

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 9, 2017

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2017

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХОЛТА, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИ, доктор математики, проф. (Польша); 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.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, PhD (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); 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.; 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.; 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)

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, 2017
- © Институт биологии Карельского научного центра РАН, 2017
- © Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН, 2017
- © Институт леса Карельского научного центра РАН, 2017

УДК 582.32 (1–751.1) (470.11)

ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ СФАГНОВЫХ МХОВ (*SPHAGNACEAE*) В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (ПИНЕЖСКИЙ ЗАПОВЕДНИК, АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С. Ю. Попов, В. Э. Федосов

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Рассматривается биотопическое распределение и отношение к ведущим экологическим факторам 23 видов сфагновых мхов из Пинежского заповедника (64°35' N, 43°02' E). Эколога-ценотический анализ проведен на основе статистической обработки и систематизации 584 геоботанических описаний, охватывающих полный спектр местообитаний заповедника. Показано, что широко распространенные (или часто встречающиеся) виды являются наиболее эвритопными и характеризуются наибольшими показателями фитоценотической значимости в одном или нескольких местообитаниях. Виды, встречающиеся спорадически, обладают средними фитоценотическими показателями и меньшей эвритопностью. Виды редкие являются наименьшими показателями фитоценотической значимости. По фитоценотической значимости видов в группах ассоциаций и группах местообитаний определены их экологические оптимумы и биотопическое распределение в целом. Из 23 видов сфагновых мхов 16 видов произрастают как в лесах, так и на болотах, 6 видов (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными, а один вид (*S. wulfianum*) – исключительно лесным. Наибольшее видовое разнообразие сфагновых мхов приходится на переходные болота. Верховые болота и заболоченные леса характеризуются чуть меньшими показателями разнообразия. Наименьшее видовое разнообразие сфагновых мхов наблюдается на низинных болотах и во влажнотравных лесах. Кластерный анализ позволил разбить 23 вида сфагнов на 6 групп, отличающихся своим отношением к экологическим факторам (влажность, трофность, богатство азотом, кислотность, освещенность). С помощью кластерного и дисперсионного анализов показано, что виды сфагновых мхов делят экологическое пространство в первую очередь по факторам богатства субстрата, а увлажненность субстрата является наименее значимым фактором. По результатам исследований приводятся уточненные значения региональных экологических индексов Д. Н. Цыганова, рассчитанные для 23 видов сфагновых мхов северной тайги Европейской России.

Ключевые слова: сфагнум; северная тайга; Пинежский заповедник; экологические шкалы; ценотическое распределение видов; экологический оптимум; статистический анализ; эколога-ценотический анализ мхов.

S. Yu. Popov, V. E. Fedosov. COENOTIC DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL PREFERENCES OF SPHAGNA IN NORTHERN TAIGA, EUROPEAN RUSSIA (PINEZHISKY STRICT NATURE RESERVE, ARKHANGELSK REGION)

Here we consider the coenotic distribution of 23 species of the genus *Sphagnum* and their relation to prime ecological factors in Pinezhsky Strict Nature Reserve (Arkhangelsk

Region, north of European Russia). Ecologo-coenotic analysis was performed on the basis of 584 relevés, which cover the entire range of habitats. The relevés were systematized and processed by multivariate techniques. The species ecological optima and distribution among habitats as a whole were determined by calculating the species' phytocoenotic significance in groups of associations and groups of habitats. It was found that widespread (or frequently occurring) species are the most eurytopic and are characterized by the highest phytocoenotic significance in one or more habitats. Species that occur sporadically have average phytocoenotic indices and are less eurytopic. Rare species are stenotopic with low values of phytocoenotic significance. Sixteen species among 23 occur both in boggy forests and in open bogs. Six species (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) are associated only with bogs and *S. wulfianum* occurs only in boggy forests. Fens and poor fens have the highest value of Sphagnum species diversity. Bogs and boggy forests have a somewhat lower diversity. Rich fens and wet herbaceous forests are characterized by the lowest value of Sphagnum diversity. Cluster analysis made it possible to sort the 23 Sphagnum species into 6 groups which differ in their relation to environmental factors (humidity, trophicity, nitrogen richness, acidity, shading). It was shown by using cluster analysis and ANOVA that Sphagnum species differentiate ecological space first of all by richness and secondly by humidity. We specified Tsyganov's ecological indexes for all the considered species in the northern taiga subzone of European Russia.

Key words: Sphagnum; northern taiga; Pinezhsky Strict Nature Reserve; ecological scales; coenotic distribution; phytocoenotic optimum; multivariate statistics; ecologo-coenotic analysis of mosses.

Введение

Экология видов рода *Sphagnum* изучалась многими исследователями [Vitt et al., 1975; Clymo, Hayward, 1982; Rochefort et al., 1990; Vitt, Chee, 1990; Vitt, 2000; Бабешина и др., 2004, 2011; Rydin et al., 2006, а в Европейской России – Смоляницкий, 1977; Максимов, 1982, 1984; Попов, 1996, 2000; Ивченко, 2013; Смагин и др., 2017]. В последнее десятилетие проводились работы по изучению распределения мхов в рамках единиц ряда классификаций растительности [Шестакова, 2005; Рубцова, 2011; Кармазина, 2013; и др.]. Однако в силу разницы подходов к выделяемым синтаксономическим единицам, отсутствию в них классификации местообитаний содержащуюся в этих работах информацию о ценотическом распределении сфагновых мхов достаточно трудно унифицировать. В связи с этим целью настоящей работы является выявление биотопического распределения в целом и экологических предпочтений (экологических оптимумов) видов рода *Sphagnum* в северной тайге Европейской России на статистической основе. Отдельные методические приемы, применяемые в данной работе, сами по себе не являются чем-то новым. Однако их синтез, возможно, поможет в будущем бриологам (и специалистам по другим группам растений) облегчить эколого-ценотический анализ видов.

В экологии существует понятие фундаментальной и реализованной экологической ниши

[Hutchinson, 1957, 1965]. Последнюю также называют фитоценотической, поскольку она представляет собой положение вида в пределах естественных сообществ. Если анализировать биотопическое распределение видов не только по их присутствию, но по фитоценотической значимости, легко обнаружить фитоценотический (синэкологический) оптимум видов, т. е. определить набор сообществ, в которых виды обладают наибольшей фитоценотической значимостью [Работнов, 1974]. Л. Б. Заугольнова [1985] предлагает в качестве фитоценотического оптимума вида рассматривать сообщества, в которых вид, среди всего спектра сообществ, им занимаемых, характеризуется максимальными показателями встречаемости и обилия. Этот подход к изучению экологических ниш видов и был использован в настоящей работе.

В качестве ключевого участка для изучения биотопического распределения сфагновых мхов в северной тайге была выбрана территория Пинежского заповедника. ГПЗ «Пинежский» расположен в Пинежском районе Архангельской области (64°35' N, 43°02' E). Площадь его составляет 51807 га. Территория заповедника находится на юго-восточной окраине Беломорско-Кулойского плато [Структура..., 2000]. Перепады абсолютных отметок рельефа здесь колеблются от 20 до 180 м над уровнем моря. Такая амплитуда высот обусловлена во многом карстовыми процессами, происходящими в подстилающих палеозойских породах,

состоящих из гипсов, ангидритов и доломитов пермского возраста [Сабуров, 1972; Шаврина, Малков, 2000]. На значительной части территории эти породы перекрыты четвертичными отложениями – супесчаной и суглинистой моренной последней стадии Валдайского оледенения, в которой слой суглинка (чаще всего легкого) перекрыт сверху маломощным слоем супеси (до 50 см), реже – песка. Изредка встречаются песчаные гряды, по всей видимости, флювиогляциального происхождения (озы). Вследствие такого строения материнские породы на водораздельных поверхностях представляют собой двучлен, а на аккумулятивных участках рельефа сложены суглинистой моренной, перекрытой сверху делювием плоскостного смыва. Мощность моренных отложений колеблется от нуля до нескольких десятков метров [Сабуров, 1972; Горячкин, 2000].

Благодаря такому рельефу и географическому положению на территории Пинежского заповедника сосредоточено высокое разнообразие ландшафтов и растительных сообществ, присущих северной тайге Европейской России. Это особенно благоприятно для изучения биотопического распределения сфагновых мхов: здесь встречаются как обширные сильновыпуклые болота с грядово-мочажинным комплексом, относящиеся к северо-восточно-европейскому типу сфагновых верховых болот [Юрковская, 1980], так и европейско-западносибирские переходные болота, небольшие слабовыпуклые верховые и переходные болота, переходные и низинные болота ключевого типа в местах выхода карбонатных и гипсовых вод, а также типичные для северотаежной подзоны заболоченные сфагновые и долгомошные леса. В связи с этим территорию заповедника можно рассматривать как репрезентативный участок для изучения разнообразия местообитаний сфагновых мхов северной тайги Европейской России.

Методы

Геоботанические описания травяно-кустарничкового и мохового ярусов во всех типах растительности (леса, луга, болота и т. д.) выполнялись на пробных площадях размером 10 × 10 м. Такой размер площади является минимальным для выявления флористического разнообразия в лесных сообществах [Корчагин, 1964]. Производилась глазомерная оценка проективного покрытия (в % от общей площади) для каждого вида травяно-кустарничкового и мохового ярусов. При проведении полевых работ мы стремились описать

всю растительность, а не только биотопы со сфагновыми мхами, для того чтобы охватить все экологическое пространство местообитаний и растительных сообществ. Описания составлялись на полевых маршрутах, которые планировались с таким расчетом, чтобы они проходили основные ландшафтные урочища заповедника, занимающие разную площадь и характеризующиеся своими особенностями растительности [Попов, 2016а]. Таким образом, описаниями было охвачено практически полное разнообразие сообществ заповедника во всех ландшафтах, а число описаний каждого биотопа примерно пропорционально занимаемой им площади на изученной территории [Попов, 2017а]. Всего сделано 584 описания растительных сообществ. Образцы видов сфагновых мхов, собиравшиеся при составлении геоботанических описаний, были определены автором настоящей работы. Названия видов мхов приводятся по [Ignatov et al., 2006], сосудистых растений – по [Пучнина, 2008].

По данным полевых описаний составлена классификация растительности на основе принципов, предложенных Д. Н. Сабуровым [1972], с применением современных методов многомерной статистики и ординации [Смирнов, Ханина, 2004]. Проверка достоверности выделения групп ассоциаций проводилась с помощью дискриминантного анализа. Ординация сообществ проводилась методом бестрендового анализа соответствий (DCA) в пакете PC-ORD 4.0 [McCune, Grace, 2002]. 584 геоботанических описания были классифицированы в 6 классов ассоциаций и 28 групп ассоциаций (табл. 1).

Описания объединялись по доминирующей биоэкогруппе в классы ассоциаций (циклы – по [Сабуров, 1972]). Класс кустарничково-зеленомошных лесов выделялся по преобладанию видов рода *Vaccinium*, бореального мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda* и др.) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum* и др.). Класс сфагновых лесов выделялся по преобладанию гигро- и гидрофильных видов сфагновых мхов, таких как *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. riparium*. Класс травяных лесов выделялся по преобладанию травяных многолетников (*Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum* и др.) [Сабуров, 1972]. Для долгомошных лесов, помимо присутствия в описаниях *Polytrichum commune*, учитывалось присутствие психрофильных видов сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. wulfianum*) [Попов, 2015]. Класс травяно-кустарничковых лесов

Таблица 1. Список синтаксонов Пинежского заповедника

Класс ассоциаций	Группа ассоциаций	Число описаний
Кустарничково-зеленомошный	Ельники черничные	69
	Сосняки черничные	64
	Березняки черничные	19
Долгомошный	Ельники долгомошные	31
	Сосняки долгомошные	2
	Березняки долгомошные	7
Сфагновый	Ельники сфагновые	12
	Ельники травяно-сфагновые	10
	Сосняки сфагновые	17
	Березняки травяно-сфагновые	8
	Ивняки травяно-сфагновые	4
	Болота верховые	83
	Болота переходные	72
Травяно-гипновый	Болота низинные ключевые комплексные	25
Травяно-гипновый	Болота низинные травяно-гипновые	9
Травяно-кустарничковый	Ельники разнотравные	12
	Лиственничники разнотравные	7
	Березняки разнотравные	12
	Осинники разнотравные	6
Травяной	Ельники влажнотравные	17
	Ельники широкоотравные	41
	Березняки влажнотравные	6
	Березняки широкоотравные	24
	Сероольшаники влажнотравные	1
	Ивняки влажнотравные	6
Луга	Луга влажнотравные	11
	Луга высокотравные	6
	Луга разнотравные	3

выделялся по сочетанию в покрове видов кустарничково-зеленомошных и травяных лесов.

По преобладанию видов той или иной экологической группы выделялись группы ассоциаций (серии – по [Сабуров, 1972]) в пределах класса ассоциаций. В кустарничково-зеленомошных лесах выделялась черничная группа ассоциаций по преобладанию бореальных кустарничков и мелкотравья. В сфагновых лесах выделены травяно-сфагновая (по преобладанию *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* и мезотрофных видов сфагнов – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*) и сфагновая (по преобладанию видов болотных сфагнов и вересковых кустарничков с пушицей) группы ассоциаций. В травяном классе выделены влажнотравная (по преобладанию бореальных гигрофитов) и широкоотравная (по преобладанию видов бореального и неморального широкоотравья) группы. Долгомошная группа выделялась по преобладанию видов группы хвоща лесного [Кутенков, Кузнецов, 2013]. В разнотравной группе помимо бореальных

кустарничков и мелкотравья значительной встречаемостью (по сравнению с черничной группой) характеризуются виды широкоотравья. Группа ассоциаций для болот выделялась по типу питания и генезису (верховые, переходные и т. д.).

Подробная характеристика синтаксонов, перечисленных в таблице 1, была дана ранее в ряде работ [Пучнина, 2000; Пучнина и др., 2008; Попов, Яковлева, 2008; Титова, Горячкин, 2008; Попов, 2016б, в, 2017б].

Экологические характеристики каждого синтаксона определялись по шкалам Д. Н. Цыганова [1983]. В каждом описании рассчитывались средневзвешенные значения (по обилию видов) для каждого описания по факторам: увлажнения почв (Hd), кислотности (Rc), трофности (Tr), обеспеченности почв азотом (Nt) и освещенности (Lc) [Заугольнова и др., 1995; Дегтева и др., 2001]. По значениям этих факторов в каждом описании с помощью кластерного анализа методом К-средних 28 групп ассоциаций были объединены в 12 групп

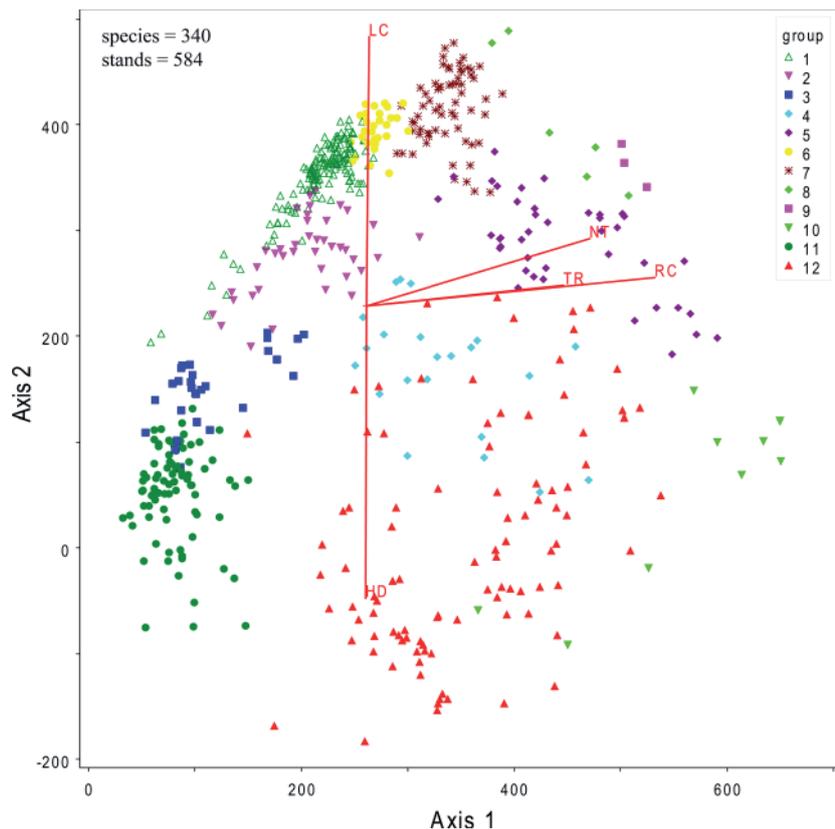


Рис. 1. Ординация 584 геоботанических описаний в осях DCA.

Здесь и на рис. 2, 6 группы местообитаний: 1 – сосняки, ельники и березняки черничные; 2 – сосняки, ельники и березняки долгомошные; 3 – сосняки и ельники сфагновые; 4 – ельники, березняки, ивняки травяно-сфагновые; 5 – ельники, березняки, сероольшаники, ивняки, луга влажнотравные; 6 – ельники, лиственничники и березняки разнотравные; 7 – ельники и березняки широколиственные; 8 – луга высокотравные; 9 – луга разнотравные; 10 – болота низинные травяно-гипновые; 11 – болота верховые; 12 – болота переходные и болота низинные ключевые комплексы. Вектора в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д. Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность (длина и угол наклона векторов пропорциональны величине коэффициента корреляции с осями варьирования DCA)

местообитаний (рис. 1, 2). Оценка значимости различий между значениями пяти экологических факторов (Nt, Hd, Rc, Tr, Lc) для выделенных групп местообитаний производилась по множественному непараметрическому критерию однородности Дункана, являющемуся одним из элементов дисперсионного анализа. Все выделенные группы различаются по этому критерию на уровне значимости $p < 0,05$. Матрица расстояний между кластерами, полученная этим методом, визуализировалась в виде дендрограммы по методу Уорда.

Для каждого вида сфагнового мха по балловым оценкам описаний были рассчитаны основные статистические показатели: средняя, медиана, минимум, максимум и стандартное отклонение по каждому из пяти экологических факторов. С помощью кластерного анализа

(метод К-средних) 23 вида сфагнов были объединены в 6 групп видов, сходных по отношению к факторам среды. Значимость различий видов по экологическим факторам также проверялась по критерию Дункана (значимость различий всех шести групп $p < 0,05$), а результат кластеризации отображался на дендрограмме (рис. 3).

По численным значениям экологических индексов для описаний, в которых был отмечен тот или иной вид сфагнума, оценивались его экологические предпочтения по данному фактору. Биотопическое распределение оценивалось на основе таблицы фитоценотической значимости видов. Последняя определяется через встречаемость (постоянство) и обилие [Миркин, Наумова, 1998]. Поэтому в качестве фитоценотического оптимума рассматривались сообщества, в которых класс постоянства

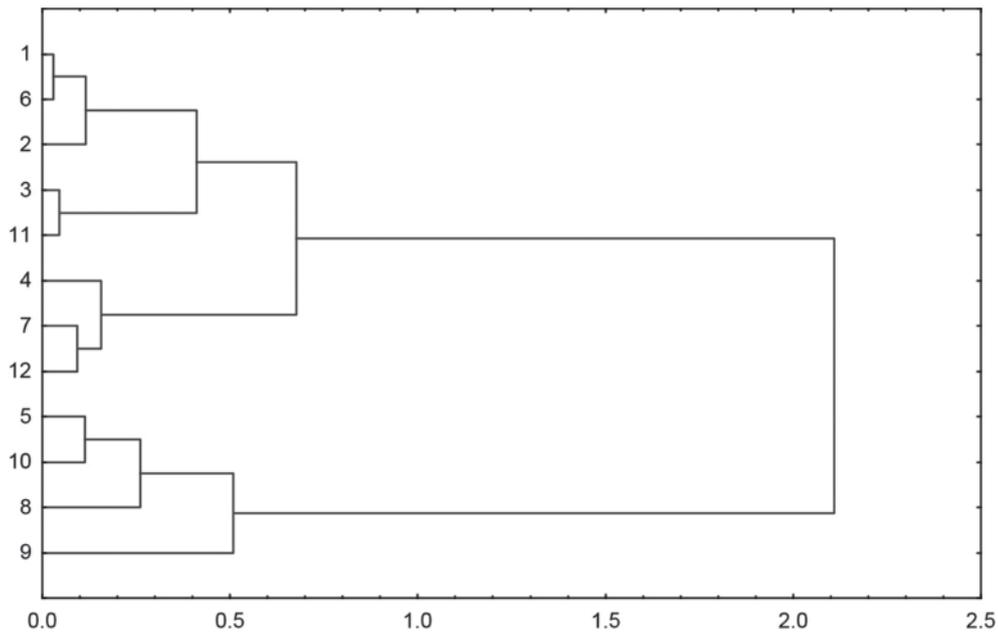


Рис. 2. Дендрограмма групп местообитаний. По вертикальной оси – группы местообитаний, по горизонтальной – расстояние между кластерами

вида составил не ниже IV, а класс обилия не ниже 3. Численные значения оптимумов по каждому экологическому фактору рассчитывались для каждого вида как среднее от значений экологических факторов по описаниям, относящимся к тем группам ассоциаций, в которых вид имеет наибольшую фитоценоотическую значимость. Кроме того, в PC-ORD для каждого вида сфагновых мхов составлялись графики его фитоценоотической значимости в ординационном пространстве описаний (Overlay from main matrix) [McCune, Grace, 2002].

Статистический анализ данных производился в программе Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

По данным бриологических исследований, в Пинежском заповеднике встречается 25 видов сфагновых мхов [Игнатов и др., 2008; Попов, Бурянина, 2012]. Из всех видов, отмеченных во флористических списках, в геоботанические описания не попали два – *Sphagnum contortum* и *S. compactum*, которые встречены в единичных местообитаниях. Поэтому дальнейший анализ будет проводиться для 23 видов (их список приводится ниже).

На рисунке 2 представлен результат ординации 584 описаний в первых двух осях варьирования DCA. Из рисунка видно, что значения осей имеют высокую корреляцию со значениями экологических факторов (вектора в центре облака точек): ось 2 – с влажностью почвы и освещенностью, ось 1 – со значениями

факторов богатства почвы. В таблице 2 приводятся значения их коэффициентов корреляции. Таким образом, рисунок 1 можно рассматривать и как визуализацию распределения сообществ и местообитаний в экологическом пространстве.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Пирсона между значениями осей DCA и экологических факторов

Экологические шкалы	Ось 1	Ось 2
Hd	-0,06	-0,90
Tr	0,83	0,21
Nt	0,79	0,40
Rc	0,88	0,31
Lc	0,11	0,83

Нагрузки на оси составили 31,2 % на первую и 33,6 % на вторую. То, что нагрузка на первую ось меньше, чем на вторую, связано с применением вращения на 90°. Это было сделано для того, чтобы ось, коррелирующая со шкалой увлажненности, располагалась вертикально, а ось, коррелирующая со шкалами богатства субстрата, – горизонтально. Обе оси примерно в равном соотношении отвечают за степень разброса данных.

Ординация 12 выделенных групп местообитаний и дерево кластерного анализа показаны на рисунках 1 и 2.

Выделенные группы местообитаний отчетливо разделяются на четыре клады, отличающиеся друг от друга главным образом по трофности (рис. 2). В одну кладу объединяются леса

водораздельных пространств – черничные, разнотравные и долгомошные (группы 1, 6, 2), которые можно назвать мезоолиготрофными [Попов, 2016б]. Также отдельной кладой представлены олиготрофные леса на торфяных почвах и верховые болота (группы 3, 11). Травяно-сфагновые, широколиственные леса и переходные болота (группы 4, 7, 12) занимают на кластерограмме обособленное положение. Это мезотрофные и мезоэвтрофные местообитания [Попов, 2016б]. В одну большую кладу также обособились богатые влажнотравные леса, низинные болота и луга (группы 5, 10, 8, 9), которые можно назвать эвтрофными (рис. 2). Приводим характеристику выделенных групп местообитаний по растительности и положению растительных сообществ в рельефе.

Группа местообитаний 1. Черничные группы ассоциаций являются типичными лесными сообществами северной тайги. Они занимают наиболее дренированные позиции в рельефе. Характеризуются такими видами, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. Следует отметить, что сильно дренированных местообитаний в заповеднике нет. С этим связано отсутствие сосняков лишайниковых, которые относительно широко распространены на севере Архангельской области [Сабуров, 1972; Кучеров, Зверев, 2012]. Однако для анализа биотопического распределения сфагновых мхов их отсутствие не играет существенной роли, поскольку сфагновые мхи в таких лесах всегда отсутствуют.

Группа местообитаний 2. Долгомошные леса встречаются в лощинах и на водораздельных пространствах. В основном они представлены ельниками долгомошными. Сосняки долгомошные – достаточно редкая группа ассоциаций. Напочвенный покров характеризуется наличием *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. wulfianum*.

Группа местообитаний 3. Сфагновые группы ассоциаций характеризуются сомкнутым древостоем из сосны или ели с господством в покрове таких видов, как *Eriophorum vaginatum*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*.

Группа местообитаний 4. Травяно-сфагновые леса из ели и березы и ивняки (*Salix phylicifolia*) образуются в крупных и мелких лощинах с проточным увлажнением. Основными видами являются *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*.

Группа местообитаний 5. Влажнотравные леса, ивняки (*Salix phylicifolia*) и луга представляют собой сообщества, образующиеся по тальвегам лощин с проточным увлажнением (в том числе и малых рек). Почвы, как правило, перегнойно-глеевые, реже – торфяно- или дерново-глеевые, на морене, делювии, суглинистом аллювии. В основном представлены биоценозами с доминированием таволги (*Filipendula ulmaria*), реже – *Calamagrostis langsdorffii*.

Группа местообитаний 6. Разнотравные ельники, березняки и лиственничники приурочены, как правило, к склонам от основной поверхности водоразделов к лощинам малых рек, занимая как бы переходное положение между бедными черничниками и богатыми влажнотравными лесами вдоль рек. Постоянные виды: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Группа местообитаний 7. Широколиственные ельники и березняки являются для северной тайги не очень распространенными сообществами, поэтому они приурочены в основном к склонам карстовых воронок и долинам рек, где почвы достаточно богатые [Попов, 2016б]. Постоянные виды: *Rubus saxatilis*, *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Atragene sibirica*, *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Equisetum pratense*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus vernus*, *Hieracium murorum*, *Carex digitata*, *Milium effusum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Группа местообитаний 8. Разнотравные луга образуются в высокой пойме или на месте бывших сенокосов и характеризуются сочетанием в покрове луговых злаков – *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca gigantea*, *Poa pratensis* и видов лугового разнотравья – *Rumex thyrsiflorus*, *Silene vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Crepis paludosa*, *Cirsium heterophyllum*, *Trifolium pratense*, *Achillea millefolium* и др.

Группа местообитаний 9. Высокоотравные луга приурочены к днищам карстовых логов и состоят из видов высокоотравья и лугового разнотравья: *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Elymus caninus*, *Delphinium elatum*, *Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria* и др.

Группа местообитаний 10. По карстовым воронкам и в проточных понижениях встречаются низинные травяно-гипновые болота, без явных признаков ключевого питания,

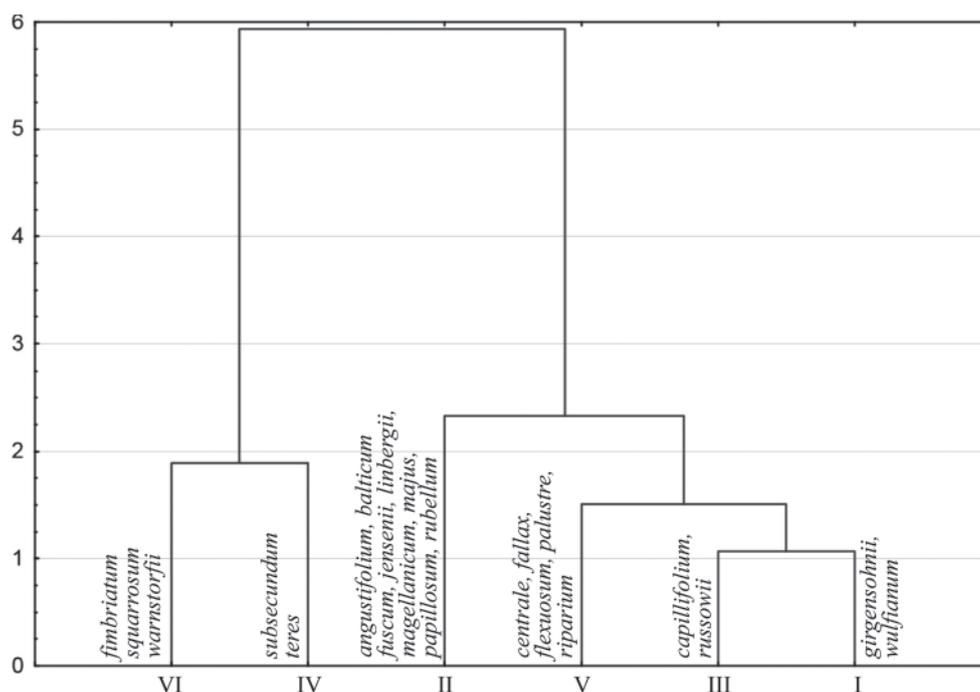


Рис. 3. Результаты кластерного анализа 23 видов сфагнов по значениям пяти экологических факторов. I, II, III, IV, V, VI – группы видов. По вертикальной оси – расстояние

растительный покров которых представлен такими видами, как *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Carex vesicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis*, *Warnstorfia exannulata*, *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Cinclidium stygium*, *Tomentypnum nitens*.

Группа местообитаний 11. Верховые болота представлены пушицево-сфагновыми и кустарничково-сфагновыми облесенными и открытыми сообществами. Травяно-кустарничковый ярус представлен такими видами, как *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *C. pauciflora*, *Rhynchospora alba*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, и другими видами олиготрофных болот. Моховой ярус образован *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. fallax*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre* и др. Часто это могут быть довольно крупные болотные массивы, площадью более 1000 га.

Группа местообитаний 12. Переходные болота являются облесенными или открытыми осоково-сфагновыми. Травяно-кустарничковый ярус представлен здесь *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Eriophorum vaginatum*, *Menyanthes trifoliata*, иногда с примесью вересковых кустарничков. В моховом ярусе основным доминантом является *Sphagnum fallax*. По берегам карстовых озер часто встречаются низинные ключевые болота, характеризующиеся

наличием мощного слоя сфагнового низинного торфа (из *Sphagnum warnstorffii*), мощностью более 2 м, и подпиткой жесткими минеральными водами. Такие болота могут быть открытыми или облесены елью, березой или сосной. Для них характерно развитие кочковато-топяного микрорельефа, высокие кочки часто образованы *Sphagnum fuscum* с болотными кустарничками, типичными для верховых болот (*Empetrum nigrum*, *Betula nana*). Моховой ярус таких кочек имеет преимущественно атмосферное питание, а обитающие на них травы с глубокими корневыми системами питаются из грунтовых вод [Максимов, 1984]. В травяно-кустарничковом ярусе на ровных участках между кочками здесь произрастают *Bistorta major*, *Comarum palustre*, *Baeothryon alpinum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex rostrata*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Equisetum fluviatile*, *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica* и другие виды болотного разнотравья. Доминантами здесь являются *Carex nigra* и *C. lasiocarpa*. В моховом ярусе доминантом является *Sphagnum warnstorffii*, иногда с примесью гипновых мхов *Tomentypnum nitens*, *Cinclidium stygium*, *Meesia triquetra* и др.

Кластерный анализ 23 видов сфагновых мхов по значениям пяти экологических факторов (Hd, Tr, Rc, Nt, Lc) позволил разделить их на 6 групп, отличающихся по своим требованиям к условиям среды (рис. 3). Дисперсионный

Таблица 3. Результат дисперсионного анализа для выделенных групп видов

Фактор	Межгрупповая дисперсия	Внутригрупповая дисперсия	Критерий Фишера (F)	Уровень значимости (p)
Hd	3,78788	1,542005	8,35198	0,000386
Tr	4,31342	1,579058	9,28758	0,000209
Nt	11,46258	0,709813	54,90568	0,000000
Rc	33,54544	2,280160	50,02038	0,000000
Lc	6,62339	0,926830	24,29738	0,000000

Таблица 4. Средние значения экологических факторов по группам видов

Фактор	Группы видов					
	I	II	III	IV	V	VI
Hd	14,61706	15,72601	14,88720	15,99329	15,62210	15,10429
Tr	4,34004	3,95812	4,16739	5,09951	4,50988	5,08678
Nt	4,13007	2,80879	3,39292	4,01320	4,05160	4,72835
Rc	4,56820	3,44598	4,12010	6,98290	5,26788	6,19209
Lc	5,01292	3,20629	4,05117	3,28487	3,73307	4,06754

Таблица 5. Частота встречаемости, определенная как число описаний, в которых встречается вид (числитель), и число видов (знаменатель) сфагновых мхов для 6 групп видов в 12 группах местообитаний в описаниях со сфагновыми мхами

	Группы местообитаний	Группы видов						Число описаний со сфагнами	Число видов сфагнов
		VI	IV	II	V	III	I		
	1	–	–	–	–	13/2	17/1	30	3
	6	–	–	–	–	–	1/1	1	1
	2	1/1	–	5/2	12/3	22/2	31/2	71	10
	3	–	–	27/3	10/2	22/2	1/1	60	8
	11	–	–	83/9	1/1	15/2	0/	99	12
	4	6/3	–	–	19/4	7/1	10/2	42	10
	7	–	–	–	–	–	6/1	6	1
	12	31/3	3/1	30/9	72/5	3/1	1/1	140	20
	5	23/2	–	–	2/1	–	3/1	28	4
	10	3/1	2/2	–	–	–	–	5	3
	8	–	–	–	–	–	–	0	0
	9	–	–	–	–	–	–	0	0
	Число описаний со сфагнами	65	5	145	116	82	69	482	
	Число видов	3	2	9	5	2	2		23

анализ по результатам кластеризации (табл. 3) показывает, что наибольший вклад в разделение видов на группы вносят такие факторы, как кислотность (Rc) и богатство азотом (Nt). После этих факторов наибольший вес имеет освещенность (Lc). Такие факторы, как увлажненность (Hd) и трофность (Tr), вносят в кластеризацию наименьший вклад (табл. 3). Из рисунка 3 видно, что большинство групп (VI, IV, V, II) включают в себя виды, способные расти в разных случаях и на кочках, и в ковре, и в мочажинах. Представители же групп I и III четко отличаются от видов других групп тем, что способны произрастать в суходольных (черничных) лесах,

а в заболоченных лесах или на болотах встречаются только на кочках. Таким образом, сфагновые мхи делят экологическое пространство больше по отношению к факторам кислотности и насыщенности азотом, чем к влажности.

Сравнение групп видов по средним значениям экологических факторов (табл. 4) показывает, что группа II резко отличается по кислотности и насыщенности субстрата азотом – в нее входят виды верховых болот (рис. 3). Группы I и III отличаются от других групп видов меньшей требовательностью к увлажненности и освещенности (табл. 4). Между собой виды этих двух групп отличаются тем, что *Sphagnum*

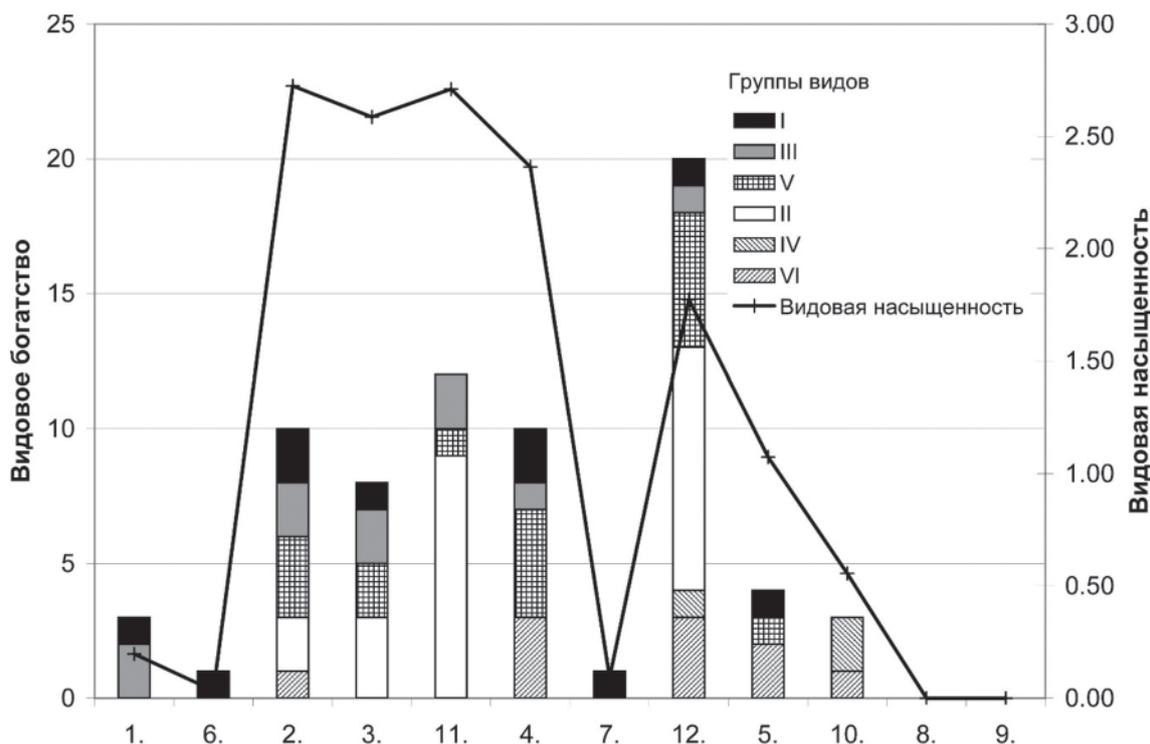


Рис. 4. Видовое богатство и видовая насыщенность сфагновых мхов в 12 группах местообитаний

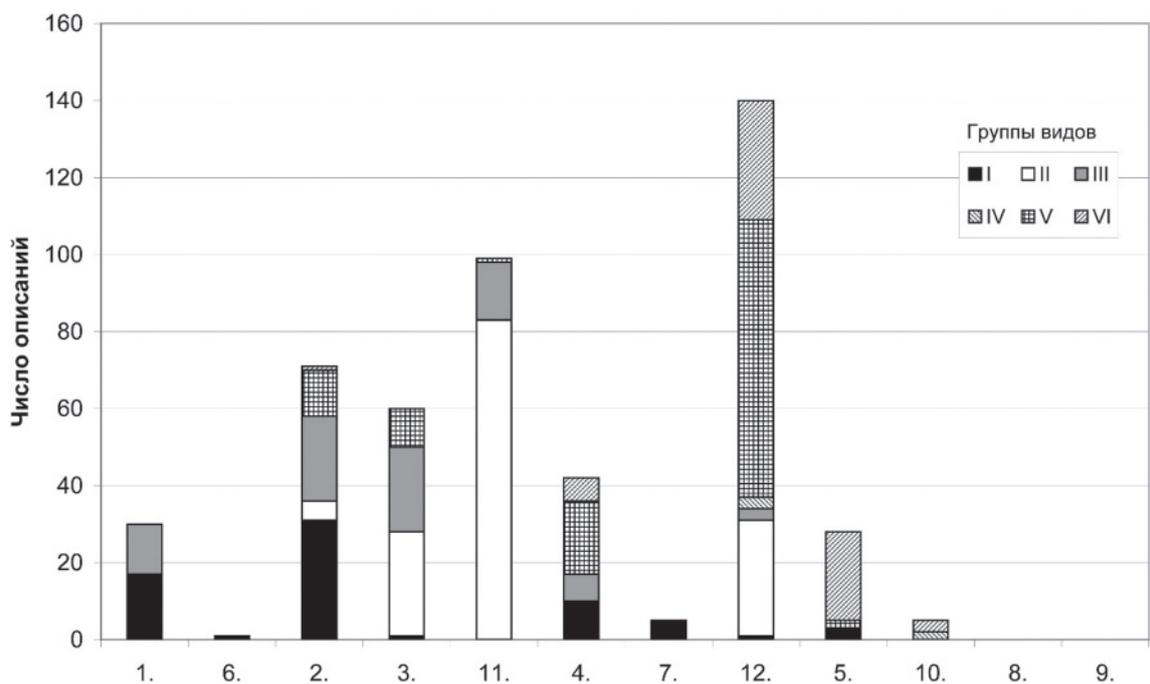


Рис. 5. Встречаемость групп видов сфагнов в 12 группах местообитаний

girgensohnii и *S. wulfianum* (группа I) способны расти в более затененных и более богатых местообитаниях, чем *S. capillifolium* и *S. russowii* (группа III), которые встречаются не только в заболоченных лесах, но и на кочках верховых болот. Виды групп VI и IV резко отличаются от других приуроченностью к более богатым и наименее кислым почвам. Между собой они имеют

отличия преимущественно по требовательности к условиям освещенности – *S. subsecundum* и *S. teres* (группа IV), гораздо реже встречаются в лесах, чем *S. fimbriatum*, *S. squarrosum* и *S. warnstorffii* (табл. 4). Виды V группы (рис. 3) можно охарактеризовать как эдификаторов переходных болот и мезотрофных заболоченных лесов (табл. 5).

Если сравнить группы местообитаний по таким фитоценоотическим показателям, как видовое богатство, видовая насыщенность и встречаемость сфагновых мхов, можно заметить, что наибольшими значениями всех этих показателей характеризуются заболоченные леса (группы местообитаний 2, 3, 4) и торфяные болота (группы местообитаний 11 и 12). Из всех этих местообитаний самые большие значения фитоценоотических показателей приходятся на переходные болота (группа местообитаний 12). Суходольные местообитания (группы местообитаний 6, 7, 5) и низинные болота (группа местообитаний 10) характеризуются минимальными их значениями (табл. 5; рис. 4 и 5).

Как видно из рисунка 5, наиболее психрофильные виды сфагнов (представители групп I и III) наибольшую встречаемость имеют в суходольных (группы местообитаний 1, 6, 7) и заболоченных (группы местообитаний 2, 3, 4) лесах. Олиготрофные виды (группа видов II) чаще встречаются на верховых болотах (группа местообитаний 11) и олиготрофных сфагновых (пушицево-сфагновых и мелкоосоково-сфагновых) лесах (группа местообитаний 3), а также на более богатых переходных болотах (группа местообитаний 12). Мезотрофные виды (группа видов V) наибольшую встречаемость имеют на переходных болотах (группа местообитаний 12) и травяно-сфагновых лесах (группа местообитаний 4), характеризующихся проточным увлажнением и мезотрофным типом питания. Виды мезоэвтрофной группы VI встречаются практически во всех местообитаниях, кроме суходольных лесов (группы местообитаний 1, 6) и олиготрофных переувлажненных местообитаний (группы местообитаний 3, 11), достигая наибольшей встречаемости на комплексных низинных ключевых болотах (группа местообитаний 12) и влажнотравных лесах (группа местообитаний 5) (рис. 5). Виды IV группы (*S. teres* и *S. subsecundum*), как и следовало ожидать, встречаются в небольших количествах только на низинных и переходных болотах (группы местообитаний 12, 10) (рис. 5).

Ценоотическое распределение видов

Биотопическое распределение и фитоценоотическая значимость видов в различных группах ассоциаций показаны в таблице 6 и на рисунке 6.

В черничных лесах (сосняках, ельниках, березняках) обитают только представители секции *Acutifolia* – *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*. Эти виды встречаются здесь с небольшим обилием и не всегда

(табл. 6), часто приурочены к микропонижениям на поверхности почвы.

В долгомошных лесах встречаются виды секций *Sphagnum*, *Acutifolia* и *Cuspidata*, *Squarrosa* и *Polyclada* (табл. 6). Наибольшую фитоценоотическую значимость (среди сфагновых мхов) в таких лесах имеет *Sphagnum girgensohnii*. Иногда его ковер разрастается настолько, что значительно вытесняет *Polytrichum commune*. Остальные виды разбросаны отдельными латками посреди ковра из *Polytrichum commune* или формируют небольшие кочки.

В заболоченных олиготрофных сфагновых лесах основу мохового покрова формируют такие виды, как *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, по коврику из которых разрастаются на пнях, приствольных повышениях или на кочках *Sphagnum magellanicum* и некоторые другие виды из секций *Acutifolia* и *Cuspidata* (табл. 6).

В более мезотрофных травяно-сфагновых лесах моховой покров образует *Sphagnum fallax*, по коврику из которого виды практически из всех секций образуют кочки, а в обводненных межкочьях часто встречаются *Sphagnum riparium*, реже – *S. squarrosum* (табл. 6).

В эвтрофных, с проточным увлажнением влажнотравных лесах сфагны не образуют сплошного покрова. Они встречаются здесь отдельными дерновинками и в небольшом количестве. Наибольшую фитоценоотическую значимость в таких лесах имеют *Sphagnum warnstorffii* и *S. squarrosum* (табл. 6; рис. 6). На влажнотравных лугах сфагны встречаются лишь изредка.

В разнотравных и широколиственных лесах, мало отличающихся по степени увлажненности от черничников, но более богатых по минеральному питанию, может иногда встречаться в небольших количествах *Sphagnum girgensohnii*. На богатых, со средним увлажнением высоколиственных и разнотравных лугах сфагны вообще не встречаются. Также сфагны отсутствуют в березняках и лиственничниках разнотравных. В этих биотопах отсутствие сфагновых мхов можно объяснить высокой дренированностью (для сфагнов) склоновых местообитаний.

Среди лесных сообществ наибольшим разнообразием по количеству видов сфагновых мхов характеризуются сфагновые, травяно-сфагновые и долгомошные группы ассоциаций (табл. 6).

22 вида сфагновых мхов (т. е. все виды, за исключением *Sphagnum wulfianum*) обитают на болотах, причем 18 из них (78,2 % от общего списка) произрастают на переходных болотах, а 12 (52,2 %) – на верховых (табл. 6). Меньше всего видов встречается на низинных травяно-гипновых болотах без напорного ключевого

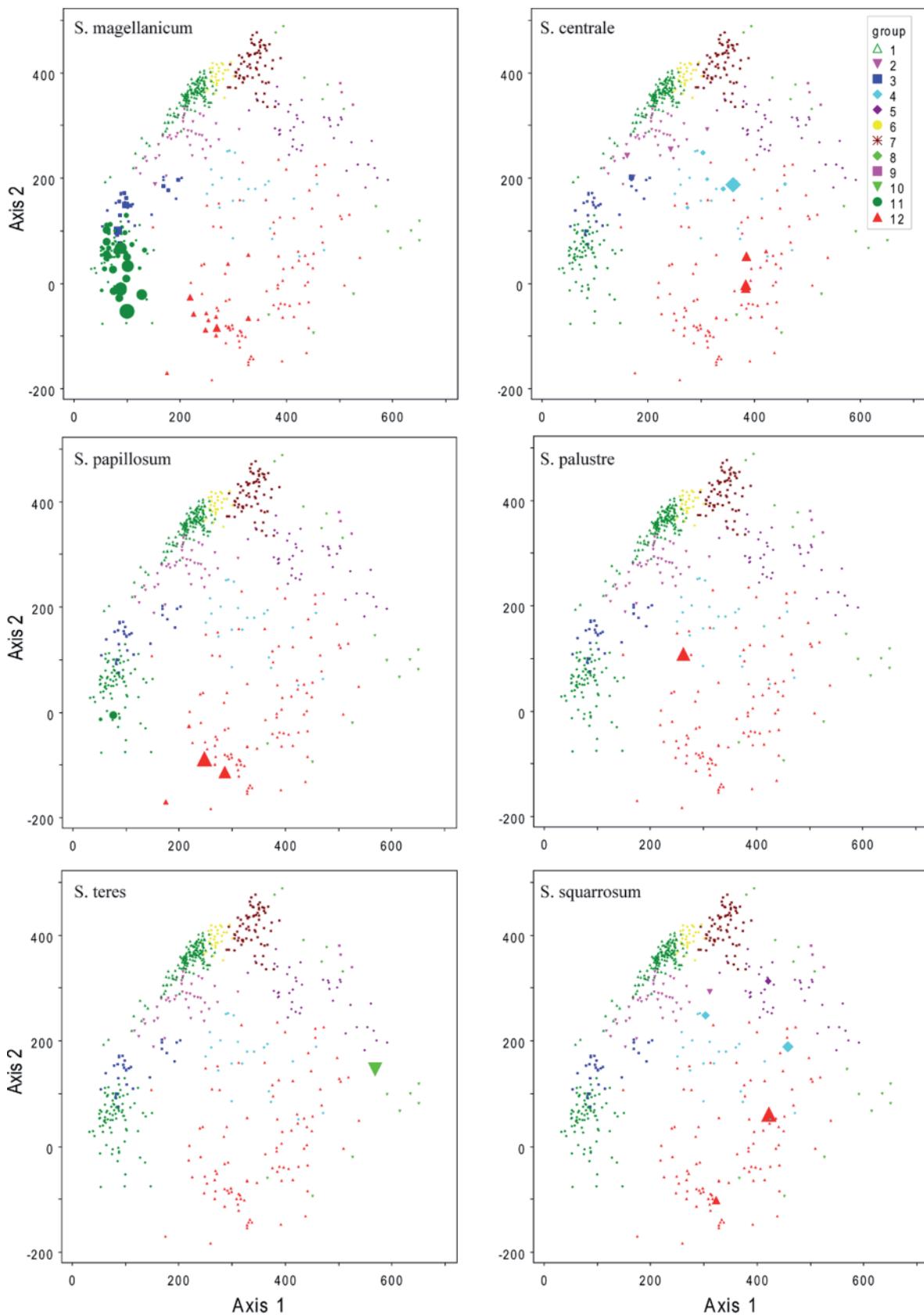


Рис. 6. Фитоценотическая значимость видов сфагнов, отображенная в осях не прямой ординации DCA (обозначения – см. рис. 1). Диаметр значков увеличивается пропорционально фитоценотической значимости вида

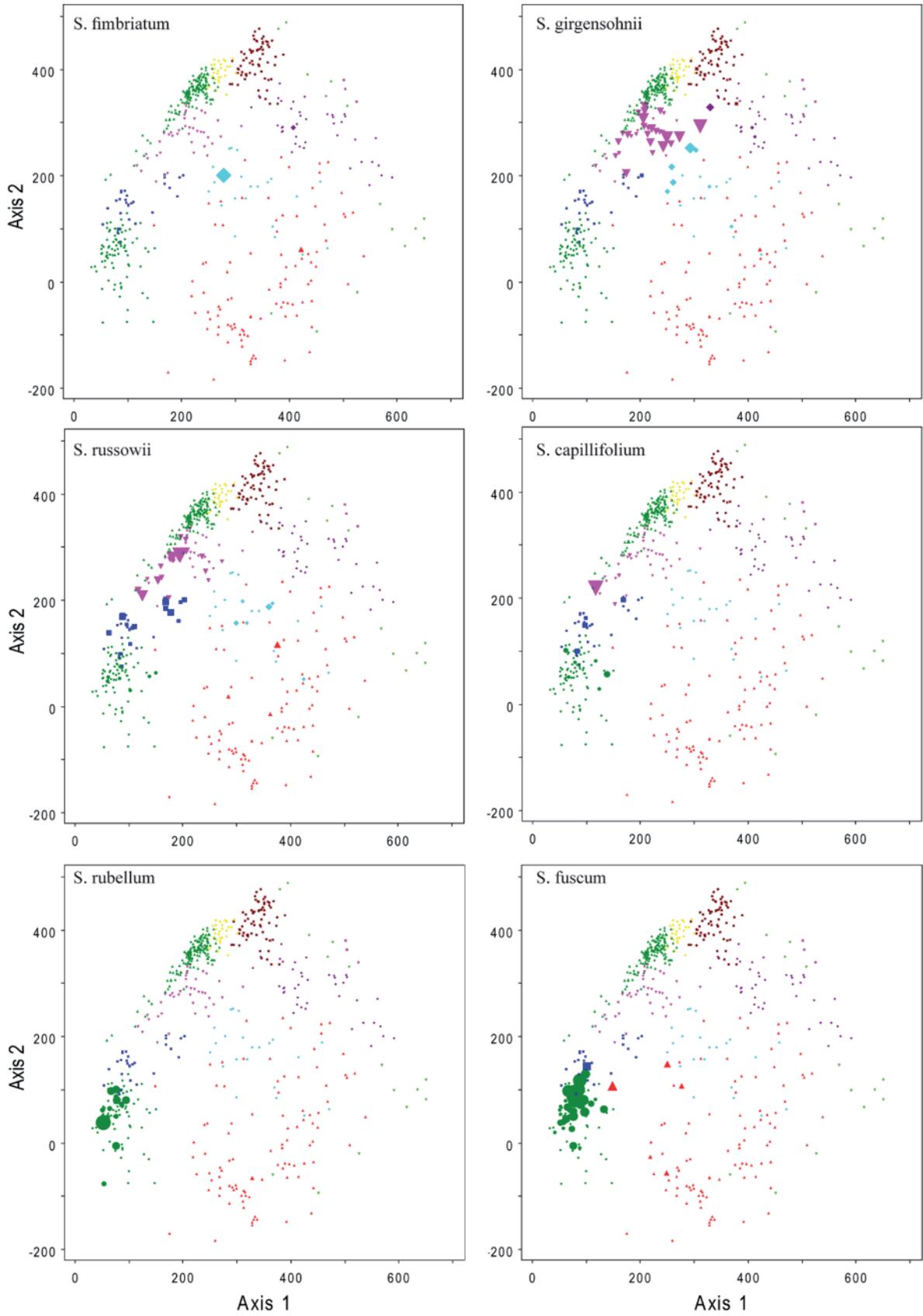


Рис. 6 (продолжение)

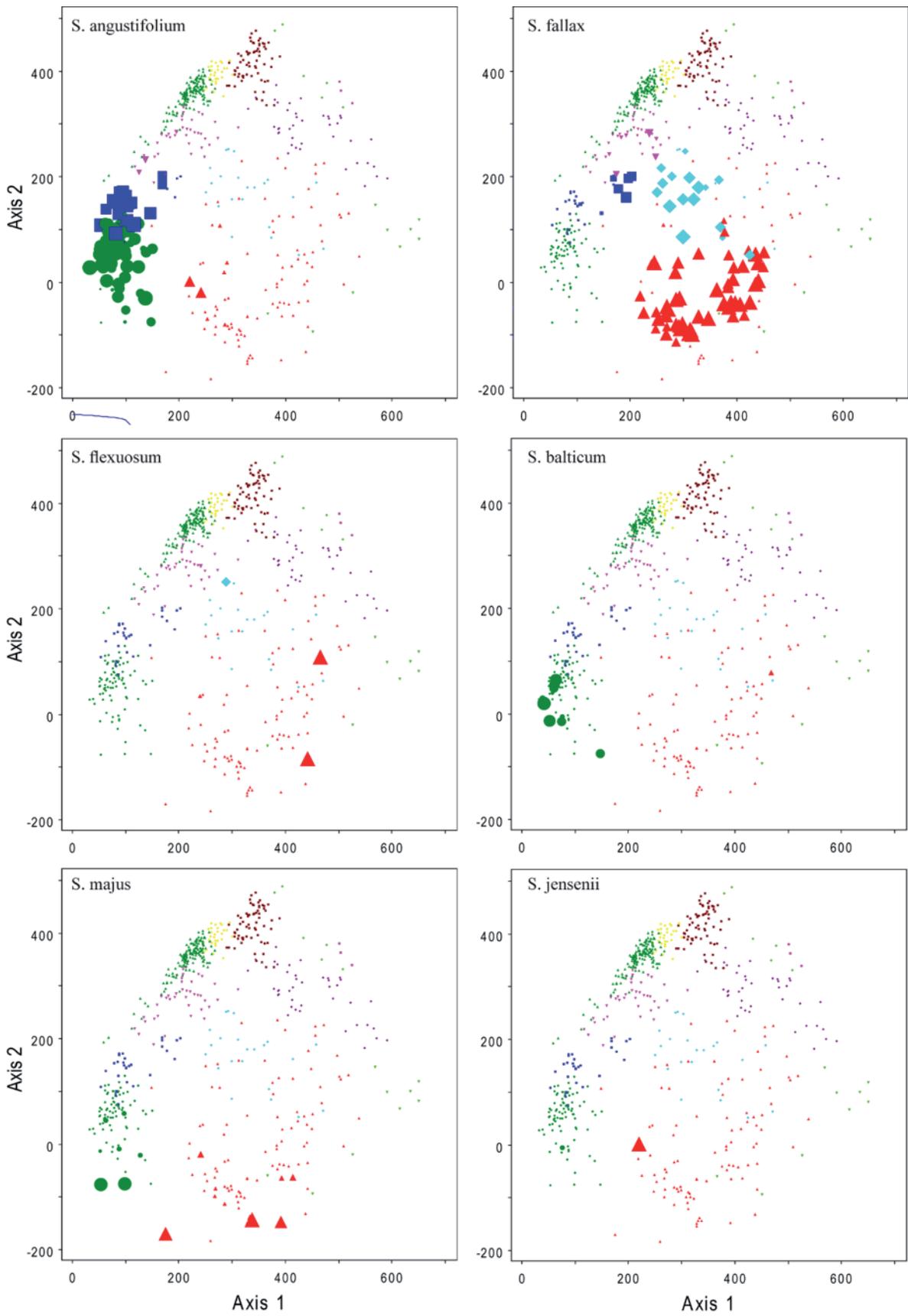


Рис. 6 (продолжение)

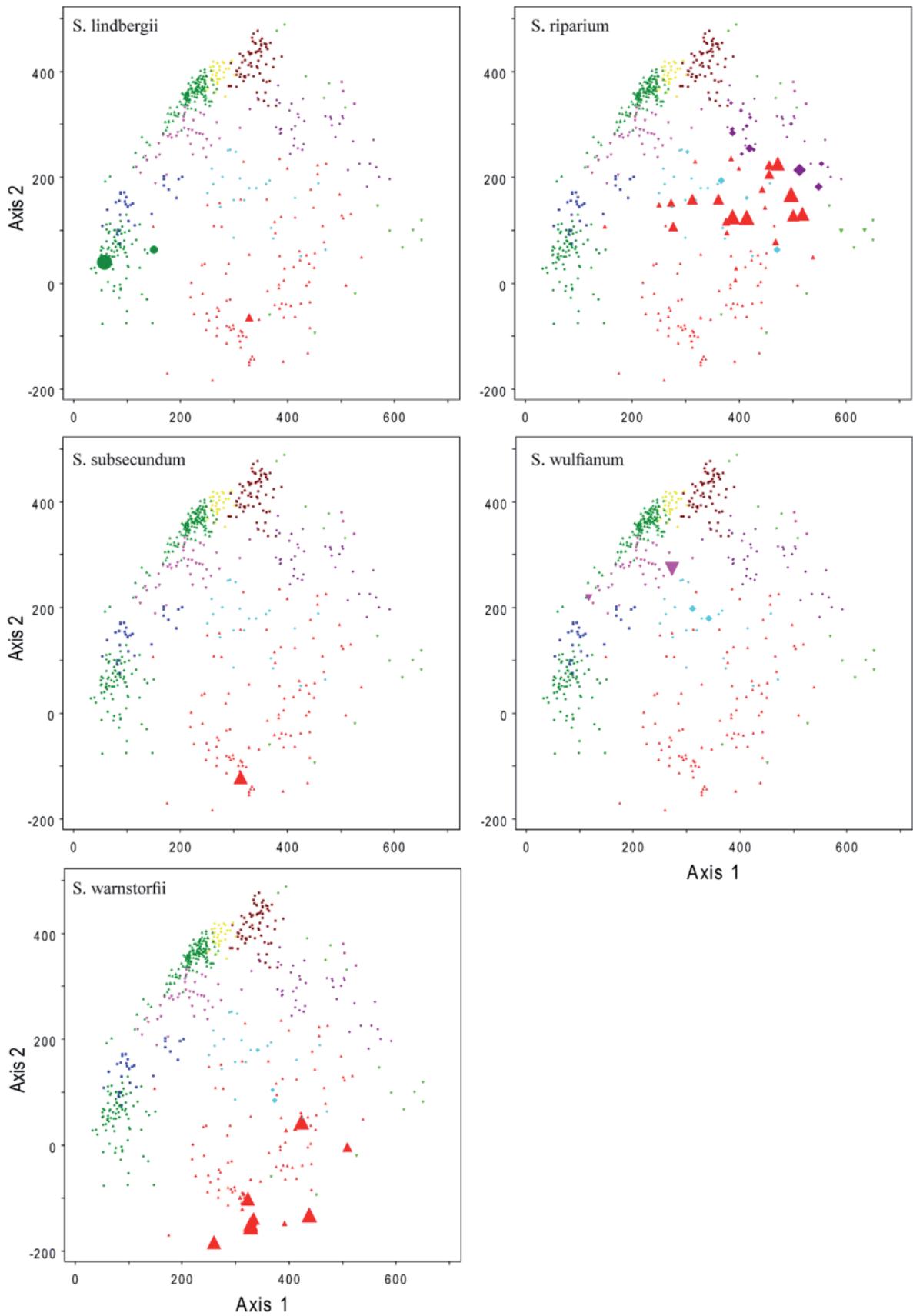


Рис. 6 (окончание)

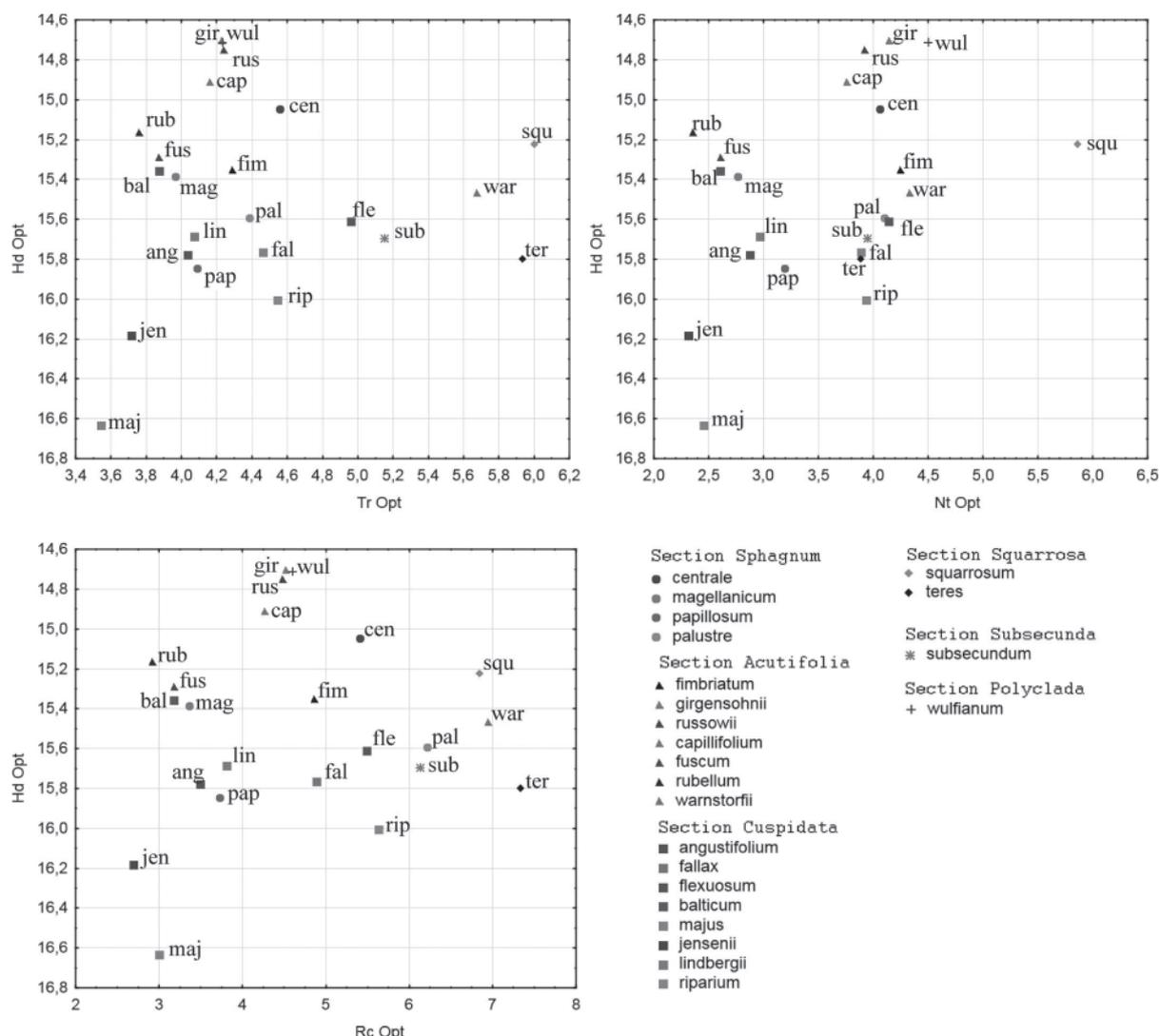


Рис. 7. Прямая ординация 23 видов сфагнов по значениям фитоценотических оптимумов в осях трофности (Tr Opt), нитрофильности (Nt Opt), кислотности (Rc Opt), влажности (Hd Opt)

S. lindbergii, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными и 1 вид (*S. wulfianum*) – исключительно лесным.

Sphagnum centrale с небольшим или средним обилием встречается в довольно богатых травяно-сфагновых ельниках и березняках, иногда – в олиготрофных ельниках мелкоосоково-сфагновых (*Carex globularis*). Во всех этих местообитаниях он образует кочки. Иногда встречается среди ковра из *Polytrichum commune* в долгомошных ельниках. Максимум обилия и встречаемости этого вида приходится на переходные осоково-сфагновые болота (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*), где он также произрастает на кочках (табл. 6). Экологический оптимум данного вида приходится на ельники травяно-сфагновые и переходные болота.

Sphagnum magellanicum довольно обычен на кочках в бедных пушицево-сфагновых

и мелкоосоково-сфагновых лесах, иногда встречается в долгомошных лесах и на переходных болотах. Максимального своего распространения он достигает на верховых болотах, где может образовывать как кочки, так и ковры. На крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом иногда может быть встречен и в обводненных мочажинах. Экологический оптимум этого вида приходится на верховые болота (табл. 6; рис. 6).

S. papillosum не встречается в лесных сообществах. Он произрастает на верховых и переходных болотах, где образует ковер, изредка – мочажины с *Rhynchospora alba*. Поскольку на переходных болотах этот вид встречается чаще, экологический оптимум его приходится на них (табл. 6; рис. 6).

S. palustre довольно редкий вид на территории заповедника. Изредка с небольшим

Таблица 7. Основная статистика значений экологических факторов для 23 видов сфагновых мхов

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
<i>Увлажнение (Hd)</i>						
centrale	15,0	15,1	14,8	14,6	16,2	0,56
magellanicum	15,4	15,4	15,3	14,2	17,0	0,47
papillosum	15,8	16,1	16,0	15,5	17,0	0,41
palustre	15,6	15,6	15,4	15,4	16,0	0,23
fimbriatum	15,4	15,0	14,8	14,6	15,8	0,54
girgensohnii	14,7	14,4	14,5	13,3	15,8	0,54
russowii	14,8	14,8	14,9	13,4	16,2	0,52
capillifolium	14,9	14,8	14,9	13,9	15,6	0,46
fuscum	15,3	15,3	15,3	14,4	16,3	0,35
rubellum	15,2	15,4	15,4	14,8	16,9	0,49
warnstorffii	15,5	15,0	15,0	13,3	16,5	0,74
angustifolium	15,8	15,3	15,3	14,6	17,2	0,42
fallax	15,8	15,5	15,4	14,3	16,7	0,66
flexuosum	15,6	15,3	14,8	14,7	16,6	0,72
balticum	15,4	15,6	15,5	15,1	16,1	0,31
majus	16,6	16,3	16,4	15,4	17,4	0,56
jensenii	16,2	16,1	16,1	15,9	16,3	0,22
lindbergii	15,7	15,6	15,6	15,1	16,2	0,42
riparium	16,0	15,8	15,9	14,8	17,1	0,47
squarrosus	15,2	15,6	15,8	14,2	15,8	0,58
teres	15,8	16,0	16,0	15,7	16,1	0,02
subsecundum	15,7	15,9	15,8	15,6	16,3	0,25
wulfianum	14,7	14,8	14,7	14,7	14,9	0,09
<i>Трофность (Tr)</i>						
centrale	4,6	4,6	4,5	4,3	5,4	0,34
magellanicum	4,0	4,1	4,1	3,7	4,7	0,21
papillosum	4,1	3,9	3,8	3,7	4,2	0,19
palustre	4,4	4,4	4,5	4,1	4,5	0,17
fimbriatum	4,3	5,2	4,9	4,3	5,9	0,67
girgensohnii	4,2	4,5	4,2	4,0	6,4	0,55
russowii	4,2	4,2	4,2	3,9	5,3	0,21
capillifolium	4,2	4,1	4,2	3,7	4,4	0,17
fuscum	3,9	3,9	3,9	3,5	5,0	0,27
rubellum	3,8	3,8	3,8	3,5	4,7	0,27
warnstorffii	5,7	5,2	5,3	3,6	6,7	0,69
angustifolium	4,0	4,1	4,0	3,4	4,5	0,21
fallax	4,5	4,5	4,3	3,9	6,6	0,45
flexuosum	5,0	4,5	4,4	4,1	5,4	0,41
balticum	3,9	3,8	3,8	3,5	4,3	0,21
majus	3,5	4,1	4,0	3,4	5,0	0,41
jensenii	3,7	3,9	3,9	3,7	4,1	0,20
lindbergii	4,1	4,0	4,0	3,9	4,2	0,13
riparium	4,5	4,5	4,5	3,8	5,1	0,31
squarrosus	6,0	5,2	5,1	4,5	6,0	0,53
teres	5,9	5,9	5,9	5,2	5,9	0,04
subsecundum	5,1	5,3	5,3	3,9	5,7	0,29
wulfianum	4,2	4,3	4,3	4,2	4,5	0,13

Продолжение табл. 7

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
<i>Нитрофильность (Nt)</i>						
centrale	4,1	4,3	4,3	3,5	6,3	0,67
magellanicum	2,8	3,0	2,9	2,3	4,1	0,41
papillosum	3,2	2,8	2,9	2,3	3,5	0,43
palustre	4,1	4,1	4,2	4,0	4,2	0,09
fimbriatum	4,2	4,6	4,4	4,2	5,0	0,35
girgensohnii	4,1	4,2	4,1	3,4	5,9	0,59
russowii	3,9	3,6	3,6	2,4	5,6	0,47
capillifolium	3,8	3,2	3,3	2,2	3,9	0,40
fuscum	2,6	2,8	2,7	2,0	4,6	0,54
rubellum	2,4	2,5	2,3	2,0	4,1	0,46
warnstorffii	4,3	4,8	4,8	2,6	6,3	0,63
angustifolium	2,9	3,0	2,9	2,1	4,0	0,40
fallax	3,9	3,9	3,9	3,0	5,4	0,45
flexuosum	4,1	4,1	4,1	3,6	4,6	0,25
balticum	2,6	2,6	2,4	2,0	4,1	0,56
majus	2,5	3,1	2,9	2,3	4,5	0,63
jensenii	2,3	2,7	2,7	2,3	3,0	0,36
lindbergii	3,0	3,0	2,9	2,3	3,6	0,48
riparium	3,9	4,0	4,0	2,8	4,9	0,48
squarrosom	5,9	5,0	5,1	3,7	6,3	0,77
teres	3,9	3,8	3,9	3,8	3,9	0,01
subsecundum	3,9	4,1	4,0	3,9	4,5	0,24
wulfianum	4,5	4,1	3,8	3,8	4,5	0,33
<i>Кислотность (Rc)</i>						
centrale	5,4	5,1	4,9	3,8	7,8	0,88
magellanicum	3,4	3,6	3,6	2,7	5,1	0,52
papillosum	3,7	3,3	3,0	2,7	3,9	0,54
palustre	6,2	6,2	6,6	5,2	6,6	0,67
fimbriatum	4,9	6,1	5,8	4,9	7,0	0,88
girgensohnii	4,5	4,9	4,6	4,2	7,0	0,70
russowii	4,5	4,3	4,4	2,9	6,9	0,60
capillifolium	4,3	3,9	3,9	2,5	4,7	0,48
fuscum	3,2	3,6	3,3	2,5	7,9	1,08
rubellum	2,9	3,0	2,9	2,5	5,0	0,56
warnstorffii	6,9	6,8	6,8	3,5	8,3	0,85
angustifolium	3,5	3,6	3,5	2,5	5,8	0,55
fallax	4,9	4,9	4,6	3,4	7,9	0,82
flexuosum	5,5	4,8	4,8	4,3	5,8	0,49
balticum	3,2	3,2	2,9	2,5	6,2	1,00
majus	3,0	3,8	3,7	2,7	5,5	0,85
jensenii	2,7	3,3	3,3	2,7	3,8	0,59
lindbergii	3,8	3,9	4,0	2,8	4,9	0,80
riparium	5,6	5,4	5,2	4,0	7,7	0,94
squarrosom	6,8	5,9	5,8	4,8	7,8	0,92
teres	7,3	7,3	7,3	7,2	7,3	0,01
subsecundum	6,1	6,5	6,4	5,8	7,7	0,69
wulfianum	4,6	4,3	4,3	3,8	4,8	0,42
<i>Отношение к свету (Lc)</i>						
centrale	3,5	4,4	4,2	3,3	5,8	0,76

Окончание табл. 7

Вид	Optimum	Mean	Median	Minimum	Maximum	Std.Dev.
magellanicum	3,4	3,4	3,4	2,7	4,7	0,28
papillosum	3,1	3,0	3,0	2,7	3,2	0,16
palustre	3,6	3,6	4,0	2,6	4,0	0,64
fimbriatum	4,7	4,0	4,0	3,6	4,7	0,41
girgensohnii	5,0	4,9	5,0	3,6	5,8	0,45
russowii	4,7	4,3	4,3	3,3	5,7	0,62
capillifolium	4,6	3,9	3,8	3,2	5,0	0,47
fuscum	3,3	3,3	3,3	2,8	4,1	0,23
rubellum	3,2	3,2	3,2	2,7	3,4	0,17
warnstorffii	3,7	4,0	4,1	2,6	5,2	0,54
angustifolium	3,4	3,5	3,4	2,7	5,3	0,38
fallax	3,7	3,9	3,7	2,6	5,7	0,68
flexuosum	3,7	4,4	4,9	3,1	5,1	0,82
balticum	3,3	3,2	3,3	2,8	3,5	0,17
majus	2,8	3,1	3,1	2,7	3,3	0,18
jensenii	2,8	3,0	3,0	2,8	3,2	0,23
lindbergii	3,2	3,3	3,3	3,2	3,4	0,08
riparium	3,2	3,5	3,4	2,9	5,1	0,55
squarrosom	4,5	4,4	4,5	3,3	5,8	0,81
teres	3,0	3,2	3,3	2,9	3,3	0,00
subsecundum	3,7	3,4	3,5	2,9	3,8	0,36
wulfianum	5,7	5,1	5,0	4,6	5,7	0,39

обилием встречается на кочках в травяно-сфагновых березняках. Встречается на ключевых низинных болотах, образуя кочки среди ковра из *Sphagnum warnstorffii*.

S. fimbriatum также является нечасто встречающимся видом. Наибольшего распространения достигает в ельниках травяно-сфагновых, где образует многочисленные довольно высокие (до 50 см) кочки, изредка и с небольшим обилием встречается в березняках влажнотравных и на переходных болотах. Экологический оптимум – ельники травяно-сфагновые (табл. 6; рис. 6).

S. girgensohnii широко распространен преимущественно в лесах, реже на болотах. Максимум своего обилия и встречаемости (экологического оптимума) достигает в долгомошных лесах, независимо от их породного состава (табл. 6; рис. 6).

S. russowii – также довольно распространенный и преимущественно лесной вид, имеющий оптимум в долгомошных лесах, где часто образует смешанные дерновинки со *Sphagnum girgensohnii*.

S. capillifolium имеет те же тенденции распространения, что и два предыдущих вида, но в отличие от последних его позиции достаточно сильны и на верховых болотах, где он

часто образует кочки, но экологический оптимум все же приходится на сосняки долгомошные (табл. 6; рис. 6).

S. fuscum в районе работ – преимущественно болотный вид. Он встречается как на небольших олиготрофных болотах, где образует кочки, так и на крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом, где из него состоят гряды. Реже на таких болотах он встречается в незначительных количествах в топяных комплексах с *Scheuchzeria palustris*, вместе с мочажинными видами *Sphagnum majus*, *S. balticum*. Иногда встречается на кочках в сосняках пушицево-сфагновых (табл. 6). Поэтому можно сказать, что в северной тайге экологический оптимум данного вида – на верховых болотах (табл. 6; рис. 6).

S. rubellum имеет почти те же ценоотические характеристики, что и *S. fuscum*, за одним исключением: этот вид не встречается в лесах. На крупных болотах с грядово-мочажинным комплексом, так же как и *S. fuscum*, участвует в формировании гряд, где и наблюдается его экологический оптимум. На болотах небольшого размера не встречается.

S. warnstorffii приурочен к довольно богатым местообитаниям – травяно-сфагновым и влажнотравным лесам, к низинным и ключевым

болотам (табл. 6). Наибольшего обилия и встречаемости (экологический оптимум) достигает на низинных ключевых болотах, где из него состоит не только ковер, но и торф, часто мощностью до 2 м и более [Пучнина и др., 2008].

S. angustifolium наибольшего распространения достигает на бедных верховых болотах, а также в сосняках и ельниках сфагновых, где образует ковры и кочки. Встречается в долгомошных лесах и на переходных болотах, но с меньшим обилием. Экологический оптимум этого вида приходится на бедные сосняки и ельники сфагновые и верховые болота (табл. 6; рис. 6).

S. fallax распространен в достаточно широком спектре местообитаний. Наибольшего развития он достигает в травяно-сфагновых лесах и на переходных болотах, где и находится его экологический оптимум (табл. 6; рис. 6).

S. flexuosum имеет те же тенденции биотопического распределения, что и *S. fallax*, но в отличие от последнего менее эвритопен, поэтому его экологический оптимум ограничивается переходными болотами (табл. 6; рис. 6).

S. balticum приурочен почти исключительно к крупным верховым болотам с ГМК, где произрастает в мочажинах. Иногда его можно встретить в мочажинах комплексных ключевых болот (табл. 6; рис. 6).

S. majus, *S. jensenii* и *S. lindbergii* приурочены исключительно к мочажинам верховых и переходных болот (табл. 6), где они образуют ассоциации с *Scheuchzeria palustris* и *Rhynchospora alba*.

S. riparium встречается с небольшим обилием в травяно-сфагновых лесах и по окрайкам верховых болот, где произрастает преимущественно в обводненных мочажинах, реже – образует ковер. На крупных переходных болотах, имеющих вытянутую форму и проточное увлажнение, образует сплошные ковры в транзитных топях, на которых разрастается *Equisetum fluviatile*. На таких болотах данный вид имеет экологический оптимум (табл. 6; рис. 6).

S. squarrosum распространен почти повсеместно в заболоченных лесах, иногда – на переходных болотах, где образует ковры, кочки и мочажину. Наибольшего развития достигает в довольно богатых ельниках таволговых.

S. teres – достаточно редкий вид. Встречается исключительно на низинных травяно-гипновых болотах, образующихся в карстовых воронках, где произрастает в обводненных коврах.

Sphagnum subsecundum встречается как в богатых заболоченных лесах, так и на переходных и низинных болотах (чаще – на последних). Во всех местообитаниях он произрастает

отдельными дерновинками или образует небольшие по площади ковры (табл. 6; рис. 6).

S. wulfianum произрастает преимущественно в долгомошных лесах, реже встречается в ельниках травяно-сфагновых на лесной подстилке под стволами деревьев, преимущественно ели. Экологический оптимум – в долгомошных ельниках (табл. 6; рис. 6).

По исследованиям А. И. Максимова [1982, 1984] в Карелии, который изучал содержание химических элементов у 18 видов сфагновых мхов, было установлено, что виды эвтрофной группы (*S. obtusum*, *S. teres*, *S. contortum*, *S. subsecundum*, *S. subfulvum*, *S. warnstorffii*) достоверно отличаются от видов олиготрофной и мезотрофной групп по содержанию СаО в верхней и нижней частях дерновинки, по содержанию MgO в нижней части дерновинки, а также характеризуются повышенными значениями зольности и pH. В то же время все шесть перечисленных видов не имеют существенных различий по содержанию K₂O и P₂O₅, но содержание этих элементов не имеет большого значения при определении трофности, поскольку все виды сфагновых мхов способны аккумулировать их в живых тканях [Максимов, 1984]. Эти данные вполне согласуются с результатами наших исследований.

Исследования В. Wojtun с соавторами [2013] из Польши по измерению pH и содержанию некоторых химических элементов в воде болот для 33 видов сфагновых мхов показывают, что максимальными значениями кислотности и содержания кальция характеризуются водные растворы под *S. warnstorffii*, *S. subsecundum*, *S. teres*, *S. squarrosum*. Минимальные значения наблюдаются для таких видов, как *S. rubellum* и *S. fuscum*, что также полностью совпадает и с нашими данными, и с данными А. И. Максимова [1984]. По содержанию калия водные растворы под разными видами сфагновых мхов различаются слабо, что согласуется с наблюдениями А. И. Максимова [1982].

Таким образом, можно говорить, что оценка экологических предпочтений видов с помощью шкал Д. Н. Цыганова дает адекватные и вполне достоверные результаты. По абсолютным значениям экологических факторов (табл. 7) можно видеть, что практически у всех видов значения среднего и медианы достаточно близки, а разброс значений невелик, о чем говорят величины стандартных отклонений. Таким образом, расчетные значения по экологическим факторам, приведенные в таблице 7, можно рассматривать как исправленные балловые оценки по каждому из пяти факторов по шкале Д. Н. Цыганова.

Выводы

23 вида сфагновых мхов, распространенных в районе работ, хорошо разделяются по экологическим факторам на 6 групп. Ведущими факторами, по которым виды делят свои экологические ниши, выступают показатели богатства субстрата (Nt, Rc) и освещенности (Lc). Наибольшие значения фитоценологических показателей сфагновых мхов приходится на торфяные болота и заболоченные леса.

Эколого-ценотический анализ позволил выявить экологические ареалы и оценить в их пределах экологические оптимумы для 23 видов сфагновых мхов, обитающих в северной тайге Европейской России. Широко распространенные (или часто встречающиеся) виды являются наиболее эвритопными и характеризуются наибольшими показателями фитоценологической значимости в одном или нескольких местообитаниях. Виды, встречающиеся спорадически, обладают средними фитоценологическими показателями и меньшей эвритопностью. Виды редкие являются стенохотными с низкими показателями фитоценологической значимости. Из 23 видов сфагновых мхов 16 видов произрастают как в лесах, так и на болотах, 6 видов (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, *S. jensenii*, *S. balticum*) являются болотными и 1 вид (*S. wulfianum*) – лесным.

Оценка экологических предпочтений видов сфагнов по значениям экологических индексов Д. Н. Цыганова полностью совпадает с оценками, полученными путем прямых измерений содержания химических элементов в дернине [Максимов, 1982, 1984] и в растворах болотных вод под разными видами сфагновых мхов [Wojtun et al., 2013].

Авторы искренне благодарны К. А. Корзникову (Ботанический сад ДВО РАН) за ценные консультации по анализу данных в PC-ORD.

Литература

Бабешина Л. Г., Дмитрук В. Н., Дмитрук С. Е. Экологические группы сфагновых мхов Томской области // Доклады ТУСУР. 2004. Т. 1, № 9. С. 61–63.

Бабешина Л. Г., Рогова Н. С., Рыжакова Н. К., Зверев А. А., Меркулов В. Г. Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению // Вестник Томского государственного университета. 2011. Т. 2, № 14. С. 122–131.

Горячкин С. В. Почвенный покров // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 56–64.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура листовых лесов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.

Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С., Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Островский М. А., Зубкова Е. В., Глухова Е. М., Паленова М. М., Губанов В. С., Грабарник П. Я. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пущино: Пущинский научный центр РАН, 1995. 51 с.

Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 106–113.

Ивченко Т. Г. Растительность болот Ильменского государственного заповедника // Растительность России. 2013. № 2. С. 38–62.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Попов С. Ю., Чуракова Е. Ю., Браславская Т. А., Кучеров И. Б. Листостебельные мхи Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 177–197.

Кармазина Е. В. Эколого-ценотическая характеристика мохообразных национального парка «Русский Север»: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 Ботаника. М., 2013. 244 с.

Корчагин А. А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 39–62.

Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК, 2013. С. 152–204.

Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 3, № 19. С. 46–80.

Максимов А. И. Фитоценологическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1982. С. 187–195.

Максимов А. И. Эколого-фитоценологическое значение сфагновых мхов // Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. С. 9–18.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Попов С. Ю. К экологической изменчивости *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci) // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 161–164. doi: 10.15298/arctoa.06.08

Попов С. Ю. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 2. С. 89–95.

Попов С. Ю. О ценотической роли сфагновых мхов в долгомошных и сфагновых лесах // Материалы международной ботанической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии

Лаврентьевны Абрамовой. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015. С. 116–120.

Попов С. Ю. Актуализация ландшафтной карты Пинежского заповедника методами многомерного анализа // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016а. Т. 1, № 1. С. 11–22.

Попов С. Ю. Растительность Пинежского заповедника (юго-восток Беломорско-Кулойского плато) // Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: САФУ, 2016б. С. 131–184.

Попов С. Ю. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016в. Т. 1, № 2. С. 38–58.

Попов С. Ю. Геоботаническая карта Пинежского заповедника // Геоботаническое картографирование. 2017а (в печати).

Попов С. Ю. Структура и особенности пространственного распространения сосновых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017б. Т. 2, № 1. С. 40–56.

Попов С. Ю., Бурянина Н. Н. Особенности экологии сфагновых мхов в северной тайге // Многолетняя динамика компонентов экосистем природного комплекса Пинежского заповедника и сопредельных территорий. Архангельск: Гос. природный заповедник «Пинежский», 2012. С. 51–63.

Попов С. Ю., Яковлева А. И. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 85–122.

Пучнина Л. В. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 78–90.

Пучнина Л. В. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 198–228.

Пучнина Л. В., Попов С. Ю., Мязгова Н. А., Чуракова Е. Ю., Ланчиков И. В. Характеристика болот и болотной флоры Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 123–135.

Работнов Т. А. Луговедение. М.: Моск. ун-т, 1974. 384 с.

Рубцова А. В. Бриофлора Удмуртской республики: дис. ... канд. биол. наук.: 03.02.01 Ботаника; 03-02-08 Экология. Ижевск, 2011. 244 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Смагин В. А., Носкова М. Г., Антипин В. К., Бойчук М. А. Разнообразие и фитоценотическая роль мхов на болотах юго-запада Архангельской области и сопредельных территорий // Труды КарНЦ. 2017. № 1. С. 75–96. doi: 10.17076/bg382

Смирнов В. Э., Ханина Л. Г. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 290–313.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых

мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 9. С. 1261–1272.

Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. 265 с.

Титова А. А., Горячкин С. В. Температурный режим как фактор устойчивости лугов карстовых логов и формирования специфических почв под ними // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск: СОЛТИ, 2008. С. 9–15.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Шаврина Е. В., Малков В. Н. Геологическое строение и рельеф // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск: СОЛТИ, 2000. С. 15–17.

Шестакова А. А. Эколого-ценотические и флористические особенности организации бриобиоты на территории Нижегородской области: дис. ... канд. биол. наук.: 03-00-16 Экология. Нижний Новгород, 2005. 223 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 300–345.

Clymo R. S., Hayward P. M. The ecology of Sphagnum // Bryophyte ecology. (Ed. A. J. E. Smith), London: Chapman & Hall, 1982. P. 229–289.

Hutchinson G. E. The niche. An abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26–78.

Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina O. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Djachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Yukonine I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 2002. 304 p.

Rochefort L., Vitt D. H., Bayley S. E. Growth, production, and decomposition dynamics of Sphagnum under natural and experimentally acidified conditions // Ecology. 1990. Vol. 71, no. 5. P. 1986–2000.

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence // Boreal peatland ecosystems, ecological studies. 2006. Vol. 188. Springer-Verlag, Berlin. P. 49–65.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes // In: Shaw A. J. & Goffinet B. (eds.). Bryophyte Biology. Cambridge University Press. 2000. P. 312–343.

Vitt D. H., Chee W.-L. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio*. 1990. Vol. 89. P. 87–106.

Vitt D. H., Crum H., Snider J. A. The vertical zonation of Sphagnum species in hummock-hollow complexes in Northern Michigan // *Mich. Bot.* 1975. Vol. 14. P. 190–200.

References

Babeshina L. G., Dmitruk V. N., Dmitruk S. E. Ekologicheskie gruppy sfagnovykh mkhov Tomskoi oblasti [Ecological groups of Sphagnum mosses in Tomsk Oblast]. *Doklady TUSUR [Proceed. of TUSUR Univ.]*. 2004. Vol. 1, no. 9. P. 61–63.

Babeshina L. G., Rogova N. S., Ryzhakova N. K., Zverev A. A., Merkulov V. G. Korrelyatsionnaya zavisimost' mezhdu sodержaniem khimicheskikh elementov v sfagnovykh mkhakh i ikh ekologicheskimi optimumami po trofnosti i uvlazhneniyu [The correlation dependence between chemical elements in Sphagnum mosses and their ecological optima for soil fertility and moisture content]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta [Tomsk State University Journal]*. 2011. Vol. 2, no. 14. P. 122–131.

Degteva S. V., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Shubina T. P. Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov evropeiskogo Severa [The coenotic and floristic structure of deciduous forests in the European North]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 269 p.

Goryachkin S. V. Pochvennyi pokrov [Soil cover]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 56–64.

Ignatov M. S., Ignatova E. A., Popov S. Yu., Churakova E. Yu., Braslavskaya T. A., Kucherov I. B. Listostebel'nye mkhi Pinezhskogo zapovednika [The leafy mosses of the Pinega State Nature Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 177–197.

Ivchenko T. G. Rastitel'nost' bolot Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika [The mires vegetation in the Ilmensky State Reserve]. *Rastitel'nost' Rossi [Vegetation of Russia]*. 2013. No. 2. P. 38–62.

Karmazina E. V. Ekologo-tsenoticheskaya kharakteristika mokhoobraznykh natsional'nogo parka "Russkii Sever" [The ecological and coenotic description of bryophytes in the Russky Sever (Russian North) National Park]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2013. 244 p.

Korchagin A. A. Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody ego izucheniya [The species (floral) composition of plant communities and research methods]. *Polevaya geobotanika [Field Geobotany]*. Moscow, Leningrad: Nauka, 1964. P. 39–62.

Kucherov I. B., Zverev A. A. Lishainikovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia]. *Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya [Tomsk State Univ. Journal of Biology]*. 2012. Vol. 3, no. 19. P. 46–80.

Wojtun B., Sendyk A., Martyniak D. Sphagnum species along environmental gradients in mires of the Sudety Mountains (SW Poland) // *Boreal Environment Research*. 2013. Vol. 18. P. 74–88.

Поступила в редакцию 06.03.2017

Kutenkov S. A., Kuznetsov O. L. Raznoobrazie i dinamika zabolochennykh i bolotnykh lesov Evropeiskogo Severa Rossii [The diversity and dynamics of paludal forests and forested mires ecosystems in the European North of Russia]. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii [Diversity and Dynamics of Forest Ecosystems in Russia]*. Moscow: KMK, 2013. P. 152–204.

Maksimov A. I. Ekologo-fitosenoticheskoe znachenie sfagnovykh mkhov [Ecological and phytocoenotic significance of Sphagnum mosses]. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii [Structural and Functional Organization and Dynamics of Mire Ecosystems in Karelia]*. Leningrad: Nauka, 1984. P. 9–18.

Maksimov A. I. Fitotsenoticheskoe znachenie i ekologiya nekotorykh sfagnovykh mkhov Karelii [Phytocoenotic significance and ecology of some Sphagnum mosses in Karelia]. *Ekologo-biologicheskie osobennosti i produktivnost' rastenii bolot [Ecological and Biological Features and Productivity of Mire Plants]*. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1982. P. 187–195.

Mirkin B. M., Naumova L. G. Nauka o rastitel'nosti (istoriya i sovremennoe sostoyanie kontseptsii) [Vegetation science: the history and current state of conceptions]. Ufa: Gilem, 1998. 413 p.

Popov S. Yu. Aktualizatsiya landshaftnoi karty Pinezhskogo zapovednika metodami mnogomernogo analiza [An updated landscape map of the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2016. Vol. 1, no. 1. P. 11–22.

Popov S. Yu. Rastitel'nost' elovykh lesov Pinezhskogo zapovednika [The spruce forest vegetation of the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2016. Vol. 1, no. 2. P. 38–58.

Popov S. Yu. Rastitel'nost' Pinezhskogo zapovednika (yugo-vostok Belomorsko-Kuloiskogo plato) [The vegetation of the Pinega State Nature Reserve (the southeastern part of Belomorsko-Kuloyskoe Plateau)]. *Flora i rastitel'nost' Belomorsko-Kuloiskogo plato [The Flora and Vegetation of Belomorsko-Kuloyskoe Plateau]*. Arkhangelsk: SAFU, 2016. P. 131–184.

Popov S. Yu. Struktura i osobennosti prostranstvennogo rasprostraneniya osnovnykh lesov Pinezhskogo zapovednika [The structure and features of spatial distribution of pine forests in the Pinega State Reserve]. *Zapovednaya nauka [Nature Conservation Res.]*. 2017. Vol. 2, no. 1. P. 40–56.

Popov S. Yu. Geobotanicheskaya karta Pinezhskogo zapovednika [A geobotanical map of the Pinega State Reserve]. *Geobotanicheskoe kartografirovaniye [Geobotanical Mapping]*. 2017 (in print).

Popov S. Yu. K ekologicheskoi izmenchivosti *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci) [On the ecological variability of the *Sphagnum riparium* Aongstr. (Sphagnaceae, Musci)]. *Arctoa*. 1996. Vol. 6. P. 161–164. doi: 10.15298/arctoa.06.08

Popov S. Yu. O tsenoticheskoi roli sfagnovykh mkhov v dolgomoshnykh i sfagnovykh lesakh [On the coenotic importance of Sphagnum mosses in Polytrichum-type and Sphagnum forests]. Materialy mezhdunarodnoi briologicheskoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya Anastasii Lavrent'evny Abramovoi [Proceed. of the Int. Bryological Conf. Dedicated to the 100th Anniv. of A. L. Abramova]. St. Petersburg: SPbGETU "LETI", 2015. P. 116–120.

Popov S. Yu. Pirogennyie suksessii sfagnovykh mkhov v Srednei Rossii [Pyrogenic successions of Sphagnum mosses in Central Russia]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 2000. Vol. 85, no. 2. P. 89–95.

Popov S. Yu., Buryanina N. N. Osobennosti ekologii sfagnovykh mkhov v severnoi taige [Features of peat mosses ecology in north taiga]. Mnogoletnyaya dinamika komponentov ekosistem prirodnogo kompleksa Pinezhskogo zapovednika i sopredel'nykh territorii [Long-term Dynamics of Ecosystems Components of the Pinega Nature Reserve and Adjacent Territories]. Arkhangelsk: Gos. prirodnyi zapovednik "Pinezhskii", 2012. P. 51–63.

Popov S. Yu., Yakovleva A. I. Rastitel'nost' klyuchevogo uchastka Pinezhskogo zapovednika [The index plot vegetation of the Pinega Nature Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 85–122.

Puchnina L. V. Rastitel'nost' [Vegetation]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 78–90.

Puchnina L. V. Sosudistye rasteniya [Vascular plants]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii (na primere zapovednika "Pinezhskii") [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia (Case of the Pinega Nature Reserve)]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 198–228.

Puchnina L. V., Popov S. Yu., Myazgova N. A., Churakova E. Yu., Lanchikov I. V. Kharakteristika bolot i bolotnoi flory Pinezhskogo zapovednika [The characteristics of bogs and bogs flora of the Pinega State Reserve]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 123–135.

Rabotnov T. A. Lugovedenie [Grassland ecology]. Moscow: Mosk. un-t, 1974. 384 p.

Rubtsova A. V. Brioflora Udmurtskoi respublikii [The bryoflora of the Udmurt Republic]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Izhevsk, 2011. 244 p.

Saburov D. N. Lesa Pinegi [The forests of the Pinega region]. Leningrad: Nauka, 1972. 173 p.

Shavrina E. V., Malkov V. N. Geologicheskoe stroenie i rel'ef [Geological structure and landscape].

Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinega Nature Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. P. 15–37.

Shestakova A. A. Ekologo-tsenoticheskie i floristicheskie osobennosti organizatsii briobioty na territorii Nizhegorodskoi oblasti [Ecological-coenotic and floristic features of bryobiota organization in Nizhny Novgorod Oblast]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Nizhny Novgorod, 2005. 223 p.

Smagin V. A., Noskova M. G., Antipin V. K., Boichuk M. A. Raznoobrazie i fitotsenoticheskaya rol' mkhov na bolotakh yugo-zapada Arkhangel'skoi oblasti i sopredel'nykh territorii [The diversity and phytocoenotic role of mosses in mires of southwestern Arkhangelsk Oblast and adjacent territories]. *Trudy KarNTs [Trans. of KaRC of RAS]*. 2017. No. 1. P. 75–96. doi: 10.17076/bg382

Smirnov V. E., Khanina L. G. Metody analiza sostoyaniya rastitel'nogo pokrova [Approaches to vegetation analysis]. Vostochnoevropейskie lesa. Istoriya v golotsene i sovremennost' [Eastern European Forests: History in the Holocene and Current State]. Moscow: Nauka, 2004. Vol. 1. P. 290–313.

Smolyanitskii L. Ya. Nekotorye zakonomernosti formirovaniya derniny sfagnovykh mkhov [Several trends in formation of peat moss swards]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1977. Vol. 62, no. 9. P. 1261–1272.

Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika [The structure and dynamics of the natural components of the Pinega State Reserve]. Arkhangelsk: SOLTI, 2000. 265 p.

Titova A. A., Goryachkin S. V. Temperaturnyi rezhim kak faktor ustoichivosti lugov karstovykh logov i formirovaniya spetsificheskikh pochv pod nimi [Temperature scenario as a cause of stable meadows with peculiar soil cover in karst hollows]. Komponenty ekosistem i bioraznoobrazie karstovykh territorii Evropeiskogo Severa Rossii [Ecosystems Components and Biodiversity of Karst Territories in the European North of Russia]. Arkhangelsk: SOLTI, 2008. P. 9–15.

Tsyganov D. N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in a mixed coniferous-broad leaved forests subzone]. 1983. Moscow: Nauka, 198 p.

Yurkovskaya T. K. Bolota [Mires]. Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR [Vegetation of the European Part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1980. P. 300–345.

Zaugol'nova L. B. Ponyatie optimumov u rastenii [The concept of ecological optima in plants]. *Zhurnal obshchei biologii [Biology Bull. Reviews]*. 1985. Vol. 46, no. 4. P. 106–113.

Zaugol'nova L. B., Khanina L. G., Komarov A. S., Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Ostrovskii M. A., Zubkova E. V., Glukhova E. M., Palenova M. M., Gubanov V. S., Grabarnik P. Ya. Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suksessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv [A data analysis system for assessing the state of successional forest communities]. Pushchino: Pushchinskii nauchnyi tsentr RAN, 1995. 51 p.

Clymo R. S., Hayward P. M. The ecology of Sphagnum. In: Bryophyte ecology. Ed. A. J. E. Smith, London: Chapman & Hall, 1982. P. 229–289.

Hutchinson G. E. The niche. An abstractly inhabited hypervolume. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26–78.

Hutchinson G. E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* 1957. Vol. 22. P. 415–427.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina O. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Djachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Yukonine I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01

McCune B., Grace J. B. Analysis of Ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 2002. 304 p.

Rocheffort L., Vitt D. H., Bayley S. E. Growth, production, and decomposition dynamics of Sphagnum

under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*. 1990. Vol. 71, no. 5. P. 1986–2000.

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence. *Boreal peatland ecosystems, ecological studies*. 2006. Vol. 188. Springer-Verlag. Berlin. P. 49–65.

Vitt D. H. Peatlands: ecosystems dominated by bryophytes. In: Shaw A. J. & Goffinet B. (eds.). *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press. 2000. P. 312–343.

Vitt D. H., Chee Wai-Lin. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio*. 1990. Vol. 89. P. 87–106.

Vitt D. H., Crum H., Snider J. A. The vertical zonation of Sphagnum species in hummock-hollow complexes in Northern Michigan. *Mich. Bot.* 1975. Vol. 14. P. 190–200.

Wojtun B., Sendyk A., Martyniak D. Sphagnum species along environmental gradients in mires of the Sudety Mountains (SW Poland). *Boreal Environment Research*. 2013. Vol. 18. P. 74–88.

Received March 06, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Попов Сергей Юрьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, I, стр. 12, Москва, Россия, 119992
эл. почта: sergei. popov. 2015@yandex.ru
тел.: 89057601867

Федосов Владимир Эрнестович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, I, стр. 12, Москва, Россия, 119992
эл. почта: fedosov_v@mail.ru
тел.: 89636201520

CONTRIBUTORS:

Popov, Sergei

M. V. Lomonosov Moscow State University
1–12 Leninskiye Gory, 119992 Moscow, Russia
e-mail: sergei. popov. 2015@yandex.ru
tel.: +79057601867

Fedosov, Vladimir

M. V. Lomonosov Moscow State University
1–12 Leninskiye Gory, 119992 Moscow, Russia
e-mail: fedosov_v@mail.ru
tel.: +79636201520

УДК 591.524.1 (470.12)

ВОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Н. Ивичева¹, Д. А. Филиппов^{2,3}

¹ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга, Вологодское отделение

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок Ярославской обл.

³ Тюменский государственный университет

Фауна водных макробеспозвоночных верховых болот рассматривается как совокупность фаун разных типов внутриболотных водоемов. Исследование выполнялось в 2012–2014 гг. на двух крупных водно-болотных угодьях: Шиченгское и Алексеевское-1 (Вологодская область). Пробы отбирались с мая по сентябрь в болотных озерах, межкочьях проточной топи, болотном ручье, двух внутриболотных озерах. Всего в составе зоофитоса и зообентоса обнаружено 116 видов и таксонов более высокого ранга (71 таксон определен до вида, 25 – до рода) из 5 типов, 7 классов. Преобладают насекомые (88 видов, в том числе 55 – двукрылые, 14 – стрекозы, 8 – жуки, 5 – ручейники), остальные группы малочисленны (в том числе олигохеты – 12 видов, пиявки – 6, моллюски – 5). Наибольшее количество видов зарегистрировано в пределах Шиченгского водно-болотного угодья – 104, из которых 81 отмечены в границах ландшафтного заказника «Шиченгский». Состав фауны и ее структура зависят от типа болотного водного объекта. В ручье преобладают амфибиотические насекомые, в топи основную роль играют олигохеты и хирономиды. В озерах доминируют моллюски и пиявки. Наиболее специфичны сообщества болотных озерков, в которых преобладают стрекозы и хирономиды. Сходство фаун разнотипных водоемов между собой минимально ($K_{sc} = 0,07–0,36$). При анализе трофической структуры наибольшую численность имеют мирные полифаги, наибольшую биомассу – хищники. Последние широко представлены в большинстве изученных водных объектов, что отличает их от неболотных. Наиболее благоприятные условия для водных беспозвоночных складываются во внутриболотных озерах.

Ключевые слова: бентос; зоофитос; болотные водоемы; верховое болото; Вологодская область.

K. N. Ivicheva, D. A. Philippov. AQUATIC MACROINVERTEBRATES OF RAISED BOGS IN THE CENTRAL PART OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA

The aquatic macroinvertebrates fauna of raised bogs is considered as a complex of faunas of different types of within-bog waterbodies. This study was conducted in 2012–2014 at two large wetlands, Shichengskoe and Alekseevskoe-1 (Vologda Region, Russia). Samples were collected from May to September from pools, spaces between hummocks of water tracks, a mire stream and two within-bog lakes. In total, 120 taxa were found (71 taxa identified to species, 25 – to genus), belonging to 5 phyla, 8 classes. Insects were prevalent (91 species, among them 55 – Diptera, 14 – Odonata, 11 – Coleoptera, 5 – Trichoptera), other groups were scarce (including 12 species of Oligochaeta, 6 Hirudinea,

5 Mollusca). The greatest number of species was registered from Shichenskoe wetland – 109 species, 80 of which were found within the Shichenskiy Landscape Reserve. The fauna was specific in each of the studied types of waterbodies. In the stream, amphibiotic insects were prevalent. In the water track, the main role belonged to oligochaetes and chironomids. In the lakes, mollusks and hirudineas were dominant. The most specific were the communities of pools, where odonates and chironomids were prevalent. The similarity between the faunas of the studied wetland waterbodies was minimal ($K_{sc} = 0.07-0.36$). Analysis of the trophic structure showed that detritophagous insects were the most abundant, while predators prevailed in terms of biomass. The latter were well represented in most of the studied waterbodies, and this was a distinctive feature of within-wetland waterbodies as compared to non-mire ones. The most favourable conditions for aquatic invertebrates were found in within-bog lakes.

Key words: benthos; zoophytes; mire waterbodies; raised bog; Vologda Region.

Введение

Верховые болота на территории России по площади и запасам торфа превалируют над всеми другими типами болот [Кац, 1948; Юрковская, 1992]. По сложности структуры, характеру образования и условиям залегания в ландшафте они наиболее разнообразны. Общим для всех верховых болот является превышение центральной части болота над окраиной, бедность и специфичность флоры, преобладание залежей с мощной толщей сфагновых верховых торфов, атмосферный тип водно-минерального питания, низкая минерализация и высокая кислотность вод и торфов. Верховые болота сосредоточены главным образом в тайге, но выходят и за ее пределы [Юрковская, 1992].

Для верховых болот характерна хорошо развитая поверхностная гидрографическая сеть, которая может быть представлена мочажинами, вторичными озерками, топями, первичными озерами, реками и ручьями [Романова, 1961].

Значительная часть гидробиологических работ на верховых болотах выполнена преимущественно на первичных или остаточных озерах [Meriläinen, Нунунен, 1990; Лазарева и др., 2003; Скальская, Жгарева, 2007; Шаропова, 2007; Лоскутова и др., 2010; и др.], тогда как для познания всей водной фауны болота и выявления ее закономерностей необходимо исследовать и другие типы болотных водных объектов. Подобных исследований довольно мало [Воусе, 2004; Прокин, 2005; Силина, Прокин, 2008; Hannigan et al., 2011; Vaars et al., 2014; Oyague Passuni, Maldonado Fonken, 2015; Kangasniemi et al., 2016]. На территории Вологодской области такие работы ранее не проводились [Филиппов, 2010].

Целью настоящей работы было определение видового состава и анализ количественных показателей и трофической структуры фауны

макробеспозвоночных верховых болот центральной части Вологодской области с учетом разнообразия разнотипных болотных водоемов и водотоков, входящих в их состав.

Материалы и методы

Изучение животного населения разнотипных болотных водных объектов проводили на двух модельных водно-болотных угодьях Вологодской области на границе южной и средней подзон тайги.

Болото Алексеевское-1 расположено в окрестностях г. Кадников (Сокольский район) и имеет площадь 1503 га. Оно формировалось в бессточной котловине на водоразделе р. Сухона и ее притоков путем зарастания первичного водоема. В настоящее время это типичный олиготрофный болотный массив с выраженными грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами и с мезоолиготрофными окрайками [Филиппов, 2007]. Болото является охраняемым (согласно решению Вологодского областного Совета народных депутатов № 479 от 14.08.1978), однако с 2005 г. в юго-западной части на площади в 150 га разрешена торфодобыча.

Шиченгское водно-болотное угодье – крупный водно-болотный объект, расположенный в Сямженском районе и включающий в себя болото Шиченгское (15,9 тыс. га), внутриболотные озера Шиченгское (1,02 тыс. га), Плакуновское и Полянок (4 и 3,7 га соответственно), а также болотные реки и ручьи. Болото сформировалось в озерно-ледниковой котловине и имеет преимущественно лимногенное происхождение. В настоящее время оно находится на олиготрофной стадии развития. Значительные участки заняты сосново-кустарничково-сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами в составе грядово-мочажинных, кочковато-мочажинных

Таблица 1. Общая характеристика исследованных болотных водоемов

Водный объект	Размер, м ²	Средняя глубина, м	Грунты	pH воды	Зарастание, %	Хл а, мкг/л	Троф. статус	n проб
<i>болото Шиченгское</i>								
Р	3·10 ²	0,1–0,8	торф	6,4	2–10	0,1–5,4	О – М	16/1
Т	2·10 ⁴	0,1–0,2	торф	5,4	80–90	3,0–165,0	М – GE	16/0
Ш	10,2·10 ⁶	1,2–2,3	ил	6,8	1	12,0–22,0	М – E	6/3
П	3,7·10 ⁴	3,0–7,0	ил	7,2	1	0,5	О	3/2
<i>болото Алексеевское-1</i>								
А	1–5·10 ²	1,0–2,0	торф	4,7	2–3	1,0–25,0	О – М	9/1

Примечание. Здесь и далее – болотные водные объекты: Р – ручей, Т – топь, Ш – оз. Шиченгское, П – оз. Полянок, А – болотные озера болота Алексеевское-1. Трофический статус: О – олиготрофный, М – мезотрофный, E – эвтрофный, GE – гиперэвтрофный. Пробы: зообентос/зоофитос.

и коврово-мочажинных болотных комплексов [Филиппов, 2015б]. Все три озера являются остаточными по происхождению, дистрофными и слабо заросшими. С 1987 г. Шиченгское озеро и болото входят в состав одноименного регионального комплексного заказника.

Исследования проводились на следующих станциях: 1) три вторичных болотных озера на болоте Алексеевское-1 (59°27'07"–11" с. ш., 40°30'57"–59" в. д.; май–сентябрь 2014 г.); 2) болотный ручей на облесенной эвтрофной окрайке Шиченгского болота (59°56'25.5" с. ш., 41°16'05.8" в. д.; май–сентябрь 2012–2014 гг.); 3) межкочья мезоолиготрофной проточной топи (59°56'42.5" с. ш., 41°17'07.5" в. д.; май–сентябрь 2012–2014 гг.); 4) оз. Шиченгское (юго-западная часть озера; 59°56'59.5" с. ш., 41°19'14.5" в. д.; июль 2012 и 2014 гг.); 5) оз. Полянок (59°55'58" с. ш., 41°31'41" в. д.; июль 2014 г.). Общая характеристика изученных водных объектов верховых болот приведена в таблице 1. Пробы зоофитоса отбирались в зарослях макрофитов: *Nuphar lutea* (L.) Smith; *Potamogeton natans* L.; *Fontinalis antipyretica* Hedw.; *Calliergon megalophyllum* Mikut.; *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm.

Отбор проб осуществлялся при помощи гидробиологического скребка (бентос) (20 × 20 см) и путем сбора отдельных растений (зоофитос). Все пробы фиксировались 40%-м формалином. В лаборатории грунт и растения промывались через газ № 33, что позволяло учитывать организмы не только макро-, но и мейобентоса. Учитывались численность и биомасса организмов. Таксономический состав идентифицировался нами до наименьшего определяемого таксона [Панкратова, 1970, 1977, 1983; Определитель..., 1977, 1999, 2001]. Расчет индексов видового разнообразия (индекс доминирования, индекс Шеннона, индекс Маргалёфа) осуществлялся в программе Past.

При анализе трофической структуры ориентировались на работу А. Е. Силиной

и А. А. Прокина [2008]. При описании трофических групп и гильдий рассчитывалась их численность и биомасса в сообществе, показатель конкуренции (отношение хищных видов к мирным) и трофического разнообразия на 1 гильдию, выявлено число трофических уровней. Данные по пищевой специализации видов взяты в основном из работ Э. И. Извековой [1975], А. И. Шиловой [1976], А. В. Монакова [1998].

Результаты и обсуждение

Общее видовое богатство

В результате изучения животного населения разнотипных болотных водных объектов двух водно-болотных угодий в составе зоофитоса и зообентоса выявлено 116 видов и таксонов более высокого ранга (71 таксон определен до вида, 25 – до рода) из 5 типов, 7 классов, 17 отрядов, 36 семейств (табл. 2). Больше всего видов (88) принадлежит к классу насекомых, из них двукрылых – 55 видов (в том числе хирономид – 35), стрекоз – 14, жуков – 8, ручейников – 5, полужесткокрылых – 2, по 1 – поденок, вислоккрылок. Также зафиксировано 12 видов олигохет, 6 – пиявок, 5 – моллюсков, 1 – гаммарид. На болоте Алексеевское-1 обнаружено 30 видов беспозвоночных, а на Шиченгском водно-болотном угодье – 104 (из которых 81 – в границах ландшафтного заказника «Шиченгский»).

Макробеспозвоночные разнотипных водных объектов

Разные типы болотных водоемов и водотоков отличаются друг от друга по гидрологическому режиму и физико-химическим условиям вод и грунтов, что отражается и на видовом составе, количественных характеристиках и структуре сообществ водных макробеспозвоночных.

В болотном ручье зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные

Таблица 2. Водные макробеспозвоночные внутриболотных водоемов и водотоков

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	Р – 2012	Р – 2013	Р – 2014	Т – 2012	Т – 2013	Т – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	А – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
NEMATODA sp. indet.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-
TURBELLARIA sp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
MOLLUSCA																
Luciniformes sp. indet.	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Gasrtopoda sp. indet.	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud, 1805)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>L. stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Planorbis</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
OLIGOCHAETA																
Oligochaeta spp.	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Muller, 1774)	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Enchytraeidae spp.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Nais barbata</i> Muller, 1774	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>N. communis</i> Piguët, 1906	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Tubificidae spp.	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. tubifex</i> (Muller, 1774)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HIRUDINEA																
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-
<i>Alboglossiphonia heteroclita</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Theromyzon tessulatum</i> (O. F. Muller, 1774)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Gammarus pulex</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Hydracarina spp. indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-
EPHEMEROPTERA																
Baetidae spp.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MEGALOPTERA																
<i>Sialis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
ODONATA																
Odonata spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aeshna</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anax imperator</i> Leach, 1815	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Cordula aenea</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Epitheca bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Somatochlora metallica</i> (Vander Linden, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

Продолжение табл. 2

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	P – 2012	P – 2013	P – 2014	T – 2012	T – 2013	T – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	A – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Leucorrhinia rubicunda</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nehalennia speciosa</i> (Charpentier, 1840)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lestes virens</i> (Charpentier, 1825)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Plecoptera spp.	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HEMIPTERA																
<i>Gerris</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
COLEOPTERA																
Coleoptera spp.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Donacia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plateumaris</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dytiscus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ochthebius</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Scirtidae spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
TRICHOPTERA																
Trichoptera spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tricholeiochiton fagesii</i> (Guinard, 1879)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DIPTERA																
Diptera spp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratopogonidae spp.	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Bezzia nigrata</i> Clastrier, 1962	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Ceratopogon</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clinohalea unimaculata</i> (Macquart, 1826)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Culicoides</i> gr. <i>obsoletus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. gr. pulicaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. stigma</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palpomyia lineata</i> (Meigen, 1804)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. rufipes</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Dolichopodidae spp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipulidae spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Tabanidae spp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lispe</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Antocha vitripennis</i> (Meigen, 1830)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranomyia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Pilaria</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontomyia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phalacrocer repicata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Triogma trisulcata</i> (Schummel, 1829)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Окончание табл. 2

Таксон	Бентос										Зоофитос					
	Р – 2012	Р – 2013	Р – 2014	Т – 2012	Т – 2013	Т – 2014	Ш – 2012	Ш – 2014	П – 2014	А – 2014	N. lut.	P. nat.	F. ant. – P	F. ant. – П	C. meg.	S. cusp.
Chironomidae																
Tanypodinae																
Tanypodinae spp.	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. gr. annulata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Procladius</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Geotghebuer, 1921)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
Orthocladinae																
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricotopus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chaetocladius vitellinus</i> (Kieffer et Thienemann, 1908)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplocladius cultriger</i> Kieffer, 1908	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hydrobaenus</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Krenosmittia camptophleps</i> (Edwards, 1929)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnophyes minimus</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-
Chironominae																
<i>Chironomus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladopelma laccophila</i> (Kieffer, 1922)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Lauterborniella agrayloides</i> (Kieffer, 1911)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Microtendipes pedellus</i> (de Geer, 1776)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parachironomus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polypedilum exsectum</i> (Kieffer, 1916)	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. scalaenum</i> (Schrank, 1803)	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenochironomus fascipennis</i> (Zetterstedt, 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tanytarsus</i> sp.	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Zavrelia pentatoma</i> Kieffer et Bause in Bause, 1914	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Prodiamesinae																
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
Всего таксонов	18	7	17	17	13	27	15	7	11	29	6	5	17	20	26	7

Примечание. Растения: N. lut. – *Nuphar lutea*; P. nat. – *Potamogeton natans*; F. ant. – *Fontinalis antipyretica*; C. meg. – *Calliergon megalophyllum*; S. cusp. – *Sphagnum cuspidatum*.

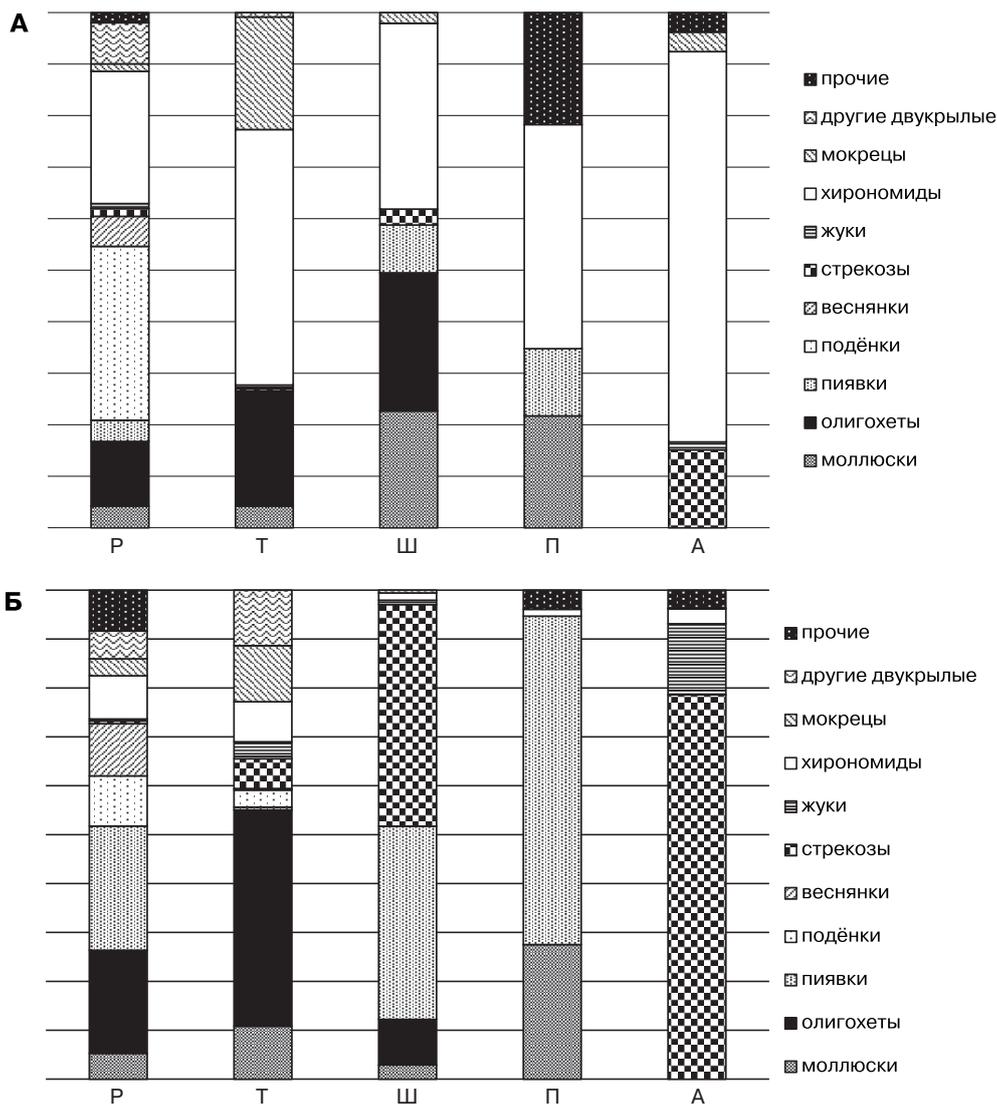


Рис. 1. Численность (А) и биомасса (Б) основных групп зообентоса (здесь и далее условные обозначения – см. табл. 1)

годы в составе бентоса было обнаружено от 7 до 19 видов за сезон (в среднем 14)). Преобладают личинки насекомых, также отмечено наибольшее число видов олигохет (6) и пиявок (5). Только в болотных водных объектах данного типа обнаружены олигохеты *Tubifex tubifex* и *Spirosperma ferox*, поденка *Cloeon dipterum*, двукрылые из семейства Cylindrotomidae и вислокрылки. Лишь в ручьях веснянки были вполне обычным таксоном. По структуре сообществ зообентоса ручьи сходны с речными сообществами таежной зоны (например, Вологодской области [Ивичева, 2016; и др.]) и характеризуются преобладанием амфибиотических насекомых [Паньков, 2000; Барышев, 2001; Чертопруд, 2002; Баканов, 2003; Яныгина, 2013; и др.]. Сообщества зообентоса имеют относительно низкую численность (табл. 3), основу которой составляют поденки

Cloeon dipterum и хирономиды (рис. 1, А). Более половины биомассы приходится на кольчатых червей, среди которых доминирует пиявка *Erpobdella octoculata* (рис. 1, Б). В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечено 17 видов макробеспозвоночных [Ивичева, Филиппов, 2013]. По численности и биомассе преобладает *Tubifex newaensis*. Высокая численность отмечена для семейства Ceratorogonidae.

В проточной топи зафиксировано 43 вида водных макробеспозвоночных (в отдельные годы было обнаружено от 13 до 27 видов за сезон (в среднем 19)). В топи отмечено наибольшее число видов насекомых (35), из которых 19 видов – хирономиды и 10 – другие виды двукрылых, а также 3 вида стрекоз, 2 – жуков, 1 – веснянок. Пиявки для данного типа болотных водоемов нехарактерны. Только здесь встречаются представители двукрылых из

Таблица 3. Численность и биомасса зообентоса, значения индексов видового разнообразия разных типов болотных водоемов и водотоков

Показатель	Водный объект				
	Р	Т	Ш	П	А
Среднесезонная численность, экз./м ²	1187,5 ± 494,2	4184,3 ± 1230,6	4850 ± 2850	766,7 ± 88,2	1466,7 ± 668,3
Среднесезонная биомасса, г/м ²	5,23 ± 1,97	2,22 ± 0,85	18,11 ± 3,95	22,41 ± 11,1	14,97 ± 6,22
S (среднее число видов в пробе)*	4,5 (2–15)	5,2 (2–11)	7,6 (5–15)	15,3 (4–28)	4,5 (2–11)
Marg. (индекс Маргалефа)	1,31 (0,42–2,79)	1,29 (0,62–3,1)	1,73 (0,91–3,22)	3,45 (1,44–5,13)	1,42 (0,91–3,15)
D (индекс доминирования)	0,35 (0,21–0,55)	0,41 (0,24–0,84)	0,25 (0,12–0,35)	0,17 (0,07–0,34)	0,35 (0,16–0,58)
H (индекс Шеннона)	0,92 (0,67–2,0)	1,06 (0,31–1,77)	1,62 (1,77–2,35)	2,09 (1,2–2,89)	1,05 (0,69–2,11)

Примечание. *В скобках приведен диапазон значений.

семейств Dolichopodidae, Tabanidae, Muscidae, а также лимониды *Antocha vitripennis* и *Pilaria* sp. В топях зафиксирована высокая численность и низкая биомасса (табл. 3) сообществ беспозвоночных, что связано с преобладанием в составе зообентоса в основном небольших по размерам видов. Более 70 % численности составляют двукрылые, представленные преимущественно хирономидами и мокрецами. В 2012 и 2013 гг. весной и летом доминировали хирономиды *Tanytarsus* sp., осенью – *Polypedilum scalaenum*. В 2014 г. весной преобладали представители подсемейства Tanypodinae, в остальные периоды – подсемейства Orthocladinae. Олигохеты составили более 40 % биомассы (преобладал крупный вид *Lumbriculus variegatus*).

Озеро Шиченгское является самым бедным в видовом отношении. Из 25 зафиксированных видов донных беспозвоночных 46 % приходится на насекомых, а 38 % – на кольчатых червей. Только в этом озере встречены олигохеты *Nais communis* и *Ripistes parasita*, хирономида *Cricotopus* sp. Более 50 % численности и биомассы зообентоса составляют гомотопные виды (моллюски, кольчатые черви). Здесь отмечены максимальная численность и высокая биомасса. Доминантов не выявлено, высокую численность имеют виды *Ripistes parasita*, *Lumbriculus variegatus*, *Erpobdella octoculata*, *Cricotopus* sp. Зоофитосы *Nuphar lutea* и *Potamogeton natans* отличаются бедным видовым составом (по 6 видов). Однако в сообществе *Potamogeton natans* отмечены более высокие количественные показатели. Также в отличие от заросли *Nuphar lutea*, где абсолютным доминантом является *Erpobdella octoculata*, в ценозах *Potamogeton natans*, помимо доминирующего *Endochironomus albipennis*, высокую численность также имеют *Cricotopus* sp., *Erpobdella octoculata*, *Nais communis*.

В озере Полянок зафиксировано наибольшее число видов водных макробеспозвоночных

(46). По сравнению с другими водоемами для него характерно большее разнообразие жуков (4 вида) и ручейников (3). Только в этом озере встречаются олигохеты *Nais barbata* и *Stylaria lacustris*, львинки, реликтовый рачок *Gammarus pulex*, а также стрекоза *Anax imperator* [Ивичева, Филиппов, 2015], занесенная в Красную книгу России [2001]. Здесь отмечена наименьшая численность и наибольшая биомасса бентосных организмов. Более 60 % численности составляют амфибиотические насекомые, почти 70 % биомассы составляют пиявки. В зоофитосе *Fontinalis antipyretica* отмечен 21 вид водных макробеспозвоночных. Доминирует *Endochironomus albipennis*, субдоминантом выступает *Stylaria lacustris*. Для зоофитоса *Calliergon megalophyllum* выявлено 28 видов. Доминирования не выражено, субдоминантами выступают *Orthocladus* sp., *Endochironomus albipennis*, *Dicranomyia* sp., *Erpobdella octoculata*, *Stylaria lacustris*.

Во вторичных болотных озерах на болоте Алексеевское-1 зафиксировано 29 видов водных макробеспозвоночных, из которых чуть более 86 % (26 видов) – насекомые. Для данного типа водоемов характерно наибольшее число видов стрекоз (8), а также только здесь отмечены хирономиды подсемейства Prodiamesinae – *Monodiamesa bathyphila*. Более 80 % численности составили двукрылые (рис. 1, А) – преобладали хирономиды, среди которых наибольшую численность имели представители подсемейства Tanypodinae и *Psectrocladius* sp. В данном типе водоемов отмечена наибольшая биомасса, почти 80 % от которой приходится на стрекоз (рис. 1, Б). В озерах не были обнаружены пиявки, а олигохеты встречались лишь единично. В зоофитосе *Sphagnum cuspidatum* отмечено 8 видов беспозвоночных, по численности доминировали *Paratanytarsus* sp. и *Psectrocladius* sp., по биомассе – *Cordula aenea*.

Анализируемые фауны разных типов водных объектов имеют низкие значения сходства

Таблица 4. Трофическая структура водных макробеспозвоночных разных типов болотных водоемов и водотоков

Показатель	Водный объект				
	Р	Т	Ш	П	А
Трофические группы и гильдии (количество видов)					
Облигатные хищники	15	15	8	12	17
– хищники-хвататели	13	15	7	11	17
– гемофаги моллюсков	2	0	1	1	0
Факультативные хищники	2	7	3	9	1
– всеядные собиратели+хвататели	2	5	3	6	1
– сапрозоофаги собиратели+хвататели	0	1	0	0	0
– соскребатели	0	1	0	3	0
Мирные полифаги	13	13	9	19	10
– сестоно-фитодетритофаги+собиратели	7	8	7	8	6
– фитодетритофаги-собиратели	6	5	2	11	4
Детритофаги	6	4	3	1	1
– глотатели	6	4	3	1	1
Фитофаги	3	1	1	2	0
– жующие	3	1	1	2	0
Трофическая структура					
Число трофических уровней	4	4	5	5	4
Число трофических групп	5	5	5	5	4
Число гильдий	7	8	7	8	5
Трофическое разнообразие, бит/гил.	0,78	0,95	1,2	1,13	0,81
Число «мирных» видов	22	18	13	22	11
Число хищных видов, с учетом факультативных	17	22	11	21	18
Число верховных хищников	15	15	8	12	17
Соотношение хищных и «мирных» видов	0,8	1,2	0,8	1,0	1,6

(табл. 3). По индексу Сьеренсена – Чекановского наибольшие из них отмечены между оз. Полянок и ручьем (0,36), а также между оз. Шиченгским и ручьем (0,35). Наименьшие – между озерами болота Алексеевское-1 и оз. Шиченгское (0,07) и озерами и ручьем (0,17). Невысокое сходство фаун во многом отражает уникальность разных типов болотных водоемов и водотоков. Сходство не выявлено и при сравнении фауны водных макробеспозвоночных болота Алексеевское-1 и Шиченгского водноболотного угодья с фауной крупных озер Вологодской области (Белое, Воже, Кубенское) [Слепухина, 1977; Слепухина, Фадеева, 1978; Баканов, 2002]. Заметим, что совпадений также не было обнаружено и при сравнении фауны различающихся по условиям малых болотных озер Дарвинского государственного заповедника [Скальская, Жгарева, 2007].

Трофическая структура фауны

Беспозвоночные зообентоса и зоофитоса верховых болот представлены пятью трофическими группами (табл. 4): 1) облигатные хищники (гильдии хищников-хватателей (43 вида)

и гемофагов-моллюсков (2)); 2) факультативные хищники (всеядные собиратели+хвататели (11); сапрозоофаги собиратели+хвататели (1); соскребатели (3)); 3) мирные полифаги (сестоно-фитодетритофаги+собиратели (17); фитодетритофаги-собиратели (20)); 4) детритофаги (глотатели (8)); 5) фитофаги (жующие (6)). Для пяти таксонов, не определенных до рода или вида, установить трофические предпочтения не представлялось возможным. В разнотипных болотных водоемах выявлены различия в распределении состава доминирующих трофических групп (рис. 2, А, Б). Во всех водоемах отмечено по 7–8 гильдий (из 9 зафиксированных в водоеме). Исключение составляют озера болота Алексеевское-1, где найдено только 5 гильдий.

Группа облигатных хищников во всех водоемах составляет от 16 до 34 % численности (рис. 2). Относительная биомасса этой группы минимальна в топях (24,5 %), в то время как в озере Шиченгское и в озерах болота Алексеевское-1 она составляет более 93 %. В топи, ручье и озерах это самая богатая видами группа (табл. 4). Из двух гильдий, входящих в данную группу, отмечены в основном

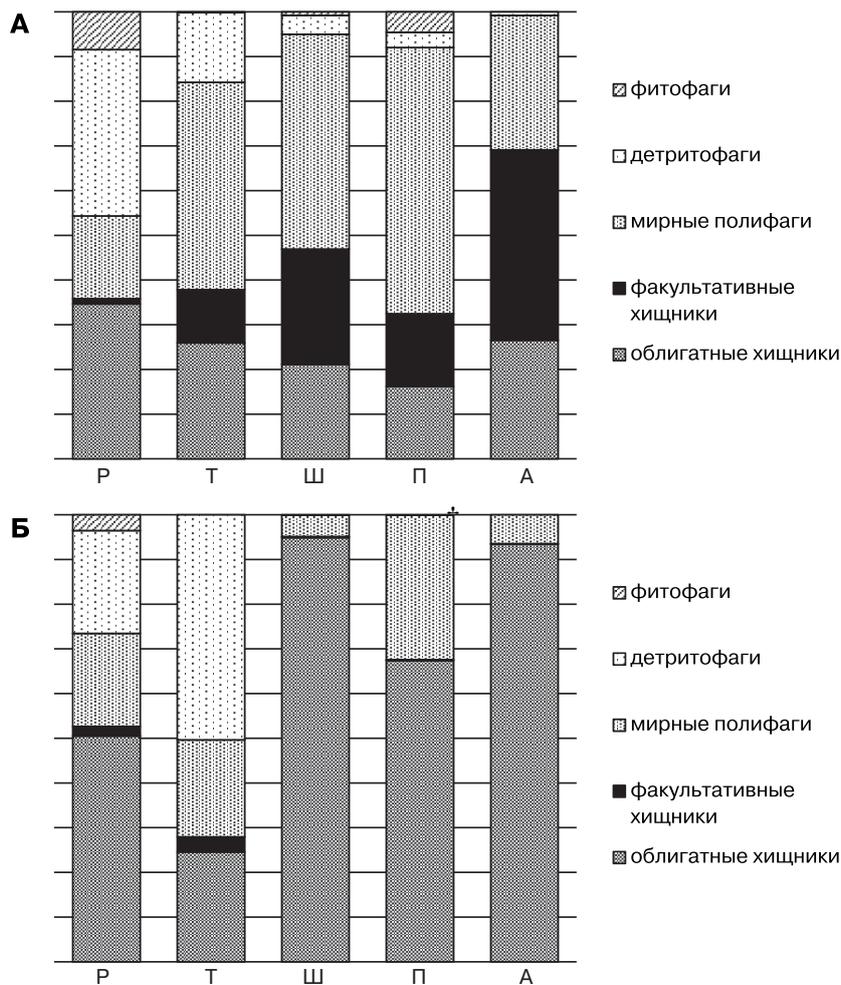


Рис. 2. Относительная численность (А) и биомасса (Б) трофических групп зообентоса

хищники-хвататели. Гильдия гемофагов моллюсков представлена родом *Glossiphonia*, отмеченным в ручье и озерах. Группа облигатных хищников в разнотипных водоемах представлена разными таксонами. В ручье по численности преобладают мокрецы и таниподины, по биомассе – пиявки (*Helobdella stagnalis* и *Erpobdella octoculata*). В озерах основным хищником является пиявка *Erpobdella octoculata*, стрекозы и таниподины встречаются значительно реже. В топи облигатные хищники представлены двукрылыми: таниподинами и мокрецами, единично встречаются стрекозы. В озерах болота Алексеевское-1 – хирономидами, имеющими наибольшую численность, и стрекозами, имеющими наибольшую биомассу; также широко представлены жуки.

Группа факультативных хищников менее разнообразна. В озерах болота Алексеевское-1 ее численность максимальна и составляет 42 % от общей, биомасса этой группы во всех водоемах незначительна (рис. 2). Из трех гильдий во всех водотоках отмечены

только сестоно-фитодетритофаги+собиратели (табл. 4), представленные двукрылыми (мокрецами *Culicoides* spp. и мелкими хирономидами), а также отмеченным только в оз. Полянок *Gammarus pulex*. В оз. Шиченгское преобладающим в составе группы видом является *Cricotopus* sp., в оз. Полянок, топи и озерах болота Алексеевское-1 – *Psectrocladius* sp. (в последних это единственный вид в данной группе), в ручье данная группа развита слабо. Гильдия сапрозоофаги собиратели+хвататели отмечена только в топи (табл. 4) (Tabanidae). Гильдия соскребателей представлена *Lymnaea* spp. и отмечена в топи и оз. Полянок.

Группа мирных полифагов в топи и озерах составляет около 50 % численности (рис. 2). Наибольшую биомассу она имеет в оз. Полянок (32 %), наименьшую – в оз. Шиченгское. В озерах данная группа является наиболее богатой в видовом отношении (табл. 4). Мирные полифаги представлены двумя гильдиями, из которых большую численность имеет гильдия сестоно-фитодетритофаги+собиратели.

Только в оз. Полянок обе гильдии имеют одинаковую численность. Гильдия сестонофитодетритофаги+собиратели представлена двустворчатыми моллюсками и хирономидами, при этом в озерах по численности и биомассе преобладает *Endochironomus albipennis*, также представлены *Glyptotendipes gripekoveri* и двустворчатые моллюски. В топи преобладает *Polypedilum* spp., в ручье – *Tanytarsus* sp. и *Chironomus* sp., в озерах – *Paratanytarsus* sp. Гильдия фитодетритофагов-собирателей представлена наидидами, поденками, ручейниками, ортокладинами и некоторыми другими двукрылыми. В озере Полянок по численности преобладают *Stylaria lacustris* и *Orthocladus* sp., по биомассе – *Dicranomyia* sp. и *Planorbis* sp. В оз. Шиченгское данная гильдия представлена только *Nais communis* и *Ripistes parasa*. В топи преобладали *Limnophyes minimus* и *Eukiefferiella* sp., в ручье – поденки *Cloeon dipterum*, в озерах – ручейник *Psychoomyia pusilla*.

Группа детритофагов в болотных водных объектах верховых болот представлена только одной гильдией – глотатели. В ручье данная группа имеет наибольшую численность (37 %), в топи – наибольшую биомассу (50 %) (рис. 2). К данной группе относятся только олигохеты семейств Enchytraeidae, Lumbriculidae и Tubificidae. Наибольшее число видов детритофагов (6) (табл. 4) отмечено в ручье, за счет тубифицид, среди которых по численности и биомассе доминирует *Tubifex newaensis*. В топи абсолютным доминантом является *Lumbriculus variegatus*. В озере Полянок и озерах отмечено по одному виду из данной группы (табл. 2).

Группа фитофагов также представлена одной группой – жуящие. Она является наиболее бедной в количественном и видовом отношении (табл. 4; рис. 2), в озерах верхового болота Алексеевское-1 вообще не отмечена. Наибольшая численность и биомасса этой группы зафиксированы в ручье и оз. Полянок. В ручье данная группа представлена отмеченными только здесь цилиндроматидами, в оз. Полянок – жуками семейства Chrysomelidae.

Число трофических уровней в ручье, топи и озерах составляло 4, в озерах – 5 (за счет присутствия рыб) (табл. 4). В озерах болота Алексеевское-1 отмечено 4 трофические группы и 5 гильдий, во всех остальных водоемах и водотоках – 5 групп и 7–8 гильдий. Трофическое разнообразие в ручье топи и озерах ниже, чем в озерах. Численность зообентоса в озерах распределена по трофическим гильдиям более равномерно. В озерах отмечено наименьшее число «мирных» видов и наибольшее число

хищников. Наибольший уровень конкуренции (соотношение хищных и «мирных» видов) отмечен также во вторичных озерах. В целом количество трофических групп и гильдий сходно с таковым в болотных водоемах лесостепной зоны Среднерусской возвышенности [Прокин, 2005; Силина, Прокин, 2008].

Особенности фауны разных типов водных объектов верховых болот

Наибольшее видовое разнообразие (индекс Шеннона) и видовое богатство (индекс Маргалёфа) отмечено для оз. Полянок (табл. 3). Также здесь выявлено наименьшее доминирование. Таким образом, в этом озере зафиксировано наибольшее число видов и распределение общей численности по видам относительно равномерное. В ручье и проточной топи болота Шиченгское и озерах болота Алексеевское-1, напротив, отмечены наименьшие значения индексов видового богатства и разнообразия и наибольшее доминирование. Несмотря на достаточно высокое количество видов, распределены они неравномерно и отмечается высокое доминирование отдельных из них. В оз. Шиченгское (в котором отмечено меньше всего таксонов) виды распределены в общей численности относительно равномерно.

Озера Шиченгское и Полянок являются остаточными по происхождению и, соответственно, более древними среди всех изученных типов болотных водоемов. Они характеризуются большим объемом водной массы, илистыми грунтами, низкой степенью зарастания, нейтральными значениями pH. Гидрологические условия здесь наиболее стабильные – отсутствует промерзание в зимний и пересыхание в летний периоды. В зообентосе преобладают моллюски, кольчатые черви и хирономиды, что в целом характерно для озер региона. Доля численности и биомассы гомотопных организмов здесь наибольшие. Доля хищников составляет менее половины численности, однако они преобладают по биомассе. В оз. Полянок имеется больший диапазон глубин, оно менее дистрофное (по сравнению с Шиченгским), поэтому условия для существования водных макробеспозвоночных здесь более благоприятные, что и выражается в более высоких значениях видового разнообразия и биомассы. Состав макрофитов, являющихся субстратом для обитания беспозвоночных, также зависит от условий в водоеме.

Менее благоприятные условия для существования донных сообществ складываются в ручье

и проточных топях Шиченгского болота и во вторичных озерах болота Алексеевское-1. Перечисленные водоемы характеризуются небольшими площадями и объемами воды, а единственным субстратом для обитания служит торф разной зольности и степени разложения.

Ручей и проточная топь имеют эвтрофный или мезотрофный облик, характеризуются непостоянством гидрохимического режима [Филиппов, 2014] и уровня и объема воды. Последнее способствует как промерзанию, так и пересыханию водоемов, что приводит к частичной гибели донных беспозвоночных. В обоих водоемах зафиксированы низкие значения биомассы. В топи общая численность и количественные показатели гомотопных видов выше, чем в ручье. Только в ручье хищники составляют менее 50 % численности и биомассы и широко представлены детритофаги. Наибольшие скопления макробеспозвоночных в ручье отмечены в зарослях *Fontinalis antipyretica*, что, по-видимому, связано с привлекательностью данного субстрата с трофической точки зрения (наличие эпифитных, планктонно-эпифитных, бентосных водорослей и зарослевых зоопланктеров).

Озерки являются ультраолиготрофными и относительно молодыми по происхождению (вторичными по отношению к болоту) водными объектами [Филиппов, 2015а], с весьма постоянным в течение сезона уровнем воды и ее физико-химическим составом. Структура сообществ зообентоса здесь наиболее специфична, а представители гомотопного бентоса встречаются лишь единично. Трофическая структура упрощена (отмечено всего пять гильдий, преобладающей группой являются хищники).

Заключение

Исследования водных макробеспозвоночных верховых болот Вологодской области были проведены впервые. Они позволили выявить в четырех типах болотных водных объектов (озеро, вторичное озерко, ручей, топь) 116 видов и таксонов более высокого ранга. Каждый тип болотных водоемов/водотоков характеризовался определенным составом фауны, ее структурой, а также количественными показателями. В разных водных объектах зафиксировано от 25 до 46 видов, но сходство фаун между собой минимально ($K_{sc} = 0,07-0,36$). В ручье преобладают амфибиотические насекомые, в топи – олигохеты и хирономиды, в озерах – моллюски и пиявки, в озерах – стрекозы и хирономиды. При анализе трофической структуры наибольшую численность имеют мирные полифаги, а наибольшую биомассу – хищники.

Последние широко представлены в большинстве изученных водных объектов, что отличает их от неболотных. Зафиксированные различия во многом обусловлены абиотическими особенностями, присущими каждому типу болотных водоемов/водотоков. К лимитирующим факторам следует отнести глубину водоема и колебания его уровня в течение сезона, наличие течения/волнения, характер и тип субстрата, а также характер и степень зарастания, физико-химические свойства вод.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-14-01134).

Авторы благодарят А. А. Прокина (ИБВВ РАН) за конструктивное обсуждение рукописи, В. А. Филиппова за помощь в проведении полевых работ и В. В. Юрченко (ИБВВ РАН) за помощь с переводом.

Литература

- Баканов А. И. Зообентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 165–180.
- Баканов А. И. Состояние зообентоса малых рек // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 332–357.
- Барышев И. А. Реофильные сообщества донных беспозвоночных притоков Онежского озера и Белого моря: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2001. 146 с.
- Ивичева К. Н. Зообентос малых рек-притоков Верхней Сухоны // Вода: химия и экология. 2016. № 8 (98). С. 53–59.
- Ивичева К. Н., Филиппов Д. А. *Anax imperator* (Insecta, Odonata) в Вологодской области // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 10–4. С. 748.
- Ивичева К. Н., Филиппов Д. А. О макрозоофитосе сообществ *Fontinalis antipyretica* водоемов и водотоков Вологодской области // Ярославский педагогический вестник. 2013. Т. III, № 4. С. 166–170.
- Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1975. 20 с.
- Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: ОГИЗ, 1948. 320 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: АСТ Астрель, 2001. 862 с.
- Лазарева В. И., Жгарева Н. Н., Гусаков В. А., Иванов В. К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 73–84.

Лоскутова О. А., Хохлова Л. Г., Патова Е. Н., Степина А. С., Кононова О. Н. Биоразнообразие беспозвоночных и водорослей в озерах болотного заказника «Океан» // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1 (4). С. 957–962.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Наука, 1998. 320 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / Под ред. Л. А. Кутиковой, Я. И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 1999. 996 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. С. Я. Цалолыхина. СПб.: Наука, 2001. Т. 5. 838 с.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1977. Вып. 112. С. 1–154.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1983. Вып. 134. С. 1–296.

Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1970. Вып. 102. С. 1–344.

Паньков Н. Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 192 с.

Прокин А. А. Состав и структура макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.

Романова Е. А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот (с использованием аэрофотосъемки). Л.: ГИМИЗ, 1961. 244 с.

Силина А. Е., Прокин А. А. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоемов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 35–44.

Скальская И. А., Жгарева Н. Н. Сравнительный анализ структур зооперифитона и зообентоса слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 87–94.

Слепухина Т. Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Зоология. Л.: Наука, 1977. Часть III. С. 51–86.

Слепухина Т. Д., Фадеева Г. В. Зообентос и фитофильная фауна озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.

Филиппов Д. А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоемов (на примере Ши-

ченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014. № 7 (73). С. 10–17.

Филиппов Д. А. О растительном покрове вторичных болотных озерков верховых болот // Гидробиотика 2015: материалы VIII Всероссийской конф. с междунар. участием по водным макрофитам, п. Борок, 16–20 октября 2015. Ярославль: Филигрань, 2015а. С. 237–239.

Филиппов Д. А. Первые результаты исследования болотного массива «Алексеевское-1» (Сокольский район, Вологодская область) // Вузовская наука – региону: материалы пятой всерос. науч.-техн. конф. Вологда: ВоГТУ, 2007. Т. 2. С. 355–357.

Филиппов Д. А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Сад-Огород, 2010. 217 с.

Филиппов Д. А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015б. Т. IX, № 4. С. 86–117.

Чертопруд М. В. Фауна макробентоса малых рек Клиско-Дмитровской гряды // Биология внутренних вод. 2002. № 3. С. 16–24.

Шарапова Т. А. Беспозвоночные озер Тарманского водно-болотного комплекса // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2007. № 7. С. 138–148.

Шилова А. И. Хируномиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 с.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб.: БИН, 1992. 256 с.

Яныгина Л. В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: дис. ... докт. биол. наук. Барнаул, 2013. 399 с.

Vaars J.-R., Murray D., Hannigan E., Kelly-Quinn M. Macroinvertebrate assemblages of small upland peatland lakes in Ireland // Biology and Environment: Proceedings – Royal Irish Academy. 2014. Vol. 114 B, no. 3. P. 233–248.

Boyce D. C. A review of the invertebrate assemblage of acid mires // English Nature Research Reports. Peterborough, 2004. No. 592. P. 1–109.

Hannigan E., Mangan R., Kelly-Quinn M. Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates // Biology and Environment-Proceedings of the Royal Irish Academy. 2011. Vol. 111 B, no. 2. P. 95–105.

Kangasniemi V., Mustonen J., Ikonen A. T. K. Macrobenthos communities in bog pools at Alkkianneva mire, SW Finland – a pilot study // Suo: Mires and peat. 2016. Vol. 67, no. 1. P. 26–30.

Meriläinen J. J., Hynynen J. Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes // Acidification in Finland. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 1029–1049.

Oyague Passuni E., Maldonado Fonken M. S. Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system // Mires and Peat. 2015. Vol. 15, art. 14. P. 1–21.

Поступила в редакцию 22.08.2016

References

- Bakanov A. I.* Sostoyanie zoobentosa malykh rek [The state of zoobenthos of small rivers]. Ekologicheskoe sostoyanie malykh rek Verkhnego Povolzh'ya [Ecological condition of the small rivers of the Upper Volga region]. Moscow: Nauka, 2003. P. 332–357.
- Bakanov I. A.* Zoobentos [Zoobenthos]. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilishcha [Current State of the Sheksna Reservoir Ecosystem]. Yaroslavl': YaGTU, 2002. P. 165–180.
- Baryshev I. A.* Reofil'nye soobshchestva donnykh bespozvonochnykh pritokov Onezhskogo ozera i Belogo morya [Rheophilic communities of benthic invertebrate tributaries streams of the Onega Lake and the White Sea]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2001. 146 p.
- Chertoprud M. V.* Fauna makrobentosa malykh rek Klinsko-Dmitrovskoy gryady [The fauna of macrobenthos of small rivers of the Klinsko-Dmitrovskaya ridge]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]*. 2002. No. 3. P. 16–24.
- Ivicheva K. N.* Zoobentos malykh rek-pritokov Verkhney Sukhony [Zoobenthos of small rivers-tributaries of the Upper Sukhona]. *Voda: khimiya i ekologiya [Water: Chemistry and Ecology]*. 2016. No. 8 (98). P. 53–59.
- Ivicheva K. N., Philippov D. A.* *Anax imperator* (Insecta, Odonata) v Vologodskoy oblasti [*Anax imperator* (Insecta, Odonata) in Vologda Region]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovaniy [Int. Journal of Applied and Fundamental Res.]*. 2015. No. 10–4. P. 748.
- Ivicheva K. N., Philippov D. A.* O makrozoofitose soobshchestv *Fontinalis antipyretica* vodoemov i vodotokov Vologodskoy oblasti [On macrozoophytes of *Fontinalis antipyretica* communities in ponds and streams of the Vologda Region]. *Yaroslavskiy pedagogicheskii vestnik [Yaroslavl Ped. Bulletin]*. 2013. Vol. III, no. 4. P. 166–170.
- Izvekova E. I.* Pitaniye i pischevye svyazi lichinok massovykh vidov khironomid Uchinskogo vodokhranilishcha [Larval nutrition and trophic connections of the chironomid species in the Uchinsk Reservoir]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow: MGU, 1975. 20 p.
- Kats N. Ya.* Tipy bolot SSSR i Zapadnoy Evropy i ikh geograficheskoe rasprostraneniye [Types of mires of the USSR and Western Europe and their geographical distribution]. Moscow: OGIZ, 1948. 320 p.
- Krasnaya kniga Rossiyskoj Federatsii (Zhivotnye)* [Red data book of the Russian Federation (Animals)]. Moscow: AST Astrel', 2001. 862 p.
- Lazareva V. I., Zhigareva N. N., Gusakov V. A., Ivanov V. K.* Struktura troficheskoy seti soobshchestv bespozvonochnykh v trekh nebolshikh ozerakh s razlichnym urovnem zakisleniya vod: zoobentos i litoralnye zootsenozy [The trophic structure of invertebrates communities in three small lakes with different pH level of water: zoobenthos and littoral communities]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]*. 2003. No. 4. P. 73–84.
- Loskutova O. A., Hohlova L. G., Patova E. N., Stenina A. S., Kononova O. N.* Bioraznoobrazie bespozvonochnykh i vodorosley v ozerakh bolotnogo zakaznika Okean [Biodiversity of invertebrates and seaweed in lakes of the Okean (Ocean) mire reserve]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceed. of the Samara Scientific Center of the RAS]*. 2010. Vol. 12, no. 1 (4). P. 957–962.
- Monakov A. V.* Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh [Feeding of freshwater invertebrates]. Moscow: Nauka, 1998. 320 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeyskoy chasti SSSR (plankton i bentos)* [Identification guide to freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos)]. Eds. L. A. Kutikovo, Ya. I. Starobogatova. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977. 511 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy. Vysshie nasekomye* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Pterygota]. Ed. S. Ya. Tsalikhina. St. Petersburg: Nauka, 1999. Vol. 4. 996 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy. Vysshie nasekomye* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Pterygota]. Ed. S. Ya. Tsalikhina. St. Petersburg: Nauka, 2001. Vol. 5. 838 p.
- Pan'kov N. N.* Zoobentos tekuchikh vod Prikam'ya [Zoobenthos of flowing waters of Prikamye]. Perm': Garmoniya, 2000. 192 p.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystv Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of the midges of the subfamilies Podonominae and Tanypodinae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1977. Vol. 112. P. 1–154.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of midges of the subfamily Chironominae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1983. Vol. 134. P. 1–296.
- Pankratova V. Ya.* Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthoclaadiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) [Larvae and pupae of midges of the subfamily Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae) of the fauna of the USSR]. *Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom AN SSSR* [Identification Guides to the Fauna of the USSR, the Zoological Inst. of the USSR Acad. of Science]. Leningrad: Nauka, 1970. Vol. 102. P. 1–344.
- Philippov D. A.* Flora Shichengskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of the wetland Shichengskoe (Vologda Region, Russia)]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy [Phytodiversity of Eastern Europe]*. 2015b. Vol. IX, no. 4. P. 86–117.
- Philippov D. A.* Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoemov (na primere Shichengskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the

example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)]. *Voda: khimiya i ekologiya* [Water: Chemistry and Ecology]. 2014. No. 7 (73). P. 10–17.

Philippov D. A. O rastitel'nom pokrove vtorichnykh bolotnykh ozerkov verkhovykh bolot [On vegetation of raised bog hollow-pools]. *Gidrobotanika 2015: materialy VIII Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem po vodnym makrofitam* [Hydrobotany 2015a: Proceed. of the VIII All-Russian Conf. with Int. Part. on Aquatic Macrophytes]. Yaroslavl': Filigran', 2015. P. 237–239.

Philippov D. A. Pervye rezultaty issledovaniya bolotnogo massiva "Aleksееvskoe-1" (Sokolskiy raion, Vologodskaya oblast') [The first results of the study of the Aleksееvskoe-1 mire massif (Sokol District, Vologda Region)]. *Vuzovskaya nauka – regionu: materialy pyatoy vserossiyskoy nauchno-tekhnicheskoy konferentsii* [University Science to the Region: Proceed. of the 5th All-Russian Scientific and Tech. Conf.]. Vologda: VoSTU, 2007. Vol. 2. P. 355–357.

Philippov D. A. Rastitelnyy pokrov, pochvy i zhivotnyy mir Vologodskoy oblasti: retrospektivnyy bibliograficheskiy ukazatel' [Plants, soils, and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda: Sad-Ogorod, 2010. 217 p.

Prokin A. A. Sostav i struktura makrobespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoy lesostepi [Composition and structure of macroinvertebrates of terraced and watershed mires of the Central Russian forest-steppe]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Borok, 2005. 24 p.

Romanova E. A. Geobotanicheskie osnovy gidrologicheskogo izucheniya verkhovykh bolot (s ispol'zovaniem aerofotos'emki) [Geobotanical grounds of the hydrological study of raised bogs (with the use of aerial photography)]. Leningrad: GIMIS, 1961. 244 p.

Sharapova T. A. Bespozvonochnye ozer Tarman-skogo vodno-bolotnogo kompleksa [Invertebrates from lakes of the Tarman wetlands]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* [Proceed. on Ecology, Silvics, and Landscape Study]. 2007. No. 7. P. 138–148.

Shilova A. I. Khironomidy Rybinskogo vodokhranil'scha [The Chironomids of the Rybinsk Reservoir]. Leningrad: Nauka, 1976. 251 p.

Silina A. E., Prokin A. A. Troficheskaya struktura makrozoobentosa bolotnykh vodoyomov lesostepnoy zony Srednerusskoy vozvysheynosti [The trophic structure of macrozoobentic communities in marsh waterbodies of the forest-steppe zone in the Middle Russian Hills]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2008. No. 3. P. 35–44.

Skalskaya I. A., Zhgareva N. N. Sravnitel'nyy analiz struktur zooperifitona i zoobentosa

slabomineralizovannykh ozer Darvinskogo zapovednika [A comparative analysis of zooperiphyton and zoobenthos structures in the low-mineralized lakes of the Darwin State Nature Reserve]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2007. No. 1. P. 87–94.

Slepukhina T. D. Zoobentos i fitofil'naya fauna oz. Kubenskoe [Zoobenthos and phytophilic fauna of Lake Kubenskoe]. *Ozero Kubenskoe. Zoologiya* [Lake Kubenskoe. Zoology]. Leningrad: Nauka, 1977. Part III. P. 51–86.

Slepukhina T. D., Fadeeva G. V. Zoobentos i fitofil'naya fauna ozer Vozhe i Lacha [Zoobenthos and phytophilic fauna of Lakes Vozhe and Lacha]. *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na yug)* [Hydrobiology of Lakes Vozhe and Lacha (in View of Prognosis of the Quality of the Water Transferred to the South)]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 131–178.

Yanygina L. V. Zoobentos basseyna Verkhney i Sredney Obi: vozdeystviye prirodnykh i antropogennykh faktorov [Zoobenthos of the Upper and Middle Ob basin: the impact of natural and anthropogenic factors]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Barnaul, 2013. 399 p.

Yurkovskaya T. K. Geografiya i kartografiya rastitelnosti bolot Evropeiskoi Rossii i sopredel'nykh territorii [Geography and cartography of mire vegetation of the European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: BIN, 1992. 256 p.

Baars J.-R., Murray D., Hannigan E., Kelly-Quinn M. Macroinvertebrate assemblages of small upland peatland lakes in Ireland. *Biology and Environment: Proceedings – Royal Irish Academy*. 2014. Vol. 114 B, no. 3. P. 233–248.

Boyce D. C. A review of the invertebrate assemblage of acid mires. *English Nature Research Reports*. Peterborough, 2004. No. 592. P. 1–109.

Hannigan E., Mangan R., Kelly-Quinn M. Evaluation of the success of mountain blanket bog pool restoration in terms of aquatic macroinvertebrates. *Biology and Environment-Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2011. Vol. 111 B, no. 2. P. 95–105.

Kangasniemi V., Mustonen J., Ikonen A. T. K. Macroinvertebrate communities in bog pools at Alkkianneva mire, SW Finland – a pilot study. *Suo: Mires and Peat*. 2016. Vol. 67, no. 1. P. 26–30.

Meriläinen J. J., Hynynen J. Benthic invertebrates in relation to acidity in Finnish forest lakes. *Acidification in Finland*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 1029–1049.

Oyague Passuni E., Maldonado Fonken M. S. Relationships between aquatic invertebrates, water quality and vegetation in an Andean peatland system. *Mires and Peat*. 2015. Vol. 15, art. 14. P. 1–21.

Received August 22, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивичева Ксения Николаевна

аспирант
Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга,
Вологодское отделение
ул. Левичева, 5, Вологда, Россия, 160012
эл. почта: ksenya.ivicheva@gmail.com
тел.: (8172) 562158

Филиппов Дмитрий Андреевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742

научный сотрудник
Тюменский государственный университет
ул. Семакова, 10, Тюмень, Россия, 625003
эл. почта: philippov_d@mail.ru
тел.: (48547) 24486

CONTRIBUTORS:

Ivicheva, Ksenya

L. S. Berg State Research Institute on Lake and River
Fisheries, Vologda Branch
5 Levichev St., 160012 Vologda, Russia
e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com
tel.: (8172) 562158

Philippov, Dmitriy

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
109 Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

Tyumen State University
10 Semakova St., 625003 Tyumen, Russia
e-mail: philippov_d@mail.ru
tel.: (48547) 24486

УДК 597.2/.5:591.1:556.555.4(282.247.413.5)"451.50"

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА 50-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД НА ЧИСЛЕННОСТЬ И РОСТ РЫБ

Н. М. Зеленецкий¹, Т. А. Зеленецкая¹, Д. А. Дмитриева²

¹ Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, Череповец

² Петрозаводский государственный университет

В статье приводятся данные о влиянии потепления воды в Рыбинском водохранилище на изменение видового состава, динамику численности и рост рыб. Стабильное повышение температуры воды и увеличение продолжительности безледного периода привело к значительным изменениям экологии рыб Рыбинского водохранилища. В результате потепления более ранними стали сроки хода рыб на нерест и самого нереста. При остающихся неизменными сроках наполнения водохранилища это приводит к недостатку нерестилищ и снижению эффективности нереста фитофильных видов рыб. Отмечается снижение численности холодолюбивых арктических видов рыб и рост численности понтокаспийских видов. Появился новый вид – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordman, 1840), который благодаря короткому циклу и высокой плодовитости быстро занял экологическую нишу арктического вида – корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758). С другой стороны, тюлька значительно повысила кормовую базу хищных видов рыб: отмечается увеличение их численности и изменение темпов роста. Повышение температуры воды и интенсификация зарастания прибрежий макрофитами ведет к восстановлению численности популяции линя *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), пребывавшего в депрессии с 60-х годов прошлого века.

Ключевые слова: температура воды; Рыбинское водохранилище; Дарвинский заповедник; ихтиофауна; видовой состав; рост; численность.

N. M. Zelenetskiy, T. A. Zelenetskaya, D. A. Dmitrieva. THE EFFECT OF CHANGES IN THE THERMAL REGIME OF THE RYBINSKOYE RESERVOIR OVER 50 YEARS ON THE ABUNDANCE AND GROWTH OF FISH

The article presents data on the effect of positive water temperature trend in Rybinskoye reservoir on the species composition, abundance and growth of fish. Steady increase in water temperature and increased duration of the ice-free period has led to significant changes in the ecology of fish in Rybinskoye reservoir. Warming has caused the spawning migration and spawning period to shift to earlier dates. While the timing of storage refill has remained unchanged, the trend leads to a shortage of spawning ground and lower spawning performance in phytophilous fish species. A population depression of cold-loving Arctic fish and population growth of Ponto Caspian species has been observed. There appeared a new species – *Clupeonella cultriventris* (Nordman, 1840) which, owing to its short life cycle and high fertility, has rapidly occupied the ecological niche of its Arctic counterpart – *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758). On the other hand, *Clupeonella* has

significantly increased the food resources available to predatory fish: their abundance has been growing and growth rates have changed. The increase of water temperature and intensification of overgrowing with littoral macrophytes leads to a recovery of the *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) population, which had been depressed since the 1960s.

Key words: water temperature; Rybinskoye Reservoir; Darwin Reserve; fish fauna; species composition; growth; abundance.

Введение

Температурный режим водоемов и его изменение сказываются на динамике популяций рыб, изменяют их численность, структуру, приводят к вселению чужеродных видов [Голованов, 2013]. В январе 2016 года проблема климатических изменений обсуждалась в Давосе. Было отмечено, что 2015 год стал самым теплым с начала регулярных метеонаблюдений, и связывается это с потеплением. Есть разные мнения о продолжительности данного процесса. Некоторые считают [Пузаченко, 2004], что потепление будет продолжаться минимум до 2040 года, другие [Кляшторин, Любушин, 2005] утверждают, что оно заканчивается и после 2010 года наступает очередной цикл похолодания. По результатам последних исследований температурного режима Рыбинского водохранилища [Литвинов, Законнова, 2012] пока отмечается повышение температуры воды.

Изучение динамики изменений природных комплексов требует наличия и анализа больших рядов данных, собранных на протяжении длительного периода. В заповедниках, ведущих ежегодный комплексный мониторинг природных процессов, накоплены многолетние показатели метеонаблюдений и динамики видового состава модельных видов. Это дает возможность выявления закономерностей и тенденций развития природных комплексов под действием изменяющихся факторов среды. В статье рассматриваются в основном виды, которые, по имеющимся у нас за 50-летний период данным, претерпели наиболее видимые изменения.

Материал и методика

Материалом для работы послужили ихтиологические наблюдения на двух постоянных ихтиологических станциях заповедника, образованных в 1967 году на разнотипных заливах Моложского отрога Рыбинского водохранилища.

1. Станция «р. Лоша»: на глубоководном заливе в районе затопленного русла реки Лоша, с глубинами 6–7 м при нормальном подпорном уровне водохранилища и за-

топленного глубоководного (до 25 м) озера Демьяновское.

2. Станция «Мшичинский залив»: на одноименном мелководном (3–4 м) заливе, в пойме Мшичинского ручья. Залив соединяется с водохранилищем узким устьем и зимой может отшнуровываться.

Наблюдения проводились ихтиологами Задульской Е. С., Егоровой В. Б., Белко Н. Г. (1967–1980 гг.) и Зеленецким Н. М. (1981–2015 гг.). В работе использованы данные ведомственной метеостанции заповедника и водного поста «Борок» за период 1966–2015 гг. по температуре воды и уровневому режиму Рыбинского водохранилища, собранные сотрудниками заповедника Горбуновым А. Ф., Горбуновой Г. А., Нестеренко В. А. и Немцевым В. В. Измерения температуры проводились в поверхностном (30–40 см) слое воды два раза в сутки, утром и вечером.

По принятой в 1967 году и применяемой по настоящее время методике лов на постоянных станциях проводился весной (апрель–май), летом (июль–август) и зимой (декабрь–январь) порядками из 4–8 рамных жаберных сетей, с ячейей от 40 до 75 (80) мм. При постановке порядков придерживались равномерного с увеличением шага ячеей внутри сетного порядка. Исследовались только старшие возрастные группы, лов молоди рыб не проводился. Проверка сетей происходила ежедневно, улов каждой сети обрабатывался отдельно и по каждой станции. В статье рассматривается суммарный улов обеих станций. Вся рыба подвергалась общему видовому анализу, часть (для уточнения сроков нереста) шла на полный биологический анализ. Обработка проводилась по стандартным методикам [Чугунова, 1959; Правдин, 1966]. Возраст определяли по костям [Чугунова, 1959], для этой цели использовались позвонки рыб [Зеленецкий, 2008; Герман, Заботкина, 2014]. После очистки и обезжиривания позвонки сканировались с разрешением 1200–4800 точек на дюйм и обрабатывались в графическом редакторе.

Сроки нереста рыб определялись по появлению в сетях выметавших икру или текучих самок, а также по обнаружению их икры

на субстрате. Сроки массового нереста – по относительной численности в улове уже отнерестившихся самок и самок с икрой. Окончание нереста – по дате последней поимки самки с икрой, а также по визуальному наблюдению нерестящейся самки щуки *Esox lucius* L. (1758) или свежей ленты икры окуня *Perca fluviatilis* L. (1758) на сетях.

Результаты и обсуждение

Изменение температурного режима Рыбинского водохранилища и условия нереста

Одной из основных характеристик воды, определяющих жизненные циклы рыб в средних широтах, является ее температура. Она определяет сроки и условия нереста рыб, их развития, питания, весенних и осенних миграций. Изменение интенсивности прогрева воды в течение года расширяет или сужает период открытой воды, изменяет сроки нереста рыб, период их летней активности, интенсивность и продолжительность периода развития кормовых организмов рыб и др.

Для анализа изменений температуры воды в рассматриваемый период 1966–2015 гг. использовалась сумма годовых среднесуточных положительных температур (далее – летних температур), охватывающая весь период открытой воды – от ледохода до ледостава.

$$T_{\text{сумм.}} = t_1 + t_2 + \dots + t_n,$$

где t_1, \dots, t_n – среднесуточные температуры воды.

Значения $T_{\text{сумм.}}$ за рассматриваемый период по годам были подвержены значительным колебаниям. Условно можно выделить два периода: 1966–1995 и 1995–2015 гг. В первом

периоде рост $T_{\text{сумм.}}$ был медленным, а межгодовые колебания значительными – от 2334° в 1975 г. до 3018° в 1988 г. с амплитудой (разница сумм температур двух смежных лет) от 4,5° до 549° (в среднем 236,4°).

С 1995 года рост годовых среднесуточных положительных температур увеличился с минимума, отмеченного в 1998 году, 2675° до максимума 3278° в 2010 году, а амплитуда снизилась от 4,7° до 407°. В среднем она составила в этот период 132°, что почти в два раза ниже, чем в предыдущем периоде. Летний температурный фон в последние десятилетия стал более стабильным.

При построении графика, отражающего динамику летних температур Рыбинского водохранилища в 1967–2015 гг., для лучшей визуализации и нивелирования годовых колебаний использован средний за пятилетие показатель (рис. 1).

Как следует из графика, общая направленность повышения летней температуры воды Рыбинского водохранилища за последние 50 лет от $T_{\text{сумм.}}$ 2628° в начале периода до 2990° в конце не вызывает сомнений. В первом периоде (по 1995 г.) отмечается медленное двухступенчатое повышение сумм летних температур с двумя понижениями: во второй половине 70-х и в начале 90-х годов прошлого века. Во втором периоде повышение летних температур было значительнее, продолжалось дольше и также закончилось похолоданием 2010–2015 гг. Будет ли это похолодание продолжаться в соответствии с прогнозом Л. Б. Кляшторина и А. А. Любушина [2005] – остается открытым. Тем не менее, исходя из нашего графика, значение суммы летних температур Рыбинского водохранилища в каждом последующем цикле потепления или похолодания было выше, чем в предыдущем. Наши

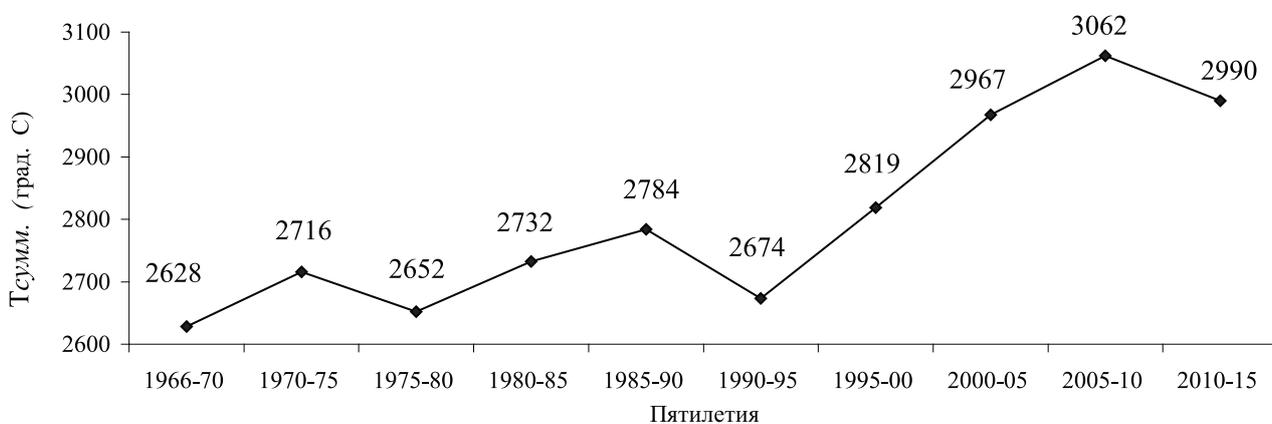


Рис. 1. Динамика суммы годовых среднесуточных положительных температур воды в 1965–2015 гг. по пятилетиям

данные подтверждают сведения А. С. Литвинова и А. В. Законновой об ускоренном росте температуры воды Рыбинского водохранилища в период после 1975 г. [Литвинов, Законнова, 2012].

Увеличилась продолжительность безледного периода: весны стали более ранними, распаление льда на русле впадающих в Рыбинское водохранилище рек все чаще сдвигается с середины апреля на конец марта, а установление ледового покрова – с конца октября на конец ноября, в отдельные годы и на декабрь. Впервые за рассматриваемый период в 1996, 2006, 2008 и 2009 годах среднесуточные положительные температуры воды отмечались и в начале декабря. Максимум для декабря, 43,1° за месяц, отмечен в 2006 году. А в 2014 году положительные среднесуточные температуры воды впервые отмечались в марте (с 11.03) и составили в сумме 25,5° за месяц.

Более ранними стали сроки весеннего хода рыб на нерестилища и нерест рыб. По данным многолетних наблюдений в заповеднике, начало нереста рыб четко привязано к определенным среднесуточным показателям температуры воды у водного поста «Борок». Начало нереста ранненерестующих видов (щуки и окуня) совпадает по дате с достижением среднесуточной температуры +4 °С (в районе водного поста) независимо от температуры, складывающейся в данное время в районе ихтиологических станций заповедника [Зеленецкий, 2006]. Только щука, в исключительных случаях, при обилии нерестилищ, может начать нерест при немного более низкой среднесуточной температуре. В 1997 году начало ее нереста отмечено при среднесуточной температуре +3,8°.

Средняя (за десятилетие) дата прогрева воды Рыбинского водохранилища до +10 °С, соответствующая времени массового нереста большинства фитофилов, сместилась с 11 мая (в период 1951–1960 гг.) на 5 мая (в 1994–2003 гг.) [Зеленецкий, 2006]. При этом сроки начала нереста ценных промысловых рыб водохранилища леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) сдвинулись с 13 на 3 мая, а ранненерестующих щуки и окуня – с 29 на 26 апреля.

Площадь нерестилищ Рыбинского водохранилища, более половины которых расположены в заливах и мелководных побережьях акватории Дарвинского заповедника [Современное состояние..., 1997], ежегодно меняется и определяется сочетанием летне-осеннего и весеннего уровней. Первый определяет продолжительность времени восстановления растительности и интенсивность ее восстановления на

осушенных участках зоны временного затопления, формируя нерестилища и их нижнюю границу (далее – граница нерестилищ). Уровень затопления мелководий весной следующего года выше этой границы устанавливает фактическую площадь нерестилищ [Зеленецкий, 2005].

Наряду со сдвигом нереста на более ранние сроки график наполнения водохранилища не изменился, а в связи с более жаркими летними периодами и снижением количества осадков весенний подъем уровня воды стал и более медленным. Из-за этого весеннее наполнение водохранилища до уровней, необходимых для эффективного нереста, наступает в последние годы позже, чем вода прогреется до нерестовой температуры +4 °С.

Это ухудшило условия размножения ранненерестующих, требовательных к нерестилищам щуки и синца *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758), которые, как известно, при отсутствии затопленной растительности не выбрасывают икру, и она резорбируется. В экстремально маловодном (ок. 99,5 м НПУ) 1996 году синец и щука не отнерестились [Зеленецкий, 2006], в маловодные 2003 и 2014 годы резорбции икры подверглись до 15–20 % самок этих видов. Однако благодаря низкому летнему уровню воды в 1996 году, который способствовал интенсивному зарастанию осушенных мелководий макрофитами, и последующим двум годам с высоким весенним уровнем воды нерестилища были затоплены на глубину более 2 метров. 1997 и 1998 годы были единственными во втором температурном периоде оптимальными по условиям для нереста фитофилов. Поколения этих лет отмечались высокими уловами на наших станциях в середине первого десятилетия нынешнего века.

В последнее пятилетие (2011–2015 гг.) ситуация с нерестилищами на водохранилище осложнилась (рис. 2). Как следует из диаграммы, в 2011–2013 годах уровень воды в водохранилище к началу нереста фитофилов затопил нерестилища всего на 0,47–0,90 м и только ко времени окончания весеннего нереста достиг отметки 0,9–1,5 м. Это создало лишь удовлетворительные условия для нереста рыб.

В 2014 году к началу нереста вода не доходила на 20 см до нижней границы нерестилищ, и они оставались сухими, а в 2015 году в начале нереста вода затопила нерестилища на глубину всего 7 см. Окончился весенний нерест в эти годы при глубине затопления нерестилищ не более 65 см, и условия нереста фитофилов были крайне неблагоприятными. Наиболее неблагоприятной была ситуация в 2014 году.

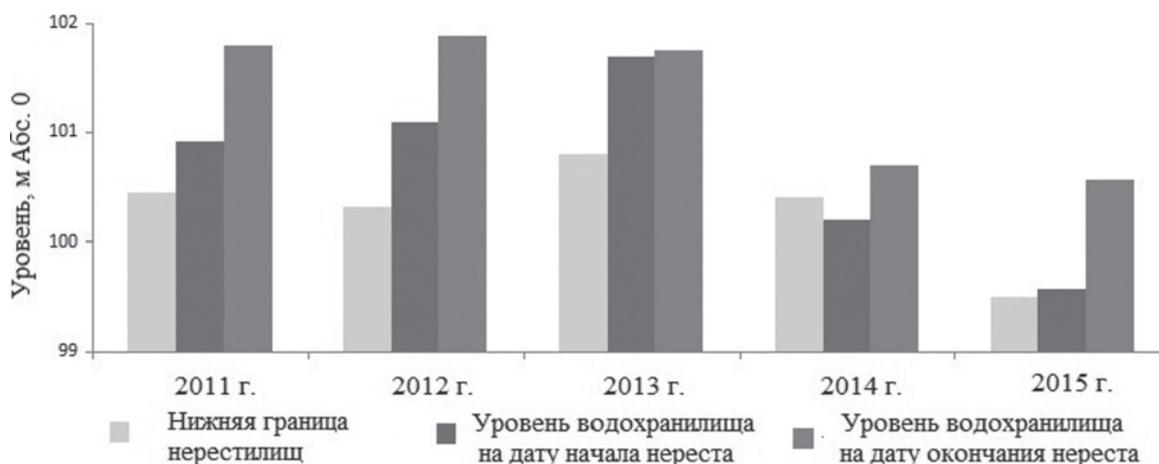


Рис. 2. Уровень затопления нерестилищ в нерестовый период 2011–2015 гг. на дату начала и дату окончания нереста фитофилов

Из-за отсутствия нерестилищ щука начала нерест на 6 дней позже наступления «нерестовой температуры». Окунь выбросил ленты прямо на чистое дно на глубине 20–30 см, что вызвало их заиливание. Плотва и лещ выбрасывали икру на любой пригодный субстрат – коряги, сети, ветки бобровых погрызов и др. При сильном сгонном ветре 20–21 мая, понизившем уровень на 15–20 см, часть икры подверглась кратковременному осушению. Таким образом, в 2011–2015 гг. не было ни одного года, благоприятного по условиям для нереста, что снизило его эффективность.

Видовой состав и численность рыб

Меняется состав ихтиофауны и динамика численности основных промысловых видов водохранилища. В 1994 году в водохранилище впервые отмечена черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordman, 1840) [Терещенко, Стрельников, 1997]. Ю. С. Решетников с соавторами [Атлас..., 2002] указывает на еще более раннее проникновение этого вида в Рыбинское водохранилище – 1990 год. На территории заповедника тюлька впервые отмечена нами в 1997 году. Этот короткоцикловый понтокаспийский вид достиг максимальной биомассы около 100 000 тонн и занял трофическую нишу представителя арктического комплекса – корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758). Возможную причину замены в водохранилище корюшки на тюльку в период с 1997 года предполагает В. К. Голованов: «...поскольку в начале XXI века было несколько подряд теплых лет, этого оказалось достаточно, чтобы популяция корюшки практически потеряла промысловое значение, не смогла восстановиться и почти исчезла» [Голованов, 2013].

Одновременно со снижением численности корюшки к концу 1990-х годов [Рыбы..., 2015] резко снизилась численность другого арктического вида – налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758). На рубеже 80-х годов прошлого столетия уловы налима стабильно составляли в научно-исследовательских уловах заповедника в среднегодовом выражении 0,33–0,62 экз. на сете-сутки (с/с). После последней вспышки численности в 1994 г. (до 0,5 экз. на с/с), соответствующей периоду понижения температуры воды (см. рис. 1), уловы его уже к 1998 г. упали до 0,25 экз. на с/с, а к 2003 г. – до 0,01 экз. на с/с. В последние годы уловы налима на стационарах заповедника снизились до поимок единичных экземпляров. Негативное влияние высоких температур воды на этот вид было отмечено аномально жарким летом 2010 года: налимы в шоковом состоянии заплывали на мелководье и были легкодоступны для птиц и мелких хищников.

Вероятно, на снижение численности налима оказывает влияние и рост численности сома *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758). Налим, переживающий малоактивный летний период на глубинах, в местах обитания сома, – легкая добыча для последнего.

С конца 90-х годов прошлого века с периодичностью около четырех лет в Рыбинском водохранилище отмечается массовая летняя (август) гибель одного из основных компонентов пищи налима – ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), что также может оказывать влияние на динамику численности этого вида. Во время массовой гибели на голове у всех полуживых еще рыб, подобранных нами с поверхности воды, отмечалось пятно кровоизлияния диаметром 1–1,5 см. Как утверждают Ю. В. Герасимов с соавторами [Рыбы..., 2015], причины массового

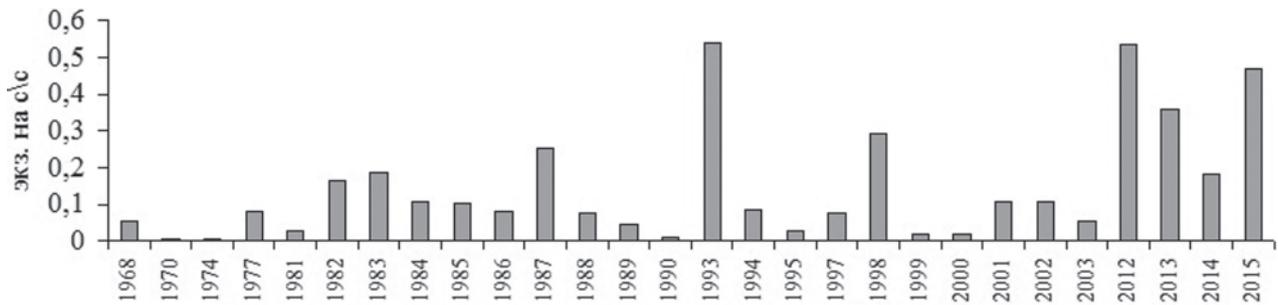


Рис. 3. Уловы жереха в экземплярах на сете-сутки в период 1968–2015 гг.

сокращения численности ерша и его гибели до конца не определены. По одной из версий, причиной может быть паразитарная инвазия [Жохов и др., 2006]. Исходя из наших наблюдений пятен кровоизлияний на голове погибающих ершей, авторы склоняются к версии «теплового удара» или вирусной природы этого явления.

В 2010 году наблюдалась также массовая гибель молоди плотвы, окуня, судака и других видов. На погонном метре вдоль береговой линии насчитывалось до 10–15 экземпляров погибших рыб. Гибель молоди была спровоцирована сильным развитием сине-зеленых водорослей. Отмершие и разлагающиеся водоросли скопились в небольших заливах, образовав плотную пленку, и рыбы погибли от интоксикации и отсутствия кислорода.

Сом, случайно отмечавшийся в уловах заповедника в 50–70-х гг. прошлого века, с 1981 года ловится регулярно [Зеленецкий, 2008, 2013]. Первые массовые уловы сома в заповеднике, по 22 экземпляра, были отмечены в 1987 и 1988 годах. Это многочисленное поколение вывелось в начале 1980-х годов [Зеленецкий, 2008], что совпадает по времени с высокими летними температурами воды в 1982 и 1983 гг. (Тсумм. 2919° и 2943° соответственно). В 1990-е годы сомы этого поколения достигли половой зрелости и в аномально жаркие 1999–2001 гг. (Тсумм. 3005° – 2971°) дали новые многочисленные поколения, молодь которых была отмечена в уловах 2003 года уже в количестве 33 экземпляров. В настоящее время неполовозрелые (до 3–4 кг) сомы регулярно ловятся в заливах заповедника во время их летнего питания молодью рыб других видов; а крупные, более 10 кг, экземпляры отмечаются в сетях во время весеннего хода на нерест и летом, после нереста. В промысловой статистике сом на Рыбинском водохранилище регулярно начал отмечаться только с 1975 года, достигнув максимума вылова (более 13 т) в 1993-м, а в последние годы его уловы стабилизировались на уровне 2–3 тонн [Рыбы..., 2015]. Однако, опираясь на опытные уловы сома на стационарах

Дарвинского заповедника, которые непрерывно растут, можно констатировать и рост численности и биомассы сома в водохранилище, но низкие лимиты на промысловый лов приводят к тому, что большая часть улова скрывается и не учитывается официальной статистикой. Годовая доля сома в научно-исследовательских уловах заповедника составляет в последние годы уже 0,19–0,35 % от общего количества пойманных рыб, а по весу – 1,50–1,72 % от общего улова.

Появление тюльки способствовало росту численности пелагических хищников. В первую очередь это касается численности и биомассы судака, уловы которого на стационарах заповедника всегда были ниже уловов щуки. В последние десятилетия тенденция изменилась. Если в 1967–1985 гг. уловы щуки в килограммах на сете-сутки были в среднем в 5,5 раза выше уловов судака, а в 1986–2003 – в 1,72 раза, то в последние годы уловы щуки опускаются ниже уловов судака. Так, в последние пять лет уловы судака по отношению к щуке были выше на 0,20–0,78 килограмма на сете-сутки, и только в 2015 г. среднегодовые уловы щуки были на 0,14 кг выше уловов судака.

Берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1788), регулярно появившийся в уловах заповедника в начале 90-х годов прошлого столетия и единично отмечавшийся до начала нынешнего века, в последние годы ловится постоянно, и уловы его растут. В 2014 и 2015 годах было поймано соответственно 25 и 27 экземпляров, а в 2016 году только за весенний период наблюдений поймано 19 бершей. В весовом выражении это составляет уже существенную величину – 0,42 и 0,56 % от общего годового улова.

До середины 90-х в сетях научного лова было отмечено всего два экземпляра окуня весом более килограмма (1,1 кг). После появления в водохранилище тюльки, улучшившей кормовую базу этого вида, поимка полуторакилограммовых окуней стала обычной.

Растет численность и факультативных хищников: чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus,

Таблица 1. Сравнительные данные по темпу роста судака (*I* в см) Рыбинского водохранилища из уловов 1949–1952 и 1966–1967 гг. с нашими данными (2012–2014 гг.)

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8	9
М	8,9	15,3	20,9	26,7	31,9	37,9	41,4	46,5	51,4
n	45	41	34	17	11	6	3	3	3
1966–1967*	8,5	16,6	24,6	30,3	36,7	42,3	47,2	51,6	56,1
1949–1952**	10,5	20,9	28,7	34,4	41,5	47,8			

Примечание. *Световидова, 1975а, **Световидова, 1960.

1758) [Труды..., 2015] и жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758). Уловы этих видов в последние годы составляют соответственно 0,9–0,7 экз. на с/с и 0,15–0,06 экз. на с/с [Зеленецкий, 2015].

В прошлом столетии уловы жереха на стационарах заповедника характеризовались периодическим появлением (каждые 4–5 лет) многочисленного поколения, молодь которого, нагуливаясь в заливах, давала вспышку численности. После ската этого поколения в центральную часть водохранилища и до возникновения новой многочисленной генерации этого вида уловы жереха резко падали. Такая ситуация сохранялась до середины 2010-х годов (рис. 3).

В последнее десятилетие многочисленные генерации жереха возникают каждые 2–3 года, и присутствие в уловах особей разных по численности генераций приводит к стабилизации годовых уловов на относительно высоких значениях – 0,68–0,83 кг на с/с. Это в среднем более чем в три раза выше уловов прошлого столетия. В последние годы жерех все чаще попадает и в любительские орудия лова, превращаясь в Рыбинском водохранилище из редкого в обычный вид любительского промысла.

Повышение температуры воды вызывает интенсивный рост прибрежно-водной растительности и бурный рост (до 2–3 циклов в некоторые годы) сине-зеленых водорослей. Отмирание и разложение этих растительных комплексов обогащает водоем биогенами и усиливает эвтрофикацию водоема. Благодаря этому в последние десятилетия отмечается рост численности золотого караса *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) [Труды..., 2015] и восстановление численности линя *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) [Зеленецкий, 2014]. Последнего следует рассмотреть подробнее. По данным А. А. Световидовой [1960], на начальном этапе формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища уловы линя в затопленных на территории заповедника лесах составляли до 19–21 % от годового улова, а летом, во время нереста этого вида, уловы его в Бор-Тимонинском заливе заповедника составляли более 60 % от общего улова. Но уже во время второй

ихтиологической съемки 1966–1967 гг. он выпал из уловов на водохранилище и отмечался только в Бор-Тимонинском заливе [Световидова, 1975б]. В стационарных уловах, проводимых в Дарвинском заповеднике с 1967 года, линь снова единично начал отмечаться вне пределов Бор-Тимонинского залива в 90-х годах прошлого столетия, а регулярно – с начала нынешнего века. В последнее время этот вид составляет в опытных годовых уловах заповедника уже до 0,27 % по количеству и 0,68 % по весу.

Изменение роста рыб

Еще одним следствием потепления является разнонаправленное влияние на темп роста рыб.

Отмечено снижение темпов роста берша и судака. Темпы годовых приростов последнего, по нашим данным 2012–2014 гг. сравнительно с данными А. А. Световидовой [1960, 1975а], снизились (табл. 1). По мнению Ю. В. Герасимова с соавторами [Рыбы..., 2015], это связано не столько с ростом общей численности судака, сколько с увеличением темпов роста его жертв вследствие повышения температуры воды. По мнению авторов, на снижение темпов роста молоди судака, вероятно, повлияло исчезновение корюшки во второй половине 90-х годов и более низкая доступность тюльки.

Появившаяся в водоеме более высокотелая тюлька не смогла заменить корюшку в питании молоди судака, однако выросла ее роль в питании взрослых особей, и она составляла в их рационе в начале 2000-х более 60 % от всех съеденных рыб [Степанов, Кияшко, 2008].

Сходная картина просматривается и по другому представителю семейства окуневых – бершу. В материалах ихтиологических съемок начала 50-х [Световидова, 1960] и конца 60-х [Световидова, 1975б] годов прошлого века он отсутствует (хотя в более ранних работах по исследованию промысловой ихтиофауны Верхней Волги [Кулемин, 1944] и Рыбинского водохранилища на первых этапах его затопления [Васильев, 1950] берш был), поэтому

Таблица 2. Темп роста берша (*l* в см) Рыбинского водохранилища из уловов 2012–2016 гг.

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8
М	7,3	13,2	18,3	22,9	27,0	30,9	33,5	37,3
n	55	55	48	45	24	11	4	1

Таблица 3. Сравнительные данные темпа роста сома (*l* в см) Рыбинского водохранилища из сборов 2010–2013 гг. с данными выборки 2003 г. и более южных Сурского и Чебоксарского водохранилищ

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
М	12,8	25,7	37,5	41,8	50,2	60,6	71,4	84,2	100,4	107,8
n	34	34	34	21	18	10	10	6	4	3
Рыбинское (2003 г.)*	12,4	23,8	35,9	47,7	57,2	61,9	69,5			
Сурское**	12,5	24,9	36	46,2	55,7	62,8	68,5	74,4	79,6	86,1
Чебоксарское**	14,6	27,3	39,3	50,2	60,8	70,4	79,5	87,7	94,3	98,4

Примечание. *Зеленецкий, 2008; **Клевакин и др., 2008.

данных по темпу роста берша Дарвинского заповедника в прошлом столетии тоже нет. Косвенно можно сравнить данные наших выборок 2012–2016 гг. (табл. 2) со сведениями, представленными в [Рыбы..., 2015]. Однако в указанной работе даны только графики, достоверно мы не можем сопоставить их с нашими табличными данными. Кроме того, в заповеднике изначально учитывалась только промысловая длина, поэтому мы можем сопоставить только весовые характеристики. Так, средняя длина 6-годовалого берша, по Ю. В. Герасимову с соавторами [Рыбы..., 2015], составляла в 1970-е и 2000-е годы 40 и 37,5 см соответственно. При этом в уловах 1970-х годов в водохранилище отмечались особи длиной 49–50 см (по Смитту) и массой 1,225 и 1,275 кг в возрасте 5–6 лет. Нами в 2014 году были пойманы берши с сопоставимой массой 1,255 и 1,350 кг, но в возрасте 8 и 9 лет соответственно. Причинами замедления роста берша, как и судака, вероятно, служат увеличение темпов роста их жертв, что вызывает проблемы при переходе молоди хищника на рыбную пищу [Рыбы..., 2015], и, вероятно, периодическая массовая гибель ерша, одного из основных компонентов питания берша [Степанов, Кияшко, 2008].

Противоположные сведения были получены при исследовании роста сома, менее зависимого, в силу размера ротового аппарата, от скорости роста жертвы. Данные по сому Рыбинского водохранилища как в материалах А. А. Световидовой, так и в других источниках отсутствуют, поэтому мы сравнили наши данные 2003 и 2010–2013 годов [Зеленецкий, 2008, 2013] с данными по сому более южных популяций – Сурского и Чебоксарского водохранилищ [Клевакин и др., 2008].

Темп роста рыбинского сома из выборки 2010–2013 гг. (табл. 3) оказался выше, чем из выборки 2003 года, и приближается к росту

сома Сурского водохранилища, но уступает сому из Чебоксарского, что свидетельствует об улучшении условий питания в результате увеличения периода летней активности и появления массового кормового объекта – тюльки. В старших возрастных группах рыбинский сом превосходит и чебоксарского, хотя количество рыб указанных возрастных групп в нашей выборке (3–4 экз.) не позволяет достоверно утверждать это.

Рыбинское водохранилище расположено у северной границы ареала сома. В настоящее время он уже регулярно встречается и севернее, в Шекснинском водохранилище, но пока не регистрируется промыслом [Коновалов и др., 2014]. Увеличение темпов роста сома, как и рост численности его популяции, мы связываем с потеплением климата, изменившим условия размножения и питания, а также расположением большинства нерестилищ сома на охраняемой территории заповедника, что благоприятно сказывается на успешности его размножения. Для дальнейшего роста численности популяции этого ценного промыслового вида мы считаем целесообразным введение особого режима охраны и на одном из крупнейших нерестилищ сома, расположенном за пределами Дарвинского заповедника, в районе Центрального мыса Рыбинского водохранилища [Зеленецкий, 2011].

Сравнительный анализ роста линя из уловов нынешнего столетия с данными ихтиологических съемок, проведенных в заповеднике и прилегающих территориях в 1949–1952 и 1966–1967 гг. [Световидова, 1960, 1975а], также свидетельствует об изменении в последнее время темпов годовых приростов этого вида. Сопоставление выборок прошлого века показывает (табл. 4), что в 60-е годы, сравнительно с 40–50-ми, темп роста линя несколько снизился в связи с разрушением среды его

Таблица 4. Сравнительные данные по темпу роста линя (*l* в см) из уловов 1949–1952 и 1966–1967 гг. с нашими данными (2012–2014 гг.)

Возраст	1	2	3	4	5	6	7
М	5,6	13,1	22,7	27,7	30,2	33,1	36,7
n	25	25	25	23	17	11	5
1966–1967*	4,1	9,0	13,3	17,5	21,5	25,4	28,4
1949–1952**	4,9	10,8	16,2	21,4	25,5	29,9	35,0

Примечание. *Световидова, 1975а; **Световидова, 1960.

Таблица 5. Сравнительные данные по темпу роста жереха (*l* в см) Рыбинского водохранилища из уловов 1949–1952 и 1966–1967 гг. с нашими данными (2012–2013 гг.)

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8
М	7,8	15,7	24,8	32,4	37,7	42,2	47,3	-
n	83	83	56	27	9	2		
1966–1967*	7,2	14,0	20,1	26,0	31,3	37,3	42,4	48,4
1949–1952**	7,5	12,9	20,0	25,7	28,3	37,3	43,2	48,1

Примечание. *Световидова, 1975а; **Световидова, 1960.

обитания. Затопленные леса к этому времени выпали, а побережья превратились в чистые песчаные пляжи. Только к концу столетия по мере роста трофности водоема, чему способствовало и потепление климата, побережье водохранилища заросло широким тростниковым поясом. С его появлением условия обитания линя улучшились, темп роста увеличился, а численность выросла. Годовые приросты линя из нашей выборки 2012–2014 гг. [Зеленецкий, 2014] превосходят показатели линя из выборок не только 1966–1967, но и 1949–1952 гг. В июле 2016 года выловлен линь в возрасте 9+ промысловой длиной 47 см и весом 2,5 кг.

Потепление климата и улучшение питания сказалось и на росте жереха. В отличие от линя, темп роста которого в 60-е годы прошлого века был ниже, чем на рубеже 40–50-х, годовые приросты жереха в разные периоды прошлого столетия не отличались. Анализ темпов роста жереха из нашей выборки 2012–2013 гг., сравнительно с данными А. А. Световидовой [1960, 1975а], показывает, что в последнее время годовые приросты жереха (табл. 5), как и других рассмотренных выше видов рыб понтокаспийского комплекса, увеличились.

Заключение

Изменение температурного режима Рыбинского водохранилища повлияло на фенологические сроки весеннего хода рыб, их нереста, длительность летнего периода нагула и другие характеристики населяющих его видов рыб.

Более ранний прогрев воды на нерестилищах, при оставшихся прежними сроках весеннего заполнения водохранилища, создает

недостаток нерестилищ, ухудшая условия нереста рыб.

Отмечено снижение численности немногочисленных холодолюбивых видов (налим, корюшка, щука) и рост уловов видов рыб преобладающей в Рыбинском водохранилище понтокаспийской ихтиофауны.

Появился новый массовый короткоцикловый вид – черноморско-каспийская тюлька, повысивший кормовую базу хищных рыб. Растет численность судака и жереха. Сом и берш, единично отмечавшиеся в уловах прошлого столетия, прочно вошли в статистику уловов Рыбинского водохранилища.

Изменились условия питания и пищевые взаимоотношения рыб, повлекшие изменения их темпов роста. Годовые приросты сома, жереха и линя увеличились, а судака и берша снизились.

Повышение трофности водоема и расширение тростникового пояса вдоль побережья Рыбинского водохранилища ведет к восстановлению численности линя, длительное время сохранявшегося только в Бор-Тимонинском заливе. В последние годы он расселяется вдоль побережья на другие участки водоема.

Литература

Атлас пресноводных рыб России / Ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука, 2002. 620 с.

Васильев Л. И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Изменение видового состава ихтиофауны верхней Волги в первые годы после залития водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1950. Вып. 1. С. 236–255.

Герман А. В., Заботкина Е. А. К методике определения возраста леща *Abramis brama* L. по позвонкам // Вопросы рыболовства. 2014. С. 151–155.

Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Полиграф-Плюс, 2013. 301 с.

Жохов А. Е., Пугачева М. Н., Молодожникова Н. М., Мироновский А. Н. Гельминтофауна ерша *Gymnocephalus cernuus* (Perciformes, Percidae) Рыбинского водохранилища: восстановление после депрессии численности хозяина // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 5. С. 702–707.

Зеленецкий Н. М. Влияние обеспеченности нерестилищами и других факторов на динамику уловов щуки в Моложском заливе Рыбинского водохранилища // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредельных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений: материалы юбилейной конференции, посвященной 60-летию Дарвинского государственного заповедника. Череповец, 2005. С. 31–33.

Зеленецкий Н. М. Многолетние данные по весеннему ходу рыб на нерест и нересту рыб в Моложском заливе Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского государственного заповедника. Череповец, 2006. Вып. XVI. С. 42–56.

Зеленецкий Н. М. Краткие данные по сому (*Silurus glanis* L.) Рыбинского водохранилища // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания разнообразия: материалы всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 290–293.

Зеленецкий Н. М. О необходимости изменения режима нерестилищ сома в районе Центрального мыса Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития. Ярославль, 2011. С. 46–51.

Зеленецкий Н. М. Сом (*Silurus glanis* L.) Дарвинского заповедника // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: материалы Вологодской областной научно-практической конференции. Череповец, 2013. Вып. 9. С. 31–36.

Зеленецкий Н. М. Восстановление численности линя *Linca tinca* (L.) в ФГБУ Дарвинский государственный природный биосферный заповедник // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: материалы Вологодской областной научно-практической конференции. Вологда, 2014. Вып. 10. С. 51–55.

Зеленецкий Н. М. Динамика численности основных промысловых видов рыб Дарвинского заповедника по данным стационарных наблюдений (1967–2014 гг.) // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП Голос губернии, 2015. Вып. 34. С. 72–77.

Клевакин А. А., Минин А. Е., Морева О. А. Рост сома (*Silurus glanis* Linnaeus, 1758) Сурского и Чебоксарского водохранилищ // Проблемы биоэкологии и пути их решения (Вторые Ржавитинские чтения): материалы международной научной

конференции. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2008. С. 149–151.

Кляшторин Л. Б., Любушин А. А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. Москва: ВНИРО, 2005. 235 с.

Коновалов А. Ф., Борисов М. Я., Болотова Н. Л. Распространение редких и уязвимых видов рыб и круглоротых в Вологодской области // Вопросы рыболовства. 2014. Т. 15, № 1. С. 21–35.

Кулемин А. А. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волга в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища // Уч. зап. Ярославского пед. ин-та. 1944. Вып. 2. С. 64–100.

Литвинов А. С., Законнова А. В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.

Пузаченко М. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.

Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / Ред. Ю. В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.

Световидова А. А. Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского государственного заповедника. Вологда, 1960. Вып. VI. С. 29–60.

Световидова А. А. Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища по материалам 1966–1967 гг. // Труды Дарвинского заповедника. 1975а. Вып. XIV. С. 161–195.

Световидова А. А. Распределение рыб в северной части Рыбинского водохранилища по материалам биологической съемки в 1967 г. // Труды Дарвинского заповедника. 1975б. Вып. XIV. С. 161–195.

Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ИБВВ РАН, 1997. 232 с.

Степанов М. В., Кияшко В. И. Роль тюльки (*Clupeonella cultrivertis* (Nordman 1840)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 86–89.

Терещенко В. Г., Стрельников А. С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 21–37.

Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Череповец: Печатный Дом, 2015. Вып. XVII. 208 с.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АН СССР, 1959. 164 с.

Поступила в редакцию 29.08.2016

References

Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of freshwater fish of Russia]. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2002. 620 p.

Chugunova N. I. Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb [Manual for studying fish age and growth]. Moscow: AN SSSR, 1959. 164 p.

German A. V., Zobotkina E. A. K metodike opredeleniya vozrasta leshcha *Abramis brama* L. po pozvonkam [On a method for age determination of the bream *Abramis brama* L. based on the vertebrae]. *Voprosy rybolovstva* [Problems of Fisheries]. 2014. P. 151–155.

Golovanov V. K. Temperaturnye kriterii zhiznedeyatel'nosti presnovodnykh ryb [Temperature criteria of freshwater fish life activity]. Moscow: Poligraf-Plyus, 2013. 301 p.

Klevakin A. A., Minin A. E., Moreva O. A. Rost soma (*Silurus glanis* Linnaeus, 1758) Surskogo i Cheboksarskogo vodokhranilishch [Growth of the wels catfish (*Silurus glanis* Linnaeus, 1758) in the Sura and Cheboksary Reservoirs]. Problemy bioekologii i puti ikh resheniya (Vtorye Rzhavitinskije chteniya): materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii [Problems of Bioecology and Ways of their Solution (II Rzhavitin Readings): Proceed. of the Int. Scientific Conf.]. Saransk: Izdatel'stvo Mordovskogo un-ta, 2008. P. 149–151.

Klyashtorin L. B., Lyubushin A. A. Tsiklicheskie izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti [Cyclical changes in climate and fish productivity]. Moscow: VNIRO, 2005. 235 p.

Konovalov A. F., Borisov M. Ya., Bolotova N. L. Rasprostranenie redkikh i uyazvimykh vidov ryb i kruglorotykh v Vologodskoi oblasti [Distribution of rare and vulnerable species of fish and cyclostomes in Vologda Oblast]. *Voprosy rybolovstva* [Problems of Fisheries]. 2014. Vol. 15, no. 1. P. 21–35.

Kulemin A. A. Promyslovaya ikhtiofauna basseina r. Volga v svyazi s problemoi rybokhozyaistvennogo osvoeniya Rybinskogo vodokhranilishcha [Commercial ichthyofauna of the Volga river basin in view of the fishery development of the Rybinsk Reservoir]. *Uch. zap. Yaroslavskogo ped. in-ta* [Proceed. of the Yaroslavl Ped. Inst.]. 1944. Iss. 2. P. 64–100.

Litvinov A. S., Zakonnova A. V. Termicheskii rezhim Rybinskogo vodokhranilishcha pri global'nom poteplenii [Thermal regime of the Rybinsk Reservoir under global warming]. *Meteorologiya i gidrologiya* [Meteorology and Hydrology]. 2012. No. 9. P. 91–96.

Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Manual for studying fish (mainly freshwater ones)]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1966. 376 p.

Puzachenko M. G. Matematicheskie metody v ekologicheskikh i geograficheskikh issledovaniyakh [Mathematical methods in ecological and geographical studies]. Moscow: Akademiya, 2004. 416 p.

Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fish of the Rybinsk Reservoir: population dynamics and ecology]. Ed. Yu. V. Gerasimov. Yaroslavl': Filigran', 2015. 418 p.

Sovremennoe sostoyanie rybnyykh zasposov Rybinskogo vodokhranilishcha [The current state of the

fishery resources of the Rybinsk Reservoir]. Yaroslavl': IBVV RAN, 1997. 232 p.

Stepanov M. V., Kiyashko V. I. Rol' tyul'ki (*Clupeonella cultrivertis* (Nordman, 1840) v pitanii khishchnykh ryb Rybinskogo vodokhranilishcha [Role of the sprat (*Clupeonella cultrivertis* (Nordman, 1840) in nutrition of predatory fish of the Rybinsk Reservoir]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology]. 2008. No. 4. P. 86–89.

Svetovidova A. A. Nekotorye biologicheskie dannye o rybakh severnoi chasti Rybinskogo vodokhranilishcha [Some biological data on the fish of the northern part of the Rybinsk Reservoir]. *Trudy Darvinskogo zapovednika* [Proceed. of the Darwin Strict Nat. Res.]. Vologda, 1960. Iss. VI. P. 29–60.

Svetovidova A. A. Nekotorye biologicheskie dannye o rybakh severnoi chasti Rybinskogo vodokhranilishcha po materialam 1966–1967 gg. [Some biological data on the fish of the northern part of the Rybinsk Reservoir according to the 1966–1967 data]. *Trudy Darvinskogo zapovednika* [Proceed. of the Darwin Strict Nat. Res.]. 1975. Iss. XIV. P. 161–195.

Svetovidova A. A. Raspredelenie ryb v severnoi chasti Rybinskogo vodokhranilishcha po materialam biologicheskoi s'emki v 1967 g. [Fish distribution in the northern part of the Rybinsk Reservoir according to the biological survey in 1967]. *Trudy Darvinskogo zapovednika* [Proceed. of the Darwin Strict Nat. Res.]. 1975. Iss. XIV. P. 161–195.

Tereshchenko V. G., Strel'nikov A. S. Mnogoletnie izmeneniya v strukture rybnogo naseleniya Rybinskogo vodokhranilishcha [Long-term changes in the structure of fish population of the Rybinsk Reservoir]. *Sovremennoe sostoyanie rybnyykh zasposov Rybinskogo vodokhranilishcha* [Current State of the Fish Resources of the Rybinsk Reservoir]. Yaroslavl', 1997. P. 21–37.

Trudy Darvinskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Proceedings of the Darwin Strict Nature Reserve]. Cherepovets: Pechatnyi Dom, 2015. Iss. XVII. 208 p.

Vasil'ev L. I. Formirovanie ikhtiofauny Rybinskogo vodokhranilishcha. Izmenenie vidovogo sostava ikhtiofauny verkhnei Volgi v pervye gody posle zalitiya vodokhranilishcha [Formation of the ichthyofauna of the Rybinsk Reservoir. Changes in species composition of the ichthyofauna of the Upper Volga River in the years following the Rybinsk Reservoir construction]. *Tr. biol. "Borok"* [Proceed. of the Borok Biol. St.]. 1950. Iss. 1. P. 236–255.

Zhokhov A. E., Pugacheva M. N., Molodozhnikova N. M., Mironovskii A. N. Gel'mintofauna ersha *Gymnocephalus cernuus* (Perciformes, Percidae) Rybinskogo vodokhranilishcha: vosstanovlenie posle depressii chislennosti khozyaina [Helminth fauna of the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (Perciformes, Percidae) in the Rybinsk Reservoir; recovery after host population depression]. *Voprosy ikhtologii* [Journal of Ichthyology]. 2006. Vol. 46, no. 5. P. 702–707.

Zelenetskii N. M. Vliyanie obespechennosti nestilishchami i drugikh faktorov na dinamiku ulovov shchuki v Molozhskom zalive Rybinskogo vodokhranilishcha [Impact of spawning areas and other factors on the dynamics of the pike catch in the Mologa Gulf of the

Rybinsk Reservoir]. Mnogoletnyaya dinamika populatsii zhivotnykh i rastenii na OOPT i sopedel'nykh territoriyakh po materialam statsionarnykh i tematicheskikh nablyudenii: materialy yubileinoi konferentsii, posvyashchennoi 60-letiyu Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika [Long-term Dynamics of Population of Animals and Plants in SPNA and Adj. Territories in acc. with the Mat. of Statistical and Thematic Obs.: Proceed. of the Conf. Dedicated to the 60th Anniv. of the Darwin Strict Nat. Res.]. Cherepovets, 2005. P. 31–33.

Zelenetskii N. M. Mnogoletnie dannye po veshennemu khodu ryb na nerest i nerestu ryb v Molozhskom zalive Rybinskogo vodokhranilishcha [Long-term data on spring pre-spawning run and spawning of the fish in the Mologa Gulf of the Rybinsk Reservoir]. *Trudy Darvinskogo zapovednika [Proceed. of the Darwin Strict Nat. Res.]*. Cherepovets, 2006. Iss. XVI. P. 42–56.

Zelenetskii N. M. Kratkie dannye po somu (*Silurus glanis* L.) Rybinskogo vodokhranilishcha [Some data on the wels catfish (*Silurus glanis* L.) of the Rybinsk Reservoir]. Vodnye ekosistemy: troficheskie urovni i problemy podderzhaniya raznoobraziya: materialy vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Vodnye i nazemnye ekosistemy: problemy i perspektivy issledovaniia" [Water Ecosystems: Trophic Levels and Diversity Support Issues. Proceed. of the All-Russian Conf. with Int. Part. «Water and Terrestrial Ecosystems: Problems and Research Prospects»]. Vologda, 2008. P. 290–293.

Zelenetskii N. M. O neobkhodimosti izmeneniya rezhima nerestilishch soma v raione Tsentral'nogo mysa Rybinskogo vodokhranilishcha [On necessary changes in the regime of the wels catfish spawning area around the Central Cape of the Rybinsk Reservoir]. Rybinskoe

vodokhranilishche i pribrezhnye territorii: sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya [The Rybinsk Res. and Coastal Territories: Current State and Prospects of Development]. Yaroslavl', 2011. P. 46–51.

Zelenetskii N. M. Som (*Silurus glanis* L.) Darvinskogo zapovednika. [The wels catfish (*Silurus glanis* L.) of the Darwin Strict Nature Reserve.] Kraevedcheskie (prirodovedcheskie) issledovaniya na Evropeiskom Severe: materialy Vologodskoi oblastnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii [Area (Nature) Study in the European North: Proceed. of the Vologda Oblast Scientific and Pr. Conf.]. Cherepovets, 2013. Iss. 9. P. 31–36.

Zelenetskii N. M. Vosstanovlenie chislennosti liwnya *Tinca tinca* (L.) v FGBU Darvinskii gosudarstvennyi prirodnyi biosfernyi zapovednik [Restoration of the tench *Tinca tinca* (L.) abundance in the FGBU Darwin Strict Nature Reserve]. Kraevedcheskie (prirodovedcheskie) issledovaniya na Evropeiskom Severe: materialy Vologodskoi oblastnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii [Area (Nature) Study in the European North: Proceed. of the Vologda Oblast Scientific and Pr. Conf.]. Vologda, 2014. Iss. 10. P. 51–55.

Zelenetskii N. M. Dinamika chislennosti osnovnykh promyslovykh vidov ryb Darvinskogo zapovednika po dannym statsionarnykh nablyudenii (1967–2014 gg.) [Dynamics of abundance of the main commercial fish species in the Darwin Strict Nature Reserve according to the stationary observations (1967–2014)]. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Proceed. of the Oka State Strict Nat. Res.]*. Ryazan': NP Golos gubernii, 2015. Iss. 34. P. 72–77.

Received August 29, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Зеленецкий Николай Михайлович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Дарвинский государственный природный биосферный заповедник
пр. Победы, 6, оф. 3, Череповец, Вологодская обл.,
Россия, 162606
эл. почта: m_zelenetskij@list.ru

Зеленецкая Татьяна Александровна

старший лаборант-исследователь
Дарвинский государственный природный биосферный заповедник
пр. Победы, 6, оф. 3, Череповец, Вологодская обл.,
Россия, 162606
эл. почта: m_zelenetskij@list.ru

Дмитриева Дарья Алексеевна

студентка эколого-биологического факультета
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: DDA290395@mail.ru
тел.: +79211358004

CONTRIBUTORS:

Zelenetskiy, Nikolai

Darwin Biosphere Reserve
6 Pobedy Pr. (office 3), 162606 Cherepovets, Vologda
Region, Russia,
e-mail: m_zelenetskij@list.ru

Zelenetskaya, Tatiana

Darwin Biosphere Reserve
6 Pobedy Pr. (office 3), 162606 Cherepovets, Vologda
Region, Russia,
e-mail: m_zelenetskij@list.ru

Dmitrieva, Daria

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia
e-mail: DDA290395@mail.ru
tel.: +79211358004

УДК 599.742.21

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*) НА РОССИЙСКОЙ СТОРОНЕ ТРЕХСТОРОННЕГО ПАРКА «ПАСВИК-ИНАРИ» ПО ДАННЫМ ДНК-АНАЛИЗА И ФОТОЛОВУШЕК

С. С. Огурцов¹, О. А. Макарова², Н. В. Поликарпова²,
А. Копатц³, Х. Г. Эйкен³, С. Б. Хаген³

¹ Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, пос. Заповедный Тверской обл.

² Государственный природный заповедник «Пасвик», пос. Раякоски Мурманской обл.

³ Норвежский институт биоэкономических исследований, Сванховд, Сванвик, Норвегия

В рамках международного проекта по мониторингу бурого медведя на территории трехстороннего парка «Пасвик-Инари» (Россия, Норвегия, Финляндия) проведен анализ численности и структуры популяции бурого медведя на российской стороне в 2015 г. В работе представлены данные, полученные в результате применения двух бесконтактных методов: анализа ДНК образцов шерсти и экскрементов и метода использования фотоловушек. Материал собирали с помощью пяти ловушек для сбора шерсти из колючей проволоки и пахучей приманки и четырех фотоловушек модели Boskop Guard. Помимо этого проводился сбор экскрементов, а также шерсти с линии ИТС государственной границы представителями Пограничной службы России. Всего было собрано 54 образца шерсти и 10 образцов экскрементов. На основании полученных результатов рассчитана численность медведей на исследуемой территории, которая составила 20 особей: 13 особей были установлены при помощи только анализа ДНК, остальные 7 – при помощи фотоловушек. Всего определено 9 самок и 7 самцов; 13 взрослых особей, 4 второгодка и 3 сеголетка. Социальная структура включала в себя три семейные группы и 10 одиночек, из которых один – возможный самец-доминант. Плотность населения медведей на исследуемой территории составила 1 особь на 1000 га. Совместное применение методов сбора шерсти и экскрементов, фотоловушек, а также ГИС показало себя взаимодополняющим при анализе численности и структуры популяции бурого медведя.

Ключевые слова: *Ursus arctos*; оценка численности; бесконтактные методы; генетический анализ; ловушки для сбора шерсти; фотоловушки; заповедник «Пасвик».

S. S. Ogurtsov, O. A. Makarova, N. V. Polikarpova, A. Kopatz, H. G. Eiken, S. B. Hagen. THE RESULTS OF THE STUDY OF THE BROWN BEAR POPULATION IN THE RUSSIAN PART OF THE PASVIK-INARI TRILATERAL PARK ACCORDING TO DNA ANALYSIS AND DATA FROM CAMERA TRAPS

In framework of an international project of brown bear population monitoring, the bear population size and structure were analyzed on the Russian side of the Pasvik-Inari Trilateral Park (Russia, Norway, Finland) in 2015. The paper presents data gathered by two noninvasive methods: DNA analysis of hair samples and feces and the camera traps

method. The material was obtained with 5 hair traps of made of barbed wire and scent lure and 4 Boskon Guard camera traps. In addition, feces were collected, as well as hair samples from national border fencing by staff of the Russian Border Authority. In total, 54 hair samples and 10 feces samples were collected. On the basis of the results the brown bear population size was estimated at 20 individuals in the study area: 13 individuals were detected by DNA analysis only, the remaining 7 animals – with the help of camera traps. The records include 9 females and 7 males; 13 adults, 4 yearlings and 3 cubs. The social structure consisted of three family groups, 10 singles, including 1 possible dominant male. Average brown bear density was 100 animals/1000 km². The combined usage of hair and feces collection, camera traps and GIS proved the techniques to be complementary in the analysis of the size and structure of the brown bear population.

Key words: *Ursus arctos*; population size; noninvasive sampling; genetic analysis; hair traps; camera traps; Pasvik Reserve.

Введение

Проблема оценки численности бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) давно известна среди специалистов трудоемкостью и значительными финансовыми затратами. Это происходит главным образом потому, что бурый медведь имеет продолжительный зимний период покоя, а в другое время ведет достаточно скрытный образ жизни, и человеку нечасто удается наблюдать его в природе. Даже в тех местах, где медведи не избегают открытых пространств и могут быть обнаружены, возникает проблема недооценки численности вида [Пикунов, 1987; Честин и др., 2006; Пажетнов и др., 2014]. Молекулярно-генетический подход, основанный на неинвазивном отборе проб, хорошо зарекомендовал себя в исследованиях по оценке численности и плотности популяции для разных видов животных [Waits, Paetkau, 2005; Schwartz, Monfort, 2008], в том числе для бурого медведя [Woods et al., 1999; Mowat, Strobeck, 2000; Romain-Bondi et al., 2004; Smith et al., 2007; Кузнецова и др., 2016]. Способ получения образцов при помощи ловушек для сбора шерсти активно применяется в исследованиях такого рода [Thompson, 2004; Long et al., 2007]. Для медведей разработана своя разновидность ловушек, которая широко используется специалистами [Kendall, McKelvey, 2008; Kendall et al., 2009].

На протяжении последних 30 лет за рубежом для изучения медведей используются фотоловушки [Ball, 1980; Mace et al., 1994; Kays, Slau-son, 2008; Kelly, Holub, 2008]. В России такие исследования по медведям стали проводиться только в последние годы [Колчин, Ткаченко, 2011; Огурцов, 2012; Покровская и др., 2016; Огурцов, Желтухин, 2017]. Совместное применение методов молекулярно-генетического анализа и фотоловушек считается одним из наиболее адекватных способов установления

численности особей на территории и получения информации о структуре популяции [Campbell et al., 2008].

Начиная с 2005 г. норвежский Экологический центр «Сванховд» (сейчас NIBIO Svanhovd) успешно применяет подобные методы в рамках международного проекта по мониторингу трансграничной популяции бурого медведя на территории Норвегии, России и Финляндии [Smith et al., 2007; Eiken et al., 2009; Kopatz et al., 2011]. Этот крупный наземный хищник является обычным в долине р. Паз, берущей начало в оз. Инари в Финляндии, протекающей далее по территории России и Норвегии и впадающей в Баренцево море. В долине этой реки медведь обитает на территории всех трех государств-соседей. О численности хищников в общем природном регионе известно не так много, потому что длительное время каждая сторона проводила свой учет. В 2007, 2011 и 2015 гг. учет проводился централизованно всеми тремя странами – участницами проекта по единой согласованной методике.

Инженерно-технические сооружения (ИТС) вдоль государственной границы не создают непреодолимых преград для перемещений животных, медведи регулярно пересекают эту линию [Pulliainen, 1983; Макарова, 2008; Kojola et al., 2011]. Кроме того, и сама река Паз не является преградой для хищников. Переход зверей из одного государства в другое обычен, и поэтому популяцию в долине пограничной реки следует рассматривать только как единую. В данном случае термин «популяция» используется для обозначения медведей исследуемой территории, поскольку все животные, обитающие на ней, – это лишь часть от общей популяции региона.

В последние годы отмечается повышенная активность медведей у свалок, туристических стоянок, автомобильных дорог и населенных пунктов, что создает впечатление об общем

увеличении численности. Тем не менее реальная ситуация может быть иной.

Целью настоящего исследования было установление численности, состава и структуры популяционной группировки бурого медведя, обитающей в 2015 г. на российской стороне трехстороннего парка «Пасвик-Инари» в окрестностях государственного заповедника «Пасвик», с использованием двух бесконтактных методов (ДНК-анализа и фотоловушек).

Материалы и методы

Сбор материала проводили на российской стороне трехстороннего парка «Пасвик-Инари», который был создан в 2008 г. на базе нескольких особо охраняемых природных территорий (ООПТ) России, Норвегии и Финляндии.

Российско-норвежский заповедник «Пасвик» организован в среднем течении реки Паз в 1992–1993 гг. на площади 16,6 тыс. га (14,7 тыс. га на российской стороне и 1,9 тыс. га на норвежской). Российский заповедник «Пасвик» расположен на северо-западе Мурманской области на северной границе лесной зоны. Норвежский резерват «Пасвик» (Pasvik naturreservat) примыкает к заповеднику в его южной части. ООПТ находится в пограничной полосе, граница между Россией и Норвегией проходит по фарватеру р. Паз. Пограничные инженерные сооружения ограждают заповедник «Пасвик» с восточной стороны. Территория исследований расположена вдоль восточной границы государственного заповедника «Пасвик» и административно находится в Печенгском районе Мурманской области.

Методика сбора образцов шерсти в 2015 г. была такой же, как и в предыдущие годы проекта (2007 и 2011). Ее суть состояла в размещении на исследуемой территории ловушек в форме прямоугольника из колючей проволоки, натянутой между деревьями на высоте 0,5 м от земли. В центре располагался пень или несколько валезин, куда выливалось 1,5 л жидкой приманки с сильным запахом. Принцип работы подобной ловушки считается неинвазивным и не причиняющим вреда животным [Woods et al., 1999; Mowat, Strobeck, 2000; Kopatz et al., 2011]. Он основан на привлечении внимания медведя с помощью специфических запаховых аттрактантов, побуждающих зверя пройти через колючую проволоку, чтобы добраться до приманки. Принципиальным условием приготовления приманки является отсутствие ее пищевой составляющей, во избежание появления соответствующего стимула у медведя. Не имея в своем составе твердых фракций и обладая только

запахом, приманка не способна создавать в поведении хищника стойкое пищевое поощрение. В то же время, проходя через проволоку, зверь часто оставляет клочья шерсти либо отдельные волосы, корневые луковицы которых служат исходным материалом для выделения ДНК [Kendall, McKelvey, 2008].

Для приготовления пахучей приманки использовали свиную кровь, несоленую рыбу и растительное масло. Плотно закупоренные емкости с этой массой оставляли на солнце в течение двух недель, чтобы масса протухла. Затем полученную жидкость после тщательного процеживания выливали в 5-литровые бутылки для переноса к месту ловушки. По окончании работы все остатки приманки утилизировали.

Каждая ловушка для сбора шерсти (далее – ловушка) имеет свое постоянное многолетнее положение в пределах уникального квадрата (размерами 5 × 5 км) пронумерованной сети (грида), покрывающей участки территорий трех стран. На российской стороне располагалось 10 ловушек, в Норвегии и Финляндии – еще 46. Половина российских ловушек были установлены напротив восточной границы заповедника «Пасвик», остальные пять находились в 30 км южнее – в окрестностях бывшего пос. Янискоски. Поскольку целью исследования было отразить состояние популяционной группировки бурого медведя охраняемой территории, мы рассматриваем итоги работы только пяти ловушек, примыкающих к заповеднику (рис. 1). Все они располагались вне заповедной зоны, но в непосредственной близости к ней. При этом было принято допущение, что большинство медведей свободно передвигаются через линию ИТС, и поэтому полученные результаты отражают также ситуацию в заповеднике.

Полевые работы по установке ловушек и сбору образцов проходили в период июня–августа 2015 г. Ловушки работали в две смены: с 14 июня по 14 июля (первая сессия) и с 14 июля по 10 августа (вторая сессия). Всего за это время отработано 290 ловушко-суток. Проверку осуществляли каждые две недели. При осмотре проволоку проверяли на предмет обнаружения шерсти. Найденные образцы волос собирали пинцетом и складывали в бумажные конверты, на которых указывали дату, место сбора, GPS-координаты ловушки и точную позицию на проволоке. После того как вся шерсть была собрана, проволоку обжигали газовой горелкой во избежание сохранения остатков шерсти и риска спутать их при последующей проверке. Вся процедуру по сбору образцов проводили в стерильных латексных перчатках. В те же дни, когда осуществляли проверку, заливали новую

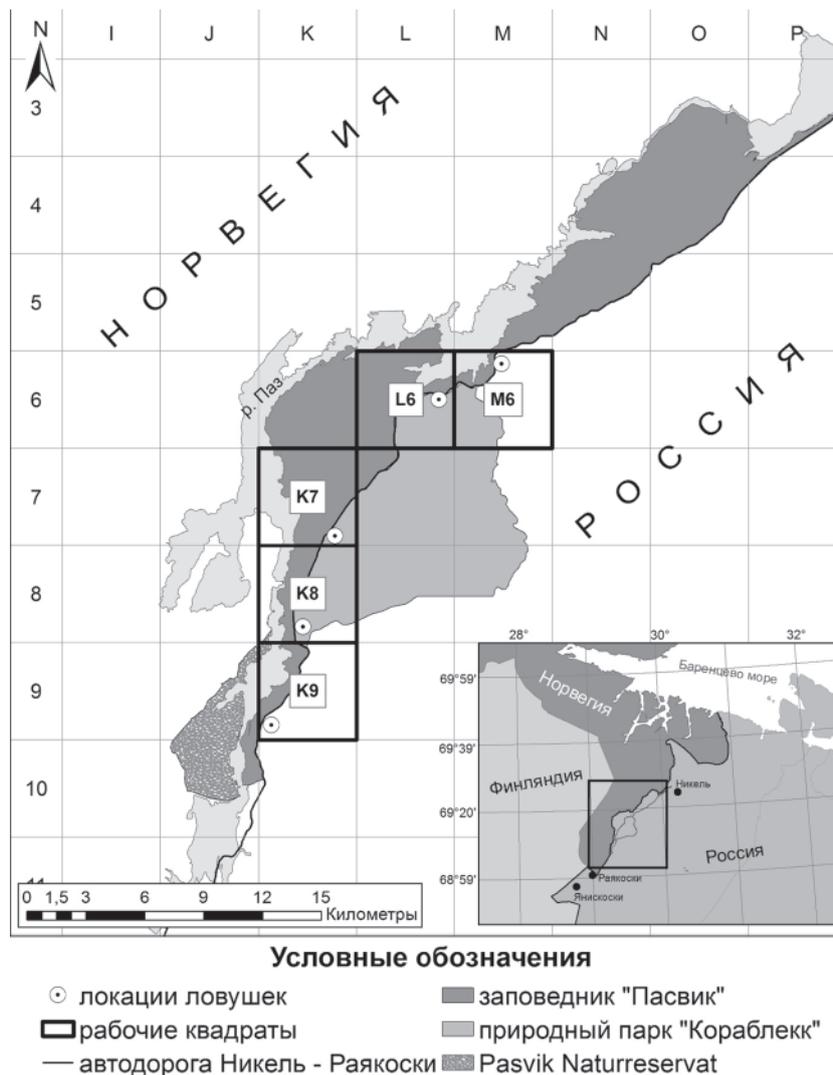


Рис. 1. Карта исследуемой территории с нанесенным гридом и выделенными квадратами, где были установлены ловушки для сбора шерсти

порцию пахучей приманки, чтобы поддерживать постоянный источник запаха. Конверты с собранной шерстью помещали в морозильную камеру до времени проведения молекулярно-генетического анализа.

После окончания первой сессии все ловушки были передвинуты на новое место в пределах своего квадрата грида. Другие исследования показали, что перемещение ловушки в течение периода работы увеличивает вероятность обнаружения большего числа особей на территории [Mowat, Strobeck, 2000; Boulanger et al., 2006]. Вблизи жилых населенных пунктов такие ловушки не устанавливали. Ловушки функционировали два месяца, после чего были деактивированы и полностью демонтированы. График работы и результаты проверок представлены в таблице 1.

Помимо этого шерсть собирали в любых других доступных местах. Поскольку медведи

исследуемой территории не испытывают трудностей в преодолении линии государственной границы и успешно перелезают через оградительные сооружения, сбор шерсти производился на колючей проволоке линии ИТС российско-норвежской государственной границы представителями Пограничной службы ФСБ РФ (7 образцов). Кроме этого, еще два образца шерсти было собрано нами на линии ИТС и лежке медведя. В дополнение ко всему проводили сбор экскрементов (10 образцов). Известно, что на них остаются клетки кишечного эпителия, в которых также содержится ДНК [Schwartz, Monfort, 2008; Кузнецова и др., 2016]. Для этого осуществляли соскоб поверхностного слоя экскремента, который помещали в пробирку с фиксирующим раствором. Для каждой пробы указывали дату сбора, GPS-координаты, описание состава экскремента и его приблизительную свежесть.

Таблица 1. График работ по сбору образцов шерсти бурого медведя на ловушках в период проекта 2015 г., результаты сбора и данные их предварительного анализа

Ловушка	Дата 1	Кол-во образцов	Кол-во образцов с ДНК	Кол-во особей	Дата 2	Кол-во образцов	Кол-во образцов с ДНК	Кол-во особей
1-я сессия								
M6-1*	30.06	0	0	0	14.07	1	0	0
L6-1	30.06	0	0	0	14.07	5	3	3
K7-1*	30.06	2	0	0	14.07	3	3	1
K8-1	30.06	3	2	2	14.07	1	0	0
K9-1	30.06	3	0	0	14.07	0	0	0
2-я сессия								
M6-2*	28.07	2	1	1	10.08	0	0	0
L6-2	28.07	0	0	0	10.08	0	0	0
K7-2*	28.07	0	0	0	10.08	0	0	0
K8-2*	28.07	4	4	1	10.08	1	0	0
K9-2*	28.07	0	0	0	10.08	13	5	3

Примечание. Дата 1 – дата 1-й проверки ловушек; дата 2 – дата 2-й проверки ловушек. Кол-во особей – указано количество идентифицированных особей по результатам ДНК-анализа. *Установлена фотоловушка.

В дальнейшем все пробы хранили в морозильной камере до проведения анализа.

Молекулярно-генетические исследования выполнены специалистами лаборатории NIBIO «Svanhovd» (Норвегия). Сравнение генотипов проводилось по восьми микросателлитным локусам (Mu05, Mu09, G10L, Mu10, Mu23, Mu50, Mu51 и Mu59), что было достаточным для идентификации медведей. Методы выделения и анализа ДНК описаны в итоговом отчете [Aarnes et al., 2015], а также в соответствующих публикациях [Paetkau, Strobeck, 1994; Taberlet et al., 1997; Eiken et al., 2009].

Для дополнения данных генетического анализа и возможности проведения корректировки его результатов напротив некоторых пахучих приманок были установлены фотоловушки. В работе мы использовали четыре фотоловушки модели Boskop Guard BG-520 SM с возможностью записи фото и видео. Режим съемки был установлен следующий: на каждое движение камера делала две фотографии, затем переключалась в видеорежим и производила запись видео продолжительностью 30 с. Поскольку исследования проводили в период полярного дня, когда солнце не садилось за горизонт, необходимости в использовании оборудования инфракрасной съемки не было. Все полученные изображения были четкими и цветными. Ни одна фотоловушка не была повреждена медведем или другим животным. Два устройства показали неисправности в работе, одно из которых мы были вынуждены снять из-за прекращения работы камеры и невозможности устранения неполадок на месте. При обработке данных с фотоловушек применяли

общепринятые показатели: TN (trap nights) – количество фотоловушко-суток, отработанных одной камерой; TE (trap events) – количество регистраций/проходов вида; TS (trap success) – индекс обилия [Kelly, Holub, 2008; Рожнов и др., 2012; Огурцов, Желтухин, 2017].

При сравнении изображений с фотоловушек учитывали расстояние от камеры до приманки, измеренное предварительно в полевых условиях, а также размерные габариты приманки. После обработки фотографии накладывали друг на друга в графическом редакторе Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems Inc.) и сравнивали медведей на них между собой. Семейные группы с медвежатами первого и второго года хорошо отличались как по размерам медвежат, так и по внешним признакам медведиц.

На основе географической информации о местах нахождения образцов составляли карту их распределения по территории, на которую впоследствии накладывали данные результатов ДНК-анализа и данные анализа изображений с фотоловушек. В результате процедур наложения и попарного сравнения из общей выборки удаляли все повторные пробы, а идентифицированных медведей объединяли в группы на основе пространственного анализа нахождения образцов с их ДНК. ГИС-обработку и построение карт выполняли с помощью программы ArcMap 10.4 (Esri Inc.).

Результаты работы проекта в 2015 г. на территории трех стран для всех 56 ловушек изложены в итоговом отчете [Aarnes et al., 2015]. Данные прошлых лет для российской стороны также опубликованы [Макарова, 2008, 2011; Поликарпова и др., 2009].

Результаты и обсуждение

Всего на российской территории проекта в 2015 г. было собрано 64 образца для генетического анализа: 45 образцов шерсти с ловушек, 9 образцов с прочих мест (восемь с колючей проволоки линии ИТС и один с лежки) и 10 образцов экскрементов. Из них 39 проб шерсти с ловушек, а также все дополнительные пробы шерсти и экскременты были собраны в окрестностях заповедника. Только 6 образцов получено с ловушек в окрестностях бывшего пос. Янискоски, и их результаты подробно не рассматриваются нами, а привлекаются лишь для обсуждения успеха идентификации особей и трансграничного перемещения животных.

Успешность экстракции и амплификации ДНК оказалась различной для трех разных способов получения материала. Из 45 образцов шерсти с ловушек удалось выделить ДНК и провести ПЦР (полимеразную цепную реакцию) в 22 пробах (49 %), из них 17 проб (38 %) – для исследуемой территории. Из 10 образцов экскрементов ДНК была обнаружена в пяти, но полностью генетический профиль удалось восстановить только для двух образцов (20 %). Для 9 проб шерсти, собранных иными способами (линия ИТС и лежка), генотипы успешно идентифицированы во всех случаях (100 %) [Aarnes et al., 2015].

Хищники были зафиксированы во всех пяти квадратах. Наибольшее число проб (13) собрано с ловушки квадрата К9 второй сессии, наименьшее (1) – в квадрате М6 первой сессии (далее нумерация ловушки соответствует квадрату грида и номеру сессии, в период которой она была активна, табл. 1). На участках L6-2 и K7-2 образцов собрано не было. По всей видимости, они вовсе не посещались медведями. Среднее число проб в месяц составило: для первой сессии $1,8 \pm 0,5$, для второй сессии $2 \pm 1,3$.

Всего по данным материала, собранного на рассматриваемых ловушках на российской территории, удалось генотипировать семь разных медведей – пять самок и двух самцов (табл. 2). Среди них четыре особи (МО41, МО49, МО46 и МО47) были выявлены впервые за все время работы проекта, а три других (FI38/МО18, FI123/LL43/МО50 и МО9) уже попадались в предыдущие годы. На одной ловушке в окрестностях бывшего пос. Янискоски идентифицированы еще две особи (самка и самец), которых фиксировали в прошлые годы (МО8/LL44/FI177 и FI116/LL49/МО4).

Новая самка МО41 была обнаружена на 4 раза на четырех разных ловушках

(М6-2, L6-1, K8-1, K9-2) и по данным ДНК-анализа может считаться наиболее мобильной особью. Самка МО9 также была распознана 4 раза, но только на K8-2.

По результатам генетического анализа дополнительных проб (с линии ИТС и лежки) удалось установить присутствие еще пяти особей (FI90/МО42, МО43, FI105/МО15, FI44/МО44, FI139/МО45) – четырех самцов и одной самки (табл. 2). Самки FI38/МО18 и МО9 были обнаружены как на ловушках, так и на линии ИТС. Кроме того, самку МО9 идентифицировали с помощью образцов волос, собранных на лежке. Данные анализа ДНК, выделенных из экскрементов, выявили наличие еще одного медведя – самки FI43/МО3. Самку FI139/МО45 регистрировали как по экскрементам, так и с помощью анализа шерсти с линии ИТС. Таким образом, привлечение дополнительного генетического материала, собранного не по установленной проектом методике, помогло обнаружить шесть новых медведей, увеличив общее число особей до 13.

За период полевых исследований обработано 125 фотоловушко-суток, зафиксировано 8 проходов бурого медведя, на которых в сумме было 15 особей. Индекс обилия (TS) составил в среднем 11. После проведения обзора пространственного размещения медведей в ГИС и дополнения его данными генетического анализа было сделано заключение, что фотоловушки зарегистрировали 10 различных особей. При этом удалось обнаружить семь новых зверей, не выявленных данными ДНК-анализа. Итоги работы фотоловушек на четырех квадратах представлены в таблице 3.

Поскольку вся пространственная информация имела географическую привязку, была составлена карта распределения особей согласно результатам обработки всех собранных данных (рис. 2). Сопоставив их между собой и отобразив размещение и перемещение животных по территории, провели анализ, в результате которого сделали выводы о составе и структуре популяционной группировки.

Общая численность медведей окрестностей заповедника «Пасвик» оказалась равной 20 особям (табл. 4). Площадь, охваченная ловушками, составила 125 км². Учитывая часть линии ИТС, на которой были собраны дополнительные образцы шерсти (еще три квадрата грида), итоговую площадь исследований можно увеличить до 200 км². Таким образом, плотность населения медведей в период проведения работ составила 1 особь на 1000 га. Этот высокий показатель указывает в том числе и на высокую активность перемещений медведей вдоль

Таблица 2. Результаты генетического анализа образцов шерсти бурого медведя и места их сбора в период работы проекта в 2015 г.

Дата сбора	Квадрат грида	Пол	Идентификационный номер (ID) особи	Предыдущее обнаружение	Источник
28.07	M6	M	MO41	впервые	ловушка
14.07	L6	F	FI38/MO18	2005, 2007, 2011	ловушка
14.07	L6	F	MO49	впервые	ловушка
14.07	L6	M	MO41	впервые	ловушка
14.07	K7	M	FI123/LL43/MO50	2011–2014	ловушка
14.07	K7	M	FI123/LL43/MO50	2011–2014	ловушка
14.07	K7	M	FI123/LL43/MO50	2011–2014	ловушка
30.06	K8	M	MO41	впервые	ловушка
30.06	K8	F	FI38/MO18	2005, 2007, 2011	ловушка
28.07	K8	F	MO9	2007, 2008	ловушка
28.07	K8	F	MO9	2007, 2008	ловушка
28.07	K8	F	MO9	2007, 2008	ловушка
28.07	K8	F	MO9	2007, 2008	ловушка
10.08	K9	F	MO46	впервые	ловушка
10.08	K9	F	MO47	впервые	ловушка
10.08	K9	F	MO46	впервые	ловушка
10.08	K9	M	MO41	впервые	ловушка
06.06	O4	M	FI90/MO42	впервые	линия ИТС
07.06	N5	M	MO43	впервые	линия ИТС
07.06	M5	M	FI105/MO15	2010	линия ИТС
09.06	O4	M	FI44/MO44	нет данных	линия ИТС
10.06	P3	F	FI139/MO45	нет данных	линия ИТС
10.06	P4	M	FI44/MO44	нет данных	линия ИТС
31.07	M5	F	FI38/MO18	2005, 2007, 2011	линия ИТС
07.07	J10	F	MO9	2007, 2008	линия ИТС
27.06	J10	F	MO9	2007, 2008	лежка
23.06	K9	F	FI43/MO3	2005, 2007–2010	экскременты
06.08	O4	F	FI139/MO45	нет данных	экскременты

Примечание. Пол особи: F – самка, M – самец.

Таблица 3. Результаты работы фотоловушек на местах ловушек для сбора шерсти бурого медведя в период проекта в 2015 г.

Квадрат грида	Даты регистраций	TN	TE	TS	Кол-во особей	Описание данных	Распознанные особи
M6	07.07.2015	57	3	5,3	3	одиночка, пол не определен;	-
	20.07.2015					самка с лончаком	
K7	08.07.2015	43	1	2,3	1	самец	FI123/LL43/MO5
K8*	-	14	0	0	0	-	-
K9*	06.08.2015	11	4	36,4	11	самка + 2 лончака;	MO41 MO46, MO47 (принадлежность к группе не установлена)
	06.08.2015					самка + 3 сеголетка;	
	06.08.2015					крупный самец;	
	09.08.2015					самка + 2 лончака	
Всего		125	8		15		

Примечание. Описание и номера медведей приведены для соответствующих дат, когда они были зафиксированы камерой. TN, TE и количество особей даны как суммы в каждом квадрате грида. *Фотоловушка имела сбои в работе.

границы, и на значимость территории заповедника и его окрестностей для поддержания стабильной группировки.

С помощью генетических методов удалось выявить 13 особей, и 7 особей были

установлены путем сравнения изображений с фотоловушек. При сравнении таких изображений только два зверя вызвали некоторые трудности: одиночные медведи, оставившие свои волосы на проволоке и попавшиеся на

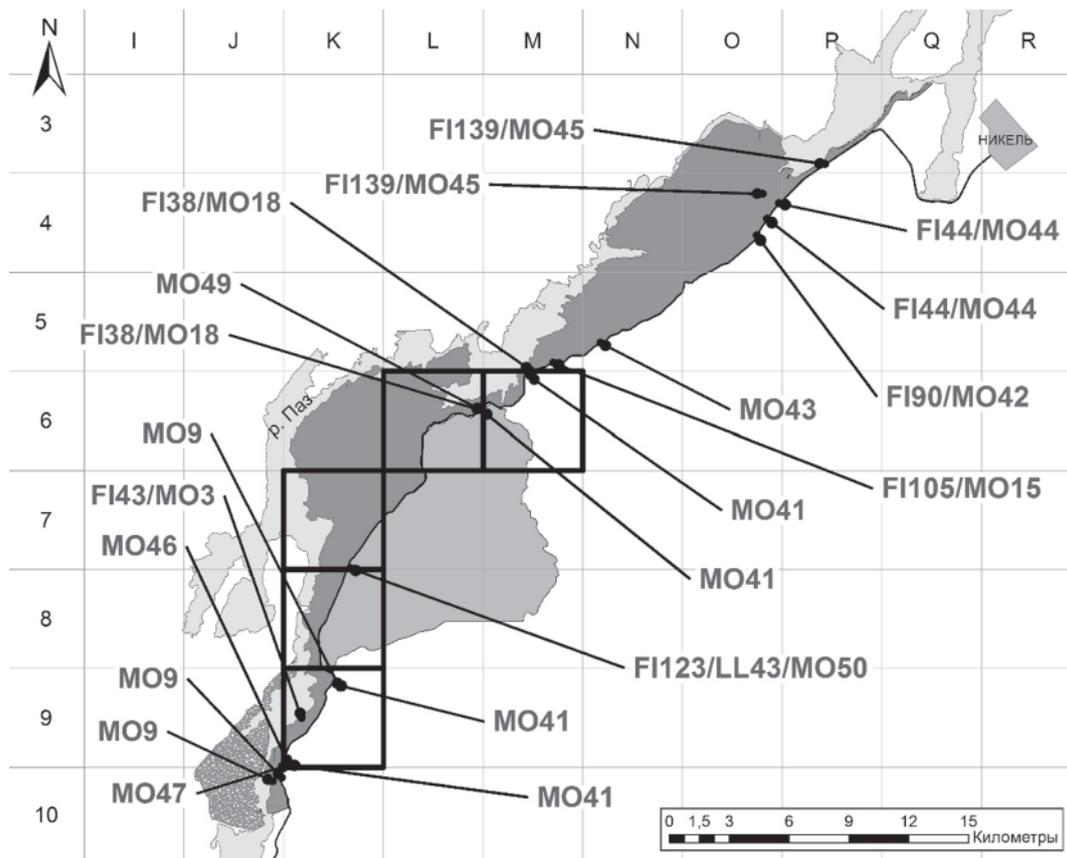


Рис. 2. Места идентификации медведей на исследуемой территории. В левой части карты сгруппированы номера самок, в правой – самцов. Условные обозначения – см. рис. 1

фотоловушки М6-1 и К9-2, но с неустановленными генотипами. Разнородность особей после попарного сравнения обработанных фотографий определили по габаритам тела, особенностям линьки, а также по окраске шерсти. Затем их сравнили с другими медведями-одиночками, оставившими свои ДНК (в первую очередь с самцом FI123/LL43/MO5), в результате чего было выяснено, что это иные звери, не выявленные молекулярно-генетическим анализом.

Таким образом, удалось установить точное число медведей, обнаруженных в период исследований. Вероятнее всего, большинство животных, проживающих в окрестных территориях, так или иначе были нами зафиксированы. Наиболее мобильные одиночные особи попадались, перелезая через линию ИТС, семейные группы чаще регистрировались на ловушках для сбора шерсти.

Социальная структура популяционной группировки включала в себя 10 одиночных особей и три семейные группы: две группы медведиц с двумя лончаками (второгодками) и одну медведицу с тремя сеголетками. Среди одиночных особей нами выявлено наличие одного самца,

которого можно было бы причислить к категории доминантных. Данное предположение сделано субъективно – по габаритам особи с материалов фотоловушки. Это был самый крупный медведь, который нам встретился.

Возрастная структура оказалась следующей: 13 взрослых особей, 4 лончака и 3 сеголетка. Минимальный возраст удалось оценить, сравнив полученные ДНК особей с теми, что имелись в банке данных лаборатории NIBIO Svanhovd, и определив, в какие годы данная особь уже была зарегистрирована. Таким образом, из взрослых зверей самым старшим медведям было минимум 10 лет. Таковыми оказались две самки: медведица FI38/MO18, которая водила с собой двух медвежат-второгодков, и FI43/MO3, которую удалось определить только по экскрементам. Половая принадлежность была установлена для 16 особей (9 самок и 7 самцов). Для четырех медведей (одного взрослого и трех медвежат), попавших лишь на фотоловушки, пол установить не удалось.

В процессе обработки данных прослежена история одной семейной группы, активно посещавшей ловушки. Она состояла из самки FI38/MO18 и двух лончаков (самца MO41

Таблица 4. Состав и структура населения бурых медведей окрестностей заповедника «Пасвик» в 2015 г. по данным ДНК-анализа и фотоловушек

№	Социальный статус	Пол и минимальный возраст	Определенные индивидуумы	Источник данных
1	семья	самка (10 лет) + 2 лончака (самец и самка)	самка FI38/МО18 + самец МО41 самка МО49	ловушка, фотоловушка, линия ИТС
2	семья	самка + 3 сеголетка	самки-сеголетки: МО46 (?) МО47 (?)	ловушка, фотоловушка
3	семья	самка + 2 лончака	самки-лончаки: МО46 (?) МО47 (?)	ловушка, фотоловушка
4	одиночка	самец	не определен	фотоловушка
5	одиночка	самка (8 лет)	МО9	ловушка, линия ИТС, экскременты
6	одиночка	самец (4 года)	FI123/LL43/МО50	ловушка, фотоловушка
7	одиночка	самец (5 лет)	FI105/МО15	линия ИТС
8	одиночка	самец	МО43	линия ИТС
9	одиночка	самец	FI90/МО42	линия ИТС
10	одиночка	самец	FI44/МО44	линия ИТС
11	одиночка	самка	FI139/МО45	линия ИТС, экскременты
12	одиночка	самка (10 лет)	FI43/МО3	экскременты
13	одиночка	не определен	не определен	фотоловушка

и самки МО49). Медведица оказалась хорошо известна и попадалась ранее только на территории России в 2005, 2007 и 2011 годах, т. е. ее фиксировали на протяжении всех лет работы проекта. Эта группа была обнаружена нами на четырех ловушках (М6-2, L6-1, К8-1, К9-2). На М6-2 фотоловушка запечатлела только самку и одного медвежонка, а на К9-2 вся семья попала целиком. Медвежонок МО49 оставил свою шерсть только на ловушке L6-1, тогда как МО41 – на М6-2, L6-1, К8-1 и К9-2. Подобная неравномерность в отлове этих двух медвежат, вероятно, вызвана тем, что один из них (самка МО49) имел повреждения задней лапы и не мог на нее опираться, в результате чего сильно хромотал. Это было обнаружено с помощью фотоловушки на К9-2, куда он попал, но не оставил образцов шерсти, пригодных для анализа ДНК. В отличие от своего брата эта самка проявляла слабый интерес к приманке, совершенно не терлась о пахучий пень и с трудом преодолевала натянутую проволоку. Видимо, по этой причине она не была отмечена на других ловушках.

Установленный нами самец FI123/LL43/МО50 оказался крупным взрослым медведем, который свободно перемещался через границу России с Норвегией и был обнаружен в обеих странах в 2011 и 2015 гг. В этот раз на российской территории его зафиксировали только на ловушке К7-1, что, вероятно, свидетельствует о его широких перемещениях и непродолжительных остановках в отдельных местах,

в отличие от описанной выше семейной группы, которая практически все лето обитала в окрестностях заповедника.

Самки МО46 и МО47, попавшиеся на К9-2, не отмечались ранее. Учитывая, что не распознанными по генотипам, но зарегистрированными на фотоловушку здесь остались еще две семейные группы (самка с тремя сеголетками и самка с двумя лончаками), можно предположить, что МО46 и МО47 являются медвежатами, поэтому с равным успехом могут быть отнесены к обеим семейным группам.

Интерес представляет история самки МО9, которая была выявлена по ДНК на ловушке К8-2, а также по образцам волос с лежки и линии ИТС. Ее регистрировали ранее в 2007 и 2008 гг. только на территории России и ей больше 8 лет. 27 июня мы проводили тропление медведя, питавшегося травянистой растительностью на луговинах в окрестностях о. Варлама. Неподалеку в лесу были обнаружены свежие медвежьи следы размером 11–12 см, а впоследствии – лежка медведя и три кучи экскрементов. Образец волос, указавший на принадлежность МО9, был собран именно с этой лежки. Чуть позже, 7 июля, образец ее же шерсти был найден на линии ИТС возле захода на о. Варлама, т. е. в том же районе. Восстановив всю картину, можно сделать следующее заключение: медведица МО9 питалась на луговинах в южной части заповедника во второй половине июня. Она в течение нескольких дней поедала растения

и разоряла гнезда полевок, а затем отдыхала в лесу неподалеку. В начале июля самка покинула это место и, преодолев линию ИТС, ушла за пределы заповедника, где попала на ловушку К8-2 в промежутке между 14 и 28 июля.

Итоговая карта демонстрирует места обнаружения образцов всех зарегистрированных медведей путем их комбинации (рис. 2). Наиболее мобильной оказалась семейная группа из медведицы и двух второгодков (самка F138/MO18 + самец MO41 и самка MO49): расстояние между двумя крайними точками их обнаружения составило 23 км. У других медведей такое расстояние оказалось значительно меньше. Возможно, это связано с тем, что медвежьи семьи реже пересекали линию ИТС и больше перемещались внутри территории, где были расставлены ловушки. По нашему мнению, одиночные медведи, напротив, чаще пересекают заграждения и заходят на территорию заповедника. Тем не менее самка F138/MO18 была отмечена на линии ИТС, но ее медвежат там не зарегистрировали.

Среди всех особей, обнаруженных вдоль заповедника, только одна была зафиксирована на территории нескольких стран – самец F1123/LL43/MO50. В окрестностях же бывшего пос. Янискоски два медведя активно перемещались между государствами: самец MO8/LL44/F1177 пересекал границу между Россией и Финляндией, а самка F1116/LL49/MO4 была отмечена во всех трех странах.

Выводы

Сбор шерсти на ловушках с последующим генетическим анализом относится к точным методам учета медведя, с помощью которых возможно установить индивидуальность особи и ее пол. Эти данные позволяют определить абсолютное количество животных на конкретной территории. Однако необходимо принимать во внимание некоторые особенности данного способа подсчета численности.

Далеко не все медведи выходят на приманки. В 2015 г. из 13 особей, идентифицированных по ДНК, только семь попались на ловушки, а пять были «пойманы» Пограничной службой ФСБ РФ во время преодоления линии ИТС, еще одна особь определена с помощью анализа экскрементов. Это связано главным образом с недостаточностью покрытия российской территории ловушками для сбора шерсти. Успех экстракции ДНК с волос, собранных на них, оказался сравнительно невелик, что в том числе связано с неблагоприятным воздействием погодных условий (в первую очередь высокой

влажности и инсоляции). Таким образом, целесообразно использовать все доступные способы получения образцов: сбор экскрементов, шерсти с лежек, маркировочных объектов и, в нашем случае, сотрудничество с Пограничной службой. Как выяснилось, способ сбора волос непосредственно на линии ИТС – один из самых продуктивных и надежных. Его недостатком является только избирательность перемещений зверей через заграждения.

В 2015 г. на российской стороне трехстороннего парка «Пасвик-Инари» вдоль границы заповедника «Пасвик» достоверно зафиксировано 20 различных особей бурого медведя. Данные последнего года наиболее полно отражают ситуацию на исследуемой территории, учитывая относительно большой объем выборки проб и комбинированный способ подсчета численности. Кроме того, вдоль границы заповедника в 2015 г. около 15 медведей наблюдали очевидцы (личные сообщения). По сравнению с прошлыми годами количество таких встреч возросло, но говорить о достоверном увеличении численности пока преждевременно.

Сочетание методов оценки численности медведя с помощью молекулярно-генетического анализа и фотоловушек хорошо зарекомендовало себя и заслуженно считается оптимальным для подобного рода исследований. Главным условием его применения является установка фотоловушек на всех местах, где поставлены ловушки для сбора шерсти, и на весь период их работы. При такой организации результаты отлова и распознавания особей будут максимально достоверно отражать реальную численность. В нашем исследовании применялось только 4 камеры, и их работа не всегда оказывалась исправной, поэтому собрать необходимый материал для сравнительного анализа и дополнения генетических данных оказалось возможным не в полной мере. Тем не менее даже такие сведения, полученные с помощью фотоловушек, существенно повышают качество информации о популяционной группировке и позволяют получать данные о фенотипе соответствующих особей.

Визуализация данных при помощи ГИС позволяет полнее отобразить размещение особей в пространстве, а при отсутствии данных о генотипе определить возможных одинаковых или различных медведей. Сочетание трех рассмотренных подходов (анализа ДНК всего собранного материала, анализа данных фотоловушек и использование ГИС) компенсирует недостатки каждого из них и качественно повышает итоговый результат – определение точной численности особей.

Авторы глубоко признательны всем участникам международного проекта по мониторингу бурого медведя на территории трехстороннего парка «Пасвик-Инари» и всем сотрудникам центра NIBIO Svanhovd, без которых данная работа просто не могла быть выполнена. Авторы благодарят сотрудников заповедника «Пасвик», оказавших существенную помощь в сборе полевого материала, особенно зам. директора по охране территории Г. А. Дмитренко, госинспекторов А. А. Карачевцева, Ю. М. Бычкова, водителя В. С. Добрынина, а также директора заповедника В. Е. Чижова. Особая благодарность выражается Пограничному управлению ФСБ России по Мурманской области (подразделению в пгт Никель), а именно руководству и личному составу пограничных отделений «Приречный» и «Раякоски» за неоценимую помощь в сборе образцов шерсти и сообщения о передвижении медведей через государственную границу. Отдельная благодарность выражается рецензентам, чьи конструктивные замечания помогли существенно улучшить настоящую публикацию, а также К. Ф. Тирронену (КарНЦ РАН) и Е. Ф. Ситниковой (заповедник «Брянский лес») за помощь, оказанную в процессе подготовки статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке АО «Кольская ГМК» ПАО «Норильский никель» по договору с заповедником «Пасвик» на проведение мониторинга природных комплексов от 01.01.2015 г.

Литература

Колчин С. А., Ткаченко К. Н. Применение фотоловушек в изучении крупных хищных млекопитающих юга Дальнего Востока // Дистанционные методы исследования в зоологии: материалы науч. конференции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 33 с.

Кузнецова А. С., Тирронен К. Ф., Панченко Д. В., Tobiassen С., Hagen S. B. Изучение бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Кольского полуострова с использованием методов молекулярной биологии // Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования: материалы Всерос. науч. конференции с межд. участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 144–146.

Макарова О. А. Изучение популяции бурого медведя в регионе Пасвик-Инари // Труды государственного природного заповедника «Пасвик». Мониторинг биоразнообразия на территории Трехстороннего парка «Пасвик-Инари» / Под ред. Н. В. Поликарповой. Рязань, 2008. Вып. 1. С. 7–19.

Макарова О. А. Результаты изучения популяции бурого медведя (*Ursus arctos*, Linnaeus, 1758) в заповеднике «Пасвик» за 2005–2010 гг. // Медведи.

Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Великие Луки: Великолукск. гор. тип., 2011. С. 183–188.

Огурцов С. С. Использование фотоловушек как инструмента для наблюдения за поведением бурого медведя (*Ursus arctos* L.) // V Всерос. конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 135 с.

Огурцов С. С., Желтухин А. С. Применение фотоловушек в изучении популяционной группировки бурого медведя (*Ursus arctos*) в Центрально-Лесном заповеднике // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 3. С. 360–372. doi: 10.7868/S0044513417030084

Пажетнов В. С., Пажетнов С. В., Бондарь Д. Г. Методическое пособие для учета численности, полового, возрастного и размерного состава популяции бурого медведя по карточкам встреч. Великие Луки: Великолукск. гор. тип., 2014. 39 с.

Пикунов Д. Г. Учеты численности медведей в горных лесах юга Дальнего Востока // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 174–184.

Покровская Л. В., Жаков В. В., Покровский И. Г. Использование маркировочных деревьев и фотоловушек для оценки относительной численности бурого медведя // Териофауна России и сопредельных территорий: международное совещание. М.: Т-во научных изданий КМК, 2016. 334 с.

Поликарпова Н. В., Макарова О. А., Хохлов А. М. Использование генетических методов в изучении общей популяции бурого медведя на границе России, Норвегии и Финляндии // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: материалы конференции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 118 с.

Рожнов В. В., Найдено С. В., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Сорокин П. А., Маслов М. В., Литвинов М. Н., Котляр А. К. Сезонные изменения кормовой базы Амурского тигра: опыт применения матрицы фотоловушек // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 6. С. 643–647.

Честин И. Е., Болтунов А. Н., Валенцев А. С., Остроумов А. Г., Челинцев Н. Г., Гордиенко В. Н., Ревенко И. А., Гордиенко Т. А., Раднаева Е. А. Популяция бурого медведя полуострова Камчатка: состояние, управление и угрозы в 1990-х гг. // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 6–43.

Aarnes S. G., Kopatz A., Eiken H. G., Schregel J., Aspholm P. E., Ollila T., Makarova O., Polikarpova N., Chizhov V., Ogurtsov S., Hagen S. B. Monitoring of the Pasvik-Inari-Pechenga brown bear population in 2015 using hair-trapping. NIBIO report. 2015. Vol. 1. 69 p.

Ball E. R. Time-lapse cameras as an aid in studying grizzly bears in northwest Wyoming // International conference on bear research and management. 1980. Vol. 4. P. 331–335. doi: 10.2307/3872888

Boulanger J., Proctor M., Himmer S., Stenhouse G., Paetkau D., Cranston J. An empirical test of DNA mark-recapture sampling strategies for grizzly bears // *Ursus*. 2006. Vol. 17. P. 149–158. doi: 10.2192/1537-6176(2006)17[149:AETODM]2.0.CO;2

Campbell L. A., Long R. A., Zielinski W. J. Integrating multiple methods to achieve survey

objectives / Noninvasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 223–237.

Eiken H. G., Andreassen R. J., Kopatz A., Bjervamoen S. G., Wartiainen I., Tobiassen C., Knappskog P. M., Aspholm P. E., Smith M. E., Aspi J. Population data for 12 STR loci in Northern European brown bear (*Ursus arctos*) and application of DNA profiles for forensic casework // *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*. 2009. Vol. 2. P. 273–274. doi:10.1016/j.fsigss.2009.07.007

Kays R. W., Slauson K. M. Remote cameras / Noninvasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 110–140.

Kelly M. J., Holub E. L. Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles county, Virginia // *Northeastern naturalist*. 2008. Vol. 15 (2). P. 249–262. doi:10.1656/1092-6194(2008)15[249:CTOCTS]2.0.CO;2

Kendall K. C., McKelvey K. S. Hair collection // Noninvasive survey methods for carnivores / Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 141–182.

Kendall K. C., Stetz J. B., Boulanger J., Macleod A., Paetkau D., Whitte G. C. Demography and genetic structure of a recovering grizzly bear population // *Journal of wildlife management*. 2009. Vol. 73. P. 3–17. doi:10.2193/2008-330

Kendall K. C., Stetz J. B., Roon D. A., Waits L. P., Boulanger J. B., Paetkau D. Grizzly bear density in Glacier National Park, Montana // *Journal of wildlife management*. 2008. Vol. 72. P. 1693–1705. doi:10.2193/2008-007

Kojola I., Danilov P., Heikkinen S., Tirronen K. Transboundary movements of brown bears at Finnish-Russian border // *Abstract of The XV Nordic Congress of Wildlife Research*. Iceland, 2011. 75 c.

Kopatz A., Eiken H. G., Aspholm P. E., Tobiassen C., Bakke B. B., Schregel J., Ollila T., Makarova O., Polikarpova N., Chizhov V., Hagen S. B. Monitoring of the Pasvik-Inari brown bear population in 2007 and 2011 using hair-trapping. *Bioforsk Report*. 2011. Vol. 6, no. 148. P. 1–27.

Long R. A., Donovan T. M., Mackay P., Zielinski W. J., Buzas J. S. Comparing scat detection dogs, cameras, and hair snares for surveying carnivores // *Journal of wildlife management*. 2007. Vol. 71 (6). P. 2018–2025. doi:10.2193/2006-292

Mace R. D., Manley T. L., Aune K. E. Factors affecting the photographic detection rate of grizzly bears in the Swan Mountains, Montana // *International*

Conference on Bear Research and Management. 1994. Vol. 9. P. 245–251. doi:10.2307/3872708

Mowat G., Strobeck C. Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark – recapture analysis // *Journal of wildlife management*. 2000. Vol. 64. P. 183–193. doi:10.2307/3802989

Paetkau D., Strobeck C. Microsatellite analysis of genetic-variation in black bear populations // *Molecular Ecology*. 1994. Vol. 3. P. 489–495. doi:10.1111/j.1365-294X.1994.tb00127.x

Pulliainen E. Brown bear immigration into Finland from the East // *International Conference on Bear Research and Management*. 1983. Vol. 6. P. 15–20. doi:10.2307/3872801

Romain-Bondi K. A., Wielgus R. B., Waits L., Kasworm W. F., Austin M., Wakkinen W. Density and population size estimates for North Cascade grizzly bears using DNA hair-sampling techniques // *Biological Conservation*. 2004. Vol. 117. P. 417–428. doi:10.1016/j.biocon.2003.07.005

Schwartz M. K., Monfort S. L. Genetic and Endocrine tools for carnivore survey // Noninvasive survey methods for carnivores / Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 238–262.

Smith M. E., Ollila L., Bjervamoen S. G., Eiken H. G., Aspholm P. E., Kopatz A., Aspi J., Kyykkä T., Ollila T., Sulkava P., Makarova O., Polikarpova N., Kojola I. Monitoring of the Pasvik-Inari brown bear population using hair snares. Development of monitoring and research of brown bear population in North Calotte area. *Interreg-report*. Bioforsk Svanhovd. 2007. P. 1–9.

Taberlet P., Camerra J. J., Griffin S., Uhres E., Hanotte O., Waits L. P., Dubois-Paganon C., Burke T., Bouvet J. Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population // *Molecular Ecology*. 1997. Vol. 6. P. 869–876. doi:10.1046/j.1365-294X.1997.00251.x

Thompson W. L. Sampling rare or elusive species. Washington, DC: Island Press. 2004. 429 p.

Waits L., Paetkau D. Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: A review of applications and recommendations for accurate data collection // *Journal of wildlife management*. 2005. Vol. 69. P. 1419–1433. doi:10.2193/0022-541X(2005)69[1419:NGSTFW]2.0.CO;2

Woods J. G., Paetkau D., Lewis D., McLellan B. N., Proctor M., Strobeck C. Genetic tagging of free-ranging black and brown bears // *Wildlife Society Bulletin*. 1999. Vol. 27. P. 616–627.

Поступила в редакцию 26.09.2016

References

Chestin I. E., Boltunov A. N., Valentsev A. S., Ostroumov A. G., Chelintsev N. G., Gordienko V. N., Revenko I. A., Gordienko T. A., Radnaeva E. A. Populyatsiya burogo medvedya poluostrova Kamchatka: sostoyanie, upravlenie i ugrozy v 1990-kh gg. [The population of the brown bear in the Kamchatka Peninsula: state, management, and dangers in 1990s]. Buryi

medved' Kamchatki: ekologiya, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie [The Brown Bear of the Kamchatka Peninsula: Ecology, Protection, and Rational Use]. Vladivostok: Dal'nauka, 2006. P. 6–43.

Kolchin S. A., Tkachenko K. N. Primenenie fotolovushek v izuchenii krupnykh khishchnykh mlekopitayushchikh yuga Dal'nego Vostoka [Camera trapping for

studying big carnivores of the southern Far East]. Distantionnye metody issledovaniya v zoologii: materialy nauch. konferentsii [Remote Methods for Zoology: Proceed. of the Scientific Conf.]. Moscow: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2011. 33 p.

Kuznetsova A. S., Tirronen K. F., Panchenko D. V., Tobiassen C., Hagen S. B. Izuchenie burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) Kol'skogo poluostrova s ispol'zovaniem metodov molekulyarnoi biologii [Study of the brown bear (*Ursus arctos* L.) of the Kola Peninsula with the use of molecular biology methods]. Rol' nauki v reshenii problem regiona i strany: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Materialy Vseros. nauch. konferentsii s mezhd. uchastiem, posvyashchenoi 70-letiyu KarNTs RAN [Role of Science in Solving Problems of the Region and Russia: Fundamental and Applied Res.: Proceed. of the All-Russian Scientific Conf. with Int. Part. Dedicated to the 70th Anniv. of the KarRC of the RAS]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2016. P. 144–146.

Makarova O. A. Izuchenie populyatsii burogo medvedya v regione Pasvik-Inari [Study of the brown bear population in the Pasvik-Inari region]. Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Pasvik", Monitoring bioraznootchastiy na territorii Trekhstoronnego parka Pasvik-Inari [Proceed. of the Pasvik State Nat. Res., Biodiversity Monitoring in the Pasvik-Inari Trilateral Park]. Ed. N. V. Polikarpovoi. Ryazan', 2008. Iss. 1. P. 7–19.

Makarova O. A. Rezul'taty izucheniya populyatsii burogo medvedya (*Ursus arctos*, Linnaeus, 1758) v zapovednike Pasvik za 2005–2010 gg. [Results of the study of the brown bear (*Ursus arctos*, Linnaeus, 1758) population in the Pasvik Nature Reserve in 2005–2010]. Medvedi. Sovremennoe sostoyanie vidov. Perspektiva soshchestvovaniya s chelovekom [Bears. Current State of Species. Prospects for Coexistence with People]. Velikie Luki: Velikoluksk. gor. tip., 2011. P. 183–188.

Ogurtsov S. S. Ispol'zovanie fotolovushek kak instrumenta dlya nablyudeniya za povedeniem burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) [Camera trapping as an instrument for observation of the brown bear (*Ursus arctos* L.) behavior]. V Vseros. konferentsii po povedeniyu zhivotnykh. Sbornik tezisev [The Vth All-Russian Conf. on Animals Behavior. Abstracts]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. 135 p.

Ogurtsov S. S., Zheltukhin A. S. Primenenie fotolovushek v izuchenii populyatsionnoi gruppировки burogo medvedya (*Ursus arctos*) v Tsentral'no-Lesnom zapovednike [Camera trapping for studying aggregation of the brown bear (*Ursus arctos*) population in the Central Forest Nature Reserve]. *Zoologicheskii zhurnal* [Russ. Journal of Zoology]. 2017. Vol. 96, no. 3. P. 360–372. doi: 10.7868/S0044513417030084

Pazhetnov V. S., Pazhetnov S. V., Bondar' D. G. Metodicheskoe posobie dlya ucheta chislennosti, polovogo, vozrastnogo i razmernogo sostava populyatsii burogo medvedya po kartochkam vstrech [Guidelines for censuring, sex, age, and size composition assessment of populations of the brown bear with the use of animal manifestation reports]. Veliki Luki: Velikolukskaya gorodskaya tipografiya, 2014. 39 p.

Pikunov D. G. Uchety chislennosti medvedei v gornykh lesakh yuga Dal'nego Vostoka [Censuring bears in mountain forests of the southern Far East].

Ekologiya medvedei [Ecology of Bears]. Novosibirsk: Nauka, 1987. P. 174–184.

Pokrovskaya L. V., Zhakov V. V., Pokrovskii I. G. Ispol'zovanie markirovochnykh derev'ev i fotolovushek dlya otsenki otnositel'noi chislennosti burogo medvedya [Use of scent mark trees and camera traps for relative censuring of the brown bear]. Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorii. Mezhdunarodnoe soveshchanie [Teriofauna of Russia and Adjacent Territories. Int. Meeting]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016. 334 p.

Polikarpova N. V., Makarova O. A., Khokhlov A. M. Ispol'zovanie geneticheskikh metodov v izuchenii obshchei populyatsii burogo medvedya na granitse Rossii, Norvegii i Finlyandii [Use of genetic methods for studying the overall population of the brown bear on the border among Russia, Norway and Finland]. Sovremennye problemy zoo- i filogeografii mlekopitayushchikh. Materialy konferentsii [Modern Issues of Zoo- and Phylogeography of Mammals. Proceed. of the Conf.]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009. 118 p.

Rozhnov V. V., Naidenko S. V., Ernandes-Blanco Kh. A., Lukarevskii V. S., Sorokin P. A., Maslov M. V., Litvinov M. N., Kotlyar A. K. Sezonnaya izmeneniya kormovoi bazy Amurskogo tigra: opyt primeneniya matritsy fotolovushek [Seasonal changes in forage reserve of the Amur tiger: experience in camera trapping]. *Zoologicheskii zhurnal* [Russ. Journal of Zoology]. 2012. Vol. 91, no. 6. P. 643–647.

Aarnes S. G., Kopatz A., Eiken H. G., Schregel J., Aspholm P. E., Ollila T., Makarova O., Polikarpova N., Chizhov V., Ogurtsov S., Hagen S. B. Monitoring of the Pasvik-Inari-Pechenga brown bear population in 2015 using hair-trapping. NIBIO report. 2015. Vol. 1. 69 p.

Ball E. R. Time-lapse cameras as an aid in studying grizzly bears in northwest Wyoming. International conference on bear research and management. 1980. Vol. 4. P. 331–335. doi: 10.2307/3872888

Boulanger J., Proctor M., Himmer S., Stenhouse G., Paetkau D., Cranston J. An empirical test of DNA mark-recapture sampling strategies for grizzly bears. *Ursus*. 2006. Vol. 17. P. 149–158. doi: 10.2192/1537-6176(2006)17[149:AETODM]2.0.CO;2

Campbell L. A., Long R. A., Zielinski W. J. Integrating multiple methods to achieve survey objectives. Non-invasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 223–237.

Eiken H. G., Andreassen R. J., Kopatz A., Bjervamo S. G., Wartiainen I., Tobiassen C., Knappskog P. M., Aspholm P. E., Smith M. E., Aspi J. Population data for 12 STR loci in Northern European brown bear (*Ursus arctos*) and application of DNA profiles for forensic casework. *Forensic Science International: Genetics Supplement Series*. 2009. Vol. 2. P. 273–274. doi: 10.1016/j.fsigss.2009.07.007

Kays R. W., Slauson K. M. Remote cameras. Non-invasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 110–140.

Kelly M. J., Holub E. L. Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across

species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles county, Virginia. *Northeastern naturalist*. 2008. Vol. 15 (2). P. 249–262. doi: 10.1656/1092-6194(2008)15[249:CTOCTS]2.0.CO;2

Kendall K. C., McKelvey K. S. Hair collection. Noninvasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 141–182.

Kendall K. C., Stetz J. B., Boulanger J., Macleod A., Paetkau D., Whitte G. C. Demography and genetic structure of a recovering grizzly bear population. *Journal of wildlife management*. 2009. Vol. 73. P. 3–17. doi: 10.2193/2008-330

Kendall K. C., Stetz J. B., Roon D. A., Waits L. P., Boulanger J. B., Paetkau D. Grizzly bear density in Glacier National Park, Montana. *Journal of wildlife management*. 2008. Vol. 72. P. 1693–1705. doi: 10.2193/2008-007

Kojola I., Danilov P., Heikkinen S., Tirronen K. Transboundary movements of brown bears at Finnish-Russian border. *Abstract of The XV Nordic Congress of Wildlife Research*. Iceland, 2011. 75 с.

Kopatz A., Eiken H. G., Aspholm P. E., Tobiassen C., Bakke B. B., Schregel J., Ollila T., Makarova O., Polikarpova N., Chizhov V., Hagen S. B. Monitoring of the Pasvik-Inari brown bear population in 2007 and 2011 using hair-trapping. *Bioforsk Report*. 2011. Vol. 6, no. 148. P. 1–27.

Long R. A., Donovan T. M., Mackay P., Zielinski W. J., Buzas J. S. Comparing scat detection dogs, cameras, and hair snares for surveying carnivores. *Journal of wildlife management*. 2007. Vol. 71 (6). P. 2018–2025. doi: 10.2193/2006-292

Mace R. D., Manley T. L., Aune K. E. Factors affecting the photographic detection rate of grizzly bears in the Swan Mountains, Montana. *International Conference on Bear Research and Management*. 1994. Vol. 9. P. 245–251. doi: 10.2307/3872708

Mowat G., Strobeck C. Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark – recapture analysis. *Journal of wildlife management*. 2000. Vol. 64. P. 183–193. doi: 10.2307/3802989

Paetkau D., Strobeck C. Microsatellite analysis of genetic-variation in black bear populations. *Molecular*

Ecology. 1994. Vol. 3. P. 489–495. doi: 10.1111/j.1365-294X.1994.tb00127.x

Pulliainen E. Brown bear immigration into Finland from the East. *International Conference on Bear Research and Management*. 1983. Vol. 6. P. 15–20. doi: 10.2307/3872801

Romain-Bondi K. A., Wielgus R. B., Waits L., Kasworm W. F., Austin M., Wakkinen W. Density and population size estimates for North Cascade grizzly bears using DNA hair-sampling techniques. *Biological Conservation*. 2004. Vol. 117. P. 417–428. doi: 10.1016/j.biocon.2003.07.005

Schwartz M. K., Monfort S. L. Genetic and Endocrine tools for carnivore survey. Noninvasive survey methods for carnivores. Eds. R. A. Long, P. MacKay, W. J. Zielinski, J. C. Ray. Washington, DC: Island Press, 2008. P. 238–262.

Smith M. E., Ollila L., Bjervamoen S. G., Eiken H. G., Aspholm P. E., Kopatz A., Aspi J., Kyykkä T., Ollila T., Sulkava P., Makarova O., Polikarpova N., Kojola I. Monitoring of the Pasvik-Inari brown bear population using hair snares. Development of monitoring and research of brown bear population in North Calotte area. Interreg-report. Bioforsk Svanhovd. 2007. P. 1–9.

Taberlet P., Camerra J. J., Griffin S., Uhres E., Hannon O., Waits L. P., Dubois-Paganon C., Burke T., Bouvet J. Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology*. 1997. Vol. 6. P. 869–876. doi: 10.1046/j.1365-294X.1997.00251.x

Thompson W. L. Sampling rare or elusive species. Washington, DC: Island Press. 2004. 429 p.

Waits L., Paetkau D. Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: A review of applications and recommendations for accurate data collection. *Journal of wildlife management*. 2005. Vol. 69. P. 1419–1433. doi: 10.2193/0022-541X(2005)69[1419:NGSTFW]2.0.CO;2

Woods J. G., Paetkau D., Lewis D., McLellan B. N., Proctor M., Strobeck C. Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin*. 1999. Vol. 27. P. 616–627.

Received September 26, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Огурцов Сергей Сергеевич

научный сотрудник
Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область,
Россия, 172521
эл. почта: etundra@mail.ru
тел.: 89172528264

Макарова Ольга Акиндиновна

главный научный сотрудник, к. б. н.
Государственный природный заповедник «Пасвик»
пос. Раякоски, Печенгский район, Мурманская область,
Россия, 184404
эл. почта: makarova5137@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ogurtsov, Sergey

Central Forest State Nature Biosphere Reserve
172521 Zapovednyi village, Nelidovsky District,
Tver Region, Russia
e-mail: etundra@mail.ru
tel.: +79172528264

Makarova, Olga

Pasvik State Nature Reserve
184404 Rayakoski, Pechengsky District,
Murmansk Region, Russia
e-mail: makarova5137@mail.ru

Поликарпова Наталья Владимировна

заместитель директора по научной работе, к. г. н.
Государственный природный заповедник «Пасвик»
пос. Раякоски, Печенгский район, Мурманская область,
Россия, 184404
эл. почта: polikarpova-pasvik@yandex.ru
тел.: 89212887800

Копатц Александр

научный сотрудник
Норвежский институт биоэкономических исследований
(NIBIO)
Сванховд, Сванвик, Норвегия
эл. почта: alexander.kopatz@nibio.no
тел.: +4792013371

Эйкен Ханс Гейр

руководитель исследовательских программ
Норвежский институт биоэкономических исследований
(NIBIO)
Сванховд, Сванвик, Норвегия
эл. почта: hansgeir.eiken@nibio.no
тел.: +4799629966

Хаген Снорре Б.

директор Сванховд-центра
Норвежский институт биоэкономических исследований
(NIBIO)
Сванховд, Сванвик, Норвегия
эл. почта: snorre.hagen@nibio.no
тел.: +4793240197

Polikarpova Natalia

Pasvik State Nature Reserve
184404 Rayakoski, Pechengsky District,
Murmansk Region, Russia
e-mail: polikarpova-pasvik@yandex.ru
tel.: +79212887800

Kopatz, Alexander

Norwegian Institute of Bioeconomy Research (NIBIO)
Svanhovd, Svanvik, Norway
e-mail: alexander.kopatz@nibio.no
tel.: +4792013371

Eiken, Hans Geir

Norwegian Institute of Bioeconomy Research (NIBIO)
Svanhovd, Svanvik, Norway
e-mail: hansgeir.eiken@nibio.no
tel.: +4799629966

Hagen, Snorre B.

Norwegian Institute of Bioeconomy Research (NIBIO)
Svanhovd, Svanvik, Norway
e-mail: snorre.hagen@nibio.no
tel.: +4793240197

УДК 581.557.24

РЕАКЦИЯ ЭКТОМИКОРИЗ *PINUS SYLVESTRIS* НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ СВИНЦОМ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ

Л. А. Савельев, А. В. Кикеева

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Рассмотрено разнообразие и морфолого-анатомическое строение эктомикориз *P. sylvestris* в условиях аэротехногенного загрязнения почв соединениями свинца. При валовом содержании металла, в 3–4 раза превышающем ПДК, не происходит подавления процесса микоризообразования. Установлено влияние металла на параметры морфологического и анатомического строения микоризы. Показано увеличение плотности и изменение длины в градиенте концентрации, увеличение доли мицелиального чехла на 5 %, увеличение плотности клубневидной и простой формы при содержании свинца, равном 3 и 4 ПДК. В условиях накопления поллютанта по профилю почвы 0–20 см уменьшается количество грибных чехлов подтипа В. Происходит подавление формирования чехлов плектенхиматического типа (на 18 %) и небольшое увеличение количества псевдопаренхиматического (на 6 %).

Ключевые слова: эктомикориза; микоризообразование; *Pinus sylvestris*; свинец; микоризный спектр и плотность; мицелиальные чехлы.

L. A. Savel'ev, A. V. Kikeeva. THE REACTION OF ECTOMYCORRHIZA *PINUS SYLVESTRIS* ON AERIAL TECHNOGENIC POLLUTION OF SOIL LEAD IN AN URBAN ENVIRONMENT

The diversity and morphological and anatomical structure of *P. sylvestris* ectomycorrhizae under air-borne industrial pollution of soils with lead compounds was studied. Gross lead content being 3–4-fold higher than the MPC, no suppression of the micorrhization process was observed. The concentration of the metal was found to have effect on the density of certain forms of ectomycorrhizae and their anatomical parameters. Where gross lead content in the upper soil layer was equal to 3 MPC, there was an increase in the density of the tuberous form, while at 4x MPC the simple form gained in density. The density of the other forms of micorrhizae varied depending on the depth of formation, while the heavy metal concentration only added to this effect. As the metal storage rose to 4x MPC, the proportion of root tips increased by 5 %. As the pollutant accumulated in top 20 cm of the soil profile, the number of root tips of type B declined. The formation of plectenchymal root tips was inhibited (by 18 %) and the amount of pseudoparenchymal root tips slightly increased (6 %).

Keywords: ectomycorrhiza; mycorrhization; *Pinus sylvestris*; lead; mycorrhizal spectrum and density; root tips.

Введение

Городские территории, как правило, интенсивно загрязнены содержащимися в почвах тяжелыми металлами [Baxter et al., 1999; Cairney, Mehard, 1999], которые сохраняют токсические свойства в течение длительного времени [Ягодин и др., 1989]. По данным исследователей [Федорец и др., 2015], приоритетным загрязнителем почв города Петрозаводска является свинец, его валовое содержание в них – до 34 ПДК. Кроме того, выявлены высокие показатели валового содержания меди (до 2,5 ПДК), никеля (до 2 ПДК) [Новиков, 2014], цинка (2,5 ПДК) и марганца (2,8 ПДК) [Федорец и др., 2015]. В целом тенденция их накопления характерна для верхних слоев урбанозема, что говорит об аэротехногенном поступлении веществ в почву.

Основным источником воздушного загрязнения почв свинцом в Петрозаводске является автотранспорт. Во второй половине 20 века в качестве основной антидетонационной присадки использовали тетраэтилсвинец, вплоть до его официального запрета в 2003 году [ФЗ от 22 марта 2003 г. N 34-ФЗ]. Свинцовые соединения удаляются из двигателя с выхлопными газами. Благодаря слабой интенсивности ветра и нисходящему движению воздушных масс, которые, как показывают исследования [Федорец, Медведева, 2005], характерны для Петрозаводска, происходит накопление вредных примесей в приземном слое воздуха. Затем они оседают на почве и придорожной растительности с последующей биоаккумуляцией. Как следствие, аэротехногенное загрязнение децентрализовано и рассредоточено по территории всего города, относительно равномерно проявляясь в непосредственной близости от крупных автомагистралей.

Основное количество тяжелого металла оседает на почву в пределах 10–15 м от автодорог и концентрируется в слое глубиной до 15 см [Федорец и др., 2005]. Около крупных автомагистралей свинцом загрязняется полоса земли шириной 50–100 см [Савицкене и др., 1993]. Установлено, что содержание свинца в почвах вблизи автодорог в десятки, а иногда и в сотни раз превышает фоновые значения [Лепнева, 1987; Саэт, 1987].

Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о неоднозначности реакций эктомикоризных структур в зависимости от пути поступления и типа поллютанта. Описаны различные адаптивные механизмы на газообразное и эмиссионное загрязнение [Шкараба и др., 1991; Веселкин, 2005].

Поскольку для древесных пород бореальной зоны характерной является облигатная микотрофность, то исследование реакции микоризных окончаний на техногенное воздействие представляет не только теоретический, но и практический интерес. Степень микотрофности древесных пород обычно коррелирует с их устойчивостью к атмосферному загрязнению, именно микоризы могут использоваться для комплексного мониторинга состояния экосистем – выступать индикаторами их нарушенности [Веселкин, 2006].

В настоящей работе описаны особенности микоризного спектра, морфолого-анатомических параметров сосущих окончаний *Pinus sylvestris* в почвах города Петрозаводска в зависимости от глубины их формирования и концентрации свинца.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись корни *P. sylvestris*. Работы проведены на территории города Петрозаводска с различной степенью техногенного воздействия на почвы тяжелых металлов, в частности свинца. Выделены три участка и заложены временные пробные площади по 500 кв. м каждая.

Сбор материала проводили в соответствии с рекомендациями [Селиванов, 1981] в конце вегетационного сезона с сентября по октябрь 2012–2014 гг.

Все образцы корней *P. sylvestris* отобраны в подкрановом пространстве специальной рамкой объемом 1 дм³. Точки отбора размещены случайно. Поскольку основная масса корней сосредоточена на глубине до 20 см [Семенова, 1980], отбор производился на глубинах 0–10 и 10–20 см последовательно с пятикратной повторностью, не снимая подстилки. Параллельно отбирали почву на химический анализ, подготовка, обработка и проведение которого выполнены сотрудниками центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН. Определение концентрации

Таблица 1. Концентрация свинца (мг/кг) в почвах исследуемых участков

Участок	Глубина отбора, см	Pb, мг/кг
Контроль	0–10	22,1
	10–20	10,5
Окраина	0–10	94,4
	10–20	9,3
Центр	0–10	127
	10–20	14,1

свинца выполнено методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (табл. 1).

Оценку уровня загрязнения почв свинцом проводили, используя принятые предельно допустимые [ГН 2.1.7.2041–06] и ориентировочно допустимые [ГН 2.1.7.2511–09] концентрации, фоновые региональные показатели металла для Карелии [Федорец и др., 2015] и местный фон – концентрацию свинца в почвах города Петрозаводска [Федорец и др., 2015]. Согласно этим данным, ПДК валового содержания свинца в почве составляет 32 мг/кг, региональный фон – 15,5 мг/кг, местный фон – 35,3 мг/кг.

Первый участок (рис. 1) – центральная часть города с развитой транспортной инфраструктурой, на территории мемориального парка «Черный тюльпан». Почва сильно нарушенная урбоподзолистая. Подстилка из перегноя трав и хвои, местами не сформирована или уничтожена. Древостой *P. sylvestris* 2 класса бонитета. Согласно данным химического анализа, показатель валового содержания свинца в верхнем слое почвы (0–10 см) здесь – 4 ПДК, превышение фонового значения по республике в верхнем слое – 8, превышение местного фона – 3,5.

Второй – западная окраина города, в 3,5–4 км от центра, вблизи автозаправочной станции в непосредственной близости от автомагистрали. Почва агроподзолистая. Древостой 3 класса бонитета с примесью ели и березы. Подстилку составляют отмершие хвоинки и опад лиственных деревьев. Содержание свинца – 3 ПДК, превышение фонового значения по Карелии в верхнем слое – 6, местного фона – 2,7.

Третий, контрольный участок – территория произрастания *P. sylvestris* Ботанического сада Петрозаводского государственного университета. Почва среднеподзолистая. Подстилка состоит из хвойного опада, остатков мха. Древостой 2 класса бонитета. По нашим данным, превышение ПДК, регионального и местного фона не наблюдается.

Камеральная обработка собранного материала использована для изучения блока морфолого-анатомических характеристик строения микоризных окончаний, анализ которых дает представление о наличии или отсутствии сдвигов в процессе микоризообразования.

Тонкие корни последнего порядка отбирались из почвенных монолитов, при необходимости аккуратно промывались проточной водой и фиксировались в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1:1:1. Изучались при помощи стереоскопического микроскопа МБС-10 при увеличении 8×2.

Плотность определяли количеством эктомикориз, подсчитанным на 10 см корня растения [Лобанов, 1971]. Интенсивность процесса микоризации оценивали отношением числа корневых окончаний, инфицированных микоризообразователем, к общему числу имеющихся.

Использована классификация морфоформ *P. sylvestris* [Семенова, 1980] для определения признаков морфологического строения, в число которых входят микоризный спектр (процентное содержание каждой формы или ее отсутствие) каждого исследуемого участка и плотность разветвленных микоризных структур.

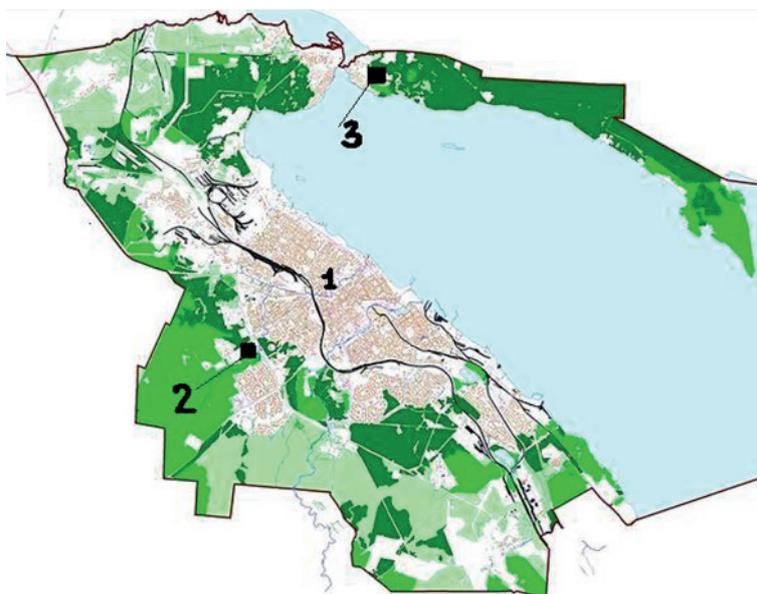


Рис. 1. Схема расположения участков отбора проб:
1 – центр; 2 – окраина; 3 – контроль

Поперечные срезы фиксированного материала толщиной 10–15 мкм готовили вручную и изучали без окрашивания при помощи микроскопа Leica DFC 290 с увеличением 10×10, 10×20, 10×40. Всего просмотрено порядка 1000 срезов. Определяли наличие или отсутствие грибного чехла, его толщину, подтип (по [Селиванов, 1981]), радиус микоризного окончания, наличие и глубину распространения сети Гартига. На основе полученных данных рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания [Веселкин, 2003].

Статистическая обработка результатов проведена с использованием серий парного сравнения, однофакторных и двухфакторных дисперсионных анализов с последующим парным сравнением критерием Тьюки. Для оценки взаимозависимости форм микоризного спектра сделан корреляционный анализ с использованием коэффициента Пирсона (r).

Результаты и обсуждение

На исследуемых трех участках города Петро- заводска все тонкие корни последнего порядка *P. sylvestris* преобразованы в эктомикоризы.

Микоризный спектр *P. sylvestris* представлен восемью формами. Характерно, что в среднем 50 % во всех просмотренных образцах корней составляет вильчатая форма микоризы (рис. 2). В градиенте концентрации загрязнителя эта типичная для рода *Pinus* форма не претерпевает сильных изменений.

На плотность различных форм эктомикориз оказывает существенное влияние глубина

их формирования и концентрация тяжелого металла в почве (до 4 ПДК в верхнем слое без превышения в нижнем слое урбоподзолистой почвы) (табл. 2). Причем действие каждого фактора проявляется как самостоятельно, так и в сочетании с другим.

Содержание металла (значение критерия Фишера $F = 4,6$; при уровне значимости $p < 0,05$; число степеней свободы $df = 3,54$) в почве влияет на формирование простой и клубневидной ($F = 4,6$) форм. В почвах центра города плотность простой формы выше (10 в верхнем слое и 7 в нижнем), чем в почвах контроля (6 и 6 соответственно). Плотность клубневидной формы возрастает в почвах окраины (4 и 1 по сравнению с контролем – 2 и 0).

Изменение плотности четковидной ($F = 9,2$) и коралловидной ($F = 39,2$) форм находится в зависимости от глубины, на их формирование содержание свинца не оказывает влияния. Плотность четковидной формы в нижнем слое на контроле (2) вдвое ниже, чем в верхнем (4). Плотность коралловидной снижается с глубиной на всех участках (с 4 до 2 на контроле, с 6 до 2 на окраине, с 4 до 3 в центре).

Влияние каждого фактора в отдельности, а также их сочетанного действия существенно для изогнутой формы. В большей степени проявляется влияние глубины формирования ($F = 33,3$). С глубиной плотность уменьшается в почве контроля (с 6 до 1) и окраины города (с 1 до 0). С увеличением содержания тяжелого металла в почве ($F = 25$) изменяется так же – на окраине (2 в верхнем слое, 0 в нижнем) и в центре до полного отсутствия (6 и 1). Совместное влияние факторов

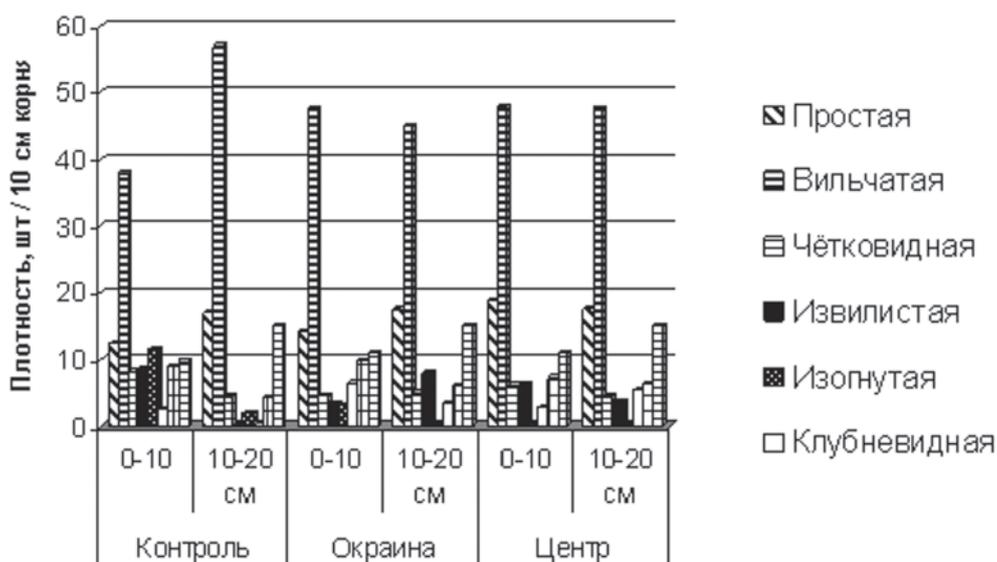


Рис. 2. Микоризный спектр *P. sylvestris* на различных участках при разной глубине отбора

Таблица 2. Плотность различных форм эктомикориз *P. sylvestris* в почвах разных участков города (по результатам серии двухфакторных дисперсионных анализов)

Форма эктомикоризы	Глубина отбора, см	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Простая	0–10	6,0 ± 0,6	8,0 ± 1,1	10,0 ± 1,3**
	10–20	6,0 ± 0,4	7,0 ± 1,1	7,0 ± 0,8**
Вильчатая	0–10	19,0 ± 0,6	27,0 ± 2	26,0 ± 2,3
	10–20	20,0 ± 1,4	18,0 ± 1,7	21,0 ± 2,6
Четковидная	0–10	4, ± 0,4	3,0 ± 0,7	3,0 ± 0,7
	10–20	2, ± 0,6	2,0 ± 0,6	2,0 ± 0,7
Извилистая	0–10	4,0 ± 0,4	2,0 ± 0,7	3,0 ± 0,8
	10–20	0	3,0 ± 0,3	2,0 ± 0,6
Изогнутая	0–10	6,0 ± 0,4	2,0 ± 0,9*	0**
	10–20	1,0 ± 0,6	0*	0**
Клубневидная	0–10	1,0 ± 0,5	4,0 ± 1,2*	2,0 ± 0,5
	10–20	0	1,0 ± 0,4*	2,0 ± 0,6
Коралловидная	0–10	4,0 ± 0,3	6,0 ± 0,5	4,0 ± 0,5
	10–20	2,0 ± 0,6	2,0 ± 0,6	3,0 ± 0,3
Комплексная	0–10	5,0 ± 0,4	6,0 ± 0,7	6,0 ± 0,5
	10–20	5,0 ± 0,4	6,0 ± 0,4	6,0 ± 0,6

Примечание. Достоверное ($F_{\text{глубина}}$ (0,05; 1; 54), $F_{\text{свинец}}$ (0,05; 2; 54), $F_{\text{глубина} \times \text{свинец}}$ (0,05; 2; 54)) различие значений: *контроля и окраины, **контроля и центра. Окрашенные ячейки – различие значений между слоями почвы 0–10 и 10–20 см.

($F = 13,5$) ослабляет силу действия каждого. Увеличение содержания металла до 4 ПДК приводит к исчезновению этой формы, что делает невозможным влияние второго фактора.

Плотность вильчатой ($F = 7,9$) и извилистой ($F = 13,6$) форм зависит от глубины их формирования. Вероятно, оказывают влияние физико-механические факторы, изменение которых прослеживается по профилю почвы. Влияние концентрации свинца проявляется только при совместном действии факторов ($F = 3,7$; $F = 12,4$). С глубиной плотность вильчатой формы уменьшается в почве окраины (с 27 до 18) и центра города (с 26 до 21). Плотность извилистой уменьшается в почве контроля (с 4 до 0) и центра (с 3 до 2).

Для комбинированной формы эктомикоризы влияние факторов не установлено.

Установлено, что между варьированием плотности различных форм эктомикориз внутри конкретного слоя почвы каждого участка существуют взаимозависимости. В верхнем слое почвы контрольного участка с увеличением плотности простой формы возрастает плотность и коралловидной ($r = 0,6$; $p < 0,05$). Внутри нижнего слоя (10–20 см) с увеличением плотности вильчатой формы эктомикоризы уменьшаются плотности простой ($r = -0,6$), изогнутой ($r = -0,8$) и комбинированной ($r = -0,9$) форм. Плотность изогнутой формы зависит от четковидной ($r = 0,7$) и комбинированной ($r = 0,8$) форм.

В верхнем слое почвы окраины города плотность простой формы имеет обратную

зависимость с изогнутой ($r = -0,6$), а вильчатая форма – прямую зависимость с комбинированной ($r = 0,6$) формами. В нижнем слое с увеличением плотности простой снижается плотность вильчатой формы ($r = -0,6$).

В почве центральной части города в верхнем слое увеличение плотности четковидной формы зависит от повышения плотности простой ($r = 0,6$) и снижения вильчатой ($r = -0,6$) форм. Плотность извилистой формы обратно пропорциональна комбинированной ($r = -0,6$). В нижнем пробном слое увеличение плотности четковидной формы зависит от снижения формирования клубневидной ($r = -0,7$).

Зависимость формирования микоризных структур от глубины распространения и градиента концентрации свинца в почве проявляется изменением их параметров (табл. 3).

Действие двух факторов ($F = 88$ и $F = 7,1$) с выраженным влиянием глубины формирования значимо для плотности эктомикориз. С глубиной плотность снижается на 29 % (с 49 до 35) на контроле, на 32 % (с 57 до 39) на окраине и на 20 % (с 54 до 43) в центре города. Поскольку значимых различий между значениями плотности эктомикориз на окраине и в центре города не установлено, то можно утверждать, что с увеличением валового содержания свинца до 4 ПДК в верхнем слое происходит увеличение плотности на 10 %, в нижнем на 23 %. Это необходимо для компенсации площади всасывания питательных веществ в связи с частичной блокировкой транспортных белков тяжелыми металлами.

Таблица 3. Параметры микоризных структур в почвах разных участков города с различной глубиной отбора материала (по результатам серии двухфакторных дисперсионных анализов)

Параметры эктомикориз	Глубина отбора, см	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Плотность	0–10	49,0 ± 2,0	57 ± 3,0 *	54,0 ± 2,0 **
	10–20	35,0 ± 1,0	39 ± 1,0 *	43,0 ± 2,0 **
Длина, мм	0–10	8,3 ± 0,3	8,8 ± 0,4 *	6,5 ± 0,2 **
	10–20	8,8 ± 0,4	9,6 ± 0,5 *	7,8 ± 0,3 **
Плотность сложных микориз	0–10	31,0 ± 1,9	44,0 ± 2,7 *	41,0 ± 2,0 **
	10–20	27,0 ± 0,9	29,0 ± 1,7 *	34,0 ± 2,0 **
Общий радиус микоризного окончания, мкм	0–10	202,0 ± 2,0	202,0 ± 3,0 ***	216,0 ± 2,0 **
	10–20	199,0 ± 2,0	207,0 ± 3,0 ***	217,0 ± 1,0 **
Радиус корня в микоризном окончании, мкм	0–10	160,0 ± 1,0	165,0 ± 3,0 *	165,0 ± 1,0 **
	10–20	158,0 ± 1,0	165,0 ± 2,0 *	164,0 ± 1,0 **
Толщина чехла в микоризном окончании, мкм	0–10	42,0 ± 2,0	38,0 ± 1,0 ***	51,0 ± 2,0 **
	10–20	42,0 ± 3,0	42,0 ± 2,0 ***	53,0 ± 2,0 **
Доля чехла в микоризном окончании, %	0–10	37,0	34,0 *	42,0 **
	10–20	37,0	36,0 *	43,0 **

Примечание. Достоверное ($F_{\text{глубина}}$ (0,05; 1; 54), $F_{\text{свинец}}$ (0,05; 2; 54), $F_{\text{глубина} \times \text{свинец}}$ (0,05; 2; 54)) различие значений: *контроля и окраины, **контроля и центра, ***окраины и центра. Окрашенные ячейки – различие значений между слоями почвы 0–10 и 10–20 см.

Действие двух факторов ($F = 18$ и $F = 9,3$) с преобладанием влияния концентрации свинца значимо для изменения длины микоризных структур. С глубиной она увеличивается (с 8,8 до 9,6 мм) в почвах окраины города. При достижении 3 ПДК длина микоризы увеличивается на 0,5 мм в верхнем слое и на 0,8 мм в нижнем слое (с 8,3 до 8,8 и с 8,8 до 9,6 мм) по сравнению с контролем. При достижении 4 ПДК – уменьшается на 1,8 мм в верхнем слое и на 1 мм в нижнем слое почвы (с 8,3 до 6,5 и с 8,8 до 7,8 мм). Уменьшение размера свидетельствует, вероятно, о повреждающем действии высоких концентраций (больше 3 ПДК) свинца на микоризное окончание.

Влияние каждого фактора ($F = 28,3$ и $F = 10,2$) с решающим значением глубины формирования, а также их суммарного эффекта ($F = 4$) существенно для плотности разветвленных – сложных – форм эктомикориз. Так, плотность уменьшается на окраине на 34 %, в центре на 17 % (с 44 до 29, с 41 до 34). В градиенте концентрации ПДК – 4 ПДК плотность увеличивается до 32 % в верхнем слое и на 26 % в нижнем слое. Вероятно, разветвление является приспособительной реакцией на действие загрязняющего вещества. Тенденция изменения формы микориз – увеличение доли разветвленных форм – в градиенте загрязнения почвы тяжелыми металлами согласуется с литературными данными [Ярмишко, 1984; Веселкин, 1996]. Взаимодействие факторов проявляется в ослаблении непосредственного влияния другого фактора на признак. Так, увеличение содержания металла по профилю приводит к увеличению

образования разветвленных форм эктомикоризы в верхнем и нижнем слоях почвы.

Параметры анатомического строения эктомикориз варьируют в зависимости от содержания свинца в почве. Фактор глубины формирования не проявляется ни самостоятельно, ни при совместном действии с металлом-загрязнителем.

Общий радиус микоризного окончания ($F = 28,6$) и толщина мицелиального чехла ($F = 24,3$) микоризных структур в почвах контроля и окраины города значимо не отличаются. В диапазоне концентраций металла от 3 до 4 ПДК общий радиус микоризного окончания увеличивается на 7 % в верхнем слое и 5 % в нижнем слое почвы (с 202 до 216 и с 207 до 217 мкм). Толщина мицелиального чехла увеличивается на 34 и 26 % (с 38 до 51 и с 42 до 53 мкм) соответственно.

Радиус корня ($F = 8,1$) и доля мицелиального чехла ($F = 18,7$) в микоризном окончании изменяются в градиенте концентрации от контроля к центру. Радиус корня увеличивается в градиенте ПДК – 4 ПДК на 3 % в верхнем слое и на 4 % в нижнем (от 160 до 165 и от 158 до 164 мкм).

Доля грибного чехла в градиенте ПДК – 3 ПДК уменьшается на 3 % в верхнем слое и на 1 % в нижнем слое (с 37 до 34 и с 37 до 36 % соответственно). При возрастании содержания металла до 4 ПДК – увеличивается на 5 и 6 % (по сравнению с контролем – с 37 до 42 и с 37 до 43 %).

Увеличение доли грибного симбионта оказывается связанным с увеличением концентрации металла. Эти выводы согласуются

с исследованиями ряда авторов, в работах которых показана функция накопления тяжелого металла посредством связывания грибным симбионтом тяжелых металлов в виде комплексов, а также его подверженность влиянию концентрации свинца, который может замещать в структуре белков ионы других металлов (Ca²⁺, Mg²⁺ и др.) [Leyval et al., 1997].

Разнообразие мицелиальных чехлов *P. sylvestris* представлено 7 подтипами (А, В, С, F, G, J, SR) (рис. 3).

Богатство чехлов находится в непосредственной зависимости от разнообразия присутствующих в почве видов микоризных грибов, которые формируют специфичные для них грибные чехлы [Селиванов, 1981; Мартикайнен, 1985]. А структурное разнообразие чехлов целесообразно рассматривать в качестве функционального параметра техногенной трансформации среды [Веселкин, 2006].

В верхних слоях почвы опытных участков – с высокими концентрациями при азротехногенном поступлении – не выявлено влияния свинца на формирование подтипов мицелиальных чехлов. Валовое содержание металла, равное 3–4 ПДК, в верхнем 10-см слое почвы не оказывает существенного влияния – стимулирующего или угнетающего – на формирование того или иного подтипа грибного чехла.

Среднее содержание металла по профилю почвы 0–20 см (51,9 на окраине и 70,6 мг/кг в центре города, что соответствует

1,6 и 2,2 ПДК соответственно) достоверно влияет на формирование чехла подтипа В ($F = 9,8$; $p < 0,05$; $df = 2,4$). С его увеличением в 20-см слое почвы количество чехлов этого подтипа уменьшается (со 157 до 98) (табл. 4). Кроме того, в центре уменьшается число плектенхиматических чехлов (с 216 на контроле до 156). Наблюдается возрастание числа чехлов псевдопаренхиматического типа (с 98 до 117) за счет увеличения количества чехла F (с 59 до 117). Снижение числа бесструктурных чехлов (с 20 до 59) оказывается не связанным с увеличением концентрации металла. Эти выводы частично не согласуются с данными работ по изменению параметров эктомикориз в условиях загрязнения почвы промышленными выбросами [Веселкин, 2006]. Вероятно, увеличение доли сложных чехлов в градиенте загрязнения можно рассматривать как специфическую реакцию грибного симбионта на воздействие загрязняющего вещества. Содержание свинца в почве менее или равное 4 ПДК не является достаточным для выраженного токсического воздействия на растительный и грибной компоненты симбиоза, которое могло бы проявиться подавлением формирования чехлов всех типов и, как следствие, выраженным увеличением числа бесструктурных чехлов, а также потерей тургора клеток корня *P. sylvestris*.

Известно, что изменение физико-химических показателей почв приводит к изменению состава эктомикоризных грибов [Чумак, 1981].

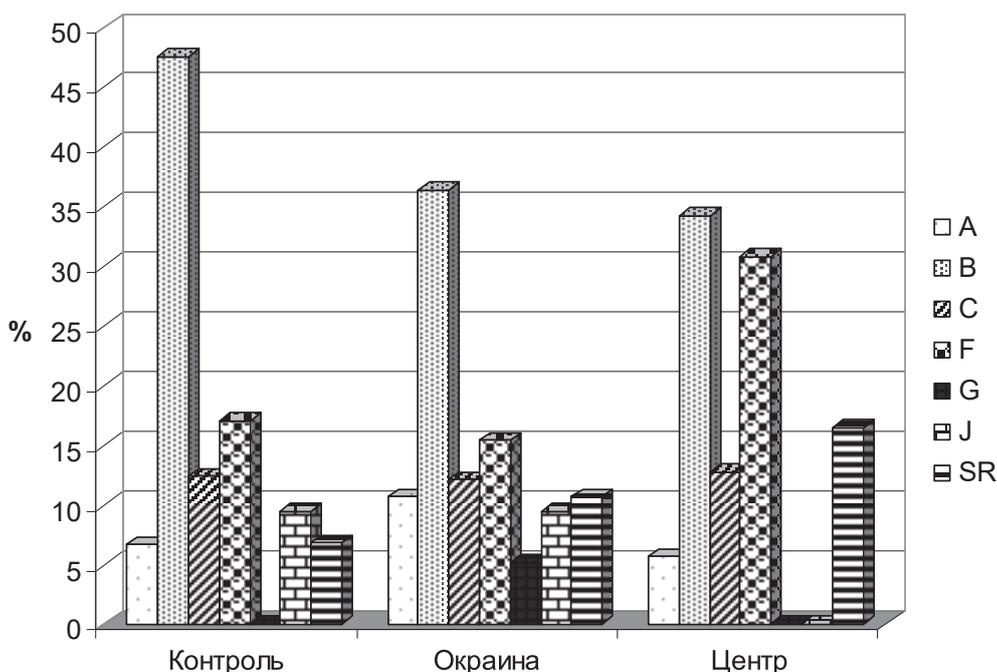


Рис. 3. Разнообразие мицелиальных чехлов *P. sylvestris* в почвах различных участков города

Таблица 4. Разнообразие мицелиальных чехлов (шт.) *P. sylvestris* разных участков в верхнем 20-см слое почвы (по результатам серии попарных сравнений)

Тип	Подтип чехла	Участки отбора		
		контроль	окраина	центр
Плектенхиматические	A	20 ± 2	37 ± 2*	20 ± 2***
	B	157 ± 2**	110 ± 1*	98 ± 2***
	C	39 ± 2	37 ± 2	39 ± 2
	Всего	216	183	156
Псевдопаренхиматические	F	59 ± 2	55 ± 2**	117 ± 1***
	G	0	18 ± 1*	0***
	J	39 ± 2**	37 ± 2***	0
	Всего	98	110	117
Бесструктурные	SR	20 ± 2**	37 ± 2*	59 ± 2**

Примечание. Достоверное ($t(0,05; 4) > 90$) различие значений: *контроля и окраины, **контроля и центра, ***окраины и центра.

Набор подтипов чехлов на глубине 0–20 см значительно различается на разных участках отбора (табл. 4). Так, количество чехлов подтипа А в почве окраины города повышается, количество F резко увеличивается в центре, С – почти не изменяется на всех участках, G – отсутствует везде, кроме окраины, J – отсутствует в центре. Количество бесструктурных чехлов увеличивается от контроля к центру, но оказывается не связанным с увеличением содержания в почвах тяжелого металла. Разнообразие, возможно, связано с различием состава эктомикоризных грибов в почвах этих участков, наличием (отсутствием) насаждений других видов древесных растений, а также с разной степенью антропогенного преобразования среды.

Поскольку не проводилось определение видов грибов-микоризообразователей, то говорить об изменении их состава в связи с изменением концентрации металла до 4 ПДК не представляется возможным. В нашем случае можно говорить лишь о том, что содержание свинца в почве до 2 ПДК в верхнем 20-см слое оказывает угнетающее воздействие на формирование чехла подтипа В, вызывает уменьшение на 18 % количества чехлов плектенхиматического типа и на 6 % увеличивает количество чехлов псевдопаренхиматического типа.

Поверхности чехлов в верхнем почвенном слое в большинстве случаев гладкие. В нижнем слое почвы на участках окраины города и центра количество чехлов с гладкой поверхностью уменьшается по сравнению с контролем. А длина и количество выходящих из чехла в почву гиф резко возрастает. Вероятно, это может быть механизмом адаптации для поглощения питательных веществ из ризосферы *P. sylvestris* посредством развития большей площади мицелия гриба.

Проникновение сети Гартига в межклетники ризодермы *P. sylvestris* неоднородно, различается по количеству оплетенных слоев клеток корня растения. На контрольном участке встречается оплетение одного-двух слоев клеток. Увеличение количества слоев сети происходит на участках окраины и центра города. Крайне редко встречается также оплетение всех слоев клеток ризодермы и проникновение гиф в осевой цилиндр корня.

Выводы

У *Pinus sylvestris*, произрастающей в городских условиях, не происходит подавления процессов микоризообразования при валовом содержании в почве свинца, в 3–4 раза превышающем допустимые значения. Преобразование в микоризные структуры претерпевают 100 % корней. Интенсивность микоризации не снижается.

Изменение валового содержания свинца в почве влияет на плотность различных форм микоризных структур. При накоплении в верхнем слое почвы 3 ПДК происходит увеличение плотности клубневидной формы, 4 ПДК – простой формы. Плотность остальных изменяется в зависимости от глубины формирования, и действие концентрации тяжелого металла проявляется только при совместном влиянии факторов.

Изменение общей плотности и плотности сложных эктомикориз зависит в большей степени от глубины формирования в почве. С глубиной параметры уменьшаются на 20–30 %. В градиенте концентрации ПДК – 4 ПДК происходит увеличение общей плотности на 10–20 %, плотности сложных – на 20–30 %.

Содержание металла, равное 4 ПДК, оказывает повреждающее действие на микоризу,

проявляющееся уменьшением ее длины на 22 %.

Параметры анатомического строения эктомикоризы изменяются в зависимости от концентрации металла в почве. При содержании свинца менее 3 ПДК радиус корня увеличивается на 3 %. При увеличении концентрации до 4 ПДК происходит увеличение толщины грибного чехла в среднем на 30 % и его доли на 5 %.

Высокие концентрации в слое почвы 0–10 см не оказывают существенного влияния на формирование определенных подтипов грибных чехлов. Увеличение среднего содержания свинца по профилю 0–20 см до 2 ПДК угнетает образование чехла подтипа В, общего числа чехлов плектенхиматического типа (на 18 %), а также незначительно стимулирует формирование чехлов псевдопаренхиматического типа (на 6 %). Увеличение доли псевдопаренхиматических чехлов свидетельствует о специфической устойчивости определенной группы грибов-микоризообразователей к его воздействию.

Литература

- Веселкин Д. В.* Микоризные грибы как индикаторы техногенных нарушений экосистем // Проблемы общей и прикладной экологии: материалы молодеж. конф. Екатеринбург, 1996. С. 29–40.
- Веселкин Д. В.* Изменчивость анатомических параметров эктомикоризных окончаний разного строения // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 22–29.
- Веселкин Д. В.* Реакция эктомикориз на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.
- Веселкин Д. В.* Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus sylvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 122–132.
- ГН 2.1.7.2041–06.* Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. Утв. Главным санитарным врачом РФ 19.01.2006. Изд. офиц. М.: ИИЦ Минздрава России, 2006. С. 15.
- ГН 2.1.7.2511–09.* Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве. Утв. Главным санитарным врачом РФ 18.05.2009. Изд. офиц. М.: ИИЦ Минздрава России, 2009. С. 3.
- Гигиеническая оценка качества почвы населенных мест. Методические указания.* (Утв. Минздравом РФ 07.02.1999). М.: Информ.-изд. центр Минздрава России, 1999. 38 с.
- Лепнева О. М., Обухов А. И.* Состояние свинца в системе почва – растение в зонах влияния автомагистралей // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 149–165.
- Лобанов Н. В.* Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-ть, 1971. 216 с.
- Мартикайнен Н. Ф.* О стабильности морфолого-анатомических признаков микориз // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1985. С. 82–92.
- Новиков С. Г.* Радиальное распределение валового содержания и подвижных форм тяжелых металлов в почвах г. Петрозаводска на землях общего пользования // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 1. С. 330.
- Савицкене Н., Вайчюнене Я. А., Пясецкене А. А., Риспелис С. П., Абрахманов Х., Савицкас А. Б.* Содержание тяжелых металлов в лекарственных растениях из разных придорожных зон в Литве // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 4. С. 23–30.
- Сает Ю. Е.* Нитропогенные геохимические аномалии свинца // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 130–149.
- Селиванов И. А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Семенова Л. А.* Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1980. С. 103–133.
- Федеральный закон от 22 марта 2003 г. N 34-ФЗ «О запрете производства и оборота этилированного автомобильного бензина в Российской Федерации».*
- Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Ахметова Г. В., Новиков С. Г., Ткаченко Ю. Н., Солодовников А. Н.* Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 222 с.
- Федорец Н. Г., Медведева М. В.* Эколого-микробиологическая оценка состояния почв г. Петрозаводска. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 96 с.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н., Ткаченко Ю. Н.* Почвы и почвенный покров Заонежья // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. С. 20–34.
- Чумак Н. Ф.* Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus*, у сосны обыкновенной // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, № 3. С. 202–207.
- Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мехоношин Л. Е.* Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12–17.
- Шубин В. И.* О плодородии эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 261–264.
- Ягодин Б. А., Виноградова С. Б., Говорина В. В.* Кадмий в системе почва – удобрения – растения – животные организмы и человек // Агрехимия. 1989. № 5. С. 118–130.
- Ярмишко В. Т.* Оценка состояния подземных органов растений в условиях промышленного загрязнения // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушкино: Наука, 1984. С. 230–231.
- Baxter J. W., Pickett S. T. A., Carreiro M. M., Dighton J.* Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77, no. 77. P. 771–782.

Cairney J. W. G., Meharg A. A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities // Environ. Pollut. 1999. Vol. 106. P. 169–182.

Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and

function: physiological, ecological and applied aspects // Mycorrhiza. 1997. Vol. 7. P. 139–153.

Поступила в редакцию 04.07.2016

References

Chumak N. F. Mikorizy, obrazuemye gribami roda *Suillus*, u sosny obyknovennoi [Mycorrhizae produced by fungi of the *Suillus* genus in the Scots pine]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]*. 1981. Vol. 15, no. 3. P. 202–207.

Federal'nyi zakon ot 22 marta 2003 g. N 34-FZ "O zaprete proizvodstva i oborota etilirovanogo avtomobil'nogo benzina v Rossiiskoi Federatsii" [Federal Law No. N 34-FZ dated March 22, 2003 "On Banning Production and Use of Leaded Gasoline in the Russian Federation"].

Fedorets N. G., Medvedeva M. V. Ekologo-mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv g. Petrozavodsk [Ecological and microbiological assessment of the soils in the city of Petrozavodsk]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005. 96 p.

Fedorets N. G., Morozova R. M., Bakhmet O. N., Tkachenko Yu. N. Pochvy i pochvennyi pokrov Zaonezh'ya [Soils and soil cover in Zaonezhye]. *Ekologicheskie problemy osvoeniya mestorozhdeniya Srednyaya Padma [Ecol. Problems of the Develop. of the Srednyaya (Middle) Padma Deposit]*. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005a. P. 20–34.

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Akhmetova G. V., Novikov S. G., Tkachenko Yu. N., Solodovnikov A. N. Tyazhelye metally v pochvakh Karelii [Heavy metals in soils of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2015. 222 p.

Gigienicheskaya otsenka kachestva pochvy naselennykh mest. Metodicheskie ukazaniya. (Utv. Minzdravom RF 07.02.1999) [Hygienic assessment of soils quality in settlements. Guidelines. (App. by the RF Ministry of Health, Feb. 07, 1999)]. Moscow: Inform.-izd. tsentr Minzdrava Rossii, 1999. 38 p.

GN 2.1.7.2041–06. Predel'no dopustimye kontsentratsii (PDK) khimicheskikh veshchestv v pochve. Utv. Glavnym sanitarnym vrachom RF 19.01.2006. Izd. ofits. [Maximum permissible concentrations (MPC) of chemical substances in soils. Approved by the Chief Sanitary Inspector of the RF. 19.01.2006. Official ed.]. Moscow: IITs Minzdrava Rossii, 2006. P. 15.

GN 2.1.7.2511–09. Orientirovochno dopustimye kontsentratsii (ODK) khimicheskikh veshchestv v pochve. Utv. Glavnym sanitarnym vrachom RF 18.05.2009. Izd. ofits. [Approximate permissible concentrations (APC) of chemical substances in soils. Approved by the Chief Sanitary Inspector of the RF. 18.05.2009. Official ed.]. Moscow: IITs Minzdrava Rossii, 2009. P. 3.

Lepneva O. M., Obukhov A. I. Sostoyanie svintsya v sisteme pochva – rastenie v zonakh vliyaniya avtomagistrali [Lead in a soil-plant system exposed to highways influence]. *Svinets v okruzhayushchei srede [Lead in Environment]*. Moscow: Nauka, 1987. P. 149–165.

Lobanov N. V. Mikotrofnost' drevesnykh rastenii [Mycotrophy of woody plants]. Moscow: Lesn. prom-t', 1971. 216 p.

Martikainen N. F. O stabil'nosti morfologo-anatomicheskikh priznakov mikoriz [On the stability of morphological and anatomical features of mycorrhizae]. *Mikosimbiofizim i drugie konsortivnye otnosheniya v lesakh Severa [Mycosymbiotrophism and Other Consortium Relationships in Northern Forests]*. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1985. P. 82–92.

Novikov S. G. Radial'noe raspredelenie valovogo soderzhaniya i podvizhnykh form tyazhelykh metallov v pochvakh g. Petrozavodsk na zemlyakh obshchego pol'zovaniya [Radial content distribution of gross and active forms of heavy metals in soils of common use lands in Petrozavodsk]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya [Modern Problems of Sci. and Ed.]*. 2014. No. 1. P. 330.

Savitskene N., Vaichyunene Ya. A., Pyasetskene A. A., Rispelis S. P., Abrakmanov Kh., Savitskas A. B. Soderzhanie tyazhelykh metallov v lekarstvennykh rasteniyakh iz raznykh pridorozhnykh zon v Litve [Heavy metals in medicinal plants from different road areas in Lithuania]. *Rast. resursy [Plant Res.]*. 1993. Vol. 29, iss. 4. P. 23–30.

Saet Yu. E. Nitropogennye geokhimicheskie anomalii svintsya [Nitro-induced geochemical anomalies of lead]. *Svinets v okruzhayushchei srede [Lead in Environment]*. Moscow: Nauka, 1987. P. 130–149.

Selivanov I. A. Mikosimbiofizim kak forma konsortivnykh svyazei v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Soyuza [Mycosymbiotrophism as a form of consortium relationships in plant cover of the Soviet Union]. Moscow: Nauka, 1981. 232 p.

Semenova L. A. Morfologiya mikoriz sosny obyknovennoi v spelykh lesakh [Mycorrhizae morphology of the Scots pine in mature forests]. *Mikoriznye griby i mikorizy lesoobrazuyushchikh porod Severa [Mycorrhizal Fungi and Mycorrhizae of Forest-forming Species in the North]*. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1980. P. 103–133.

Shkaraba E. M., Perevedentseva L. G., Mekhono-shin L. E. Konsortivnye svyazi lesnykh rastenii s gribami v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Consortium relationships of forest plants and fungi under industrial pollution]. *Ekologiya [Ecology]*. 1991. No. 6. P. 12–17.

Shubin V. I. O plodonoshenii ektomikoriznykh gribov [On fruiting of ectomycorrhizal fungi]. *Khvoynye boreal'noi zony [Conifers of a Boreal Zone]*. 2009. Vol. 26, no. 1. P. 261–264.

Veselkin D. V. Mikoriznye griby kak indikator tekhnogennykh narushenii ekosistem [Mycorrhizal fungi as indicators of anthropogenic disturbances of ecosystems]. *Problemy obshchei i prikladnoi ekologii: materialy*

molodezh. konf. [Problems of General and Applied Ecology: Proceed. of the Conf. of Young Scientists]. Ekaterinburg, 1996. P. 29–40.

Veselkin D. V. Izmenchivost' anatomicheskikh parametrov ektomikoriznykh okonchaniy raznogo stroeniya [Variability of anatomical parameters in ectomycorrhizal tips of different structure]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2003. Vol. 37, iss. 1. P. 22–29.

Veselkin D. V. Reaktsiya ektomikoriz na tekhnogennoe zagryaznenie razlichnykh tipov [Reactions of ectomycorrhizae to technogenic pollution of different types]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal* [Siberian Journal of Ecology]. 2005. No. 4. P. 753–761.

Veselkin D. V. Vliyaniye zagryazneniya razlichnykh tipov na raznoobrazie ektomikoriz *Pinus sylvestris* [Impact of different pollution on the ectomycorrhizae diversity in the *Pinus sylvestris*]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2006. Vol. 40, iss. 2. P. 122–132.

Yagodin B. A., Vinogradova S. B., Govorina V. V. Kadmii v sisteme pochva – udobreniya – rasteniya – zhivotnye organizmy i chelovek [Cadmium in

a soil-fertilizers-plants-animals system and humans]. *Agrokhimiya* [Agrochemistry]. 1989. No. 5. P. 118–130.

Yarmishko V. T. Otsenka sostoyaniya podzemnykh organov rasteniy v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Assessment of subterranean organs of plants exposed to industrial pollution]. Vliyaniye promyshlennykh predpriyatii na okruzhayushchuyu sredu [Impact of Industrial Enterprises on Natural Environment]. Pushchino: Nauka, 1984. P. 230–231.

Baxter J. W., Pickett S. T. A., Carreiro M. M., Dighton J. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Can. J. Bot.* 1999. Vol. 77, no. 77. P. 771–782.

Cairney J. W. G., Meharg A. A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environ. Pollut.* 1999. Vol. 106. P. 169–182.

Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza*. 1997. Vol. 7. P. 139–153.

Received July 04, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Савельев Леонид Алексеевич

младший научный сотрудник лаб. динамики и продуктивности таежных лесов
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: Lideon.R@mail.ru

Кикеева Анастасия Вячеславовна

биолог лаб. динамики и продуктивности таежных лесов
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: avkikeeva@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Savel'ev, Leonid

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: Lideon.R@mail.ru

Kikeeva, Anastasiya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: avkikeeva@mail.ru

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 577.1:574.64:597.08

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМА И ТОКСИЧНОСТИ ВЕЩЕСТВ ПО БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

**А. Л. Рабинович¹, Р. У. Высоцкая¹, А. Р. Lyubartsev²,
N. Quirke³, V. A. Lobaskin⁴**

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

² Стокгольмский университет, Швеция

³ Имперский колледж науки, технологии и медицины, Лондон, Великобритания

⁴ Университетский колледж Дублина, Ирландия

Предложены критерии для количественного описания состояния и изменения состояния организма в разных условиях с использованием некоторой совокупности измеряемых биохимических показателей (признаков, свойств). Признаки различной природы и размерности, приведенные к безразмерной форме относительно своих контрольных значений, объединяются в составной индикатор, показывающий относительное изменение, усредненное по всем признакам. Использование данного составного индикатора целесообразно при сравнении результатов разных экспериментов. Если для каждого признака известен диапазон нормальной изменчивости (референтный интервал), то предложено вычислять также второй составной индикатор: усредненное по всем признакам приведенное относительное значение их отклонений от середин своих референтных интервалов, отнесенных к полуширине интервалов (в процентах). Расчет проводится таким образом, что диапазон 0–100 % этих отклонений для каждого признака соответствует референтному интервалу (где 0 отвечает середине интервала, 100 % – его нижнему или верхнему пределу), тогда как величины, превышающие 100 %, – переходу в область патологии. Усредненное по всем признакам значение приведенных относительных отклонений от середин референтных интервалов дает количественную оценку состояния организма (по данному набору признаков) по отношению к диапазону нормальной изменчивости. Использование предложенного подхода продемонстрировано на примере обработки данных одного из токсикологических экспериментов.

Ключевые слова: экологическая биохимия; токсиканты; референтные интервалы; методы описания состояния организма.

**A. L. Rabinovich, R. U. Vysotskaya, A. P. Lyubartsev, N. Quirke,
V. A. Lobaskin. ASSESSING THE STATE OF AN ORGANISM AND TOXICITY
OF SUBSTANCES USING BIOCHEMICAL INDICATORS**

Criteria for quantitatively describing the state and state variation of a living organism in various conditions are proposed using a set of its measurable characteristics (indicators,

properties). The measurable indicators (of different origin and dimensionality) of an organism converted into a dimensionless form relative to their control values are combined into a single integral indicator showing relative deviation averaged over all the indicators. This integral indicator is useful to compare the results of different experiments. If the range of normal variability (reference range) is known for each indicator involved, the second integral indicator is proposed to be calculated as the normalized relative deviation from the middle of all reference ranges (in percentage) averaged over all the indicators. The calculation is performed in such a way that the range 0–100 % of this deviation of an indicator corresponds to the normal variability (where 0 corresponds to the middle of the reference range, 100 % – to its lower or upper limit), while the values over > 100 % represent a pathological response. The normalized relative deviation from the middle of all reference ranges (in percentage) averaged over all the indicators is an assessment of the state of a living organism (based on the given set of indicators) relative to the range of normal variability. The application of the suggested approach is illustrated by an example of a toxicological experiment.

Key words: ecological biochemistry; toxicants; reference ranges; methods of organism state description.

Введение

Проблема описания состояния разных организмов, а также оценки степени воздействия на них различных веществ и, если возможно, оценки степени токсичности последних весьма актуальна. Реакции разных животных и человека на воздействие даже одинаковых токсикантов могут различаться очень существенно; сложность проблемы возрастает с увеличением количества и разнообразия токсикантов, особенно в последние годы [Моисеенко, 2009; A textbook..., 2010; Гелашвили и др., 2016].

Очевидно, что данные, служащие основанием для оценки токсичности веществ, едва ли можно свести к единственному количественному идентификатору (параметру) или небольшому набору идентификаторов. За последнее десятилетие вопросам токсичности разных веществ было посвящено множество исследований. Некоторые эффекты токсичности на уровне отдельных клеток и тканей связаны с окислительным стрессом и возможными патофизиологическими проявлениями в виде повреждений белков, ДНК и мембран; такая парадигма токсичности считается наиболее разработанной [Nel et al., 2006]. Кроме того, в литературе обсуждаются такие эффекты взаимодействий с токсикантами, как нарушение структуры и функций митохондрий, фагоцитов, воспаление, денатурация белков, эндотелиальная дисфункция, влияние на свертываемость крови, генерирование неоантигенов, нарушение иммунной устойчивости, изменение регулирования клеточного цикла [Nel et al., 2006]. Возрастающий объем используемых токсикантов увеличивает риск их воздействия на человека, животных и растения, может привести к негативным и долговременным последствиям для различных экосистем. Это далеко не всегда изучено должным образом. Понимание

молекулярных механизмов токсичности большинства веществ пока не достигнуто, хотя наряду с экспериментальными исследованиями для анализа химических и биологических объектов и явлений и определения потенциально токсического влияния различных соединений на организм разработан и используется ряд теоретических подходов. Например, анализ распределений и тестовых данных [Péry et al., 2003; Yuan, Yin, 2009], топологические индексы [Khadikar et al., 2002], количественные связи между структурой и активностью (Quantitative Structure-Activity Relations (QSAR)) [Tantra et al., 2015], гистограммы [Fiorino et al., 2011], измерения молекулярного квантового подобия [Gironés, Carbó-Dorca, 2006] и другие методы [Nigsch et al., 2009; Valerio, 2009]. Так или иначе, оценка влияния токсикантов различной природы на состояние организма и оценка степени их токсичности является важной и нетривиальной проблемой.

Цель настоящей работы – предложить количественные критерии для описания:

а) изменения состояния организма (в том числе после возможного токсикологического воздействия) по сравнению с контролем, по результатам измерений различных его показателей, объединенных в составной индикатор;

б) состояния организма по отношению к диапазонам нормальной изменчивости (референтным интервалам) изученного набора его показателей (оценки состояния «здоровья» организма по этому набору).

Методы

Оценка текущего состояния организма

Любой организм содержит сотни тысяч разных биополимеров (белков, углеводов, липидов и т. д.) и низкомолекулярных метаболитов

и веществ, которые могут участвовать в ответе на воздействие внешних факторов. Количество токсикантов также является огромным (и каждый из них может взаимодействовать с различными мишенями в организме), поэтому для поиска мест поражения и выяснения последствий на метаболическом уровне требуется использовать большой спектр методов и параметров. Комплексное тестирование состояния любого организма требует применения морфологических, гистологических, физиологических, генетических, иммунологических, биохимических тестов. Чем более широким является набор анализируемых параметров (показателей), чем более полно они характеризуют основные пути метаболизма, тем более объективную оценку состояния организма он способен обеспечить [Разработка..., 2001; Сидоров и др., 2002; Немова, Высоцкая, 2004].

Под показателем понимается характеристика некоторого молекулярного компонента организма, например, содержание (концентрация) компонента или активность какого-нибудь фермента. Однако следует также учитывать, в каком органе или ткани изучается этот показатель, какому организму принадлежит ткань, какого возраста и пола этот организм и т. д., поскольку содержание одного и того же метаболита, активность одного и того же фермента с учетом этих факторов может иметь разные механизмы регуляции. Поэтому показатель с учетом тканевой специфичности – это самостоятельная единица, его называют *признаком* [Сидоров и др., 2002, 2003]. Таким образом, речь идет о необходимом охвате признаков. Признаки обычно изучаются в сравнении с их значениями в контрольном состоянии организма. Признаки для любого состояния имеют разнообразную природу, поэтому различия могут быть в происхождении и особенностях получения образцов, в методах измерения, в единицах измерения. В итоге сравнивать между собой абсолютные значения разных признаков обычно затруднительно. Но если перевести все признаки в относительные единицы, т. е. соотнести их с какими-то аналогичными величинами (что использовано, например, в работах [Сидоров и др., 2002, 2003]), то становится возможным сравнивать между собой изменения разных признаков. На основе относительных единиц можно разрабатывать способы оценки изменения всего набора признаков в целом, сравнения изменений этого набора признаков в разных экспериментах, а также сравнения с разными литературными данными.

Безразмерные относительные показатели (признаки). Пусть C_i – значение i -го

признака (например, концентрации вещества или активности фермента в данной ткани) в данном опыте, и C_{i_ctrl} – значение соответствующего признака i в контроле. Тогда в качестве безразмерного относительного отклонения i -го признака от значения в контроле (в процентах) можно избрать [Сидоров и др., 2002, 2003] величину

$$\frac{100 \cdot (C_i - C_{i_ctrl})}{C_{i_ctrl}} \quad (1)$$

Состояние контроля обычно избирается в интервале нормальной изменчивости (референтном интервале), C_i может оказаться как больше, так и меньше, чем C_{i_ctrl} , т. е. соотношение (1) может быть положительным или отрицательным, а в контрольной точке оно равно нулю. Проблема при вычислении отклонения (1) возникает, лишь если значение C_{i_ctrl} в контроле невозможно измерить или оно настолько мало, что имеющимися приборами (или методикой) не детектируется; в итоге полагается, что $C_{i_ctrl} = 0$. Такие признаки при расчете относительных отклонений (1) следует, к сожалению, исключать из рассмотрения.

Удельное относительное отклонение совокупности признаков от контроля. Переход к безразмерным относительным отклонениям признаков позволяет далее предложить простой вариант интегральной оценки полученных данных. Назовем «экспериментом» комплекс измерений, необходимых для получения всей совокупности различных признаков. Пусть в данном эксперименте исследовано N признаков. Предлагается вычислять удельное относительное отклонение Ω этой совокупности признаков как среднее арифметическое модулей относительных отклонений от своих контрольных значений в процентах, каждое из которых вычислено согласно соотношению (1), т. е.

$$\Omega = \frac{100}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \left| \frac{C_i - C_{i_ctrl}}{C_{i_ctrl}} \right| \quad (2)$$

Модули в слагаемых выражения (2), строго говоря, играют роль только для признаков с отрицательными отклонениями от контроля, а проставлены они у всех слагаемых лишь для единообразия. В состоянии контроля величина $\Omega = 0$. Никаких специальных коэффициентов для разных признаков выражение (2) не содержит: слагаемые для разных признаков учитываются равнозначно. Подразумевается, что все признаки являются независимыми (нескоррелированными). Строгой независимости обычно нет, поскольку биохимические процессы во всех органах и тканях организма, разумеется, всегда некоторым образом связаны друг с другом. Однако признаки будем называть

скоррелированными лишь в том случае, когда они взаимосвязаны жестко, взаимозависимы так, что данных об изменении одного признака достаточно, чтобы воспроизвести данные по изменению другого. Эта скоррелированность может являться, например, следствием того, что оба признака напрямую зависят от одного и того же третьего признака, который явно в анализе не фигурирует. Если такая скоррелированность будет выявлена, то во избежание искажения результатов расчета один из жестко взаимосвязанных признаков должен быть из соотношения (2) исключен. Как уже упоминалось, для получения объективной оценки состояния организма используемые признаки должны как можно более полно характеризовать основные пути метаболизма. Можно ожидать, что в этом случае связь между разными признаками будет являться весьма опосредованной, сложной, не прямой.

В соотношении (2) также подразумевается, что все признаки являются одинаково важными и что отклонения любого признака от своего контроля в сторону увеличения и уменьшения играют тоже одинаково важную роль. В общем случае для разных признаков что-то может оказаться неверным, и тогда для внесения поправок в формулу (2) и получения более реалистичной оценки требуются специальные исследования. Если в итоге подобных исследований удалось, например, количественно установить разницу в степени важности (значимости) каждого из используемых признаков при воздействии данного токсиканта (т. е. установить коэффициент f_i , являющийся «весом» i -го признака), то каждое слагаемое в выражении (2) следует умножить на соответствующий коэффициент f_i , а вместо N в (2) использовать сумму всех коэффициентов f_i . Поиск путей оценки весов признаков (коэффициентов f_i) выходит за рамки настоящей работы, тем более что универсальные способы вряд ли существуют: в огромном многообразии признаков может быть огромное многообразие разных взаимосвязей, и определение весов признаков в каждом конкретном случае – это специальная задача. Вместе с тем представляется уместным привести пример эффективности такого приема в случае успешности оценок весов: для комплексной оценки опасности и токсичности сточных вод как многокомпонентных систем в работе [Гелашвили и др., 2010] были предложены алгоритмы применения обобщенной функции желательности и введены весовые коэффициенты. В качестве этих коэффициентов были использованы обратные значения классов опасности токсикантов, что позволило повысить степени

дискриминации сравниваемых проб сточных вод как по их химическому составу, так и по токсическим свойствам [Гелашвили и др., 2010].

Далее, если в итоге специальных исследований удалось установить, что отклонения какого-то признака от контроля в сторону увеличения и уменьшения неравноценны по степени важности для организма, то в выражении (2) у слагаемого, относящегося к этому признаку, нужно ввести разные множители-«веса» для положительного и отрицательного отклонения, чтобы уравнивать оба вклада.

Таким образом, величина Ω (выражение (2)) дает количественную оценку степени смещения состояния организма (усредненного по избранному набору признаков) в данном эксперименте от контроля. Ее можно использовать для ряда сравнительных оценок: если проведено несколько разных экспериментов с данным организмом и исследован один и тот же набор признаков (с одним и тем же контрольным состоянием), то сравнение значений Ω для них позволит провести сортировку экспериментов по степени изменения в них состояния организма по сравнению с контролем.

Отметим, однако, что шкала изменений величины Ω оказывается в известном смысле произвольной, что ограничивает возможности рассмотрения других вопросов. Наиболее значимое ограничение состоит в том, что численное значение величины Ω в любом эксперименте не позволяет установить, принадлежит или нет данное состояние организма интервалу нормальной изменчивости. Вопрос этот является весьма важным, а в отдельных случаях – принципиальным. Искомую оценку можно сделать на основании величины, которая предложена в следующем разделе.

Оценка состояния организма по отношению к диапазону нормальной изменчивости

Рассмотрим вопрос о расчете характеристики, которая позволит оценить состояние организма, достигнутое в данном эксперименте, по совокупности изученных признаков (вне зависимости от их начальных состояний в контрольных точках), относительно диапазона нормальной изменчивости. Это позволит обсуждать состояние в терминах нормы и/или патологии, т. е. оценить «степень здоровья» организма по указанному набору признаков. Эта характеристика должна отражать риск возникновения у организма патологического состояния и/или риск его наличия. Для решения этого вопроса разумно использовать принцип

референтных интервалов [CLSI..., 2000; Henny et al., 2000; Jones, Barker, 2008].

Приведенное относительное отклонение совокупности признаков от середины референтных интервалов. Пусть известны интервалы нормальной изменчивости (референтные интервалы) всех признаков организма, изученных в данном эксперименте; количество признаков равно N . Интервалы эти могут быть установлены в лабораторных экспериментах или заимствованы из литературных источников. Для любого признака референтный интервал измеряется в абсолютных единицах (и единицы измерения разных признаков могут различаться). Пусть для i -го признака нижний предел референтного интервала в абсолютных единицах есть C_{i_lower} , а верхний предел – C_{i_upper} . Остальные обозначения сохраняются: значение i -го признака в эксперименте есть C_i , а в контрольной точке C_{i_ctrl} .

В данном разделе также используем соотношение величин всех признаков, т. е. переход к некоторым относительным их величинам, но это не будет связано с выражением (1). А именно рассчитаем положение какого-то одного признака C_i по отношению к пределу (границе) его референтного интервала. Очевидно, что роль в оценке состояния играет лишь расстояние от величины C_i до того предела, который оказался к этой величине C_i ближе, независимо от того, нижний он или верхний. Универсальным началом отсчета этого расстояния по направлению к обоим пределам может быть только середина референтного интервала, это точка $(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_lower} + C_{i_upper})$.

Половина ширины референтного интервала, очевидно, равна величине $(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_upper} - C_{i_lower})$. Вычислим следующее отношение:

$$100 \cdot \frac{\left| C_i - (\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_upper} + C_{i_lower}) \right|}{(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_upper} - C_{i_lower})}. \quad (3)$$

Отношение (3) показывает, какую долю (в процентах) от полуширины референтного интервала составляет расстояние от середины этого референтного интервала до точки C_i . Знак модуля поставлен в (3) для того, чтобы разность в числителе дроби была всегда положительной величиной, поскольку знак этой разности не является существенным. Это выражение и дает количественную оценку состояния признака C_i (или состояния организма по этому признаку C_i) на шкале «норма – патология». При этом области нормальной изменчивости отвечает диапазон от 0 до 100 %: 0 соответствует середине референтного интервала, а 100 % – любому из его пределов.

Вычислим теперь величину Ω^{norm} , которая описывает состояние организма на шкале «норма – патология» как среднее арифметическое величин (3) по всей совокупности N изученных признаков:

$$\Omega^{norm} = \frac{100}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \left(\frac{\left| C_i - (\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_upper} + C_{i_lower}) \right|}{(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i_upper} - C_{i_lower})} \right). \quad (4)$$

Величину Ω^{norm} назовем **нормализованное (приведенное) удельное относительное отклонение признаков от середины референтных интервалов**. Каждое слагаемое в выражении (4) представляет собой отношение (в процентах) величины отклонения данного признака i в эксперименте в какую-либо сторону от середины своего референтного интервала к полуширине этого референтного интервала. В относительных единицах на шкале «норма – патология» все признаки оказались теперь строго соизмеримыми, поскольку выражение (3) для каждого признака достигает значения 100 % при пересечении нижнего или верхнего предела его референтного интервала; отсчет ведется от середины интервала. В итоге приведенное удельное относительное отклонение Ω^{norm} описывает состояние «здоровья» организма, усредненное по набору из N признаков. Итак, критерием оценки «здоровья» является положение Ω^{norm} относительно границы 100 %; эта граница на данной шкале для организма в целом отвечает и нижнему, и верхнему пределу диапазона нормальной изменчивости. Если $0 \leq \Omega^{norm} \leq 100$ %, то чем больше величина Ω^{norm} , тем больше риск возникновения токсических эффектов в здоровом организме. Если Ω^{norm} оказалось больше 100 %, то появляется риск наличия токсического эффекта и состояния «болезни» («нездоровья») организма, и этот риск увеличивается с увеличением Ω^{norm} . При этом нужно иметь в виду, что вблизи общей границы диапазона нормальной изменчивости (пороговой величины 100 %) возможно взаимное перекрывание нормальных и патологических состояний. Это утверждение строго согласуется со смыслом референтных интервалов [CLSI..., 2000; Henny et al., 2000; Jones, Barker, 2008]. Очевидно, что если величина Ω^{norm} в каком-то эксперименте будет превышать эти 100 % значительно, то можно будет утверждать, что риск (вероятность) существования патологического состояния (т. е. наличия токсического эффекта) действительно высок. Отметим, что признаки должны отвечать тем критериям, которые были упомянуты выше при обсуждении выражения (2); некоторые связанные с этим вопросы обсуждаются также в пп. 1–5 ниже.

В ряде случаев исследователю может оказаться необходимым также оценить, каким по шкале «норма – патология» являлось то состояние организма, которое было избрано им в качестве «контрольного» (и все признаки отвечали своим контрольным точкам). Для этого в выражение (4) для Ω^{norm} следует вместо C_i подставить значения C_{i_ctrl} :

$$(\Omega^{norm})_{ctrl} = \frac{100}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \frac{|C_{i_ctrl} - (\frac{1}{2})(C_{i_upper} + C_{i_lower})|}{(\frac{1}{2})(C_{i_upper} - C_{i_lower})}. \quad (5)$$

При необходимости можно вычислить и разность $\Omega^{norm} - (\Omega^{norm})_{ctrl}$ между состоянием организма Ω^{norm} в эксперименте (согласно соотношению (4)) и его состоянием $(\Omega^{norm})_{ctrl}$ в контроле (согласно (5)) по шкале «норма – патология». Важно, однако, иметь в виду, что величина этого смещения по шкале «норма – патология», т. е. $\Omega^{norm} - (\Omega^{norm})_{ctrl}$, менее информативна, чем собственно абсолютная величина Ω^{norm} на этой шкале. В этом проявляется существенное отличие величины Ω^{norm} из (4) от использованной ранее величины Ω из (2); его здесь уместно подчеркнуть. Конкретное значение величины Ω из (2) показывает только разницу: смещение данного состояния организма от контрольного, и численные значения на этой шкале смещений существенно зависят от выбора контроля. Напротив, значение величины Ω^{norm} из (4) свидетельствует о состоянии организма (при любом контроле) на шкале «норма – патология», которая унифицирована для всех признаков; на этой шкале уже имеют определенный смысл абсолютные значения.

Для исключения неоднозначности в истолковании и применении изложенной выше расчетной схемы необходимо отметить некоторые важные положения:

1. В выражении (4) подразумевается, что признаки являются одинаково важными и независимыми друг от друга (нескоррелированными). Термин «скоррелированность» используется нами для случаев, когда признаки жестко взаимозависимы, что отмечалось выше при обсуждении выражения (2). В действительности это может оказаться неверным. Если в результате специального исследования установлена неодинаковость и установлена степень важности каждого из используемых признаков при воздействии данного токсиканта, то выражение (4) нужно модифицировать аналогично тому, как это предлагалось сделать с выражением (2). Каждое слагаемое в сумме (4) нужно умножить на соответствующий вес данного

признака (коэффициент f_i), а в знаменателе вместо N использовать сумму всех этих коэффициентов. Помимо этого, возможна ситуация, когда по степени важности для состояния организма отклонение какого-то признака i в сторону одного предела его референтного интервала отличается от отклонений в сторону другого его предела. Для каждого из таких признаков следует вводить множители (коэффициенты) для отклонений в каждую сторону, которые будут учитывать это обстоятельство и позволят осуществить «выравнивание» степени важности отклонений (это тоже аналогично способу модификации выражения (2)).

2. При расчете Ω^{norm} по выражению (4) нет необходимости исключать из рассмотрения признаки, значение которых в контрольной точке $C_{i_ctrl} = 0$. Это было необходимо лишь при вычислении величины Ω согласно выражению (2), поскольку C_{i_ctrl} являлись знаменателями дробей.

3. Пределы референтных интервалов признаков оцениваются статистически согласно параметрическим или непараметрическим методам [Henny et al., 2000]. При проведении экспериментов конструктивным решением является самостоятельное определение референтных интервалов признаков тех объектов, которые при этом используются. Причина в том, что в разных лабораториях при определении своих собственных референтных интервалов используются различающиеся типы оборудования и разные методы оценки, различные источники и т. д., поэтому нередко возникает разница в этих референтных интервалах и единицах их измерения [Compendium..., 2011]. Отмечены случаи, когда референтные интервалы для одних и тех же объектов, полученные в двух разных лабораториях, даже не перекрывались [Friedberg et al., 2007]; такая ситуация, к сожалению, может осложнить анализ и сравнение собственных результатов с данными литературы.

4. Предполагается, что все признаки, избранные для оценки состояния организма, являются чувствительными к действию данного токсиканта. Именно при этом условии величина отношения для каждого признака согласно (3) будет зависеть от воздействия токсиканта и превысит границу 100 % при выходе за пределы своего референтного интервала. При этом превысит границу 100 % и величина Ω^{norm} , которая отражает средний вклад в состояние организма, приходящийся на один признак. Если же среди избранных окажутся признаки, нечувствительные к воздействию данного токсиканта, то их вклады создадут «шум», а значение

величины Ω^{norm} окажется смещенным, не отразит реального состояния организма. При этом вклад признака может быть и почти нулевым, если C_i оказалось близко к середине референтного интервала. Чем больше доля используемых нечувствительных признаков, тем больше такое смещение. Отметим, что чувствительность признака может измениться и в ходе эксперимента, и даже быть потеряна из-за нарушения защитных биохимических механизмов.

5. Предыдущий пункт тесно связан также с вопросом о надежности определения референтных интервалов. Некоторые признаки, чувствительные в отношении данного токсиканта, могут не быть высокочувствительными, а являться лишь средне- или слабочувствительными. Однако если их референтные интервалы определены надежно (с соблюдением всех предписанных требований: корректного отбора референтной совокупности особей и др. [CLSI, 2000; Henny et al., 2000; Jones, Barker, 2008]), то вклады даже слабочувствительных к данному токсиканту признаков, вносимые в величину Ω^{norm} (и являющиеся результатом соизмерения их сравнительно небольших отклонений с полушириной этих интервалов), перекроют возможные погрешности определения интервалов и в итоге окажутся значимыми. Величина вклада каждого признака будет зависеть от степени его чувствительности.

Токсикологический эксперимент

Описанная выше математическая схема может быть использована для обработки результатов разных экспериментов. В качестве иллюстрации ниже будет приведен один из возможных примеров: обработка части биохимических данных, которые были получены в работах [Разработка..., 2001; Сидоров и др., 2002; Рипатти и др., 2003] при изучении воздействия одного из загрязняющих веществ на речную камбалу. Эксперименты являлись частью комплексных исследований, проведенных в СевНИИРХ ПетрГУ совместно с лабораторией экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН и другими организациями. Работы осуществлялись в соответствии с утвержденными методиками [Методические рекомендации..., 1998]. Эксперименты с рыбами были проведены в аквариальной СевНИИРХ ПетрГУ, биохимический анализ – в лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН; результаты представлены в заключительном отчете [Разработка..., 2001].

Обсуждаемый ниже пример относится к токсиканту MUDPUSH XL D-149 (патентованная смесь), код D-149. Препарат D-149

используется в качестве бурового раствора на нефтяных промыслах и представляет собой ламинарный буфер: смесь бентонита (глина), динатриевой соли 1-гидроксиэтилендифосфоновой кислоты и полисахарида на основе глюкозы и маннозы. В статьях [Сидоров и др., 2002; Рипатти и др., 2003] дано подробное описание методики проведения эксперимента; ее краткое изложение приведено ниже.

Речную камбалу (*Platichthys flesus* L.) отлавливали в Белом море и использовали в аквариальных экспериментах с концентрациями 1, 10 и 100 мг/л препарата D-149 (экспозиция составляла 30 суток). Рыб (возраст 5–6 лет, 2-я стадия зрелости гонад, средняя длина 141 ± 17 мм, масса тела 41 ± 7 г) помещали в аквариумы объемом 35 л, по 8 экземпляров в каждый, и содержали при температуре 10–15 °С. Была налажена аэрация аквариумов и контролировалось содержание кислорода в воде. Фоновой средой служила вода Белого моря, минерализация находилась в пределах 20–25 ‰. Растворы и чистую воду в контроле меняли 2 раза в неделю. По окончании экспериментов рыб обездвиживали и в охлажденном виде доставляли в лабораторию экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН. Фиксация материала, выделение и анализ веществ осуществлялись в соответствии с работами [Сидоров и др., 1981; Биохимические методы..., 1993]. В печени, жабрах, мышцах и гонадах самок речной камбалы определены: общий белок, активность катепсина D (КФ 3.4.23.5), каталазы (КФ 1.11.1.16), ДНКазы (КФ 3.1.3.6), коллагеназы (КФ 3.4.24.3), содержание малонового диальдегида, свободного и связанного (коллагенового) оксипролина, насыщенных жирных кислот (ЖК), мононенасыщенных ЖК, $\omega 3$ - и $\omega 6$ -полиненасыщенных ЖК, а также отношение $\omega 3/\omega 6$ ЖК и отношение арахидоновой 20:4 $\omega 6$ cis ЖК к линолевой 18:2 $\omega 6$ cis ЖК.

Результаты и обсуждение

Итоговые данные об абсолютных и относительных значениях 30 биохимических признаков представлены в таблице 1 [Разработка..., 2001]. По этим данным нами проведены дальнейшие вычисления. Имеющиеся в таблице 1 относительные отклонения всех признаков от контрольных значений (соотношение (1)) позволили вычислить величину Ω , определяемую соотношением (2), для каждой из трех концентраций токсиканта D-149. Расчетные значения величины Ω характеризуют изменения состояния речной камбалы в каждом из этих трех экспериментов, они представлены

Таблица 1. Влияние препарата D-149 на биохимические признаки речной камбалы*

№ п/п	Биохимический признак, ед. изм.		Контроль	Концентрация препарата, мг/л						
				1,0		10		100		
				Величина признака в опыте**						
				абс.	откл., %	абс.	откл., %	абс.	откл., %	
1	Белок общий, мг/мл	Печень	11,8	-	-	14	+19	8,4	-29	
2		Жабры	5,6	4,4	-21	4,4	-21	5,0	-11	
3		Мышцы	4,8	-	-	4,2	-12	4,6	-5	
4		Гонады	9,0	7,0	-22	8,2	-9	9,2	+2	
5	Оксипролин связанный, мкг/г сухой массы	Мышцы	461	430	-7	420	-9	378,4	-18	
6	Катепсин D, ΔD_{280} /г ткани:30 мин	Печень	4,3	4,1	-5	3,2	-26	3,6	-16	
7		Жабры	1,2	1,6	+33	1,2	0	1,3	+8	
8		Мышцы	0,5	0,9	+80	0,8	+60	1,4	+180	
9		Гонады	1,4	2,0	+43	1,3	-7	1,7	+21	
10	ДНКаза, ΔD_{260} /г ткани/мин	Печень	0,932	-	-	0,706	-24	0,603	-35	
11		Жабры	0,613	0,293	-52	0,356	-42	0,436	-29	
12		Мышцы	0,133	0,150	+13	0,200	+50	0,200	+50	
13		Гонады	0,486	-	-	0,393	-19	0,416	-14	
14	Коллагеназа, мкМоль/г ткани	Печень	0,250	0,245	-2	0,37	+48	0,40	+60	
15		Жабры	0,23	0,57	+148	0,42	+83	0,28	+22	
16		Мышцы	0,13	0,17	+31	0,26	+100	0,40	+208	
17		Гонады	0,16	0,22	+38	0,37	+131	0,77	+381	
18	Каталаза, мг H_2O_2 /г ткани/мин	Печень	0,43	0,40	-7	0,40	-7	0,43	0	
19		Жабры	0,46	0,40	-13	0,43	-7	0,37	-20	
20		Мышцы	0,40	0,40	0	0,37	-7	0,37	-7	
21		Гонады	0,40	0,40	0	0,43	+8	0,40	0	
22	Малоновый диальдегид, нМоль/г ткани	Печень	33,2	30,6	-8	27,2	-18	23,8	-28	
23		Мышцы	4,4	17,0	+286	8,5	+93	25,5	+480	
24	Оксипролин свободный, мкг/г сухой массы	Мышцы	10,2	8,7	-15	26,2	+157	25,7	+152	
25	Насыщенные жирные к-ты, % к сумме ж. к-т	Печень	34,5	32,8	-5	30,2	-12	26,1	-24	
26	Мононенасыщ. жирные к-ты, % к сумме ж. к-т	Печень	23,7	23,2	-2	25,4	+7	28,5	+20	
27	$\omega 6$ жирные кислоты, % к сумме ж. кислот	Печень	19,0	16,3	-14	9,7	-49	9,8	-48	
28	$\omega 3$ жирные кислоты, % к сумме ж. кислот	Печень	22,8	25,4	+11	34,8	+53	35,7	+57	
29	$\omega 3 / \omega 6$	Печень	1,2	1,5	+25	3,6	+200	3,6	+200	
30	20:4 $\omega 6 / 18:2\omega 6$	Печень	6,3	6,0	-5	20,0	+217	5,5	-13	
Приведенное удельное относительное отклонение признаков от контрольных значений Ω , % (соотношение (2))***						29,5		49,8		71,3

Примечание. *Данные согласно [Разработка..., 2001]; прочерк в ячейке – отсутствие данных. **Сокращения: абс. – абсолютное значение признака при данной концентрации препарата; откл. – относительное отклонение признака от контроля согласно соотношению (1), округлено до целых значений. ***Результаты расчета Ω настоящей работы.

в нижней строке таблицы 1. Оказалось, что с ростом концентрации токсиканта D-149 величина удельного относительного отклонения Ω организма в целом от состояния, избранного в качестве контрольного, возрастает: величина Ω при 1, 10 и 100 мг/л равна ~30, ~50 и ~70 % соответственно.

Иначе говоря, расчет величины Ω позволил сравнить между собой эти три смещения со-

стояния речной камбалы количественно. Расчет Ω проведен точно: предполагали, что все признаки отвечают требованиям, перечисленным при обсуждении соотношения (2) в разделе «Методы». Отметим, что с ростом концентрации токсиканта D-149 вклады разных биохимических признаков организма меняются по величине не обязательно в сторону увеличения; это отвечает общим соображениям [Немова, Высоцкая, 2004].

Однако произвести по имеющимся в таблице 1 данным столь же точный расчет величин Ω^{norm} согласно соотношению (4), чтобы соотнести каждое из состояний речной камбалы количественно с соответствующими областями нормы или патологии, невозможно. Для этого необходимо иметь информацию об абсолютных величинах границ нормальной вариабельности каждого признака, которой, к сожалению, нет. Однако, используя ряд других имеющихся данных, можно косвенно оценить эти границы и в итоге провести иллюстративный расчет соотношения (4). Так, имеются данные об относительных пределах нормальной вариабельности большого количества биохимических показателей рыб [Сидоров, 1983; Сидоров и др., 1989, 2002, 2003; Немова, 1996; Высоцкая, 1999; Немова, Высоцкая, 2004], полученные в итоге многолетних наблюдений. Хотя нам требуются абсолютные величины для признаков, а в цитированных работах речь идет об относительных величинах для показателей (как отмечалось выше, признак – это показатель с учетом тканевой специфичности), все же удастся провести оценочный пересчет одних величин в другие. Это осуществлено нами следующим образом. В работах [Сидоров и др., 2002, 2003; Немова, Высоцкая, 2004] все показатели разделены на три группы: а) «сильно варьирующие» в зависимости от различных факторов (например, катепсин D, ДНКаза, коллагеназа, каталаза); б) «слабо варьирующие» (например, общий белок, связанный оксипролин); в) «промежуточные» (например, малоновый диальдегид, свободный оксипролин, жирные кислоты и их отношения); в качестве примеров в скобках здесь перечислены именно те показатели, которые в виде признаков содержатся в таблице 1. В цитированных работах приведены численные значения нижнего и верхнего пределов вариабельности указанных групп показателей в относительной форме согласно выражению (1). Эти численные значения, в процентах, следует рассматривать как оценочные, поскольку в трех цитированных работах они несколько различаются между собой. Важно, однако, что пределы (в процентах) для показателей внутри каждой из трех групп можно в среднем считать одинаковыми. Далее, при переходе от показателей к признакам рекомендуется [Сидоров и др., 2002] проводить уточнение указанных пределов (хотя точных рецептов проведения таких уточнений в литературе не имеется).

Допущение, которое принято нами, согласуется с этими данными и состоит в том, что пределы (в процентах) внутри каждой из трех групп признаков (табл. 1) тоже можно считать

в среднем одинаковыми. Тогда, если будут известны абсолютные значения пределов для части признаков в данной группе, недостающие пределы можно определить усреднением. Для перехода от относительных величин пределов к абсолютным нам потребовалось принять второе допущение – о степени чувствительности рассматриваемых признаков. Как было показано [Сидоров и др., 2002; Немова, Высоцкая, 2004], подавляющее большинство анализируемых биохимических признаков в таблице 1 чувствительны к токсиканту D-149 (как и к ряду других) и охватывают основные метаболические пути организма. Наше допущение состоит в том, что чувствительными являются все признаки, и настолько, что их отклики становятся максимально допустимыми при концентрации токсиканта, равной его предельно допустимой концентрации (ПДК). При этом важно отметить, что концентрация 1 мг/л токсиканта D-149, использованная в эксперименте (табл. 1), совпала с величиной его ПДК / ОБУВ (ориентировочного безопасного уровня воздействия) = 1 мг/л [Охрана..., 2000, с. 1–13] или близка к ней [Нормативы..., 2011, с. 102] (ПДК = 2 мг/л). Иными словами, величина отклика каждого признака при 1 мг/л – это один из пределов (нижний или верхний) его референтного интервала. Цель принятого допущения – не упустить среди всех признаков (табл. 1) такие, которые являются наиболее чувствительными к данному токсиканту (что заранее оценить трудно) и сработают при других концентрациях. Принятое допущение, вообще говоря, скорее ухудшает, чем улучшает демонстрационные качества избранного примера, поскольку если отклик каких-то признаков при ПДК не является максимально допустимым, то мы своим выбором искусственно занизили величины их изменения при более высоких концентрациях, т. е. занизили итоговые величины Ω^{norm} . Двух указанных допущений оказалось достаточно для итоговой оценки искомым численным значениям границ нормальной вариабельности признаков (пределов референтных интервалов); они приведены в таблице 2. Эти данные использованы для последующего расчета величин, отвечающих серединам референтных интервалов, полуширине каждого интервала, и в итоге – величин Ω^{norm} согласно (4) в двух других экспериментах – при 10 и 100 мг/л токсиканта. Результаты расчетов приведены в таблице 2. Подчеркнем, что поскольку при оценке пределов референтных интервалов были приняты допущения (описанные выше), то полученные для Ω^{norm} результаты следует рассматривать лишь в качестве тестовых.

Таблица 2. Влияние препарата D-149 на состояние речной камбалы*

№ п/п	Биохимический признак, ед. изм.		Пределы референтного интервала признака	Середина рефер. инт.	Полушир. реф. инт.	Вклад призн. в контр. сост. в соотн. (5), %	Конц. препарата, мг/л		
							1	10	100
							Вклад признака в откл. от середины рефер. инт. (соотношение (3)), %		
1	Белок общий, мг/мл	Печень	9,9–15,3	12,6	2,7	29,6	-	51,8	155,6
2		Жабры	4,4–7,3	5,85	1,45	17,2	100,0	100,0	58,6
3		Мышцы	4,0–6,2	5,1	1,1	27,3	-	81,8	45,4
4		Гонады	7,0–11,7	9,35	2,35	14,9	100,0	48,9	6,4
5	Оксипролин связанный, мкг/г сухой массы	Мышцы	430–599	514,5	84,5	63,3	100,0	111,8	161,1
6	Катепсин D, ΔD_{260} /г ткани:30 мин	Печень	4,1–6,7	5,4	1,3	84,6	100,0	169,2	138,5
7		Жабры	0,96–1,6	1,28	0,32	25,0	100,0	25,0	6,2
8		Мышцы	0,4–0,9	0,65	0,25	60,0	100,0	60,0	300,0
9		Гонады	1,1–2,0	1,55	0,45	33,3	100,0	55,6	33,3
10	ДНКаза, ΔD_{260} /г ткани/мин	Печень	0,746–1,440	1,093	0,347	46,4	-	111,5	141,2
11		Жабры	0,293–0,950	0,6215	0,3285	2,6	100,0	80,8	56,5
12		Мышцы	0,106–0,150	0,128	0,022	22,7	100,0	327,3	327,3
13		Гонады	0,389–0,753	0,571	0,182	46,7	-	97,8	85,2
14	Коллагеназа, мкМоль/г ткани	Печень	0,245–0,388	0,3165	0,0715	93,0	100,0	74,8	116,8
15		Жабры	0,18–0,57	0,375	0,195	74,4	100,0	23,1	48,7
16		Мышцы	0,10–0,17	0,135	0,035	14,3	100,0	357,1	757,1
17		Гонады	0,13–0,22	0,175	0,045	33,3	100,0	433,3	1322,2
18	Каталаза, мг H_2O_2 /г ткани/мин	Печень	0,40–0,67	0,535	0,135	77,8	100,0	100,0	77,8
19		Жабры	0,40–0,71	0,555	0,155	61,3	100,0	80,6	119,4
20		Мышцы	0,40–0,62	0,51	0,11	100,0	100,0	127,3	127,3
21		Гонады	0,40–0,62	0,51	0,11	100,0	100,0	72,7	100,0
22	Малоновый диальдегид, нМоль/г ткани	Печень	30,6–68,7	49,65	19,05	86,4	100,0	117,8	135,7
23		Мышцы	4,05–17,0	10,525	6,475	94,6	100,0	31,3	231,3
24	Оксипролин свободный, мкг/г сухой массы	Мышцы	8,7–21,1	14,9	6,2	75,8	100,0	182,3	174,2
25	Насыщенные жирные к-ты, % к сумме ж. к-т	Печень	32,8–71,4	52,1	19,2	91,7	100,0	113,5	134,7
26	Мононенасыщ. жирные к-ты, % к сумме ж. к-т	Печень	23,2–49,1	36,15	12,95	96,1	100,0	83,0	59,1
27	$\omega 6$ жирные кислоты, % к сумме ж. кислот	Печень	16,3–39,3	27,8	11,5	76,5	100,0	157,4	156,5
28	$\omega 3$ жирные кислоты, % к сумме ж. кислот	Печень	21,0–25,4	23,2	2,2	18,2	100,0	527,3	568,2
29	$\omega 3 / \omega 6$	Печень	1,1–1,5	1,3	0,2	50,0	100,0	1150,0	1150,0
30	20:4 $\omega 6 / 18:2\omega 6$	Печень	6,0–13,0	9,5	3,5	91,4	100,0	300,0	114,3
Приведенное удельное относительное отклонение признаков в контрольных точках от середины референтных интервалов (соотношение (5)) (Ω^{norm}_{ctrl}), %						56,9			
Приведенное удельное относительное отклонение признаков в экспериментах от середины референтных интервалов (соотношение (4)) Ω^{norm} , %							86,7	175,1	230,3

Примечание. *Оценки пределов референтных интервалов признаков и других величин; оценки приведенных удельных относительных отклонений признаков согласно соотношению (4). Сокращения: середина рефер. инт. – величина $(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i,lower} + C_{i,upper})$; полушир. реф. инт. – величина $(\frac{1}{2}) \cdot (C_{i,upper} - C_{i,lower})$; вклад призн. в контр. сост. в соотн. (5) – вклад данного признака в контрольном состоянии в отклонение от середины референтного интервала (слагаемое в соотношении (5)). Прочерк в ячейке означает отсутствие данных.

Тем не менее они позволили проиллюстрировать математическую схему на численных примерах: $\Omega^{norm} \sim 175\%$ при 10 мг/л токсиканта и $\Omega^{norm} \sim 230\%$ при 100 мг/л, т. е. Ω^{norm} превысили значение 100 % весьма значительно. При

этом состоянию контроля, как показал расчет (табл. 2), отвечает величина $\Omega^{norm} \sim 56\%$, т. е. это состояние оказалось в области нормы.

Итак, при изменении концентрации токсиканта в данных экспериментах не просто

увеличивается смещение состояния речной камбалы от контроля (о чем свидетельствовали и величины Ω), а показано, что состояния эти при 10 и 100 мг/л токсиканта определенно находятся уже за рамками нормы. Подобные состояния организмов часто характеризуются нарушением защитных и адаптивных биохимических механизмов на разных уровнях [Немова, Высоцкая, 2004].

Заключение

Обработка результатов экспериментов, описанных выше, позволила продемонстрировать, что предложенный подход к анализу данных является конструктивным. Даже использование только объединения признаков различного происхождения, размерности, методов измерения в единую составную характеристику Ω (согласно соотношению (2)) позволило сравнить между собой степени воздействия на состояние речной камбалы в целом одного из токсикантов в разных концентрациях. Вычисление же единой характеристики Ω^{norm} (согласно соотношению (4)), т. е. соизмерение величин всех признаков с их референтными интервалами, позволило, несмотря на ряд вынужденных допущений, численно оценить состояние речной камбалы по шкале «норма – патология» при разных концентрациях токсиканта. При более строгом определении пределов референтных интервалов признаков следует ожидать более точных оценок состояния изучаемых объектов.

Достоинство предложенного подхода, как представляется, состоит в том, что удается объединить данные из разных источников о воздействии внешних факторов на состояние организма и проводить их сравнение. Вычисление величины Ω^{norm} согласно (4) позволяет не только оценить состояние организма данного вида, но, с другой стороны, дать некоторую количественную «характеристику токсичности» данного токсиканта по отношению к этому организму. Использование единого количественного критерия Ω^{norm} позволяет ставить вопрос о разработке различных баз данных, например, а) по влиянию некоторого токсиканта на состояние разных организмов, б) по влиянию разных токсикантов на состояние одного организма. Переменными величинами в этих базах данных могут являться наборы признаков и условия применения (воздействия) токсикантов.

Работа выполнена при поддержке средств федерального бюджета РФ, гос. задание по теме № 0221-2014-0033 (для А. Л. Рабиновича и Р. У. Высоцкой), и гранта 310465

(MembraneNanoPart) 7-й рамочной программы (FP7) Европейского сообщества для научного, технологического развития и проявления активности (для А. Л. Рабиновича, А. Р. Lyubartsev, N. Quirke, V. A. Lobaskin).

Литература

Биохимические методы в экологических и токсикологических исследованиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 234 с.

Высоцкая Р. У. Лизосомальные ферменты у рыб и влияние на них природных, антропогенных и патогенных факторов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. 42 с.

Гелашвили Д. Б., Лисовенко А. В., Безруков М. Е. Применение интегральных показателей на основе функции желательности для комплексной оценки качества сточных вод // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 343–350.

Гелашвили Д. Б., Безель В. С., Романова Е. Б., Безруков М. Е., Силкин А. А., Нижегородцев А. А. Принципы и методы экологической токсикологии / Под ред. проф. Д. Б. Гелашвили. Нижний Новгород: ННГУ, 2016. 702 с.

Методические рекомендации по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: ВНИРО, 1998. 145 с.

Моисеенко Т. И. Водная экотоксикология. Теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.

Немова Н. Н. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1996. 106 с.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.

Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 257 с.

Охрана окружающей среды. Раздел 1.5. Характеристика буровых и иных растворов. Изд-во Сахалин Энерджи Инвестмент Компани Лтд. 2000 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.sakhalinenergy.ru/media/93d74ffc-a623-4cc8-843e-78f89a643656.pdf> (дата обращения: 10.04.2017).

Разработка теоретических основ эколого-биохимического тестирования и мониторинга. Отчет о научно-исследовательской работе (заключительный) лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН за 1996–2000 гг. № гос. регистрации 01.9.60003521. Петрозаводск, 2001. 269 с.

*Рипатти П. О., Феклов Ю. А., Руоколайнен Т. Р., Маркова Л. В., Нефедова З. А., Тойвонен Л. В., Зеткина Л. М. Липиды печени и мышц камбалы *Platichthys flesus* L. при воздействии компонентов буровых растворов в аквариальных опытах // Современные проблемы физиологии и экологии морских*

животных. Сб. научных трудов. Апатиты: НЦ РАН, 2003. С. 157–168.

Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. М.: Наука, 1983. 240 с.

Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М. Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1981. Ч. 4. С. 58–68.

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Смирнов Л. П., Гурьянова С. Д. Сравнительная биохимия гельминтов рыб. Аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука, 1989. 152 с.

Сидоров В. С., Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Феклов Ю. А. Использование интегрального биохимического индекса при определении предельно допустимых концентраций промышленных токсикантов // Прикл. биохимия и микробиол. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Сидоров В. С., Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Такшеев С. А. Вариабельность интегрального биохимического индекса у рыб под влиянием техногенных вод горно-обогатительного комбината // Экология. 2003. № 4. С. 274–280.

A *textbook of modern toxicology* / Ed. by E. Hodgson. 4th eds. Hoboken, New Jersey: J. Wiley & Sons, Inc. 2010. 674 p.

Clinical and Laboratory Standards Institute. How to define and determine reference intervals in the clinical laboratory: approved guideline – second ed. CLSI document C28-A2. Wayne, PA, USA: CLSI; 2000.

Compendium of reference intervals. Bulletin No. 44. Chris Higgins and Radiometer Medical ApS, 2700 Brønshøj, Denmark, 2011.

Fiorino C., Maggiulli E., Broggi S., Liberini S., Cattaneo G. M., Dell'Oca, Faggiano E., Di Muzio N., Calandriano R., Rizzo G. Introducing the Jacobian-volume-histogram of deforming organs: application to parotid shrinkage evaluation // Phys. Medicine Biol. 2011. Vol. 56. P. 3301–3312. doi: 10.1088/0031-9155/56/11/008

Friedberg R. C., Souers R., Wagar E. A., Stankovic A. K., Valenstein P. N. The origin of reference intervals – A college of American pathologists Q-probes study of “normal ranges” used in 163 clinical laboratories // Archives of Pathology & Laboratory Medicine. 2007. Vol. 131, no. 3. P. 348–357.

Gironés X., Carbó-Dorca R. Modelling toxicity using molecular quantum similarity measures // QSAR & Combinational Sci. 2006. Vol. 25, no. 7. P. 579–589. doi: 10.1002/qsar.200530128

Henny J., Petitclerc C., Fuentes-Arderiu X., Petersen P. H., Queraltó J. M., Schiele F., Siest G. Need for revisiting the concept of reference values // Clin. Chem. Lab. Med. 2000. Vol. 38, no. 7. P. 589–595. doi: 10.1515/CCLM.2000.085

Jones G., Barker A. Reference Intervals // Clin. Biochem. Rev. 2008. Vol. 29. Suppl 1. P. 93–97.

Khadikar P. V., Karmarkar S., Singh S., Shrivastava A. Use of the PI index in predicting toxicity of nitrobenzene derivatives // Bioorg. Med. Chem. 2002. Vol. 10, no. 10. P. 3163–3170. doi: 10.1016/S0968-0896(02)00211-0

Nel A., Xia T., Mädler L., Li N. Toxic Potential of Materials at the Nanolevel // Science 2006. Vol. 311, no. 5761. P. 622–627. doi: 10.1126/science.1114397

Nigsch F., Macaluso N. J., Mitchell J. B., Zmuidinavicius D. Computational toxicology: an overview of the sources of data and of modelling methods // Expert. Opin. Drug Metab. Toxicol. 2009. Vol. 5, no. 1. P. 1–14. doi: 10.1517/17425250802660467

Péry A. R. R., Ducrot V., Mons R., Garric J. Modelling toxicity and mode of action of chemicals to analyse growth and emergence tests with the midge *Chironomus riparius* // Aquatic Toxicol. 2003. Vol. 65. P. 281–292. doi: 10.1016/S0166-445X(03)00151-6

Tantra R., Oksel C., Puzyn T., Wang J., Robinson K. N., Wang X. Z., Ma C. Y., Wilkins T. Nano (Q) SAR: Challenges, pitfalls and perspectives // Nanotoxicol. 2015. Vol. 9, no. 5. P. 636–642. doi: 10.3109/17435390.2014.952698

Yuan Y., Yin G. Bayesian dose finding by jointly modelling toxicity and efficacy as time-to-event outcomes // J. Royal Stat. Soc. C. 2009. Vol. 58, no. 5. P. 719–736. doi: 10.1111/j.1467-9876.2009.00674.x

Valerio L. G. *In silico* toxicology for the pharmaceutical sciences // Toxicol. & Appl. Pharmacol. 2009. Vol. 241, no. 3. P. 356–370. doi: 10.1016/j.taap.2009.08.022

Поступила в редакцию 25.04.2017

References

Biokhimicheskie metody v ekologicheskikh i toksikologicheskikh issledovaniyakh [Biochemical methods for ecological and toxicological studies]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1993. 234 p.

Gelashvili D. B., Lisovenko A. V., Bezrukov M. E. Primenenie integralnykh pokazatelei na osnove funktsii zhelatelnosti dlya kompleksnoi otsenki kachestva stochnykh vod [The application of integral indices based on desirability function for complex estimation of sewage quality]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal* [Povolzhskiy Journal of Ecology]. 2010. No. 4. P. 343–350.

Gelashvili D. B., Bezel V. S., Romanova E. B., Bezrukov M. E., Silkin A. A., Nizhegorodtsev A. A. Printsipy i metody ekologicheskoi toksikologii [Principles and

methods of ecological toxicology]. Ed. prof. D. B. Gelashvili. Nizhny Novgorod: Nizhny Novgorod State University Press, 2016. 702 p.

Metodicheskie rekomendatsii po ustanovleniyu ekologo-rybokhozyaystvennykh normativov (PDK i OBUV) zagryaznyayushchikh veshchestv dlya vody vodnykh ob'ektov, imeyushchikh rybokhozyaystvennoe znachenie [Procedural recommendations for setting ecological standards (maximum permissible concentrations and safe reference levels of impact) of pollutants in water of the water bodies having commercial fishing importance]. Moscow: VNIRO Publ., 1998. 145 p.

Moiseenko T. I. Vodnaya ekotoksikologiya. Teoreticheskiye i prikladnye aspekty [Water ecotoxicology.

Theoretical and applied aspects]. Moscow: Nauka Publ., 2009. 608 p.

Nemova N. N. Vnutrikletochnye proteoliticheskie fermenty u ryb [Intracellular proteolytic enzymes of fish]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1996. 106 p.

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biokhimicheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb [Biochemical indication of fish state]. Moscow: Nauka Publ., 2004. 215 p.

Normativy kachestva vody vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya, v tom chisle normativy predel'no dopustimyykh kontsentratsii vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya [Water quality standards of the water bodies having commercial fishing importance including maximum permissible concentrations of pollutants in water of the water bodies having commercial fishing importance]. Moscow: VNIRO Publ., 2011. 257 p.

Okhrana okruzhayushchei sredy. Razdel 1.5. Kharakteristika burovykh i inyykh rastvorov [Environmental protection. Section 1.5. Characteristics of drilling and other solutions]. Sakhalin Energy Investment Co. Ltd. 2000 [Electronic resources]. URL: <http://www.sakhalinenergy.ru/media/93d74ffc-a623-4cc8-843e-78f89a643656.pdf> (accessed: 10.04.2017).

Razrabotka teoreticheskikh osnov ekologo-biokhimicheskogo testirovaniya i monitoringa [Development of theoretical basics of ecological and biochemical testing and monitoring]. Final research report of the ecological biochemistry laboratory, Institute of Biology of the Karelian Research Centre, RAS, 1996–2000. State registration No. 01.9.60003521. Petrozavodsk, 2001. 269 p.

Ripatti P. O., Feklov Yu. A., Ruokolainen T. R., Markova L. V., Nefedova Z. A., Toivonen L. V., Zekina L. M. Lipidy pecheni i myshts kambaly *Platichthys flesus* L. pri vozdeistvii komponentov burovykh rastvorov v akvarial'nykh opytakh [Lipids of the plaice *Platichthys flesus* L. liver and muscles under the impact of drilling solutions components in aquarial experiments]. Sovremennyye problemy fiziologii i ekologii morskikh zhivotnykh [Current Problems of Physiology and Ecology of Sea Animals]. Collected articles. Apatity: Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences, 2003. P. 157–168.

Sidorov V. S. Ekologicheskaya biokhimiya ryb. Lipidy [Ecological biochemistry of fish. Lipids]. Moscow: Nauka, 1983. 240 p.

Sidorov V. S., Lizenko Ye. I., Bolgova O. M. Tipovyye metodiki issledovaniya produktivnosti vidov ryb v predelakh ikh arealov [Standard methods for studying fish species productivity within their natural habitats]. Vilnius, 1981. Part 4. P. 58–68.

Sidorov V. S., Vysotskaya R. U., Smirnov L. P., Guryanova S. D. Sravnitel'naya biokhimiya gel'mintov ryb. Aminokisloty, belki, lipidy [Comparative biochemistry of fish helminths. Amino acids, proteins, lipids]. Leningrad: Nauka, 1989. 152 p.

Sidorov V. S., Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Feklov Yu. A. Ispol'zovanie integral'nogo biokhimicheskogo indeksa pri opredelenii predel'no dopustimyykh kontsentratsii promyshlennykh toksikantov [Determination of maximum permissible concentrations of industrial toxicants using the integral biochemical index]. *Applied Biochem. Microbiol.* 2002. Vol. 38. P. 298–302.

Sidorov V. S., Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Taksheev S. A. Variabel'nost' integral'nogo biokhimicheskogo indeksa u ryb pod vliyaniem tekhnogennykh vod gorno-obogatitel'nogo kombinata [Variability of the integral biochemical index in fish exposed to technogenic water of mining and ore-processing works]. *Russian Journal of Ecology.* 2003. Vol. 34. P. 242–247.

Vysotskaya R. U. Lizosomal'nye fermenty u ryb i vliyaniye na nikh prirodnykh, antropogennykh i patogennykh faktorov [Lysosomal enzymes of fish and natural, anthropogenic, and pathogenic factors impact on these enzymes]: Summary of PhD (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1999. 42 p.

A textbook of modern toxicology. Ed. by E. Hodgson. 4th eds. Hoboken, New Jersey: J. Wiley & Sons, Inc. 2010. 674 p.

Clinical and Laboratory Standards Institute. How to define and determine reference intervals in the clinical laboratory: approved guideline – second ed. CLSI document C28-A2. Wayne, PA, USA: CLSI; 2000.

Compendium of reference intervals. Bulletin No. 44. Chris Higgins and Radiometer Medical ApS, 2700 Brønshøj, Denmark, 2011.

Fiorino C., Maggiulli E., Broggi S., Liberini S., Cataneo G. M., Dell'Oca, Faggiano E., Di Muzio N., Calandrino R., Rizzo G. Introducing the Jacobian-volume-histogram of deforming organs: application to parotid shrinkage evaluation. *Phys. Medicine Biol.* 2011. Vol. 56. P. 3301–3312. doi: 10.1088/0031-9155/56/11/008

Friedberg R. C., Souers R., Wagar E. A., Stankovic A. K., Valenstein P. N. The origin of reference intervals – A college of American pathologists Q-probes study of “normal ranges” used in 163 clinical laboratories. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine.* 2007. Vol. 131, no. 3. P. 348–357.

Gironés X., Carbó-Dorca R. Modelling toxicity using molecular quantum similarity measures. *QSAR & Combinational Sci.* 2006. Vol. 25, no. 7. P. 579–589. doi: 10.1002/qsar.200530128

Henny J., Petitclerc C., Fuentes-Arderiu X., Petersen P. H., Queraltó J. M., Schiele F., Siest G. Need for revisiting the concept of reference values. *Clin. Chem. Lab. Med.* 2000. Vol. 38, no. 7. P. 589–595. doi: 10.1515/CCLM.2000.085

Jones G., Barker A. Reference Intervals. *Clin. Biochem. Rev.* 2008. Vol. 29. Suppl 1. P. 93–97.

Khadikar P. V., Karmarkar S., Singh S., Shrivastava A. Use of the PI index in predicting toxicity of nitrobenzene derivatives. *Bioorg. Med. Chem.* 2002. Vol. 10, no. 10. P. 3163–3170. doi: 10.1016/S0968-0896(02)00211-0

Nel A., Xia T., Mädler L., Li N. Toxic Potential of Materials at the Nanolevel. *Science* 2006. Vol. 311, no. 5761. P. 622–627. doi: 10.1126/science.1114397

Nigsch F., Macaluso N. J., Mitchell J. B., Zmuidinavicius D. Computational toxicology: an overview of the sources of data and of modelling methods. *Expert. Opin. Drug Metab. Toxicol.* 2009. Vol. 5, no. 1. P. 1–14. doi: 10.1517/17425250802660467

Péry A. R. R., Ducrot V., Mons R., Garric J. Modelling toxicity and mode of action of chemicals to analyse growth and emergence tests with the midge *Chironomus riparius*. *Aquatic Toxicol.* 2003. Vol. 65. P. 281–292. doi: 10.1016/S0166-445X(03)00151-6

Tantra R., Oksel C., Puzyn T., Wang J., Robinson K. N., Wang X. Z., Ma C. Y., Wilkins T. Nano (Q) SAR: Challenges, pitfalls and perspectives. *Nanotoxicol.* 2015. Vol. 9, no. 5. P. 636–642. doi: 10.3109/17435390.2014.952698

Yuan Y., Yin G. Bayesian dose finding by jointly modelling toxicity and efficacy as time-to-event outcomes.

J. Royal Stat. Soc. C. 2009. Vol. 58, no. 5. P. 719–736. doi: 10.1111/j.1467-9876.2009.00674.x

Valerio L. G. *In silico* toxicology for the pharmaceutical sciences. *Toxicol. & Appl. Pharmacol.* 2009. Vol. 241, no. 3. P. 356–370. doi: 10.1016/j.taap.2009.08.022

Received April 25, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Рабинович Александр Львович

главный научный сотрудник, д. ф.-м. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: rabinov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Высоцкая Римма Ульяновна

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: rimma@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Любарцев Александр Павлович

профессор, к. ф.-м. н.
Стокгольмский университет,
отделение физической химии, факультет материалов
и химии окружающей среды
Стокгольм, Швеция
эл. почта: alexander.lyubartsev@mmk.su.se
тел.: +468161193

Квёрк Николас

профессор
Имперский колледж науки, технологии и медицины,
факультет естественных наук, отделение химии
Лондон, Великобритания
эл. почта: n.quirke@imperial.ac.uk
тел.: +44 (0) 2075945844

Лобаскин Владимир Анатольевич

доцент, д. ф.-м. н.
Университетский колледж Дублина, Школа физики
Дублин, Ирландия
тел.: +35317162432
эл. почта: vladimir.lobaskin@ucd.ie

CONTRIBUTORS:

Rabinovich, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St. 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rabinov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Vysotskaya, Rimma

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St. 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rimma@bio.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Lyubartsev, Alexander

Division of Physical Chemistry, Department of Material
and Environmental Chemistry, Stockholm University
Svånte Arrhenius väg. 16C, S 10691, Stockholm, Sweden
e-mail: alexander.lyubartsev@mmk.su.se
tel.: +468161193

Quirke, Nicholas

Imperial College of Science, Technology and Medicine,
Faculty of Natural Sciences, Department of Chemistry
Exhibition Road, South Kensington, London, SW7 2AZ,
United Kingdom
e-mail: n.quirke@imperial.ac.uk
tel.: +44 (0) 2075945844

Lobaskin, Vladimir

School of Physics, University College Dublin
4 Belfield, Dublin, Ireland
e-mail: vladimir.lobaskin@ucd.ie
tel.: +35317162432

УДК 582.32

О ПОТЕНЦИАЛЕ МЕТОДА ГЕОТРОПИЧЕСКИХ ИЗГИБОВ В ИССЛЕДОВАНИИ РОСТА СФАГНОВЫХ МХОВ

В. Л. Миронов

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Существует около десятка методов определения линейного прироста сфагновых мхов. Большинство их связано со значительными трудозатратами, малой производительностью и сопутствующими артефактными явлениями, влияющими на оценку прироста. В данной работе описываются возможности недавно разработанного метода геотропических изгибов, основанного на четко выраженной отрицательной геотропической реакции побегов сфагновых мхов. В работе предлагаются некоторые варианты определения линейного прироста и рассматриваются актуальные направления исследований, которые можно успешно развивать с использованием метода геотропических изгибов.

Ключевые слова: естественные маркеры; отклонение побегов; снеговая нагрузка; нивальные и искусственно индуцированные геотропические изгибы; артефактное явление.

V. L. Mironov. ON THE POTENTIAL OF THE METHOD OF GEOTROPIC CURVATURES FOR THE STUDY OF GROWTH IN PEAT MOSSES

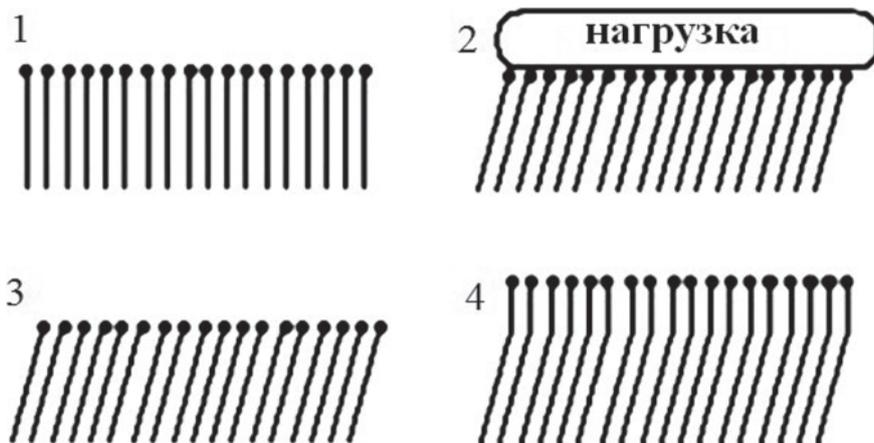
There is around a dozen of methods for determination of length increment in peat mosses. A majority of them are very labour intensive but with low output and some artefactual phenomena that affect the increment estimates. This paper describes the capabilities of the recently designed method of geotropic curvatures, which is based on the explicit negative geotropic response of peat moss shoots. Several variants of determining length increment are suggested and some promising lanes of research which can be promoted using the method of geotropic curvatures are considered.

Key words: innate markers; shoot declination; snow load; nival and artificially induced geotropic curvatures; artefactual phenomenon.

Введение

Метод геотропических изгибов – недавно разработанный метод, основанный на использовании геотропических изгибов стебля в роли маркеров для определения линейного прироста сфагновых мхов (рис.) [Миронов, 2016]. Возможность использования изгибов стебля для решения подобных задач использовалась и в более

ранних работах [Корчагин, 1960; Мульдияров, Лапшина, 1983; Camill et al., 2001; Vitt, 2007], однако специальное исследование их генезиса было проведено совсем недавно [Mironov, 2016; Mironov et al., 2016]. В ранних работах господствовало *petitio principii* о том, что любые изгибы стеблей образуются в начале вегетационного периода, поэтому годичным приростом можно считать расстояние между последовательно



Принципиальный механизм образования геотропических изгибов *in situ* [по Mironov et al., 2016]

Основные этапы: 1. Интактная сфагновая дернина. 2. Внешнее воздействие, вызывающее отклонение побегов. 3. Отклоненное состояние побегов в сфагновой дернине. 4. Образование геотропических изгибов

расположенными изгибами [Camill et al., 2001]. В настоящее время четко установлено, что подобный взгляд зачастую не соответствует действительности, поскольку стимулом образования изгибов выступает отклонение побегов и не все вызывающие его факторы связаны с началом вегетации. В связи с недооценкой этого факта использование изгибов стебля в ранних работах имело тенденцию к занижению линейного прироста побегов, что было наиболее типичным для видов мочажинных местообитаний.

Образование геотропических изгибов в условиях болотных экосистем севера происходит обычно в результате отклонения побегов под действием снеговой нагрузки, колебания уровня болотных вод, проливных дождей и импактного действия человека и животных на сфагновый покров. Как правило, образование геотропических изгибов происходит на значительном протяжении сфагновой дернины, при этом по мере нарастания побегов расположение таких изгибов имеет структуру слоя. Наличие информации о причинах или времени формирования изгибов стебля позволяет использовать их для решения различных задач и делает их наиболее перспективными маркерами для широкого круга исследований роста сфагновых мхов.

Решение некоторых прикладных задач с помощью метода геотропических изгибов

Определение линейного прироста побегов с начала вегетации

Снеговая нагрузка обычно является достаточным стимулом для формирования

нивальных геотропических изгибов, они могут появляться как в начале зимы, так и весной [Mironov et al., 2016]. В мочажинах и топях с непромороженным сфагновым покровом нивальные изгибы образуются спустя некоторое время после выпадения достаточного количества снега. В этих местообитаниях уже в субнивальных условиях может происходить некоторый прирост побегов [Миронов, 2017б]. При раннем промерзании сфагнового покрова нивальные изгибы образуются после оттаивания весной.

Нивальные изгибы могут быть использованы для определения линейного прироста с начала вегетации, что может быть востребовано при оценке годичного прироста побегов или при проведении непрерывного мониторинга их роста. Для решения этих задач требуется тщательный выбор модельных участков, имеющих ровную неповрежденную моховую дернину и относительно стабильный гидрологический режим. По нашим наблюдениям, в подобных условиях нивальные изгибы обычно формируют выраженный слой в сфагновом покрове, при этом дополнительно они могут сочетаться с локальным более плотным расположением веточек побега и сплюснутостью побега, обусловленной действием снеговой нагрузки. На участках с развитым травяным покровом или нестабильным гидрологическим режимом слой нивальных изгибов не всегда отчетливо выражен, иногда он не отличается от изгибов аквального генезиса. Кроме того, на некоторых участках дернины они могут изначально отсутствовать либо оторфовываться в процессе роста побега. В подобных случаях невозможно

их использование для оценки годового прироста. Основными преимуществами нивальных изгибов являются их широкое распространение и отсутствие какого-либо артефактного воздействия на рост побегов, характерного для большинства методов [Мионов, 2017а].

Определение линейного прироста побегов с заданного момента

При решении некоторых задач использование нивальных геотропических изгибов оказывается невозможным либо не вполне оправданным. В подобных случаях геотропические изгибы могут быть индуцированы на исследуемом участке путем искусственного вдавливания дернины. Эта процедура осуществляется как вручную, так и с использованием подручных средств, при этом оказываемое механическое воздействие не должно приводить к повреждению побегов. Вдавливание дернины приводит к сокращению расстояния между головками побегов и уровнем воды, что может оказывать положительное влияние на рост побегов и защищать их от высыхания [Yazaki, Yabe, 2012]. Данную процедуру можно применять для оценки прироста в случаях, когда отсутствуют или не могут быть идентифицированы нивальные изгибы или когда необходимо точно знать время образования изгибов. Искусственную индукцию геотропических изгибов также целесообразно использовать для повышения точности при мониторинге скорости роста быстрорастущих видов, поскольку на значительных приростах увеличивается ошибка в определении скорости роста. Сильное вдавливание побегов отмечается в следах человека и животных. Значительная часть побегов в них повреждается за счет чрезмерной нагрузки, однако сопутствующее выраженное отклонение побегов стимулирует формирование отчетливых геотропических изгибов стебля. Такие изгибы, при сопровождении данными по средней скорости роста побегов, потенциально могут применяться в прикладных целях, например, для приблизительной оценки срока давности следов человека.

Определение линейного прироста побегов в искусственных условиях

При выращивании сфагновых мхов в лаборатории для оценки их прироста также может быть использован метод геотропических изгибов. В настоящее время одним из наиболее распространенных методов изучения роста побегов в таких случаях является их обрезание до известной длины [Смоляницкий, 1977; Paffen,

Roelofs, 1991; Berg et al., 2013]. Эта процедура достаточно трудоемка и требует значительных временных затрат. Кроме того, возможно, что она сокращает транслокацию химических элементов [Aldous, 2002] и площадь поверхностей, колонизируемых симбиотическими микроорганизмами [Raghoebarsing et al., 2005], что может отрицательно влиять на рост побегов. Метод геотропических изгибов, в отличие от данного метода, требует только помещения побегов в емкость для выращивания под некоторым наклоном, что вызовет образование изгибов стебля, от которых в дальнейшем можно измерять прирост. При этом не требуется какой-либо дополнительной специальной обработки.

Перспективные направления исследований при использовании метода геотропических изгибов

Анализ временных рядов показателей роста побегов

Под временным рядом понимается последовательный ряд значений, полученных в разные моменты времени. При исследовании процессов роста сфагновых мхов классическими методами использовались временные ряды, единицами времени которых являются годы [Grabovik, Nazarova, 2013], месяцы либо интервалы меньшей размерности вплоть до недели [Asada et al., 2003]. Использование метода геотропических изгибов позволяет сокращать интервалы между наблюдениями и увеличивать объем выборок. Это позволяет наблюдать некоторые биологические феномены, которые ранее было невозможно обнаружить другими методами, например биоритмы роста побегов. Среди них недавно были описаны циркатрингитантные ритмы роста дернины *Sphagnum riparium* Ångstr, которые, по всей видимости, связаны с лунным циклом [Mironov, Kondratev, 2017]. Объем материала, на котором они были выявлены, составил около 40 000 измерений прироста побегов, а интервал в сборе данных с 4–7 дней в первый год исследования был доведен до 2–3 дней во второй год исследования. Возможно, что дальнейшее сокращение интервала позволит обнаружить ритмы меньшего порядка. Временные ряды, помимо ритмических процессов, могут содержать тренды, игнорирование которых иногда может приводить к ложным заключениям о причинно-следственных связях с факторами среды или об отсутствии таковых. Для учета подобных эффектов применяются специальные методы детрендрования [Quinn, Keough, 2002]. Анализ временных рядов

позволяет исследовать не только непосредственную корреляцию с факторами среды, но и выявлять скрытые и смещенные во времени зависимости, которые могут присутствовать в процессе сезонного развития сфагновых мхов. Несмотря на широкое применение анализа временных рядов в различных отраслях науки, на данный момент в области биологии сфагновых мхов подобный анализ практически не используется, что, по всей видимости, объясняется недостаточной производительностью стандартных методов.

Изучение свойств variability сфагновой дернины в процессе ее развития

Сфагновая дернина – естественная форма существования сфагновых мхов в природных условиях, в составе которой они обладают наибольшей устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды. Свойства сфагновой дернины описывались некоторыми авторами [Смоляницкий, 1977; Панов, 2006], однако при их описании использовался в основном эмпирический подход. Применение метода геотропических изгибов дает возможность отслеживания динамики количественных показателей variability сфагновой дернины в процессе ее роста. Поскольку дернины разных видов отличаются по плотности побегов и гетерогенности в их линейном приросте, представляется возможным исследование их variability на основе доступных показателей variability (дисперсия, стандартное отклонение, коэффициент вариации). Такие показатели могут быть вычислены по выборкам линейного прироста побегов. Ранее решение подобной задачи было затруднительно, поскольку при искусственном маркировании побегов (например, перевязками) значения естественной variability было невозможно определить из-за сильного нарушения сфагновой дернины. Более того, некоторые методы, например метод колыхков и метод сетки, непригодны для решения подобной задачи.

Оценка годичного прироста в различных местообитаниях

Годичные приросты сфагновых мхов изучаются с давних пор, в связи с чем может сложиться впечатление об отсутствии актуальности подобных исследований. Однако наши данные свидетельствуют о необходимости их проведения. В условиях мочажинных местообитаний значительная часть данных получена методом перевязок, а в условиях кочковых

(рядовых) местообитаний – методом колыхков (или его модификаций). Оба метода имеют специфические систематические ошибки, обуславливающие их тенденцию к занижению оценки прироста. Метод перевязок нарушает целостность сфагновой дернины, в результате чего может нарушаться естественное водоснабжение побегов и происходить замедление или остановка их роста [Солоневич, 1966]. Метод колыхков подразумевает надежную фиксацию маркеров только в достаточно плотной дернине, которая одновременно имеет более низкую скорость роста. По результатам прямого сравнения обнаружено, что в обводненных местообитаниях метод перевязок дает результаты на 7,5–45,8 % ниже, чем метод геотропических изгибов [Mironov et al., 2016]. Сравнение опубликованных данных по приросту *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* в кочково-рядовых местообитаниях с полученными нами данными показывает еще более существенные различия. Определенный методом геотропических изгибов прирост *S. fuscum* варьирует от 13 до 75 мм (среднее \pm СКО: $26,8 \pm 11,3$ мм), а прирост *S. magellanicum* – от 20 до 135 мм (среднее \pm СКО: $42,8 \pm 18,6$ мм) [Миронов, 2017а], в то время как ранее в Карелии их прирост оценивался соответственно в 2–15 и 4,4–19,2 мм [Грабовик, 1994]. Таким образом, полученные методом геотропических изгибов оценки линейных приростов существенно превышают общепринятые данные. Отчасти это может объясняться тем, что кроме открытых местообитаний нами были исследованы указанные виды в местообитаниях лесных болот, где прирост оказался заметно выше. Ранее такие местообитания практически не исследовались из-за ограниченных возможностей применения стандартных методов. Сфагновая дернина имеет здесь более стабильное увлажнение в течение вегетации и, в отличие от открытых местообитаний, менее подвержена высыханию. Таким образом, использование метода геотропических изгибов дает возможность исследовать линейный прирост побегов в широком спектре местообитаний.

Заключение

Геотропические изгибы являются естественными и легко узнаваемыми маркерами прироста побегов сфагновых мхов. Данные маркеры образуются на значительном протяжении дернины вследствие естественных причин, а также могут быть вызваны искусственным вдавливанием дернины. В настоящее время они ограничено используются при исследовании роста

сфагновых мхов, однако с их помощью можно решать некоторые новые задачи и значительно упрощать процесс сбора данных. Использование геотропических изгибов позволяет максимально детализировать процесс сбора данных, что обеспечивает возможность получения достаточно подробных временных рядов параметров роста за период вегетации. Кроме того, интересным представляется сравнение оценок линейного прироста, полученных настоящим методом, с более ранними результатами. По предварительным данным, эти оценки могут существенно превосходить более ранние данные, это связано с отсутствием негативного артефактного воздействия, полным охватом периода роста, возможностью оценивать прирост в некоторых слабоизученных местообитаниях. Конечно, метод геотропических изгибов имеет и свою сферу применения, границы которой еще предстоит выяснить. Так, например, он непригоден для изучения роста сфагновых мхов, обитающих в водной толще. Определенные трудности могут возникать при оценке прироста сфагновых мхов с замаскированными нивальными изгибами в топях и мочажинах или отсутствующими нивальными изгибами на плотных кочках. Однако в этих условиях могут применяться искусственно индуцированные геотропические изгибы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН (проект № 0221-2014-0035).

Литература

Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в Южной Карелии // Ботанический журнал. 1994. Т. 79 (4). С. 81–86.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 279–314.

Миронов В. Л. Способ определения линейного прироста побегов мхов рода *Sphagnum* // Патент России № 2600827. 2016. Бюл. № 30. 9 с.

Миронов В. Л. О новом подходе к определению линейного прироста сфагновых мхов // VIII Галкинские чтения: материалы конференции (Санкт-Петербург, 2–3 февраля 2017 г.). 2017а. С. 75–78.

Миронов В. Л. Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных топях Карелии // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2017б. Т. 79 (82). С. 115–118.

Мульдьяров Е. Я., Лапшина Е. Д. Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей // Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск: Наука, 1983. С. 75–84.

Панов В. В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот // Ботанический журнал. 2006. Т. 91 (3). С. 393–401.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 9. С. 1262–1272.

Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 9. С. 1297–1302.

Aldous A. R. Nitrogen translocation in *Sphagnum* mosses: effects of atmospheric nitrogen deposition // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156 (2). P. 241–253.

Asada T., Warner B. G., Banner A. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada // *The Bryologist*. 2003. Vol. 106 (4). P. 516–527.

Berg A., Danielsson Å., Svensson B. H. Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss // *Plant and soil*. 2013. Vol. 362 (1). P. 271–278. doi: 10.1007/s11104-012-1278-4

Camill P., Lynch J. A., Clark J. S., Adams J. B., Jordan B. Changes in biomass, aboveground net primary production, and peat accumulation following permafrost thaw in the boreal peatlands of Manitoba, Canada // *Ecosystems*. 2001. Vol. 4 (5). P. 461–478. doi: 10.1007/s10021-001-0022-3

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelian mires (Russia) // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04

Mironov V. L. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in *Sphagnum* mosses // *Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum*, Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016. Tomsk, 2016. P. 45–47.

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // *Arctoa*. Vol. 25. 2016. P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y. Peat moss *Sphagnum riparium* follows a circatrigintan growth rhythm in situ: A case report // *Chronobiology International*. 2017. C. 1–4. doi: 10.1080/07420528.2017.1329208

Paffen B. G. P., Roelofs J. G. M. Impact of carbon dioxide and ammonium on the growth of submerged *Sphagnum cuspidatum* // *Aquatic Botany*. 1991. Vol. 40 (1). P. 61–71.

Quinn G. P., Keough M. J. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, 2002. 539 p.

Raghoebarsing A. A., Smolders A. J., Schmid M. C., Rijpstra W. I. C., Wolters-Arts M., Derksen J., Jetten M. S. M., Schouten S., Damstré J. S. S., Lamers L. P. M., Roelofs J. G. M., Op den Camp H. J. M., Strous M. Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs // *Nature*. 2005. Vol. 436 (7054). P. 1153–1156. doi: 10.1038/nature03802

Vitt D. H. *Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests* // *Principles and standards for measuring primary production*. Oxford University Press, New York. 2007. P. 82–105.

Yazaki T., Yabe K. Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan // *Plant Ecology*. 2012.

Vol. 213 (7). P. 1055–1067. doi: 10.1007/s11258-012-0065-x

Поступила в редакцию 11.01.2017

References

Grabovik S. I. Vliyanie klimaticheskikh uslovii na lineinyi prirost sfagnovykh mkhov v Yuzhnoi Karelii [The effect of climatic conditions on linear increment of Sphagnum mosses in southern Karelia]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1994. Vol. 79 (4). P. 81–86.

Korchagin A. A. Opreddenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhov i pechenochnikov [Determination of age and longevity of mosses and liverworts]. *Polevaya geobotanika [Field Geobotany]*. 1960. Vol. 2. P. 279–314.

Mironov V. L. Sposob opredeleniya lineinogo prirosta pobegov mkhov roda *Sphagnum* [A method for determining linear growth of *Sphagnum* moss sprouts]. Patent Rossii No. 2600827 [RF Patent No. 2600827]. 2016. Bulletin No. 30. 9 p.

Mironov V. L. O novom podkhode k opredeleniyu lineinogo prirosta sfagnovykh mkhov [On a new approach to the assessment of *Sphagnum* moss linear increment]. VIII Galkinskii Chteniya: Materialy konferentsii (Sankt-Peterburg, 2–3 fevralya 2017 g.) [Proceed. of the VIII Meeting in Memoriam of Ekaterina Alekseevna Galkina (St. Petersburg, February 2–3, 2017)]. St. Petersburg, 2017. P. 75–78.

Mironov V. L. Ob ekstremal'nykh usloviyakh vegetatsii *Sphagnum majus* v bolotnykh topyakh Karelii [On extreme conditions of *Sphagnum majus* vegetation in bogs of Karelia]. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN [Trans. of IBIW RAS]*. 2017. Vol. 79 (82). P. 115–118.

Mul'diyarov E. Ya., Lapshina E. D. Datirovka verkhnikh sloev torfyanoi zalezhi, ispol'zuemoi dlya izucheniya kosmicheskikh aerorozolei [Dating of upper layers of peat deposits used for studying cosmic aerosols]. *Meteoritnye i meteornye issledovaniya [Meteorite and Meteor Research]*. Novosibirsk: Nauka, 1983. P. 75–84.

Panov V. V. Nekotorye osobennosti razvitiya sfagnovogo mokhovogo pokrova verkhovykh bolot [Some features of Sphagnum moss cover development in bogs]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 2006. Vol. 91, no. 3. P. 393–401.

Smolyanitskii L. Ya. Nekotorye zakonomernosti formirovaniya derniny sfagnovykh mkhov [Some patterns of Sphagnum moss turfs formation]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1977. Vol. 62, no. 9. P. 1262–1272.

Solonevich N. G. K biologii sfagnovykh mkhov [On the *Sphagna* biology]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1966. Vol. 51, no. 9. P. 1297–1302.

Aldous A. R. Nitrogen translocation in Sphagnum mosses: effects of atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist*. 2002. Vol. 156 (2). P. 241–253.

Asada T., Warner B. G., Banner A. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *The Bryologist*. 2003. Vol. 106 (4). P. 516–527.

Berg A., Danielsson Å., Svensson B. H. Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated

with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss. *Plant and soil*. 2013. Vol. 362 (1). P. 271–278. doi: 10.1007/s11104-012-1278-4

Camill P., Lynch J. A., Clark J. S., Adams J. B., Jordan B. Changes in biomass, aboveground net primary production, and peat accumulation following permafrost thaw in the boreal peatlands of Manitoba, Canada. *Ecosystems*. 2001. Vol. 4 (5). P. 461–478. doi: 10.1007/s10021-001-0022-3

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of Sphagnum mosses on Karelian mires (Russia). *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04

Mironov V. L. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in Sphagnum mosses. Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum, Saint Petersburg; Khaty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016. Tomsk, 2016. P. 45–47.

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of Sphagnum: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment. *Arctoa*. Vol. 25. 2016. P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y. Peat moss *Sphagnum riparium* follows a circatrigintan growth rhythm in situ: A case report. *Chronobiology International*. 2017. C. 1–4. doi: 10.1080/07420528.2017.1329208

Paffen B. G. P., Roelofs J. G. M. Impact of carbon dioxide and ammonium on the growth of submerged *Sphagnum cuspidatum*. *Aquatic Botany*. 1991. Vol. 40 (1). P. 61–71.

Quinn G. P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, 2002. 539 p.

Raghoebarsing A. A., Smolders A. J., Schmid M. C., Rijpstra W. I. C., Wolters-Arts M., Derksen J., Jetten M. S. M., Schouten S., Damstré J. S. S., Lamers L. P. M., Roelofs J. G. M., Op den Camp H. J. M., Strous M. Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. *Nature*. 2005. Vol. 436 (7054). P. 1153–1156. doi: 10.1038/nature03802

Vitt D. H. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests. Principles and standards for measuring primary production. Oxford University Press, New York. 2007. P. 82–105.

Yazaki T., Yabe K. Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan. *Plant Ecology*. 2012. Vol. 213 (7). P. 1055–1067. doi: 10.1007/s11258-012-0065-x

Received January 11, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

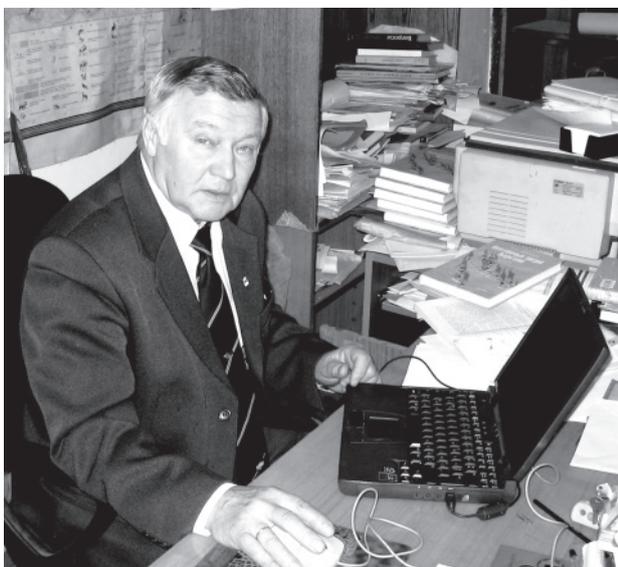
Мионов Виктор Леонидович
ведущий биолог лаб. болотных экосистем
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vict.mironoff@yandex.ru

CONTRIBUTOR:

Mironov, Viktor
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: vict.mironoff@yandex.ru

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ПЕТР ИВАНОВИЧ ДАНИЛОВ (к 80-летию со дня рождения)



Петр Иванович Данилов – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН. Член Совета Всероссийского териологического общества, Совета международной ассоциации по изучению медведей, Совета Северных стран по изучению крупных хищников. Ему присвоены почетные звания заслуженного деятеля науки Республики Карелия, заслуженного деятеля науки Российской Федерации, заслуженного работника охотничьего хозяйства Российской Федерации. П. И. Данилов награжден почетными грамотами и орденом Дружбы.

Петр Иванович родился 6 сентября 1937 г. в старинном русском городе Павловский Посад Московской области. После окончания школы поступил в Ленинградскую лесотехническую

академию, которую окончил в 1961 г., затем была заочная аспирантура на кафедре зоологии наземных позвоночных в Ленинградском университете. Весь дальнейший творческий путь Петра Ивановича в науке оказался связан с Институтом биологии Карельского научного центра РАН. В 1971 году П. И. Данилов возглавил лабораторию зоологии, объединил вокруг себя столь же увлеченных единомышленников, организовал многоплановые работы по эколого-фаунистическому, популяционно-экологическому и биоценотическому направлениям изучения наземных позвоночных Северо-Запада России и в целом Восточной Фенноскандии.

Все последующие годы и десятилетия Петр Иванович оставался приверженцем экспедиций и полевых исследований, тесной кооперации с российскими и зарубежными коллегами. Он исколесил всю Карелию, изучая актуальные научные и практические вопросы териологии и охотничьего хозяйства: интродукции новых видов, состояния популяций лесного северного оленя, лося, крупных хищников, обоснования и организации особо охраняемых природных территорий. За многие годы совместных полевых исследований коллеги неизменно убеждались в его надежности, ответственности, умении многое делать своими руками, способности создать доброжелательный климат в коллективе, сплотить и направить его на выполнение поставленных задач.

Активная, целенаправленная работа принесла Петру Ивановичу признание и заслуженный авторитет. Широкую известность получили первые монографии «Куньи Северо-Запада СССР» (1976) и «Крупные хищники

Северо-Запада СССР» (1979) в соавторстве с И. Л. Тумановым и О. С. Русаковым, коллективные монографии по волку, медведю и рыси, Красные книги Карелии и Восточной Фенноскандии, в которых разделы, подготовленные П. И. Даниловым, вызывали и вызывают неизменный интерес у специалистов как обилием фактического материала, так и его анализом. В активе юбиляра более двухсот статей по биологии и экологии охотничьих зверей, международные и российские проекты, в которых он выступал активным участником и организатором, и, наконец, защита докторской диссертации в 1994 г. по крупным хищным млекопитающим северо-запада России. Все это делалось тщательно, высокопрофессионально и с неизменным азартом, который с годами не только не прошел, а стал проявляться еще ярче.

Петр Иванович стал инициатором и главным организатором проведения регулярных международных симпозиумов «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (1994, 1998, 2002, 2006, 2010, 2014 гг.), которые собирают десятки исследователей и практиков охотничьего хозяйства России, ближнего зарубежья, Скандинавских стран. Это тем более примечательно, что все активнее в них участвует научная молодежь, становлению которой Петр Иванович уделяет внимание на протяжении всех лет своей научной и педагогической деятельности. С 1991 по 2015 г. в качестве профессора Петрозаводского государственного университета П. И. Данилов читал лекционные курсы для студентов эколого-биологического факультета, постоянно руководит подготовкой дипломных и выпускных работ студентов ПетрГУ, неоднократно приглашался для чтения лекций в университеты Финляндии, Норвегии, Швеции, США. Он ведет подготовку аспирантов, под его руководством защищено две докторских и девять кандидатских диссертаций.

П. И. Данилов организовал и возглавил первые совместные российско-финляндские и российско-норвежские проекты по изучению диких животных и продолжает руководить совместными международными исследованиями, постоянно поддерживает творческие контакты с зоологами многих стран мира, неоднократно избирался в Советы международных ассоциаций по изучению ценных и редких видов.

Последние годы подарили юбиляру радость новых свершений. Обобщены обширные оригинальные материалы в монографии «Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана» (2005, дополненной и переизданной в 2017 г.), получившей высокую оценку авторитетных специалистов. В монографии

«Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России» (2009) представлен глубокий анализ появления этих животных в экосистемах Европейского Севера, история интродукции и ход акклиматизации. В соавторстве с коллегами вышли монографии «Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем» (2006), «Речные бобры Европейского Севера России» (2007), «Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России» (2010), «Restoring the European Beaver. 50 Years of Experience» (2011).

Друзья и коллеги Петра Ивановича Данилова рады видеть юбиляра полным сил, свежих идей и с неугасающей жадой творчества. Коллектив лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН с удовольствием поздравляет Петра Ивановича с юбилеем, желает крепкого здоровья, новых свершений и творческого долголетия.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ П. И. ДАНИЛОВА

Монографии

1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1979. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 164 с. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

Новоселы карельских лесов. Петрозаводск: Карелия. 88 с.

1985. Размножение; Северо-Запад европейской части СССР (региональный очерк) // Волк. М.: Наука. С. 378–389; 479–483. (Совместно с И. Г. Гурским, А. Н. Кудактиным, О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

1993. Северо-Запад европейской территории России (региональный очерк) // Медведи. М.: Наука. С. 21–36. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

2003. Рысь Евразии: эколого-географическая характеристика по регионам. Северо-Запад России // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: Наука. С. 31–52. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым, В. В. Белкиным, О. А. Макаровой.)

2005. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука. 340 с.

2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с. (Совместно с Ю. П. Курхиным, Э. В. Ивантером.)

2007. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука. 200 с. (Совместно с В. Я. Каньшиевым, Ф. В. Федоровым.)

Млекопитающие (очерки) // Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск. С. 167–168; 171–172; 173–181.

2009. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 305 с.

2010. Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 310 с. (Совместно с коллективом авторов.)

2011. Restoring the European Beaver. 50 Years of Experience. (Chapter 3, 5, 6, 14). Pensoft Publishers. 280 p. (Совместно с V. Kanshiev, F. Fyodorov.)

2017. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. 2-е изд. перераб. и доп. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 340 с.

Статьи

1965. Некоторые данные по размножению росомахи // Зоол. журн. Т. 44, вып. 11. С. 1737–1739.

1967. Влияние бобра на лесную растительность // Лесное хозяйство. № 5. С. 76–78.

Некоторые данные по биологии и морфологии рыси // Зоол. журн. Т. 46, вып. 4. С. 631–632.

1972. Аклиматизация и некоторые черты экологии канадского бобра в Карелии // Экология. № 5. С. 102–104.

Репродуктивные циклы самцов некоторых куных // Зоол. журн. Т. 51, вып. 6. С. 871–879. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1974. К вопросу о роли оценки кормности угодий при относительных учетах охотничье-промысловых животных // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 174–179. (Совместно с О. С. Русаковым.)

1975. Состояние резервата канадских бобров в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. 21. С. 105–113.

Репродуктивные циклы самок некоторых куных (сообщение первое) // Бюлл. МОИП. Отдел биол. Т. 80, вып. 1. С. 137–148. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

Репродуктивные циклы самок некоторых куных (сообщение второе) // Бюлл. МОИП. Отдел биол. Т. 80, вып. 5. С. 35–47. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1978. Методические указания по учету бурого медведя. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 8 с.

Материалы по численности тетеревиных птиц в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 54–67. (Совместно с В. Б. Зиминым, Э. В. Ивантером, В. Г. Анненковым.)

1979. Итоги акклиматизации ондатры в Карелии // Проблемы ондатроводства: мат-лы науч.-произв. конф. Киров. С. 235–237. (Совместно с Э. В. Ивантером.)

Бурый медведь в Карелии // Охота и охотничье хоз-во. № 3. С. 20–21. (Совместно с А. А. Николаевским.)

1981. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных

позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 120–135.

1983. Ресурсы охотничьей фауны Карелии, их динамика и использование // Биологические ресурсы Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 94–110.

The Brown bear (*Ursus arctor* L.) as a predator in European taiga // Acta Zool. Fennica. No 174. Helsinki. P. 159–160.

1985. Методические рекомендации по организации и проведению учета бурого медведя. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 14 с. (Совместно с В. В. Белкиным, А. А. Николаевским.)

1986. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: Наука. С. 87–104.

1988. Демография бурого медведя в СССР // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 138–154.

1989. История и современное состояние исследований лесного северного оленя в Карельской АССР // Лесной северный олень Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 5–11.

Почему в Карелии мало лосей? // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 12–14.

1991. Берлоги бурого медведя в СССР // Медведи СССР. Состояние популяций. Ржев: Ржевская тип. С. 56–70.

Пространственная организация и территориальные взаимоотношения бурого медведя // Медведи в СССР. Новосибирск: Наука. С. 54–61.

1995. Млекопитающие (видовые очерки): еж, садовая соня, белка-летяга, ласка, европейская норка, выдра, росомаха, европейский бобр, лесной северный олень, косуля, ладожская нерпа // Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия. С. 135–138; 140–150.

1998. Rangifer tarandus fennicus // Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki. P. 200–203. (Совместно с К. Heikura, О. Makarova.)

2000. Effects of Moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland and Russian Karelia // Alces. Vol. 36. P. 133–145. (Совместно с P. Angelstam, P.-E. Wikberg, W. E. Faber, K. Nygren.)

Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia. Wildlife Biology. Vol. 6(3). P. 179–88. (Совместно с H. Linden, A. N. Gromtsev, P. Helle, E. V. Ivanter, Yu. Kurhinen.)

2001. Изменения фауны и динамика ареалов наземных позвоночных животных на Европейском Севере России // Биогеография Карелии. Петрозаводск. С. 82–88. (Совместно с В. Б. Зиминым, Э. В. Ивантером.)

2003. Brown bear population structure in core and periphery: analysis of hunting statistics from Russian Karelia and Finland // Ursus. № 14(1). USA. P. 17–20. (Совместно с I. Kojola, H.-M. Laitala, V. Belkin, A. Yakimov.)

2008. Европейский лесной северный олень – его прошлое, настоящее и будущее // Вестник охотоведения. Т. 5, № 3. С. 205–219.

Европейский (*Castor fiber*) и канадский (*Castor canadensis*) бобры на Северо-Западе России

// Зоол. журн. Т. 87, № 3. С. 348–360. (Совместно с В. Я. Каньшиевым, Ф. В. Федоровым.)

2009. Patterns of black grouse, *Tetrao tetrix* distribution in northwestern Russia at the turn of the millennium // *Folia Zool.* No. 58(2). P. 168–172. (Совместно с Yu. Kurhinen, A. Gromtsev, P. Helle, H. Lindèn.)

Материалы ревизии статуса видов млекопитающих, внесенных в Красную книгу Республики Карелия // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 1, вып. 8. С. 62–68. (Совместно с В. В. Белкиным.)

Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // *Conservation Genetics.* 10:4, P. 815–826. (Совместно с J. Aspi, E. Roininen, J. Kiiskilä, M. Ruokonen, I. Kojola, L. Bljudnik, S. Heikkinen, E. Pulliainen.)

2010. Аклиматизация и естественное расселение охотничьих зверей на Европейском Севере России // Вестник охотоведения. Т. 7, № 2. С. 332–339.

2012. Расселение и некоторые особенности экологии кабана за северным пределом его исторического ареала в европейской части России // Экология. № 1. С. 48–54. (Совместно с Д. В. Панченко.)

2013. К истории лося на Европейском Севере России (от неолита до наших дней) // Вестник охотоведения. Т. 10, № 2. С. 123–136. (Совместно с Д. В. Панченко.)

Белохвостый олень. Стоит ли акклиматизировать его в России? // Русский охотничий журнал (Основной инстинкт). № 1–2.

2014. Admixture and gene flow from Russia in the recovering Northern European brown bear (*Ursus arctos*) // *Plos one.* Vol. 9, no. 5. P. 1–10. (Совместно с A. Kopatz, H. G. Eiken, J. Aspi, I. Kojola, C. Tobiasen, K. F. Tirronen, S. B. Hagen.)

Анализ территориального распределения охотничьих животных с использованием картограмм, построенных по материалам ЗМУ, но на разной картографической основе // Вестник охотоведения. Т. 11, № 1. С. 37–46. (Совместно с Л. В. Блюдником, Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом.)

К вопросу о статусе северного оленя Прибеломорья // Вестник охотоведения. Т. 11, № 2. С. 171–176. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, Л. В. Блюдником.)

2015. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. № 3. С. 212–219. (Совместно с Ф. В. Федоровым.)

2016. О биотехнии и применении ее методов на Европейском Севере России // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. С. 3–20.

The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // *Russian Journal of Theriology.* Vol. 15, no. 1. P. 43–48. (Совместно с F. V. Fyodorov.)

2017. The European roe deer (*Capreolus capreolus* L.) at the northern boundary of its range in Eastern Fennoscandia // *Russian Journal of Ecology.* Vol. 48, iss. 5. P. 459–465. (Совместно с D. V. Panchenko, K. F. Tirronen.)

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 ее 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 высылаются 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 высылаются 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» (Труды КарНЦ 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: 185000, 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 (статья 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 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 возможно 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 точкой с 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 указа-

* 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.

нием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок 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 изменятся. 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. Описание русскоязычных работ указываются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать его библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатной программы транслитерации на сайте <http://translit.ru/>, вариант BSI.

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. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Key words: *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.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 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 транслитерированном списке литературы:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

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, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

В транслитерированном списке литературы:

Viktorov G. A. Mezvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 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, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. 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.

В транслитерированном списке литературы:

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.)* [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

В транслитерированном списке литературы:

Sheftel' B. I. *Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri* [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. *Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu* [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

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.

В транслитерированном списке литературы:

Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

Es'kov D. N., Seregin A. G. *Optiko-elektronnyi apparat* [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков 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.

В транслитерированном списке литературы:

Grebenshchikov Ya. P. *K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki*, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 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: 25.12.2015).

Демография. Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

В транслитерированном списке литературы:

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 [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Demografiya. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

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.

В транслитерированном списке литературы:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

TABLE OF CONTENTS

S. Yu. Popov, V. E. Fedosov. COENOTIC DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL PREFERENCES OF SPHAGNA IN NOTHERN TAIGA, EUROPEAN RUSSIA (PINEZHISKY STRICT NATURE RESERVE, ARKHANGELSK REGION)	3
K. N. Ivicheva, D. A. Philippov. AQUATIC MACROINVERTEBRATES OF RAISED BOGS IN THE CENTRAL PART OF THE VOLOGDA REGION, RUSSIA	30
N. M. Zelentskiy, T. A. Zelentskaya, D. A. Dmitrieva. THE EFFECT OF CHANGES IN THE THERMAL REGIME OF THE RYBINSKOYE RESERVOIR OVER 50 YEARS ON THE ABUNDANCE AND GROWTH OF FISH	46
S. S. Ogurtsov, O. A. Makarova, N. V. Polikarpova, A. Kopatz, H. G. Eiken, S. B. Hagen. THE RESULTS OF THE STUDY OF THE BROWN BEAR POPULATION IN THE RUSSIAN PART OF THE PASVIK-INARI TRILATERAL PARK ACCORDING TO DNA ANALYSIS AND DATA FROM CAMERA TRAPS	58
L. A. Savel'ev, A. V. Kikeeva. THE REACTION OF ECTOMYCORRHIZA <i>PINUS SYLVESTRIS</i> ON AERIAL TECHNOGENIC POLLUTION OF SOIL LEAD IN AN URBAN ENVIRONMENT	73
RESEARCH METHODS	
A. L. Rabinovich, R. U. Vysotskaya, A. P. Lyubartsev, N. Quirke, V. A. Lobaskin. ASSESSING THE STATE OF AN ORGANISM AND TOXICITY OF SUBSTANCES USING BIOCHEMICAL INDICATORS . . .	84
V. L. Mironov. ON THE POTENTIAL OF THE METHOD OF GEOTROPIC CURVATURES FOR THE STUDY OF GROWTH IN PEAT MOSSES	98
DATES AND ANNIVERSARIES	
Pyotr I. Danilov (on the 80 th anniversary)	105
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	109

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 9, 2017

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН*

Выходит 12 раз в год

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-65995 от 06.06.2016 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 18.09.2017. Дата выхода 30.09.2017. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 13,4. Усл. печ. л. 13,5.
Тираж 150 экз. Заказ 454. Цена свободная

Учредители: Карельский научный центр РАН; Институт биологии КарНЦ РАН;
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН; Институт геологии КарНЦ РАН; Институт леса КарНЦ РАН;
Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН

Издатель: Карельский научный центр РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50