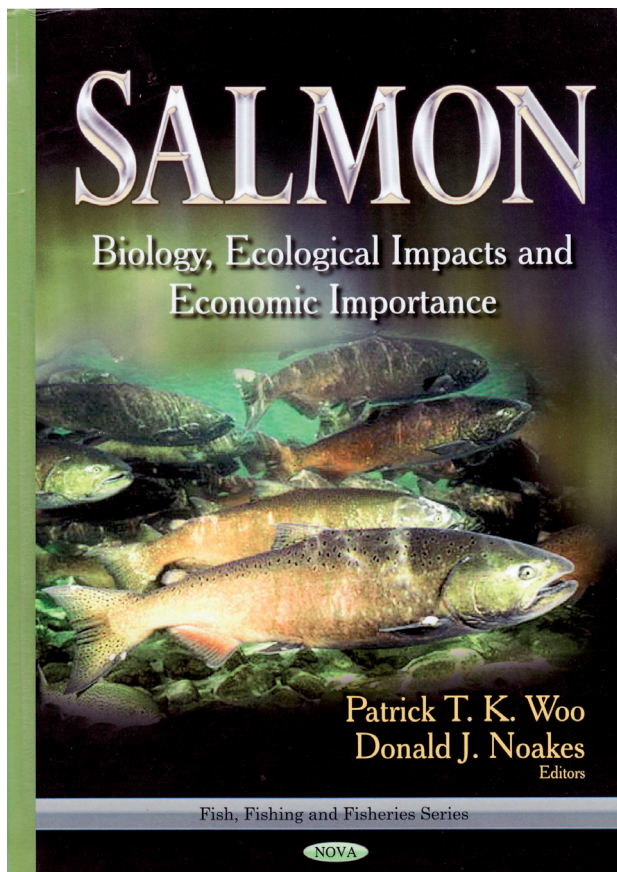
РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance / P. T. K. Woo, D. J. Noakes (eds). New York: NOVA, 2014. 347 p. (Лосось: биология, экологические воздействия и экономическая важность / Ред. П. Ву, Д. Ноакес. Нью-Йорк: NOVA, 2014. 347 с.)

В издательстве NOVA (Нью-Йорк) под редакцией профессоров Патрика Ву (Patrick T. K. Woo, University of Guelph, Canada) и Дональда Ноакеса (Donald J. Noakes, Thompson Rivers University) в 2014 году вышла монография «Salmon: Biology, Ecological Impacts

and Economic Importance» об одной из самых многочисленных в мире групп рыб – о лососях.

У всех лососей есть местная экологическая, экономическая и социальная значимость. По крайней мере семь видов лососевых, принадлежащих к двум родам (*Oncorhynchus* и *Salmo*), имеют экономическое значение, они введены в культуру или вылавливаются в промышленных масштабах в Азии, Европе, Северной и Южной Америке. В связи с этим было проведено огромное количество исследований по биологии и экологии этих ло-



сосей, и они являются центральным объектом новой монографии.

В предлагаемой книге авторы попытались раскрыть как биологические, так и экономические особенности воспроизводства и эксплуатации лососевых рыб в мировом масштабе. Монография содержит 15 глав, написанных 27 авторами из 11 стран, многие из которых – известные и уважаемые ученые. Учитывая глобальную важность лосося, к написанию ряда разделов были привлечены ученые из Японии и России. Среди них есть и творческий коллектив Института биологии КарНЦ РАН и Института проблем экологии и эволюции РАН: С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, А. Е. Веселов, П. О. Рипатти, Н. Н. Немова и Д. С. Павлов. Новизна исследований российских специалистов состоит в том, что они дополняют и расширяют представление о фундаментальной роли рео-реакции, липидов и жирных кислот в ранней дифференциации эмбрионов, личинок и мальков одной генерации. Это приводит к образованию фенотипических групп с различными сроками смолтификации и, в конечном итоге, к образованию сложной возрастной и субпопуляционной структуры, определяющей внутривидовое разнообразие и в целом устойчивость воспроизводства популяций лосося.

Авторы монографии привносят отличающиеся мнения и развивают перспективные направления исследований. Однако их экспертные оценки и исследования, к сожалению, не всегда известны многим молодым ученым в Европе и Америке.

Монография начинается с краткого обзора биологии лосося, его экономической и социальной значимости, а также воздействия на ок-

ружающую среду. В последующих разделах рассматриваются морфологические, физиологические и поведенческие различия между диким и искусственно разводимым лососем. Исследуется рост, продовольственное использование и возникающие проблемы эвтрофирования воды при посленерестовой гибели диких лососей или при их искусственном выращивании в морских и пресноводных садках, на рыбодных фермах. Авторы обсуждают вопросы потенциального использования побочных продуктов (желатин), возникающих при промышленной переработке лосося. Исследуется поведение лосося и генетика, включая их широкие приложения, которые способствуют нашему пониманию биологии этих видов рыб. В монографии анализируется значение биогенных факторов в культуре лосося; есть главы об оценке воздействий на окружающую среду, а также экономической важности коммерческого рыболовства и промышленного выращивания лосося. Редакторы подчеркивают принадлежность лосося и к важным искусственно воспроизводимым ресурсам, и, прежде всего, к дарам моря.

Основная аудитория предлагаемой книги – это исследователи, работающие в области промышленной аквакультуры, преподаватели университетов и консультанты по вопросам рыбодства, а также менеджеры государственных рыбодных заводов и частных ферм. Книга будет полезной для аспирантов и студентов бакалавриата, обучающихся по программе аквакультуры, она может также служить справочником для общих курсов по биологии рыб и рыболовству.

А. Е. Веселов

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук», с 2015 г.)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаётся электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаётся распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502). К рукописи желательно прилагать два бумажных экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом названий русскоязычных источников на английский язык (**References**); таблицы (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности, научные звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ** должна быть лишена вводных фраз, создавать в о з м о ж н о полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным словом описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIF (* .TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки из текста статьи должны быть убраны и представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый ри-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

** Обращаем внимание авторов, что в связи с подготовкой журнала к включению в международные базы данных библиографических описаний и научного цитирования расширенная аннотация на английском языке, а также транслитерированный в латиницу список использованной литературы приобретают особое значение.

сунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменяются. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicits* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5–2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5. – 2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (References). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Русскоязычные работы указываются в латинской транслитерации, за названием работы в квадратных скобках следует его перевод на английский язык; при наличии переводной версии можно указать ее библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих источников приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатной программы транслитерации на сайте <http://translit.ru/>, вариант VCI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных CrossRef. Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., кратковременное снижение температуры, устойчивость.

**E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseychuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS
OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS**

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L., temperature drop, resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: Биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Илиел Э. Стереохимия соединений углерода / Пер. с англ. М.: Мир, 1965. 210 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

В References:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Red. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. S. 348–350.

Iliel E. Stereokhimiya soedinenii ugleroda. Per. s angl. M.: Mir, 1965. 210 s.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, N 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. In: Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142.

В References:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. ZHurn. obshh. biol. 1970. T. 31, № 2. S. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, N 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. In: Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142.

Ссылки на материалы конференций

Марьянских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

B References:

Mar'inskikh D. M. Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.)*. Novosibirsk, 2000. S. 125–128.

Ссылки на авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

B References:

Sheftel' B. I. *Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri* [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Moscow, 1985. 23 s.

Ссылки на диссертации

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. С. 21–46.

B References:

Sheftel' B. I. *Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri* [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: dis. ... kand. biol. nauk. Moscow, 1985. S. 21–46.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

B References:

Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000.

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745. 1998. Byul. № 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщикова Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

B References:

Grebenshchikova Ya. P. K nebol'shomu kursu po bibliografii [Brief course on bibliography]: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. OR RNB. F. 41. Ed. khr. 45. L. 1–10.

Ссылки на интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.11.2006).

B References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. Elektron. b-ki. 2003. T. 6, vyp. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (data obrashcheniya: 25.11.2006).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

B References:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Elektronnyi resurs: elektronnaya entsiklope-diya. Apparat Gos. Dumy Feder. Sobraniya Ros. Federatsii. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

TABLE OF CONTENTS

Z. S. Kaufman. ADAPTATION OF AQUATIC ORGANISMS TO HIGH LATITUDES	3
V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaya, O. A. Malysheva. SELECTED, OPTIMUM, PESSIMAL AND TOLERANT TEMPERATURES IN CLADOCERA <i>SIMOCEPHALUS VETULUS</i> (O.F. MÜLLER, 1776)	20
I. A. Baryshev. PECULIARITIES OF MACROZOOBENTHOS STRUCTURE FORMATION IN RIFFLES OF THE KARELIAN COAST OF THE WHITE SEA	29
E. V. Ivanter, E. A. Moiseeva. ECOLOGY OF THE RED-BACKED VOLE (<i>CLETHRIONOMYS RUTILUS</i> PALL.) IN THE SOUTHWESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE	37
O. I. Vandysh, A. A. Cherepanov, N. A. Kashulin, D. B. Denisov. THE INFLUENCE OF MINING PRODUCTION WASTEWATER ON ZOOPLANKTON COMMUNITY IN BELAYA BAY OF LAKE IMANDRA	48
M. T. Syarki, Yu. Yu. Fomina. SEASONAL CHANGES IN ZOOPLANKTON IN PETROZAVODSK BAY OF LAKE ONEGA	63
A. N. Kruglova. ZOOPLANKTON IN SOME SMALL WATER BODIES OF PETROZAVODSK (REPUBLIC OF KARELIA)	69
S. G. Novikov. ASSESSMENT OF HEAVY METAL CONTAMINATION IN SOILS OF DIFFERENT LAND USE TYPES IN PETROZAVODSK	78
T. Yu. Kuznetsova, L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. HEAVY METALS ACCUMULATION IN VARIOUS ORGANS AND TISSUES OF BIRCH TREES DEPENDING ON GROWTH CONDITIONS	86
DATES AND ANNIVERSARIES	
N. V. Lapshin. ALEKSANDR V. ARTEM'EV (on the 60 th anniversary)	95
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	100
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	102

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук
№ 1, 2015**

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН*

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-48848 от 02.03.2012 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева
Оригинал-макет Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 26.01.2015. Формат 60x84¹/₈.
Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,17. Усл. печ. л. 12,56.
Тираж 500 экз. Заказ 253.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50