Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 5, 2018

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2018

Научный журнал
Труды Карельского научного центра Российской академии наук
№ 5, 2018
Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Scientific Journal
Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
№ 5, 2018
ECOLOGICAL STUDIES Series

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.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; 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. ХОЛЬТА, 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, Dr. (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.; 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.); 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

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2018
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2018
© Институт леса КарНЦ РАН, 2018

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 3–14
DOI: 10.17076/eco641

УДК 582.29:631.42:504.5:550.4 (470.21)

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ РАЗЛИЧИЯ В АККУМУЛЯЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ТАЛЛОМАМИ ЛИШАЙНИКА *CLADONIA RANGIFERINA* L. НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК»

В. В. Елсаков[1], А. Б. Новаковский[1], Н. В. Поликарпова[2]

[1] Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, Россия
[2] Государственный природный заповедник «Пасвик», Раякоски Мурманской обл., Россия

Выполнен сравнительный анализ содержания тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn, Ni, Co, Mn, Fe, Hg) и As в талломах кладонии оленьей *Cladonia rangiferina* L. в границах государственного природного заповедника «Пасвик» и его окрестностях (Мурманская область). Показано, что среди факторов, влияющих на аккумуляцию элементов, наиболее значимым является удаленность от производственных объектов цветной металлургии (промышленных площадок АО «Кольская ГМК» ПАО «Норникель»). Зависимость хорошо аппроксимирует выявленная экспоненциальная функция. Рассмотренные элементы разделены на две группы: 1) присутствующие в выбросах комбината и имеющие выраженный пространственный градиент на территории заповедника и в окрестностях (Cr, Fe, Co, Cu, Ni, Cd, Pb, As); 2) не имеющие явных закономерностей в распределении и зависящие от «фоновых» значений (Zn, Mn и Hg). Концентрации элементов-загрязнителей первой группы в талломах лишайника уменьшаются с интенсивностью 2–5 % на каждый километр удаления от источника эмиссии. Содержание большинства элементов значимо ($p < 0,05$) связано. Исключением является Mn, содержание которого ингибируется ростом концентраций других металлов, прежде всего Pb, Fe, Co. Для территории заповедника и его окрестностей образцы из наиболее удаленных от источников эмиссии участков с минимальными показателями содержания Ni, Cu, Co и Cd превышали «фоновые» величины, полученные для тундровых сообществ смежных регионов (Канинская тундра). В сравнении с сосудистыми растениями территориально сопряженных участков лишайники аккумулируют более высокие концентрации основных загрязнителей: Ni, Cu, Co и Fe. Для территории заповедника построены изоплеты распределения потенциальных концентраций элементов в талломах. На примере территории заповедника «Пасвик» показано, что компоненты природных сред в пределах границ отдельных особо охраняемых природных территорий в настоящее время не могут считаться геохимическими эталонами экосистем по содержанию некоторых поллютантов в связи с близостью расположения к промышленным объектам, а также наличием региональных переносов.

Ключевые слова: элементы-загрязнители; кустистые напочвенные лишайники; пространственное моделирование; Мурманская область.

V. V. Elsakov, A. B. Novakovskiy, N. V. Polikarpova. SPATIAL DIFFERENCES IN THE ACCUMULATION OF ELEMENTS BY THE LICHEN *CLADONIA RANGIFERINA* L. IN THE PASVIK NATURE RESERVE

A comparative analysis of the content of heavy metals (Cu, Pb, Cd, Zn, Ni, Co, Mn, Fe, Hg) and As in thalli of *Cladonia rangiferina* L. was carried out for the Pasvik Strict

Nature Reserve and its surroundings (the Murmansk Region). The most significant factor influencing the accumulation of elements is the distance to non-ferrous metal industry facilities (industrial sites of the Kola Mining and Metallurgic Company (Kola MMC) of the Norilsk Nickel Holding). The exponential function proved to be well fit for this dependence. The elements fall into two groups: 1) elements present in the plant's emissions and having a pronounced spatial gradient in the nature reserve and its surroundings (Cr, Fe, Co, Cu, Ni, Cd, Pb, As), and 2) elements which have no clear patterns in the distribution and depend on the "background" values (Zn, Mn and Hg). The concentrations of group 1 pollutants in the lichen decreased at a rate of 2–5 % for each kilometer of distance from the source of emissions. The content of most of the elements significantly ($p < 0.05$) correlated with each other. The exception was Mn, whose content was inhibited by an increase in the concentrations of other metals (primarily Pb, Fe, Co). Even samples with the lowest Ni, Cu, Co and Cd content from the sites furthest away from the source in the Pasvik Reserve and its surroundings had the elements concentrations higher than the environmental 'background' for adjacent tundra communities (Kanin tundra, Nenets Autonomous District). Lichens of the Pasvik Reserve accumulate higher concentrations of the main pollutants (Ni, Cu, Co and Fe) than vascular plants in the same territory. Graphic isopleths of the distribution of potential contaminant concentrations in lichen thalli were plotted for the territory of the reserve. The Pasvik Nature Reserve was used as the example to demonstrate that, at present, ecosystem components within protected areas cannot be regarded as geochemical standards for the regional environment due the regional atmospheric transfers from nearby industrial facilities.

K e y w o r d s: chemical pollutants; fruticose epigeous lichens; spatial modeling; Murmansk Region.

Введение

Лишайники являются эдификаторами многих растительных сообществ северных фитоценозов. Общеизвестна [Подкорытов, 1967; Загороднева и др., 1988; Хренов, 1993; Grodzinska et al., 1993; Бязров, 2002 и др.] высокая чувствительность данной группы организмов к различным формам антропогенного воздействия и сорбирующая способность талломов в отношении ряда химических элементов, в том числе тяжелых металлов (ТМ). Отсутствие у талломов специализированных органов поглощения элементов из почвы, их пассивная аккумуляция из атмосферных выпадений и продолжительный период жизни позволяют привлекать лишайники в качестве организмов-индикаторов содержания минеральных элементов – поллютантов. Талломы аборигенных видов лишайников могут быть использованы для выявления градиентов распространения элементов от источников эмиссии воздушным путем на региональном уровне и в анализе дальних, в т. ч. трансграничных, переносов.

Различия, связанные с механизмом накопления талломами элементов: улавливание твердых частиц, концентрирующихся на поверхности и в межклеточных пространствах, экстрацеллюлярное связывание с обменными центрами на клеточных стенках симбионтов (преимущественно Pb, Cd), интрацеллюлярное (Zn) поглощение [Михайлова, Шарунова, 2008], позволяют установить возможные источники эмиссии. Отмечено, что разные лишайники неодинаково накапливают ТМ, распределение элементов в талломах может быть неравномерным [Бязров, Пельгунова, 2016].

Играя роль основы рациона для северного оленя в зимний период, лишайники служат источником поступления загрязнителей в трофические цепи. С 2014 г. службами Россельхознадзора по Мурманской области отмечены регулярные превышения уровня загрязнения оленьих субпродуктов: Cd в 4–5 раз, Hg в 2–3 раза, реже фиксируется рост содержания Pb [Елсаков, Макаркин, 2016]. Сходные тренды отмечены и на сельхозпредприятиях всего Европейского Севера России [О высокой…]. Наиболее вероятная причина накопления токсичных элементов связана с промышленными выбросами, следствием которых является загрязнение кормовой базы животных. В экосистемах бореальных и арктических широт содержание ТМ в талломах определяется как «фоновыми» значениями, уровень которых складывается из естественной концентрации элементов в биогеоценозе, так и их увеличением за счет поступления загрязняющих веществ от промышленных источников. Вблизи источников атмосферных выпадений состав лишайников определен поставкой химических элементов из атмосферы [Шевченко и др., 2006]. В результате особенностей регионального и межрегионального воздушного перено-

са загрязнителей отмечено превышение ПДК для целого ряда ТМ не только в непосредственной близости от промышленных предприятий, но и в границах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) [Ларионова, 2004]. Данное обстоятельство существенно затрудняет разработку региональных фоновых и санитарных показателей и районирование антропогенной нагрузки на компоненты малонарушенных экосистем.

Cladonia rangiferina L. – доминирующий в напочвенном покрове фитоценозов Крайнего Севера лишайник, обладающий широкой эвритопностью, формирующий основные запасы кормов для оленеводства на зимних пастбищах [Андреев и др., 1935; Дедов, 2006]. На территории заповедника «Пасвик» дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) не обитает, оленеводство как вид хозяйственной деятельности законодательно запрещено, однако из сопредельных районов Норвегии на российскую сторону долины реки Паз домашние северные олени регулярно заходят.

Цель настоящей работы состояла в выявлении закономерностей пространственного распределения концентраций ТМ и As в талломах *C. rangiferina* в градиенте удаления от источника эмиссии на территории заповедника «Пасвик» и в его окрестностях (близ пос. Раякоски и Янискоски). После выполнения комплекса полевых работ и химико-аналитических исследований лишайников выявлены диапазоны варьирования содержания элементов в талломах и установлены корреляции между величинами концентраций аккумулированных ТМ и As; рассчитаны потенциально возможные пределы их накопления талломами для территории заповедника; разработаны пространственные модели распределения показателей содержания ТМ для анализа региональных и межрегиональных маршрутов переноса поллютантов.

Материалы и методы

Сбор образцов лишайников выполнен в лесных, болотных (грядово-мочажинные комплексы) и горно-тундровых фитоценозах на территории государственного природного заповедника «Пасвик» и в его окрестностях на крайнем северо-западе Мурманской области на границе с Норвегией (создан в 1992 г., площадь 14,7 тыс. га). Согласно геоботаническому районированию европейской части России (1989) территория заповедника входит в состав Лотто-Туломского округа полосы северотаежных лесов Кольско-Карельской подпровинции североевропейской таежной провинции Евразиатской таежной области.

Сбор образцов проводили в пределах участков: окр. Глухой плотины и басс. р. Меникайоки (12–15 августа 2014 г.), окр. г. Калкупя (15–18 августа 2014 г.) и окр. пос. Раякоски и Янискоски (сборы О. А. Макаровой, июнь 2015 г.) (рис. 1). Талломы лишайника *Cladonia rangiferina,* иногда с незначительной примесью *Cladonia arbuscula*, часто образующие плохоразделимые смешанные подушки, собраны из 19 разных фитоценозов (16 лесных, 2 горно-тундровых и 1 болотный). Отбор проб растительного материала, их подготовку для количественного химического анализа проводили с участков площадью 20×20 см, в соответствии с нормативными документами [Методические…, 1992; ГОСТ…, 2002]. При выполнении пробоподготовки разделяли состав лишайниковых синузий, оставляя для анализа однородный образец. Для выполнения химико-аналитических исследований использовали верхушечные части таллома, нижние, визуально отмершие участки отделяли от живых и в дальнейшем не использовали. По количеству ответвлений подециев от основной оси возраст талломов в среднем оценен в 10–15 лет.

Образцы талломов доводили до воздушно-сухого состояния и размалывали. Пробоподготовку образцов (0,5 г сухого веса) выполняли без озоления в системе микроволнового вскрытия «Минотавр-2» («Люмэкс») при давлении 8 атм. и температуре более 100 °С (методика ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98) с добавлением 10 мл HNO_3 (конц.) и H_2O_2 (1 мл). Анализ элементов (Cu, Pb, Cd, Zn, Ni, Co, Mn, Fe, As) выполняли методом атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (АЭС ИСП, ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98 (ФР.1.31.2006.02149), ртути – методом атомно-абсорбционной спектрометрии на основе эффекта Зеемана (М 04-46-2007 (ФР.1.31.2007.03904)) в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

По результатам аналитических исследований разработана пространственная модель переноса и распределения ТМ в напочвенном лишайниковом покрове с учетом отдельных факторов, среди которых в качестве основных выбраны:

– удаленность от источников эмиссии (промплощадка «Никель» АО «Кольская ГМК» ПАО «Норникель»);
– принадлежность модельного участка к разным фитоценозам. В ходе выполнения полевых работ для территории заповедника подготовлена карта распределения домини-

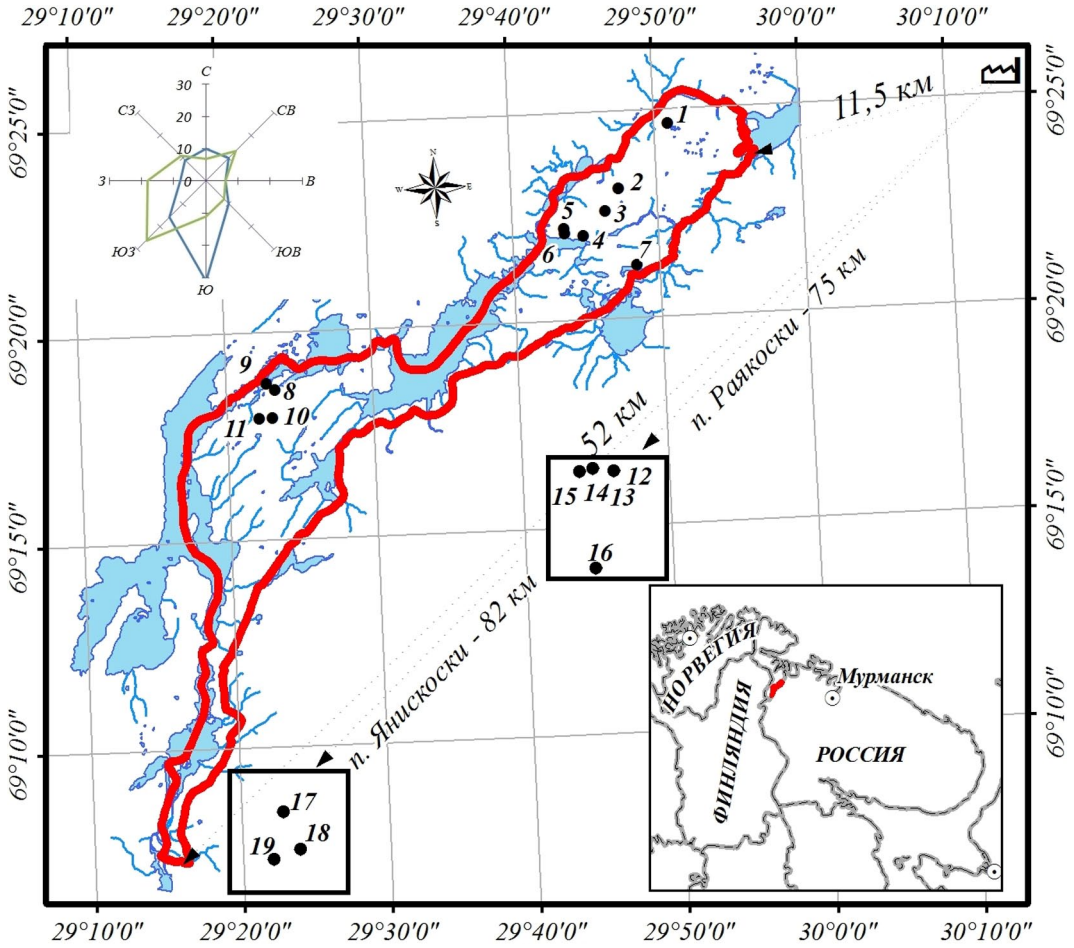


Рис. 1. Местоположение участков отбора образцов в границах заповедника «Пасвик» (участки: окр. Глухой плотины и басс. р. Мениккайоки (1–7), окр. г. Калкупя (8–11), окр. пос. Раякоски (12–16) и Янискоски (17–19)). Отмечена удаленность от комбината АО «Кольская ГМК» ПАО «Норникель» в пгт. Никель. Показана годовая роза ветров (%) для участков Никель (синий) и пос. Янискоски (зеленый)

Fig. 1. Location of the sampling sites within the Pasvik Reserve (sites: near the Glukhaya Plotina and the Menikkajoki River basin (1–7), near the Kalkupya Mountain (8–11), near the Rajakoski (12–16) and Janiskoski (17–19) villages). The distance from the Kola MMC plant in Nikel is marked. The annual rose of winds (%) is shown for the sites of Nikel (blue) and Janiskoski (green)

рующих классов растительности [Елсаков, Поликарпова, 2015];

– положение участков сбора в рельефе (экспозиция склонов и углы наклона, высота над уровнем моря) по цифровой модели рельефа SRTM. Перепад высот участков составляет от 30 до 323 м н. у. м., экспозиции склонов достаточно равномерно охватывают все направления.

Ближайшая точка отбора проб расположена в 15,3 км, наиболее удаленная – в 80 км от источника эмиссии. Выбор промплощадки «Никель» АО «Кольская ГМК» в качестве источника эмиссии элементов обусловлен опубликованными ранее исследованиями [Щербенко и др., 2008; Ежов, 2011; Кузьменкова и др., 2015; Сухарева, 2016], показавшими, что растительный покров в 15-километровой зоне влияния источника техногенного загрязнения – предприятия цветной металлургии в пгт. Никель – испытывает дополнительный приток минеральных веществ, в том числе ТМ, в количествах, значительно превышающих санитарные показатели. Отмечено поступление основных элементов-загрязнителей (Ni, Cu) и сопутствующих (Cd, Pb), обладающих высокой токсичностью [Щербенко и др., 2008]. Не следует исключать роль глобального трансграничного переноса воздушных масс, дополнительно привносящих минеральные элементы, в т. ч. ТМ. Непосредственно примыкающие к промплощадке АО «Кольская ГМК» участки характеризуются выпадением напочвенных лишайников из фитоценозов. Так, на спутниковых изображени-

ях высокого разрешения Landsat наблюдается формирование участков протяженностью до 7,5 км от источника эмиссии с устойчивым снижением проективного покрытия напочвенных лишайников [Елсаков, Поликарпова, 2015].

Математическую модель распределения содержания ТМ в талломах лишайников строили на основе нелинейного регрессионного анализа. Выбор формы регрессионного уравнения определяли на основе стандартных статистических критериев согласия модели (F – критерий Фишера, R^2 – доля объясненной дисперсии). Расчет коэффициентов корреляции, оценка статистических параметров и построение модели проводились в пакете IBM SPSS Statistic 19.

Результаты и обсуждение

Среди выделяемых в научной печати основных компонентов атмосферных выбросов комбината АО «Кольская ГМК» отмечены SO_2, Ni, Cu. Несмотря на модернизацию производства и снижение выбросов SO_2 в 2,5 раза (с 1990 по 2011 г.), здесь по-прежнему сохраняются высокие объемы эмиссии ТМ (примерно 150–200 т/год для Cu и 300–350 т/год для Ni) [Сухарева, 2016]. По данным метеостанций «Никель» и «Янискоски», в долине реки Паз, включая территорию заповедника «Пасвик», в течение года преобладают ветры южного и юго-западного направлений (рис. 1).

Зольность лишайников ниже, чем растений, и в большинстве случаев не превышает 1 % [Табаленкова и др., 2016]. Значения содержания элементов в талломах лишайников на участках сбора образцов на территории заповедника и к юго-западу от него представлены в таблице 1. По усредненному содержанию исследованные элементы представлены в виде ряда (по убыванию концентрации): Fe → Ni → Mn → Cu → Zn → Co → Cr → Pb → As → Cd → Hg. Для территории заповедника и его окрестностей образцы из наиболее удаленных от источников эмиссии участков с минимальными показателями содержания Ni, Cu, Co и Cd превышали «фоновые» концентрации элементов, полученные для тундровых сообществ смежных регионов (Канинская тундра, Ненецкий автономный округ) [Наземное..., 2014].

Диапазоны варьирования концентраций элементов у лишайников из разных участков (величина, характеризуемая коэффициентом вариации показателя Cv, %), различны, что использовано для выделения нескольких групп загрязнителей: 1) элементы (Hg, Zn и Cr), содержание которых варьирует в меньшей степени (Cv ниже 30 %), их содержание определяется преимущественно природными факторами, равномерно действующими на всей территории заповедника, и приближено к «фоновым» показателям; 2) элементы (Cd, Pb и Mn) со средними значениями коэффициента вариации (Cv от 30 до 60 %), на диапазон варьирования показателя влияют сборы из отдельных участков с высоким содержанием элементов; 3) элементы (Fe, Co, Ni, Cu и As), существенно варьирующие по концентрациям (Cv выше 60 %), их содержание существенно возрастает при приближении к источникам эмиссии.

Анализ установленных корреляций между концентрациями элементов (табл. 2) показал, что наиболее высокие значимые связи ($r > 0,9$; $p < 0,001$) прослеживаются в отношении элементов Ni, Cu, Co и As. Выявленная зависимость обусловлена тесной связью с расстоянием от источника загрязнения. Установлена отрицательная связь между содержанием Mn и других ТМ (прежде всего Pb, Fe и Co). Ингибирование аккумуляции Mn под влиянием роста концентраций катионов других ТМ отмечено и в отношении сосудистых растений [Ежов, 2011].

Выполнение статистического анализа связей выделенных групп факторов и концентраций элементов показало, что причиной, влияющей на аккумуляцию ТМ в талломах лишайников, является расстояние до АО «Кольская ГМК» (рис. 2). Остальные факторы оказались незначимыми (табл. 3) и не могут быть включены в результирующую модель. Приуроченность лишайников к различным фитоценозам территории (лесным, горно-тундровым, болотным) не оказывала влияния на накопление элементов, что подтверждает основной источник их поступления из атмосферных выпадений (рис. 2).

Наилучшая аппроксимация достигается при использовании экспоненциальной функции вида:

$$y = e^{a + bx}, \quad (1),$$

где a, b – коэффициенты модели, e^a – начальная концентрация элемента в точке с минимальным удалением от источника загрязнения, b – скорость убывания концентрации с расстоянием, x – расстояние до источника загрязнения, y – результирующая концентрация.

Полученные модели подтверждены данными других исследований по содержанию элементов в различных растениях и лишайниках [Ежов, 2011], выполненных в градиентах удаленности

Таблица 1. Средние показатели содержания тяжелых металлов и As в талломах *Cladonia rangiferina*

Table 1. Average values of heavy metal contents and As in the Cladonia rangiferina thalli

	Fe, мг/кг mg/kg	Ni, мг/кг mg/kg	Cu, мг/кг mg/kg	Mn, мг/кг mg/kg	Zn, мг/кг mg/kg	Co, мг/кг mg/kg	Cr, мг/кг mg/kg	Pb, мг/кг mg/kg	As, мг/кг mg/kg	Cd, мг/кг mg/kg	Hg, мкг/кг mcg/kg
заповедник «Пасвик» Pasvik Reserve											
мин min	74	9,0	5,1	10,0	9,3	0,3	1,5	0,5	0,1	0,1	14,0
макс max	930	160,0	109,0	120,0	19,0	6,4	2,9	3,3	1,7	0,3	46,0
среднее average	417	65,2	44,4	55,2	14,6	2,3	2,3	1,5	0,7	0,2	27,0
ст. откл. standard deviation	279	55,1	39,3	32,4	3,3	2,1	0,5	0,7	0,6	0,1	8,0
Cv (%)	66,9	84,5	88,5	58,7	22,6	91,3	21,7	46,7	85,7	50,0	29,6
n, проб n, samples	19	19	19	19	19	19	11	19	19	19	15
п-ов Канин, фон (n=5)* Kanin Peninsula, intact territory											
мин min	87,0	1,1	1,37	24,0	9,5	<0,1	-	0,79	0,1	<0,08	<18

Примечание. *Для сравнения приведены показатели минимального содержания элементов в талломах *Cladonia rangiferina* из тундровых фитоценозов п-ова Канин [Наземное…, 2014]. Прочерк – нет данных.

Note. *The minimum content of elements in the *Cladonia rangiferina* thalli from the tundra phytocoenoses of the Kanin Peninsula are given for comparison [Nazemnoe…, 2014]. «-» – data are not available.

Таблица 2. Корреляции между содержанием тяжелых металлов и As в талломах *Cladonia rangiferina* заповедника «Пасвик»

Table 2. Correlations between the heavy metal contents and As in the *Cladonia rangiferina* thalli in the Pasvik Reserve

	Pb	Cd	Zn	Ni	Co	Mn	Fe	As	Hg	Cr
Cu	**0,83*** **	**0,84*** **	0,59**	**0,99*** **	**0,98*** **	–0,41	**0,78*** **	**0,94*** **	0,31	**0,90** **
Pb		0,64**	0,13	**0,85*** **	**0,87*** **	– 0,57*	**0,78*** **	**0,76*** **	0,00	0,58
Cd			0,47*	**0,85*** **	**0,83*** **	–0,41	0,65**	**0,84*** **	0,05	0,70
Zn				0,56*	0,51*	0,23	0,41	0,59**	0,66**	**0,79***
Ni					**0,99*** **	– 0,46*	**0,84*** **	**0,95*** **	0,30	**0,96*** **
Co						– 0,49*	**0,82*** **	**0,93*** **	0,31	**0,99*** **
Mn							– 0,50*	–0,45	0,11	0,05
Fe								0,74***	0,18	**0,99*** **
As									0,30	**0,89** **
Hg										**0,95** **

Примечание. *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001.

Note. *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001.

Таблица 3. Описание моделей содержания загрязнителей в талломах *Cladonia rangiferina* в зависимости от рельефа и расстояния до источника загрязнения

Table 3. Description of the model of pollutants content in the *Cladonia rangiferina* thalli depending on the relief and the distance to the pollution source

	Fe	Ni	Cu	Mn	Zn	Co	Cr	Pb	As	Cd	Hg
свободный член (коэф. *a* в (1)) constant	6,86*	5,53*	5,29*	3,11*	2,64*	2,27*	1,39	1,14*	1,00*	– 1,34*	2,95*
высота н. у. м. altitude	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
угол наклона slope	–0,04	–0,01	0,00	0,06	0,01	–0,01	0,08	–0,01	–0,03	–0,01	0,06
экспозиция exposition	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
расстояние (коэф. *b* в (1)) distance	– 0,02*	– 0,04*	– 0,05*	0,02	0,00	– 0,04*	–0,03	– 0,02*	– 0,04*	– 0,01*	0,00
R^2	0,65	0,94	0,95	0,29	0,41	0,95	0,88	0,72	0,92	0,59	0,36
F	6,51	59,64	74,24	1,41	2,10	70,23	3,69	8,97	41,31	4,96	1,41
p	0,004	0,000	0,000	0,280	0,143	0,000	0,224	0,001	0,000	0,011	0,301

Примечание. *Коэффициент регрессии является значимым на уровне p < 0,01. R^2 – общая доля дисперсии, объясненная моделью; *F* – значение критерия Фишера; *p* – уровень значимости модели в целом.

Note. *The regression coefficient is significant at p < 0,01. R^2 – the total proportion of variance explained by the model; *F* – *F*-test; *p* – significance level of the model.

от комбината (рис. 2). Для исследованных указанным автором образцов лишайника отмечено снижение содержания Ni с 88,3 мг/кг (удаленность 12 км от участков эмиссии) до 21,7 мг/кг (85 км), Cu с 95,9 до 11,1 мг/кг соответственно. Незначительное снижение величин концентраций при приближении к источнику эмиссии, в сравнении с нашими результатами, вероятно, связано с отличающимся видовым составом лишайниковых синузий. Сосудистые растения (черника *Vaccinium myrtillus* и береза пушистая *Betula pubescens*) демонстрировали значения Co, Cu, Ni и Fe существенно ниже, чем в талломах лишайников.

По выявленной пространственной приуроченности концентраций все рассмотренные элементы разделены на две группы:

– имеющие пространственную зависимость распределения на градиенте удаленности от комбината;
– проявляющие отсутствие статистически значимых закономерностей в пространственном распределении показателя.

Максимальное содержание элементов первой группы (Cr, Fe, Co, Cu, Ni, Cd, Pb, As) достигается в северной части заповедника «Пасвик», к югу их содержание заметно снижается. В среднем концентрации поллютантов в тал-

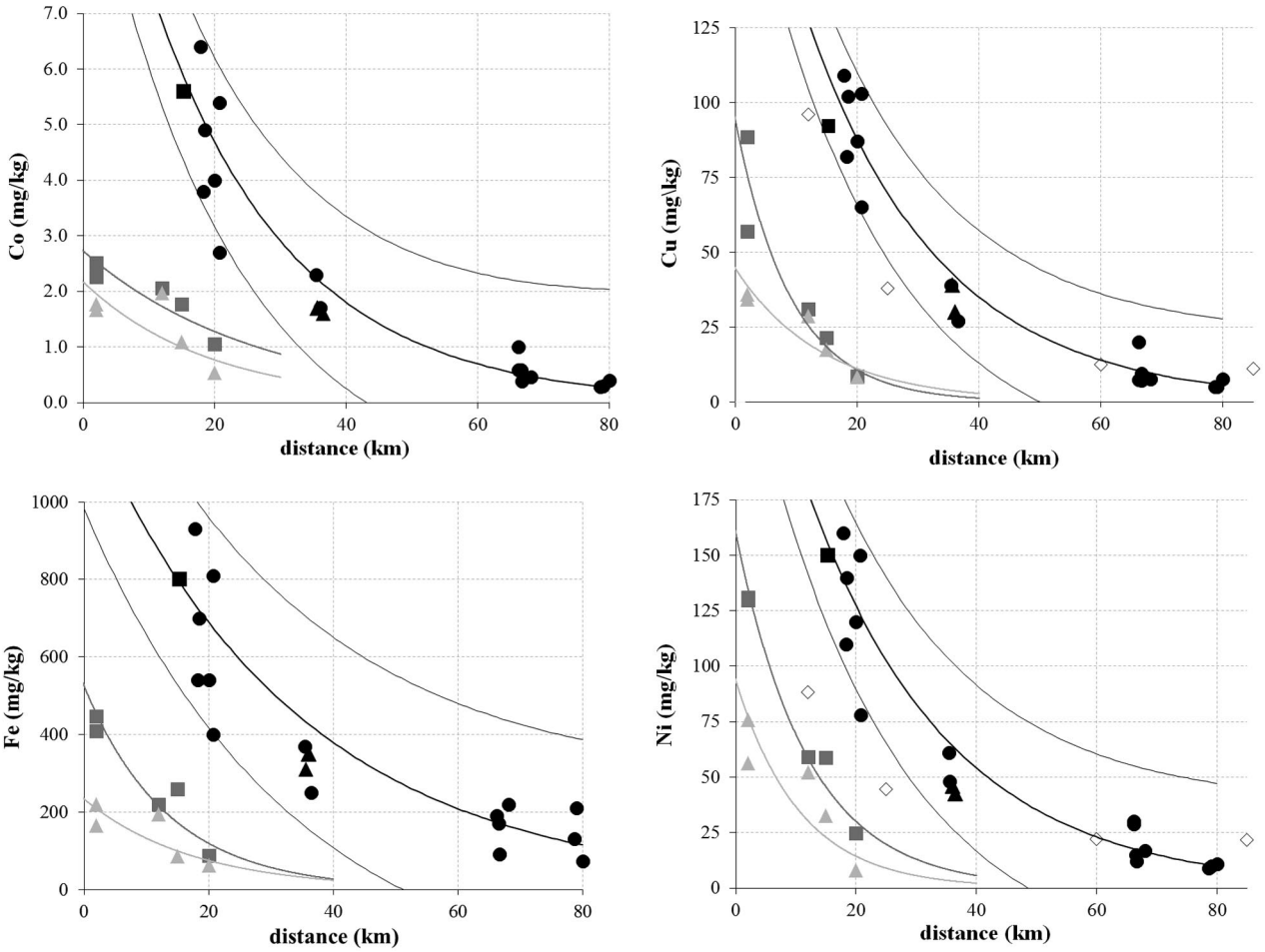


Рис. 2. Зависимость концентрации некоторых элементов-загрязнителей в талломах *Cladonia rangiferina* от расстояния до промплощадки в Никеле АО «Кольская ГМК» ПАО «Норникель». Представлены значения концентраций, центральная линия – аппроксимирующая экспонента, верхняя и нижняя линии – интервал прогнозирования (p = 0,95). Для сравнения представлены значения концентраций, полученные сотрудниками заповедника для листьев березы пушистой (■) и черники (▲). Отмечены значения для талломов напочвенных кустистых лишайников (◊) [по: Ежов, 2011]. Классы различных фитоценозов: лесные (●), горно-тундровые (▲), болотные (■)

Fig. 2. Dependence of the some pollutants concentration in the *Cladonia rangiferina* thalli on the distance from the Kola MMC plant in Nikel. The concentration values are presented, the central line is the approximating exponent, the upper and lower lines are the prediction interval (p = 0.95). For comparison, the concentration values for birch leaves (■) and blueberry (▲) are presented. The values for thalli of ground bushy lichens (◊) are given after [Ezhov, 2011]. Classes of different vegetation types are marked: forest (●), mountain-tundra (▲), mire (■)

ломах лишайника уменьшаются с интенсивностью 2–5 % значений показателя на каждый километр (рис. 3).

Элементы второй группы (Zn, Mn, Hg) не показали значимого изменения концентрации при продвижении с севера на юг, не зависят от удаленности от источника загрязнения (незначимые регрессионные коэффициенты, низкие значения детерминации модели R^2). Содержание ТМ находится в концентрациях, близких к природным фоновым значениям, а их присутствие в аэротехногенных выбросах на промплощадке АО «Кольская ГМК» в Никеле минимально.

На основании полученных зависимостей для территории заповедника «Пасвик» построено растровое изображение с размером ячейки 30×30 м, для каждой ячейки рассчитано значение возможного содержания элементов (потенциальная аккумуляция элементов, ПАЭ) с последующим построением изоплет теоретического содержания ТМ в талломах лишайников (рис. 3).

Заключение

Выявлены особенности пространственного распределения элементов-загрязнителей

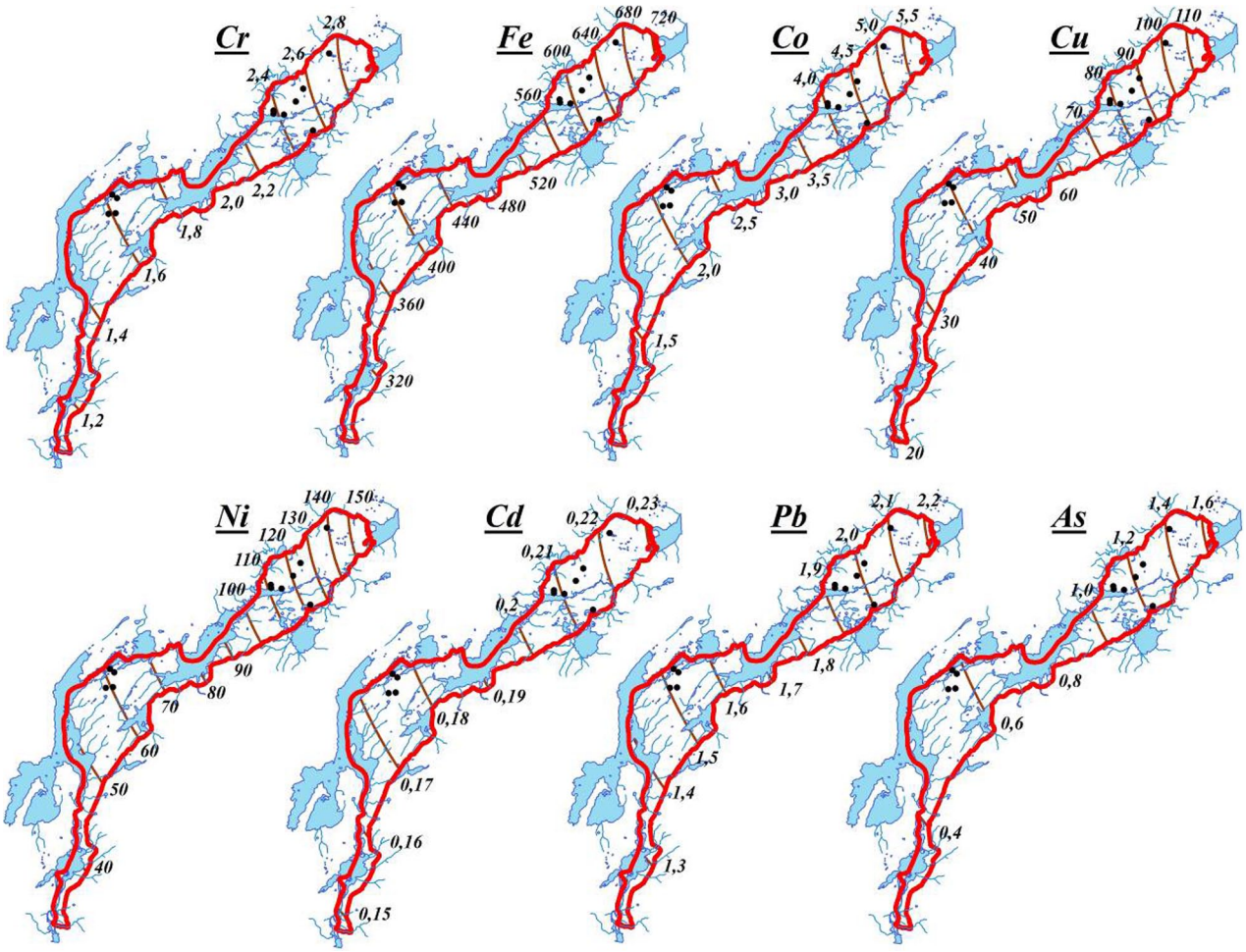


Рис. 3. Изоплеты аккумуляции элементов-загрязнителей в талломах *Cladonia rangiferina* в заповеднике «Пасвик» (мг/кг)

Fig. 3. Isopleths of accumulation of pollutant elements in the *Cladonia rangiferina* thalli in the Pasvik Reserve (mg/kg)

в талломах напочвенного лишайника *Cladonia rangiferina* на крайнем северо-западе Мурманской области в заповеднике «Пасвик» и прилегающих южных участках (окр. пос. Раякоски и Янискоски). По изменениям концентрации элементов в пространстве и установленным коэффициентам вариации между ними ТМ могут быть объединены в группы: 1) зависящие от удаленности от источника промышленных выбросов (Cr, Fe, Co, Cu, Ni, Cd, Pb, As) и 2) не зависящие от таковой (Zn, Mn, Hg). Для территории заповедника «Пасвик» важным предиктором содержания ТМ в талломах напочвенных лишайников является их поступление от АО «Кольская ГМК». Содержание ряда элементов превышает фоновые значения на всем протяжении территории заповедника: в сравнении с европейским северо-востоком России они превышают показатели для Ni (9 раз), Cu (5 раз), Co (2–3 раза) [Елсаков, Макаркин, 2016]. Построенная модель позволяет выполнить анализ потенциального содержания элементов в талломах лишайника *Cladonia rangiferina* в любом фитоценозе и на прилегающих к заповеднику территориях.

На примере заповедника «Пасвик» показано, что компоненты природных сред особо охраняемых природных территорий в настоящее время не могут считаться геохимическими эталонами экосистем по содержанию поллютантов в связи с близостью расположения к промышленным объектам и наличием дальних (глобальных) и региональных переносов. Начатые исследования актуально продолжить в направлении кросс-анализа содержания поллютантов в различных компонентах экосистем: почвах, грибах, лишайниках и растениях разных жизненных форм.

Авторы благодарят сотрудников Государственного природного заповедника «Пасвик» за помощь, оказанную при проведении поле-

вых работ, выполнение отбора образцов; сотрудников экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН за выполнение анализа химического состава талломов.

Работа выполнена в рамках Комплексной программы фундаментальных научных исследований УрО РАН 2018–2020 гг. Подпрограмма Арктика. Проект № 18-9-4-5.

Литература

Андреев В. Н. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры // Труды Полярной комиссии. М.; Л.: АН СССР, 1935. Вып. 22. 97 с.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.

Бязров Л. Г., Пельгунова Л. А. Состав и соотношение химических элементов на разных по высоте поверхностях подециев ягельного лишайника *Cladonia rangiferina* // Принципы экологии. 2016. № 2. С. 27–42. doi: 10.15393/j1.art.2016.4983

ГОСТ Р 51419-99 (ИСО 6498-98) «Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Подготовка испытуемых проб». М.: Госстандарт России, 2002. 8 с.

Дедов А. А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2006. 160 с.

Ежов А. Ю. Тяжелые металлы в растительном покрове северо-запада Кольского полуострова // Преподаватель XXI век. 2011. № 1. С. 221–226.

Елсаков В. В., Макаркин В. П. Контаминанты в продуктах оленеводства хозяйств Республики Коми: анализ источников поступления // Решение актуальных проблем продовольственной безопасности Крайнего Севера: Сб. статей, посв. 90-летию создания Мурм. гос. сельскохозяйственной опытной станции. Мурманск: МАГУ, 2016. С. 58–62.

Елсаков В. В., Поликарпова Н. В. Спутниковые методы в анализе изменений запаса лишайников в фитоценозах заповедника «Пасвик» // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2015. Т. 12, № 3. С. 87–97.

Загороднева И. М., Михайлов Н. Г., Полежаев А. Н., Картузова Л. Т. Микроэлементный состав кормовых лишайников лесотундровой зоны Магаданской области // Кормовая база и продуктивность северных оленей. Новосибирск: СО РАН, 1988. С. 78–80.

Кузьменкова Н. В., Кошелева Н. Е., Асадулин Э. Э. Тяжелые металлы в почвах и лишайниках тундровой и лесотундровой зон (северо-запад Кольского полуострова) // Почвоведение. 2015. № 2. С. 244–256. doi: 10.7868/S0032180X14100062

Ларионова Е. А. Тяжелые металлы в горно-таежных ландшафтах: на примере заповедников «Басеги» и «Вишерский»: дис. … канд. геогр. наук. Пермь, 2004. 158 с.

Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства. М.: ЦИНАО, 1992. 63 с.

Михайлова И. Н., Шарунова И. П. Динамика аккумуляции тяжелых металлов в талломах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* // Экология. 2008. № 5. С. 366–372.

Наземное геоботаническое обследование земельных участков, арендуемых СПК община «Канин», для целей северного оленеводства. Отчет по теме договора № 37-2014 / Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. 2014. 82 с.

О высокой концентрации диоксинов, полихлорированных бифенилов, кадмия и ртути в печени северных оленей с Кольского полуострова [Электронный ресурс]. URL: http://www.fsvps.ru/fsvps/news/ld/150574.html [дата обращения: 20.04.2017].

Подкорытов Ф. М. Микроэлементный состав основных видов лишайников Потаповского опытно-производственного хозяйства Таймырского национального округа // Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ: БИЕН СО РАН, 1967. С. 202–205.

Сухарева Т. А. Элементный состав талломов лишайника *Cladonia stellaris* в условиях атмосферного загрязнения // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 4. С. 70–82. doi: 10.17076/eco259

Табаленкова Г. Н., Далькэ И. В., Головко Т. К. Элементный состав биомассы некоторых видов лишайников бореальной зоны на европейском северо-востоке // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18, № 2. С. 221–225.

Хренов В. Я. Геохимическая экология растений северной тайги // Проблемы географии Западной Сибири. Тюмень: ТГУ, 1993. С. 137–143.

Шевченко В. П., Гордеев В. В., Демина Л. Л. Элементный состав лишайников как индикатор эоловых потоков // Геохимия биосферы: Докл. межд. науч. конф. М.; Смоленск, 2006. С. 387–389.

Щербенко Т. А., Копцик Г. Н., Гроненберг Б.-Я., Лукина Н. В., Ливанцова С. Ю. Поглощение элементов питания и тяжелых металлов сосной в условиях атмосферного загрязнения // Вестн. Моск. ун-та. Почвоведение. 2008. Сер. 17, № 2. С. 9–16.

Grodzinska K., Godzik B., Szarek G. Heavy metals and sulphur in lichens from Southern Spitsbergen // Fragm. Florist. Geobot. 1993. Suppl. 2/2. P. 699–708.

Поступила в редакцию 17.05.2017

References

Andreev V. N. Rastitel'nost' i prirodnye raiony vostochnoi chasti Bol'shezemel'skoi tundry [Vegetation and natural areas of the eastern part of the Bolshezemelskaya tundra]. *Trudy Polyarnoi komissii* [Proceed. Polar Comm.]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1935. Iss. 22. 97 p.

Byazrov L. G. Lishainiki v ekologicheskom monitoringe [Lichens in ecological monitoring]. Moscow: Nauchnyi mir, 2002. 336 p.

Byazrov L. G., Pel'gunova L. A. Sostav i sootnoshenie khimicheskikh elementov na raznykh po vysote poverkhnostyakh podetsiev yagel'nogo lishainika *Cla-*

donia rangiferina [Reindeer lichen *Cladonia rangiferina*: composition and proportion of chemical elements in the podetium surfaces of different height]. *Printsipy ekol.* [Principles of Ecol.]. 2016. No. 2. P. 27–42. doi: 10.15393/j1.art.2016.4983

Dedov A. A. Rastitel'nost' Malozemel'skoi i Timanskoi tundr [Vegetation of the Malozemelskaya and Timanskaya tundras]. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2006. 160 p.

Ezhov A. Yu. Tyazhelye metally v rastitel'nom pokrove severo-zapada Kol'skogo poluostrova [Heavy metals in the vegetation cover in the north-west of the Kola Peninsula]. *Prepodavatel' XXI vek* [Academics of the 21st Cent.]. 2011. No. 1. P. 221–226.

Elsakov V. V., Makarkin V. P. Kontaminanty v produktakh olenevodstva khozyaistv Respubliki Komi: analiz istochnikov postupleniya. Reshenie aktual'nykh problem prodovol'stvennoi bezopasnosti Krainego Severa [Contaminants in deer farming products of the Komi Republic: analysis of sources. Solutions of topical problems of food security of Russian High North]. *Sbornik statei, posvyashchennyi 90-letiyu sozdaniya Murmanskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi opytnoi stantsii* [Coll. Papers Dedicated to the 90th Anniv. of the Murmansk St. Agr. Exp. Station]. Murmansk, 2016. P. 58–62.

Elsakov V. V., Polikarpova N. V. Sputnikovye metody v analize izmenenii zapasa lishainikov v fitotsenozakh zapovednika Pasvik [Satellite methods for analyzing the changes in lichens stock in the phytocenoses of the Pasvik Nature Reserve]. *Sovr. probl. distantsionnogo zond. Zemli iz kosmosa* [Topical Problems of Remote Sensing of the Earth from Space]. 2015. Vol. 12, no. 3. P. 87–97.

GOST R 51419-99 (ISO 6498-98). Korma, kombikorma, kombikormovoe syr'e. Podgotovka ispytuemykh prob [Feeds, mixed feeds and raw material. Preparation of test samples]. Moscow: Gosstandart Rossii, 2002. 8 p.

Khrenov V. Ya. Geokhimicheskaya ekologiya rastenii severnoi taigi [Geochemical ecology of plants in northern taiga]. *Problemy geografii Zapadnoi Sibiri* [Iss. of Geography of Western Siberia]. Tyumen': TGU, 1993. P. 137–143.

Kuz'menkova N. V., Kosheleva N. E., Asadulin E. E. Tyazhelye metally v pochvakh i lishainikakh tundrovoi i lesotundrovoi zon severo-zapada Kol'skogo poluostrova [Heavy metals in soils and lichens in the tundra and forest-tundra zones (North-West of the Kola Peninsula)]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 2015. No. 2. P. 244–256. doi: 10.7868/S0032180X14100062

Larionova E. A. Tyazhelye metally v gorno-taezhnykh landshaftakh: na primere zapovednikov "Basegi" i "Visherskii" [Heavy metals of mountain-taiga landscapes: the cases of the Basegi and Vishersky Nature Reserves]: DSc (Cand. of Geogr.) thesis. Perm', 2004. 158 p.

Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tyazhelykh metallov v pochvakh sel'khozugodii i produktsii rastenievodstva [Guidelines for determining heavy metals in soils of agricultural lands and products of crop farming]. Moscow: TsINAO, 1992. 63 p.

Mikhailova I. N., Sharunova I. P. Dinamika akkumulyatsii tyazhelykh metallov v tallomakh epifitnogo lishainika *Hypogymnia physodes* [Dynamics of heavy metals accumulation in thalli of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes*]. *Ekologiya* [Ecology]. 2008. No. 5. P. 366–372.

Nazemnoe geobotanicheskoe obsledovanie zemel'nykh uchastkov, arenduemykh SPK obshchina "Kanin", dlya tselei severnogo olenevodstva. Otchet po teme dogovora № 37-2014. In-t biologii Komi NTs UrO RAN [Ground-based geobotanical study of the areas leased by the Kanin APC for reindeer farming: a report on the project in accordance with the contract № 37-2014. IB Komi SC UB RAS]. 2014. 82 p.

O vysokoi kontsentratsii dioksinov, polikhlorirovannykh bifenilov, kadmiya i rtuti v pecheni severnykh olenei s Kol'skogo poluostrova [On high concentration of dioxin, polychlorinated biphenyl, cadmium, and mercury in livers of the reindeers from the Kola Peninsula]. URL: http://www.fsvps.ru/fsvps/news/ld/150574.html [accessed: 20.04.2017].

Podkorytov F. M. Mikroelementnyi sostav osnovnykh vidov lishainikov Potapovskogo opytno-proizvodstvennogo khozyaistva Taimyrskogo natsional'nogo okruga [Microelement composition of main species of lichens in the Potapovskoe experimental production farm of Taimyr national district]. *Mikroelementy v biosfere i ikh primenenie v sel'skom khozyaistve i meditsine Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Microelements in Biosphere and their Use in Agriculture and Medicine of Siberia and the Far East]. Ulan-Ude: BIEN SO RAN, 1967. P. 202–205.

Sukhareva T. A. Elementnyi sostav tallomov lishainika *Cladonia stellaris* v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya [Elemental composition of thalli of the lichen *Cladonia stellaris* under air pollution]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 4. P. 70–82. doi: 10.17076/eco259

Tabalenkova G. N., Dal'ke I. V., Golovko T. K. Elementnyi sostav biomassy nekotorykh vidov lishainikov boreal'noi zony na evropeiskom severo-vostoke [Elemental composition of the biomass of some lichen species in the boreal zone of the European North-East]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceed. Samara Sci. Center RAS]. 2016. Vol. 18, no. 2. P. 221–225.

Shevchenko V. P., Gordeev V. V., Demina L. L. Elementnyi sostav lishainikov kak indikator eolovykh potokov [Elemental composition of lichens as an indicator of eolian flows]. *Geokhimiya biosfery*: Dokl. Mezhd. nauchn. konf. [Geochem. of Biosphere: Reports Int. Sci. Conf.]. Moscow; Smolensk, 2006. P. 387–389.

Shcherbenko T. A., Koptsik G. N., Gronenberg B.-Ya., Lukina N. V., Livantsova S. Yu. Pogloshchenie elementov pitaniya i tyazhelykh metallov sosnoi v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya [Uptake of nutrients and heavy metals by pine trees under atmospheric pollution]. *Vestn. Mosk. un-ta. Pochvovedenie* [Moscow Univ. Soil Sci. Bull]. 2008. Ser. 17, no. 2. P. 9–16.

Zagorodneva I. M., Mikhailov N. G., Polezhaev A. N., Kartuzova L. T. Mikroelementnyi sostav kormovykh lishainikov lesotundrovoi zony Magadanskoi oblasti [Microelement composition of forage lichens of the forest-tundra zone of the Magadan Region]. *Kormovaya baza i produktivnost' severnykh olenei* [Forage Reserve and Productivity of Reindeers]. Novosibirsk: SO RAN, 1988. P. 78–80.

Grodzinska K., Godzik B., Szarek G. Heavy metals and sulphur in lichens from Southern Spitsbergen. *Fragm. Florist. Geobot.* 1993. Suppl. 2/2. P. 699–708.

Received May 17, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Елсаков Владимир Валериевич
заведующий лаб. компьютерных технологий
и моделирования, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика
Коми, Россия, 167982
эл. почта: elsakov@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 216752

Новаковский Александр Борисович
научный сотрудник лаборатории компьютерных технологий
и моделирования, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика
Коми, Россия, 167982
эл. почта: novakovsky@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 440322

Поликарпова Наталья Владимировна
зам. 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

CONTRIBUTORS:

Elsakov, Vladimir
Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: elsakov@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 216752

Novakovskiy, Alexander
Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: novakovsky@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 440322

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 15–25
Опубликовано в онлайн-версии в январе 2018 г.
DOI: 10.17076/eco635

*УДК 630*181.9*

ОБЪЕМЫ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСНОГО ОТПАДА В КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская область, Россия

Обсуждены проблемы изучения балансовых показателей накопления и разложения биомассы в лесных сообществах. Наиболее сбалансированными по биомассе компонентов фитоценоза признаются леса климаксовых фаз динамики. Определены содержания понятий «текущий древесный отпад» и «валеж». Приводятся средние значения состояния деревьев и древостоев для еловых лесов таежной зоны, запасы, объемы и фитомасса древостоев и древесного отпада коренных еловых девственных лесов. Констатируется, что в девственных лесах, не затронутых антропогенным воздействием, объемы текущего древесного отпада и валежа значительно различаются даже в близких по динамике развития биогеоценозах. Эти различия являются следствием влияния не эндогенных, а, скорее всего, экзогенных факторов. Показатели соотношений объемов валежа и древостоев, а также объемов фитомассы древесного отпада и фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем 34 ± 9 %. Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада, и в том числе валежа, по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов девственных лесов. Приводится пример структур валежа, распределенного по стадиям разложения на четырех пробных площадях, относящихся к лесам разных подзон тайги. Рассчитаны величины депонированных древостоем фитоценоза и выделяемых при разложении древесного отпада C, CO_2, H_2O и Q (энергии) в изучаемых биогеоценозах.

К л ю ч е в ы е с л о в а: баланс биомассы; древесный отпад; разложение фитомассы; продукты ксилолиза.

V. G. Storozhenko. VOLUME, STRUCTURE AND DECOMPOSITION DYNAMICS OF WOODY DEBRIS IN PRIMARY SPRUCE FORESTS OF THE TAIGA ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

The author elaborates on the subject of the biomass accumulation and decomposition balance in forest communities. Forests at the climax phases are considered to be the most balanced in terms of the biomass of their components. The notions of “current woody debris” and “fallen deadwood” are defined, and the average indices of tree and stand condition in boreal spruce forests, as well as data on the stock, volumes and phytomass of the tree stands and woody debris in pristine spruce forests are specified. The article states that in pristine forests not affected by human impact the volumes of current woody debris and fallen deadwood vary significantly even among biogeocoenoses with similar development dynamics. These differences are caused not by endogenous but most likely by

exogenous factors. There is minor variation in the ratios of fallen deadwood volume to the tree stand volume, and woody debris phytomass volume to tree stand phytomass volume, which are 33.5 ± 8.9 % on average. Presumably, those particular values for woody debris as related to the growing stock could serve as a tentative estimator of the contribution of these consorts to the overall biomass balance of pristine forest biogeocenoses. The author gives an example of grouping fallen deadwood into decomposition stages carried out in four sample plots representing forests of different taiga subzones. The amounts of C, CO_2, H_2O and Q (energy) deposited by the tree stand and released in the process of debris decomposition in the biogeocenoses under study were estimated.

K e y w o r d s: biomass balance; woody debris; phytomass decomposition; products of xylolysis.

Введение

Одной из основных парадигм современного устойчивого функционирования биосферы является сохранение коренных лесных сообществ, максимально отвечающих структурным и функциональным задачам эволюционного развития лесов. С нарастанием антропогенного воздействия на лесные экосистемы исследования в этом направлении все более актуализируются. На наш взгляд, наиболее перспективными в этой области можно признать исследования, направленные на изучение параметров коренных лесов, определение количественных показателей структур фитоценозов, и в частности древесной их части, как накопителей биомассы, показателей деструктивного процесса, включающего факторы ослабления, отмирания деревьев фитоценоза и разложения отмершей массы стволовой части (валежа). При этом коренные разновозрастные леса должны рассматриваться как базовые, эталонные для определения перечисленных показателей. Это непременное условие определяется классическим, принятым в лесоведении и лесоводстве положением, по которому такие леса в наибольшей степени обладают качеством устойчивости [Морозов, 1970; Казимиров, 1971; Сукачев, 1972; Дыренков, 1984 и др.]. Высшим проявлением этого качества обладают леса климаксовых фаз динамики [Clements, 1936; Selleck, 1960]. Мы разделяем и развиваем эти положения [Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2002, 2007 и др.]. В нашем понимании устойчивое лесное сообщество – это сообщество, в котором потоки вещества и энергии сбалансированы в консортивных цепях, объединяющих все его ценотические структуры, как автотрофов, так и гетеротрофов. Именно баланс консортов и консортивных цепей определяет устойчивое состояние лесной системы. Понятно, что в природных условиях идеального баланса лесное сообщество не достигает или достигает его на очень незначительный период времени в силу постоянного воздействия различных дестабилизирующих, по большей части эндогенных, абиотических факторов. Однако в определенные периоды сукцессий разные ценотические структуры или консорты, составляющие эти ценозы, могут отвечать параметрам, близким к параметрам климаксовых, сбалансированных систем. Имея определенный набор коренных лесных сообществ на разных этапах сукцессионного развития, но близких в конечных стадиях по структурным параметрам к климаксовым лесам, можно рассчитывать с определенной долей достоверности балансовые величины основных консортов устойчивых лесных сообществ. К основным консортам лесного биогеоценоза мы относим древесный полог, накапливающий большие объемы общей его биомассы, и деструктивную его составляющую, включающую текущий древесный отпад и валеж. Здесь нелишне упомянуть, что и другие консорты могут иметь значительную долю в общем объеме биомассы лесного биогеоценоза. При этом надо исходить из того, что в непрерывном процессе накопления и деструкции биомассы в выработанных лесах показатели биомассы древесного полога и деструктивного комплекса лесного биогеоценоза должны составлять всегда определенную часть, соизмеримую друг с другом в каждых конкретных условиях произрастания биогеоценозов. Если объемные показатели древостоев традиционно довольно хорошо изучены и определяемы по таблицам, то показатели процессов деструкции – величины, характеризующие ослабление древостоев, древесный отпад, динамику его разложения, изучены далеко не полно.

Во избежание довольно часто возникающих недопониманий в трактовках ряда терминов есть необходимость внести некоторую ясность в смысловое содержание понятий, определяющих процессы накопления и разложения древесного консорта в цепи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе в нашей интерпретации, согласованной с устоявшимися в лесоведении общепринятыми понятиями.

Накопительная часть цепи круговорота вещества и энергии лесного сообщества, в которой синтезируется продуцирующая живая масса лесного биогеоценоза, определяется как его «биомасса», к которой, в частности, относится древостой. Расходная часть того же круговорота, к которой относится отмершая, утратившая фотосинтезирующую активность масса древесного отпада, определяется как «мортмасса». В то же время надо понимать, что древесная мортмасса, то есть текущий древесный отпад (находящиеся в древостое усыхающие и усохшие деревья) и валеж, на начальных этапах своего появления в биогеоценозе сохраняют в полном объеме целлюлозу и лигнин клеток древесины, в которых депонированы входящие в их состав компоненты (CO_2, H_2O и Q), совершенно так же, как в живой биомассе деревьев. По мере деструкции древесины объем таких клеток стремительно уменьшается до полного их разложения в массе стволов древесного отпада. Но если представить, что весь объем мортмассы, зафиксированный в данный начальный период наблюдений, тот, в котором процессы разложения и выделения компонентов еще не начались, и тот, в котором процессы разложения закончились в итоге разложения, составляют сумму всей массы продуктов ксилолиза, то расчет их величин должен производиться по тем же конверсионным коэффициентам, что и при разложении фитомассы. Эта величина будет являться базовой, начальной при расчетах стока продуктов ксилолиза в процессе разложения древесного отпада. В то же время она может быть разъединена по градациям стадий разложения в соответствии с временными периодами процесса разложения. Таким образом, когда мы определяем древесный отпад как мортмассу, то рассматриваем его в составе лесного биогеоценоза как ценотическую структуру, но когда определяем его как биомассу, то имеем в виду его компонентный состав как объекта, содержащего те же элементы древесины, что и живое дерево до и в процессе деструкции до полного их разложения. С некоторым приближением и мортмассу древесного отпада, имеющую неразложившиеся клетки древесины, можно рассматривать как биомассу.

Можно привести и другое объяснение правомерности этого допущения. Известная классическая схема строения лесного биогеоценоза В. Н. Сукачева включает в себя два блока – экотоп и биоценоз. Биоценоз, в свою очередь, составляют фитоценоз, микробоценоз и зооценоз. Мортценоз в этой схеме не выделен в отдельную ценотическую структуру, следовательно, он, по представлениям В. Н. Сукачева, входит в состав фитоценоза, а значит, в его биомассу. В свое время мы предлагали (и до сих пор предлагаем) выделить мортценоз в отдельную структуру биогеоценоза, так как он обладает всеми чертами ценоза, уже не является продуцентом, но не относится и к почве, то есть к экотопу. В отдельную ценотическую структуру выделяется нами и микоценоз [Стороженко, 2002, 2004, 2007].

Деструктивная часть цепи круговорота вещества и энергии лесного биогеоценоза включает в себя процессы ослабления деревьев, отмирания их определенной части, перевода в сухостой и валеж, накапливания определенных объемов сухостоя и валежа, процессы разложения древесного отпада и переход его в категорию верхних слоев почвы.

Задачей наших исследований явилось, во-первых, определение запасов биомассы лесных биогеоценозов, включающей стволы живого древостоя, мортмассы текущего древесного отпада и валежа биогеоценозов, наиболее близких к состоянию климакса, как одной из основных составляющих общей биомассы лесного биогеоценоза. Во-вторых, на примере конкретных биогеоценозов определение величины компонентов древесной мортмассы (C, CO_2, H_2O) при разложении древесного отпада в разные периоды его разложения. В-третьих, изучение возможности рассматривать полученные величины как типичные для функционирования устойчивых лесных сообществ.

Материалы и методы

Базовыми в данном исследовании приняты коренные, девственные лесные сообщества еловых лесов разных динамических характеристик, расположенные в различных подзонах тайги [Курнаев, 1973]. Из 300 пробных площадей, заложенных в лесах таежной зоны, отобрано по четыре пробные площади в каждой подзоне, близкие по динамическим характеристикам к наиболее сбалансированным сообществам, но все же различающиеся по структуре фитоценозов и запасам древесного отпада. Рассматриваемые в статье биогеоценозы климаксовых фаз динамики следует трактовать как наиболее приближенные к этому состоянию климакса в наибольшей степени. Для анализа на северной границе зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги взяты ельники Центрально-Лесного биосферного заповедника, в подзоне южной тайги – девственные ельники заповедника «Кологривский лес», в подзоне средней тайги – ельники резервата «Вепсский

лес» и национального парка «Водлозерский», в подзоне северной тайги – ельники Кандалакшского лесхоза Мурманской обл., а также Архангельской обл. и национального парка «Югыд-Ва» Республики Коми.

На постоянных пробных площадях проведено сплошное бурение стволов деревьев у шейки корня с определением их возраста, картирование расположения деревьев и древесного отпада, как текущего в составе древостоя, так и валежа с разделением последнего по стадиям разложения [Стороженко, 1990, 2007], проведена оценка состояния деревьев по принятой в лесозащите шкале [Правила..., 2013]. Описаны структурные характеристики фитоценозов – возрастная, горизонтальная, возобновительная. На основании полученных сведений определены динамические характеристики биогеоценозов: демутация – фаза нарастания запаса с преобладанием запаса в молодых поколениях; климакс – фаза стабилизации запаса при сравнительно схожих объемах деревьев в возрастных поколениях; фаза дигрессии – преобладание объемов деревьев в первых возрастных поколениях [Дыренков, 1984]. Объемы стволовой части древостоев, древесного отпада и валежа определялись по сумме объемов деревьев, составляющих эти структуры, с использованием объемных таблиц по разрядам высот, подобранных по диаметрам и высотам деревьев для соответствующих регионов и пород [Третьяков и др., 1952]. Перевод объемов деревьев ели в фитомассу осуществлялся по таблицам конверсионных коэффициентов [Замолодчиков и др., 2003] с учетом применения градации конверсионного коэффициента «общая», включающая все фракции деревьев (стволы, ветви, кора, хвоя), и третьей широтной полосы (южная тайга). При переводе запасов в фитомассу авторами использовался коэффициент *k*, при расчетах которого в состав фитомассы включается и фитомасса нижних ярусов фитоценоза. Масса продуктов ксилолиза при разложении древесного отпада высчитывалась по формуле ксилолиза, предложенной В. А. Соловьевым [1992]: $C_{4,15}H_{6,2o}O_{2,75} + 4,32O_2 \rightarrow 4,15CO_2 + 3,60H_2O + 19,89$ кДж/г, или в несколько упрощенном виде: $4C_6H_9O_4 + 25O_2 \rightarrow 24CO_2 + 18H_2O + 11,53$ кД/г·10^3. При этом баланс по массе при разложении абсолютно сухой массы древесины будет равен 100 (древесины) + $138,4(O_2) = 182,6(CO_2) + 55,8(H_2O) + Q$.

Результаты и обсуждение

В литературе сведений о санитарном состоянии девственных лесов, в том числе еловых, практически нет. Сведения о величинах древесного отпада, разделенного на текущий древесный отпад и валеж по стадиям его разложения, крайне малочисленны и фрагментарны. В этой связи обязательным было приведение в известность этих параметров девственных коренных лесов.

Понятием «текущий древесный отпад» (ТДО) в лесозащите и лесной фитопатологии определяется та часть древесного полога биогеоценоза, которая в результате отмирания определенного количества деревьев выходит из состава автотрофного комплекса биогеоценоза, то есть его продуцентов. Основным качественным признаком перехода деревьев из категории продуцентов в категорию древесного отпада служит прекращение в них фотосинтезирующих и метаболистических процессов. В этом качестве древесный отпад в трофических цепях лесного сообщества переходит в сферу деятельности консументов и далее редуцентов, то есть становится субстратной основой гетеротрофного комплекса лесного биогеоценоза. К ТДО мы относим деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя, входящие в состав древостоя. Основанием для отнесения деревьев категории усыхающих к текущему древесному отпаду служит тот факт, что деревья этой категории не могут перейти в более высокие категории и обречены, как правило, в течение 1–2 лет перейти в категорию свежего сухостоя. Характеристики отнесения деревьев к определенной категории состояния представлены в «Правилах санитарной безопасности в лесах» [2013]. В таблице 1 приведены средние значения категорий состояния деревьев в коренных древостоях таежной зоны в % от общего количества деревьев на пробных площадях.

Как видно из данных таблицы, динамика ослабления деревьев в коренных лесных сообществах имеет близкие тенденции с некоторым возрастанием количества деревьев ТДО с продвижением к северу. Детальные данные изучаемых нами показателей представлены на примере ряда пробных площадей (табл. 2).

Если рассматривать полученные величины в контексте наших задач, то приходится констатировать, что в девственных лесах, не затронутых антропогенным воздействием, объемы ТДО и валежа значительно различаются в биогеоценозах, даже близких по динамике развития. Эти различия являются следствием влияния других, скорее всего экзогенных, факторов. И это вполне объясняется тем, что каждый биогеоценоз имеет свою собственную сукцессионную динамику, отличную от общей для более крупных по площади массивов, опреде-

Таблица 1. Средние значения категорий состояния деревьев в коренных ельниках таежной зоны, % от общего количества деревьев

Table 1. Average indices of categories of tree condition in primary spruce forests of the taiga zone, % of the total number of trees

Категории состояния деревьев Categories of tree condition	Граница* ЗСмЛ и ЮТ Border of the ZMF and ST	Южная тайга Southern taiga	Средняя тайга Middle taiga	Северная тайга Northern taiga
1 – здоровые 1 – healthy	59,4 ± 1,6	57,8 ± 2,1	51,8 ± 1,8	51,2 ± 1,8
2 – ослабленные 2 – weakened	25,3 ± 1,8	29,6 ± 2,0	27,0 ± 1,7	25,8 ± 1,6
3 – сильно ослабленные 3 – severely weakened	6,8 ± 0,6	5,8 ± 0,5	11,0 ± 1,0	10,0 ± 1,2
4 – усыхающие 4 – shrinking	**1,9 ± 0,3**	**2,0 ± 0,3**	**4,0 ± 0,5**	**2,0 ± 0,3**
5 – свежий сухостой 5 – new dead wood	**0,4 ± 0,1**	**0,4 ± 0,1**	**1,1 ± 0,4**	**1,0 ± 0,1**
6 – старый сухостой 6 – old dead wood	**6,2 ± 1,0**	**4,4 ± 0,9**	**5,1 ± 0,4**	**10,0 ± 1,2**
Всего текущего отпада Total of current woody debris	**8,5 ± 0,4**	**6,8 ± 0,4**	**10,2 ± 0,4**	**13,0 ± 0,5**

Примечание. *Северная граница ЗСмЛ (зона смешанных лесов) и подзоны ЮТ (южная тайга). Жирным шрифтом отмечены категории деревьев текущего древесного отпада.

Note. *Northern border of the zone of mixed forest (ZMF) and the subzone of the southern taiga (ST). Tree categories of current woody debris are given in bold type.

ляющую интенсивность процессов накопления и деструкции фитомассы, состав и активность гетеротрофных консортов.

Тем не менее величины отношений объемов валежа к объему древостоев и мортмассы древесного отпада к объему фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем 33,5 ± 8,9 % (табл. 2). Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада, и в том числе валежа, по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов девственных еловых лесов. В отдельных случаях, в зависимости от динамического положения лесного сообщества, эта величина может быть значительно больше (п. п. 7 табл. 2) и, вероятно, значительно меньше.

Определившись с запасами фитомассы изучаемых консортов, можно перейти к анализу величин компонентов фитомассы, характерных для девственных лесов. Результаты расчетов средних значений массы C, CO_2, H_2O и Q (энергия), депонированных в древесине древостоев и выделяющихся при разложении древесного отпада для ельников изучаемых регионов, представлены в таблице 3.

Особенность этих расчетов в том, что они проведены с выделением основных консортов лесного сообщества – древостой, входящий в него текущий древесный отпад и валеж без разделения его на стадии разложения. При этом в расчеты включаются и те величины стока продуктов ксилолиза древесины, которые выделились при разложении древесного отпада. Если рассматривать теоретический вариант расчета баланса биомассы, при котором процесс ее накопления полностью согласуется с процессом разложения, что возможно только при достижении лесным сообществом стадии климакса, то биомасса древостоя, в том числе масса текущего древесного отпада, должна быть постоянна во времени. Мортмасса валежа в градациях стадий разложения также должна быть постоянна, а сам процесс разложения должен быть постоянным по скорости и объемам выделяющихся компонентов. В натурных условиях этого не происходит и на любой площади лесного массива даже одних и тех же условий произрастания присутствуют биогеоценозы с разной структурой фитоценозов, разными объемами ТДО и валежа разных стадий разложения. Скорость разложения каждого ствола валежа зависит от его диаметра, лесорастительной зоны, типа леса, породы, положения относительно земли, видов грибов ксилотрофного комплекса, разлагающих древесный отпад. Нами на основе фиксированного времени образования стволов валежа разработана первая шкала датировок периода разложения валежа ели [Стороженко, 1990]. Разные авторы приводят различные данные о потере массы древесины при разложении ее грибами [Стороженко, 1990, 2004; Krankina, Harmon, 1995; Шорохова, Гирфанов, 2004 и др.]. По нашим данным, для ельников южной тайги валежные стволы диаметром

Таблица 2. Запасы, объемы и фитомасса древостоев и древесного отпада коренных еловых девственных лесов (объемы / фитомасса, $м^3 \cdot га^{-1}$ / $т \cdot га^{-1}$)

Table 2. Stock, volumes and phytomass of the tree stands and woody debris in pristine spruce forests (volumes / phytomass, $m^3 \cdot ha^{-1}$ / $t \cdot ha^{-1}$)

№ п. п. No.	Лесоводственная характеристика Silvics description	Древостой запас / фитомасса Tree stand stock / phytomass	ТДО, объем / мортмасса CWD, volume / mortmass	Валеж, объем / мортмасса Fallen deadwood, volume / mortmass	ТДО+ валеж, объем / мортмасса CWD+fallen deadwood, volume / mortmass	% 5 от 3 валеж % 5 of 3 fallen deadwood	% 6 от 3 ТДО+ валеж % 6 of 3 CWD+ fallen deadwood
1	2	3	4	5	6	7	8
Северная граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги (Центрально-Лесной биосферный заповедник) Northern border of the zone of mixed forest and the subzone of the southern taiga (Central Forest Biosphere Nature Reserve)							
1	10Е+Б; кис-чер; 0,7; I; Ор; Дм. С. в. – 86	448,0 / 326,1	3,4 / 2,5	138,0 / 100,4	141,4 / 102,9	30,8	31,5
2	8Е1Ос1Б; кис-нем; 0,7; I; Ар; Кл. С. в. –126	328,4 / 239,1	12,2 / 8,9	153,9 / 112,0	166,1 / 120,9	46,8	50,5
3	9Е1Б+Ос; кис-чер; 0,8; I; Ар; Дг. С. в. – 155	483,8 / 352,2	21,1 / 15,3	136,0 / 99,0	157,1 / 114,3	28,1	32,4
4	8Е1Б1Ос+С; сф-чер-дм; 0,7; III; Ар; Кл. С. в. – 136	243,9 / 166,1	9,1 / 6,2	84,8 / 57,7	93,9 / 63,9	34,7	38,4
Подзона южной тайги (заповедник «Кологривский лес) Subzone of the southern taiga (Kologrivsky Forest Nature Reserve)							
5	8Е1Б1Лп+Пх; кис-щит; 0,8; I; Ар; Кл. С. в. – 126.	461,2 / 335,7	30,7 / 22,3	93,6 / 68,1	124,3 / 90,5	20,3	26,5
6	8Е2Б+Пх; чер-кис-зл; 0,8; I; Ар; Дм. С. в. – 91	289,9 / 211,0	6,0 / 4,3	123,2 / 89,7	129,2 / 94,0	42,5	44,5
7	10Е+Лп, Б; кис-щит; 0,8; I; Ар; Кл-Дг. С. в. – 141	365,3 / 265,9	37,7 / 27,4	204,1 / 148,6	241,8 / 176,0	55,9	66,2
8	10Е +Б; чер-сф; 0,8; III; Ор; Дм. С. в. – 111	162,6 / 110,7	8,5 / 5,8	70,0 / 47,7	78,5 / 53,4	43,1	48,2
Подзона средней тайги (национальный парк «Водлозерский», резерват «Вепсский лес», Вытегорский р-н, урочище «Атлека») Subzone of the middle taiga (Vodlozersky National Park, Vepsky Forest Reserve, Vytegorsky District, Atleka natural landmark)							
9	10Е+Б; чер-сф; 0,8; III; Ар; Дг. С. в. – 168	358,2 / 243,9	9,5 / 6,4	63,3 / 43,1	72,8 / 49,6	17,8	20,3
10	9Е1С+Б; чер-мш-сф; 0,7; III; Ар; Кл. С. в. – 121	308,9 / 210,3	22,2 / 15,1	63,2 / 43,0	85,2 / 58,0	20,4	27,6
11	10Е; май-кис; 0,8; II; Ар; Кл. С. в – 132	361,3 / 246,0	44,2 / 30,1	73,0 / 49,7	117,2 / 79,8	20,2	32,4
12	10Е+С, Б; чер; 0,7; Ш; Ар; Дг; С. в –165	327,3 / 222,9	2,4 / 1,6	130,2 / 88,6	132,6 / 90,3	39,9	40,5
Подзона северной тайги (Мурманская обл., Карелия, Архангельская обл., национальный парк «Югыд-Ва») Subzone of the northern taiga (Murmansk Region, Karelia, Arkhangelsk Region, Yugyd-Va National Park)							
13	8Е1Б1С; чер; 0,6; V; Ар; Кл.-Дг. С. в. – 220	153,2 / 114,9	20,8 / 15,6	55,2 / 41,4	76,0 / 57,0	36,0	49,8
14	10Е+С, Б; мш-чер-мор; 0,6; V; Ар; Кл. С. в. – 148	169,6 / 127,2	3,6 / 2,7	44,1 / 33,1	47,7 / 35,8	26,0	28,1
15	10Е+Б, С; бр-чер.; 0,6; 1V; Ар; Кл. С. в. – 128	138,1 / 103,6	9,4 / 7,1	45,5 / 34,1	54,9 / 41,2	32,5	39,6
16	8Е2Б+Пх, Кд; чер-бр-зм; 0,6; 1V; Ар; Кл. С. в. – 132	189,1 / 141,8	0,6 / 0,4	49,0 / 36,7	49,6 / 37,2	25,9	26,2

Примечание. ТДО – текущий древесный отпад.

Типологические характеристики. Чер – черничный; кис – кисличный; нем – неморальный; зм – зеленомошный; сф – сфагновый; бр – брусничный; мш – мшистый; май – майниковый; щит – щитовниковый; зл – злаковый; дм – долгомошный; мор – морошковый.

Структурные характеристики лесов. Возрастные: Р – разновозрастный; Ор – относительно-разновозрастный; Ар – абсолютно-разновозрастный; Цр – циклично-разновозрастный. Динамические: Дм – демутационный; Дг – дигрессивный; Кл – климаксовый. С. в. – средний возраст древостоя; 0,5–0,8 – полноты древостоев; I–IV – бонитеты древостоев.

Note. CWD – current woody debris.

Typological characteristics. Чер – myrtillus; кис – sorrel; нем – nemoral; зм – feathermoss; сф – sphagnum; бр – red whortleberry; мш – moss; май – bead ruby; щит – buckler fern; зл – gramineous; дм – polytric; мор – cloudberry.

Structural characteristics of forests. Age: Р – uneven-aged; Ор – relatively uneven-aged; Ар – absolutely uneven-aged; Цр – cyclical uneven-aged. Dynamic: Дм – demutational; Дг – degressive; Кл – climax. С. в. – average age of tree stands; 0,5–0,8 – density of tree stands; I–IV – growth class of tree stands.

Таблица 3. Средние значения величин компонентов, депонированных в древостоях ельников и выделяющихся при разложении древесного отпада

Table 3. Average indices of the components deposited by the tree stands of spruce forests and released in the process of debris decomposition

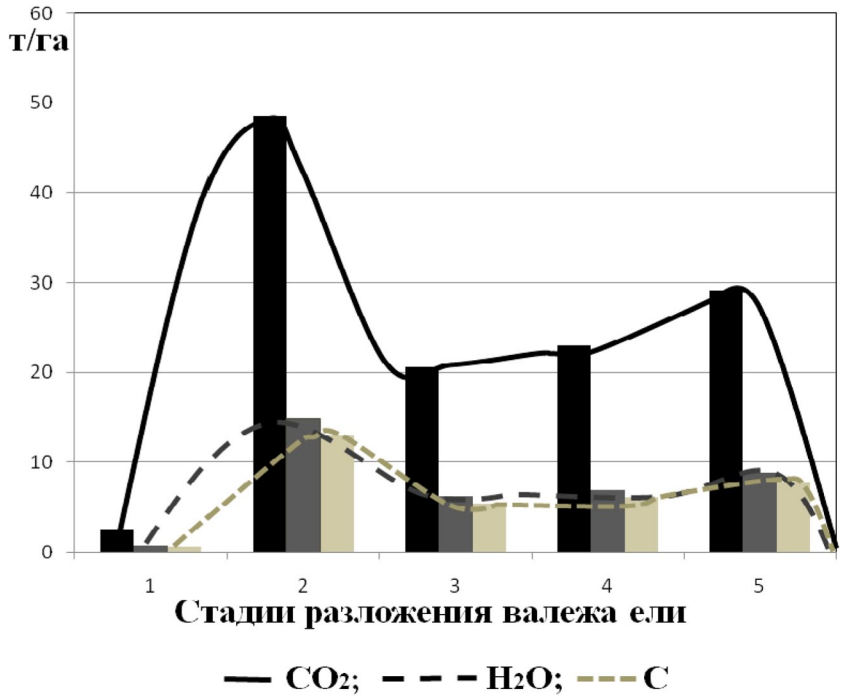
Компоненты ксилолиза Xylolysis components	Граница ЗСмЛ и ЮТ Border of the ZMF and ST	Южная тайга Southern taiga	Средняя тайга Middle taiga	Северная тайга Northern taiga
Древостой + весь древесный отпад Tree stand + all woody debris				
C, т·га$^{-1}$ C, t·ha^{-1}	176,4	157,0	142,0	78,6
CO_2, т·га$^{-1}$ CO_2, t·ha^{-1}	675,9	593,8	498,8	279,8
H_2O, т·га$^{-1}$ H_2O, t·ha^{-1}	198,2	120,5	160,0	88,3
Q, кДж·га$^{-1}$ Q, kJ·ha^{-1}	70,7·10^6	84,5·10^6	112,5·10^6	99,9·10^6
Древесный отпад (текущий древесный отпад + валеж) Woody debris (current woody debris + fallen deadwood)				
C, т·га$^{-1}$ C, t·ha^{-1}	47,0	50,8	34,5	21,3
CO_2, т·га$^{-1}$ CO_2, t·ha^{-1}	185,0	188,9	126,7	78,0
H_2O, т·га$^{-1}$ H_2O, t·ha^{-1}	55,7	57,7	38,7	23,9
Q, кДж·га$^{-1}$ Q, kJ·ha^{-1}	34,7	47,2	37,5	20,0

Таблица 4. Объемы и мортмасса валежа на разных стадиях разложения в еловых биогеоценозах

Table 4. Volumes and mortmass of fallen deadwood at different decomposition stages in the spruce biogeocenoses

№ Пр. пл. No.	Объем валежа, м^3·га$^{-1}$ – мортмасса, т·га$^{-1}$ Volume of fallen deadwood, m^3·ha^{-1} – mortmass, t·ha^{-1}	В том числе по стадиям разложения Including by decomposition stages					Среднее значение стадии Average of the stage
		1 (до 3–5 лет) (up to 3–5 years)	2 (до 15–20) (up to 15–20)	3 (до 25–30) (up to 25–30)	4 (до 35–40) (up to 35–40)	5 (до 45–50) (up to 45–50)	
1	138,0–100,4	0,9–0,6	44,6–32,4	46,5–33,8	28,5–20,7	17,5–12,7	3,2
5	93,6–68,1	2,1–1,4	36,5–26,6	15,6–11,3	17,4–12,6	22,0–16,0	3,2
9	63,3–43,1	6,9–4,7	17,9–12,2	12,4–8,4	8,2–5,6	17,7–12,0	3,2
13	55,2–41,4	1,2–0,9	18,4–13,8	20,5–15,4	7,4–5,5	7,7–5,8	3,0

30 ± 4 см разлагаются до 4-й стадии разложения за 35–40 лет, что соответствует 60–80 % потери веса и в общем согласуется с данными Е. В. Шороховой и М. И. Гирфанова [2004]. По-видимому, все же наиболее близкими к натурным условиям являются данные О. Н. Кранкиной и М. Е. Хармона [Krankina, Harmon, 1995], которые определяют константу экспоненциального разложения ели в 3,4 % в год. При этом надо учитывать, что погодичные объемы разложения и, следовательно, выделения продуктов ксилолиза будут значительно разниться, так как интенсивность разложения валежа во времени имеет вид, скорее всего, близкой к нормальному распределению. На площади лесного биогеоценоза присутствуют, как правило, стволы разного времени образования и различного суммарного объема в градациях стадий разложения. В таблице 4 приведены объемы и мортмасса валежа, разделенного по стадиям разло-



Выделение продуктов ксилолиза в градациях стадий разложения валежа ели

Release of xylolysis products in the scale of decomposition stages of spruce fallen deadwood

жения в биогеоценозах пробных площадей, что позволяет определить первоначальные объемы древесного отпада (валежа) еще до начала его разложения. В свою очередь эти данные позволяют при желании определить количественные значения выделившихся при разложении древесины стволов валежа продуктов ксилолиза C, H_2O, CO_2 и энергии (Q) за определенный период времени.

Несмотря на то что в разных биогеоценозах объемы валежных стволов, относящихся к различным стадиям разложения, значительно разнятся, средние значения стадий разложения по подзонам тайги почти не отличаются друг от друга. Эта величина еще раз показывает, что в девственных лесах, развивающихся только по внутренним экзогенным законам сукцессионного формирования, несмотря на определенные различия в структурных характеристиках, процессы накопления и разложения биомассы имеют относительно постоянные характеристики. Понятно, что в натурных условиях годовой сток C, CO_2, H_2O и Q не может равняться рассчитанному среднему значению и будет складываться из суммы стоков этих компонентов мортмассы валежа или фрагментов древесного отпада разных лет образования. В каждый год жизни лесного биогеоценоза эта величина будет разной.

Обращаясь к статье Д. Г. Замолодчикова с соавторами [2003], заостряем внимание на заключительной фразе, в которой они отмечают, что «сложной представляется оценка эмиссионных потоков углерода от разложения мертвой древесины», к которой они относят древесный отпад. Пример оценки эмиссии CO_2 и H_2O при декомпозиции валежа разных стадий разложения за 60-летний период проведен нами ранее [Стороженко, 2002, с. 139] для биогеоценозов других пробных площадей (северная тайга) и представляет собой кривую с несколькими пиками значений величин компонентов в осях координат.

При расчетах эмиссии продуктов ксилолиза в процессе разложения древесины валежа мы использовали временную шкалу стадий разложения [Стороженко, 1990, 2007], данные по потере веса древесины ели [Шорохова, Шорохов, 1999 и др.].

Разложение древесины ели дереворазрушающими грибами во временном тренде имеет вид нормального распределения в осях координат. Валежные стволы диаметром до 30 см разлагаются с потерей веса до 80 % в среднем за 35–40 лет [Стороженко, 1990; Шорохова, Шорохов, 1999], что соответствует периоду выделения основного объема продуктов ксилолиза клеток древесины и 4-й стадии разло-

жения по временной шкале стадий разложения [Стороженко, 1990]. Полное, 100-процентное разложение может занимать, по-видимому, до 50–60 лет. В кратком описании временные датировки процесса разложения имеют следующие параметры: 1 стадия – до 1–3 лет (начальная); 2 – 4–20 лет (максимальная); 3 – 21–30 лет (затухающая); 4 – 31–40 лет (конечная); 5 – 41–50 лет (мацерация) [Стороженко, 1990, 2007 и др.].

В настоящей работе для примера по приведенным выше уравнениям рассчитана масса значений C, CO_2, H_2O из данных объемов валежа пробной площади № 5 заповедника «Кологривский лес»: объем валежа – 93,6 $м^3 \cdot га^{-1}$, мортмасса валежа – 68,1 $т \cdot га^{-1}$. На рисунке приводится итог такого расчета для древостоя пробной площади № 5 (табл. 2).

Неравномерность образования древесного отпада по времени его поступления в структуру валежа обусловливает и неравномерность выделения продуктов ксилолиза в каждый временной отрезок. Весь объем и мортмасса валежа по стадиям разложения (от 1 до 5) в древостоях пробных площадей приведен в таблице 4.

Разложение древесного отпада осуществляют дереворазрушающие грибы двух комплексов: ксилотрофного, в который входят сапротрофы, и грибы биотрофного комплекса, относящиеся к факультативным сапротрофам и факультативным паразитам, перешедшие вместе с пораженными грибами деревьями из состава древостоя в древесный отпад и вошедшие в комплекс ксилотрофов.

Содержание графика (рис.) требует некоторого пояснения. На графике в каждой стадии разложения от 1 до 5 представлена вся масса компонентов разложения, входящих в состав валежа: стволы, кора, корни, ветви и хвоя.

При этом в процессе разложения всего объема валежа должно выделиться 785,2 $кДж \cdot 10^6$ на 1 га. Это энергия, связанная в процессе фотосинтеза и выделяющаяся при ксилолизе древесины или ее горении.

Состав видов дереворазрушающих грибов, разлагающих древесный отпад, описан многими исследователями и наглядно представлен основными видами в «Атласе-определителе дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины» [Стороженко и др., 2016].

Заключение

В устойчивых коренных лесных сообществах процессы деструкции древостоев в конечных фазах развития сбалансированы с процессами накопления ими биомассы.

Структура древесного отпада включает в себя текущий древесный отпад (деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя), входящий в состав древостоя, и валеж, включающий лежащие на земле и зависшие стволы деревьев.

Динамика ослабления деревьев в коренных эволюционно развивающихся лесных сообществах имеет близкие тенденции с некоторым возрастанием количества деревьев текущего древесного отпада с продвижением от южной тайги к северной.

В девственных лесах объемы текущего древесного отпада и валежа значительно различаются в биогеоценозах, даже близких по динамике развития. Эти различия являются следствием влияния других, скорее всего экзогенных, факторов.

Величины отношений объемов валежа к объему древостоев и фитомассы древесного отпада к объему фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем 33,5 ± 8,9 %. Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада (ТДО и валежа) по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов устойчивых еловых лесов.

Несмотря на то что в разных биогеоценозах объемы валежных стволов, относящихся к различным стадиям разложения, значительно отличаются, средние значения стадий разложения по подзонам тайги почти одинаковы. Эта величина еще раз показывает, что в девственных лесах, подвергающихся только внутренним эндогенным факторам сукцессионного развития, процессы накопления и разложения биомассы имеют относительно постоянные характеристики.

Приведены величины выделяющихся продуктов ксилолиза в процессе разложения древесины валежа ели по данным его учета на конкретной пробной площади в Центрально-Лесном биосферном заповеднике.

Литература

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. Вып. 1 (32). С. 119–127.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 139 с.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-ть, 1970. Т. 1. 559 с.

Правила санитарной безопасности в лесах. М.: Минприроды России, 2013. 23 с.

Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–172.

Стороженко В. Г. Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 221–239.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауты коренных лесов Русской равнины. М.: Тип. ВНИИЛМ, 2002. 156 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.

Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Бондарцева М. А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Аквариус, 2016. 198 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.

Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. Т. 2. С. 255–272.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21, no. 1. 462 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northen-western Russian boreal forest // Water, Air, and Soil Pollution. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Selleck G. H. The climax concept // Botan. Rev. 1960. Vol. 26, no. 4. P. 535–546.

Поступила в редакцию 25.04.2017

References

Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad: Nauka, 1984. 176 p.

Kazimirov N. I. El'niki Karelii [Spruce forests of Karelia]. Leningrad: Nauka, 1971. 139 p.

Kurnaev S. F. Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR [Forest zoning of the USSR]. Moscow: Nauka, 1973. 203 p.

Morozov G. F. Izbrannye trudy [Selected works]. Moscow: Les. prom-t', 1970. Vol. 1. 559 p.

Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh [Sanitary rules and regulations for forests]. Moscow: Minprirody Rossii, 2013. 23 p.

Shorokhova E. V., Girfanov M. I. Ksiloliz krupnykh drevesnykh ostatkov v korennykh srednetaezhnykh el'nikakh [Xylosis of big wood remains in pristine spruce forests of the middle taiga]. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* [Fungi Communities Forest Ecosyst.]. Moscow; Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. Vol. 2. P. 255–272.

Shorokhova E. V., Shorokhov A. A. Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi [The description of detritus decay classes for spruce, birch, and aspen in spruce forests of the middle taiga]. *Trudy SPbNIILKh* [Proceed. St. Petersburg Forestry Res. Inst.]. 1999. Iss. 1. P. 17–23.

Solov'ev V. A. Mikogennyi ksiloliz, ego ekologicheskoe i tekhnologicheskoe znachenie [Mycogenic xylosis: its ecological and technological importance]. *Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* [Scientific Grounds Forest Resist. Wood-destroying Fungi]. Moscow: Nauka, 1992. P. 140–172.

Storozhenko V. G. Pokazateli drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh taezhnoi zony Russkoi Ravniny [The indices of growing forest loss in pristine spruce forests of the Russian Plain's taiga]. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* [Fungi Communities Forest Ecosyst.]. Moscow; Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. P. 221–239.

Storozhenko V. G. Gnilevye fauty korennykh lesov Russkoi ravniny [Faulty wood in pristine forests of the Russian Plain]. Moscow: VNIILM, 2002. 156 p.

Storozhenko V. G. Datirovka razlozheniya valezha eli [Dating of spruce brushwood decay]. *Ekologiya* [Ecology]. 1990. No. 6. P. 66–69.

Storozhenko V. G. Ustoichivye lesnye soobshchestva. Teoriya i eksperiment [Stable forest communities: theory and experiments]. Moscow: Grif i K, 2007. 190 p.

Storozhenko V. G., Bondartseva M. A., Solov'ev V. A., Krutov V. I. Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam [Scientific grounds of forest resistance to wood-destroying fungi]. Moscow: Nauka, 1992. 221 p.

Storozhenko V. G., Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Bondartseva M. A. Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchikh gribov lesov Russkoi ravniny [Identification guide of wood-destroying fungi of the Russian Plain's forests]. Moscow: Akvarius, 2016. 198 p.

Sukachev V. N. Izbrannye trudy [Selected works]. Leningrad: Nauka, 1972. Vol. 1. 343 p.

Tret'yakov N. V., Gorskii P. V., Samoilovich G. G. Spravochnik taksatora [A reference book for taxators]. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1952. 853 p.

Zamolodchikov D. G., Utkin A. I., Chestnykh O. V. Koeffitsienty konversii zapasov nasazhdenii v fitomassu osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Rossii [Conversion coefficients of growing stock to phytomass of main tree species of Russia]. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo* [Forest Taxation Manage.]. 2003. Iss. 1(32). P. 119–127.

Clements F. E. Nature and structure of the climax. *Ecol*. 1936. Vol. 21, no. 1. 462 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northen-western Russian boreal forest. *Water, Air, and Soil Pollution*. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Selleck G. H. The climax concept. *Botan. Rev*. 1960. Vol. 26, no. 4. P. 535–546.

Received April 25, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Стороженко Владимир Григорьевич
ведущий научный сотрудник лаб. лесоводства и биологической продуктивности, д. б. н.
Институт лесоведения РАН
ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия, 141030
эл. почта: lesoved@mail.ru
тел.: 89852004935

CONTRIBUTOR:

Storozhenko, Vladimir
Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences
21 Sovetskaya St., 141030 Uspenskoye, Odintsovsky District, Moscow Region
e-mail: lesoved@mail.ru
tel.: +79852004935

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 26–38
DOI: 10.17076/eco644

*УДК 630*385.1+630*221.04+630*231.332:630*182(470.22)*

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ПРОДУКТИВНОСТИ СОСНЯКА ТРАВЯНО-СФАГНОВОГО В РЕЗУЛЬТАТЕ ОСУШЕНИЯ И КОМПЛЕКСНОГО УХОДА

В. А. Матюшкин, С. А. Мошников

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Приводятся данные длительных (на протяжении 30 лет) наблюдений за изменениями экологических условий и видового состава всех ярусов (древостоя, подроста, подлеска, кустарничково-травяного, мохового) осушаемого сосняка травяно-сфагнового после проведения комплексного ухода (вырубка березы + внесение минеральных удобрений). В результате улучшения светового и питательного режима из кустарничково-травяного яруса практически полностью исчезли представители олиготрофных и большинство видов мезотрофных и эвтрофных болот, появились мезотрофные лесные виды, ранее здесь не встречавшиеся. Развитие мощного травяного покрова оказало большое влияние на распределение питательных веществ. Опад травянистых растений, быстро и полностью разлагаясь, способствовал активизации микробиологических процессов, а вторичное использование внесенных элементов питания в процессе биологического круговорота обеспечило повышение продуктивности насаждения в течение длительного периода времени. В моховом ярусе исчезли растения – эдификаторы олиготрофных болот, увеличилась представленность лесных, поселились новые виды (*Polytrichum commune*, *Rhytideadelphus triquetrus*). Стабилизация видового состава напочвенного покрова произошла через 8–10 лет после закладки опыта. Улучшение водно-воздушного режима и условий питания способствовало появлению большого количества всходов ели и их хорошему росту. При этом развитие мощного напочвенного покрова, подлеска и подроста березы оказало отрицательное влияние на появление всходов сосны, их дальнейшие рост и развитие. В настоящее время эта порода полностью отсутствует в подросте, сокращается количество стволов и участие в составе основного яруса древостоя. Пропорционально возрастает в составе доля ели и березы. Особенно заметно в последние годы усиление в древостое позиций ели. В целом проведение комплексного ухода привело к трансформации травяно-кустарничкового, мохового ярусов, заметным изменениям в составе и условиях развития подроста древесных пород и способствовало формированию высокопродуктивного хозяйственно-ценного насаждения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: торфяная почва; сосняк; осушение; рубка; удобрения; видовой состав; древостой; подрост; подлесок; напочвенный покров.

V. A. Matyushkin, S. A. Moshnikov. CHANGES IN THE STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF A HERB-SPHAGNUM PINE STAND UPON DRAINAGE AND A COMBINATION OF TREATMENTS

Data from long-term (30 yrs) monitoring of changes in the ecological conditions and species composition of all vegetation layers (tree stand, young growth, undergrowth, dwarf

shrub-herb layer, moss layer) of a drained herb-sphagnum pine stand after a combination of treatments (removal of birch + mineral fertilization) are reported. Owing to improved light and nutrient supply, representatives of oligotrophic bogs and a majority of plants associated with mesotrophic and eutrophic mires almost disappeared from the dwarf shrub-herb layer, while the previously absent mesotrophic forest-dwelling species arrived. The progressively thick herb layer has substantially influenced the distribution of nutrients. The rapidly and fully decomposing herbaceous dieback promoted the activity of microbiological processes, and biological recycling of nutrients from fertilizers provided for a long-lasting increase in the stand productivity. The moss layer lost the edifier species of oligotrophic bogs at the same time with increased representation of the forest flora and arrival of new species (*Polytrichum commune*, *Rhytideadelphus triquetrus)*. Overall, the species composition of the ground cover settled down 8–10 years after the experiment had begun. Improved moisture and air conditions and nutrition have led to plentiful and rapid growth of spruce saplings. At the same time, the development of a dense ground cover, undergrowth and young birch growth has negatively affected the emergence of pine saplings, their further growth and development. There is no young growth of this species in the site now, and the number of pine trees and its contribution to the main stand are declining. The shares of spruce and birch in the stand are growing proportionately. An especially pronounced increase lately has been in the role of spruce in the stand. Generally speaking, the combination of treatments has transformed the herb-dwarf shrub and moss layers, and notably altered the growth conditions for and composition of young woody growth, facilitating the formation of a highly productive and commercially valuable stand.

K e y w o r d s: peat soil; pine stand; drainage; cutting; fertilizers; species composition; forest stand; young growth; understory; ground cover.

Введение

Исследования в нашей стране и за рубежом показали, что осушение вызывает значительные изменения температурного и водного режимов в поверхностном слое торфяных почв. Данные по этим вопросам довольно обширны и касаются различных почвенно-климатических регионов, в том числе и Карелии [Медведева, 1971, 1989; Пятецкий, 1976; Чесноков, 1977; Медведева, Матюшкин, 1982 и др.].

Имеются многочисленные данные о том, что в лесных сообществах, произрастающих на торфяных почвах, после осушения происходят значительные изменения обменных процессов и продуктивности, состава и строения древостоя и напочвенного покрова [Буш, 1968; Буш, Аболинь, 1968; Медведева, Матюшкин, 1984, 1986; Вомперский, 1986; Нешатаев, 1986; Медведева, 1989; Грабовик, 1991 и др.]. Сукцессии, происходящие при осушении болот и заболоченных лесов, называются сукцессиями осушения, или постмелиоративными, их основные закономерности охарактеризованы К. К. Бушем и А. А. Аболинь [1968]. Они выделили три стадии сукцессии осушения: начальная стадия медленного изменения сообществ, стадия коренной перестройки и стадия относительной стабильности. В сосняках травяно-сфагновых, один из которых и является объектом нашего изучения, начальная стадия сукцессии, по данным В. Ю. Нешатаева [1986], длится 20–30 лет. За этот период в древесном ярусе происходит увеличение сомкнутости крон, средней высоты и относительной полноты, а в напочвенном покрове – обилия мезофильных видов: черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*), в моховом ярусе – плеврозия (*Pleurozium schreberi*), одновременно происходит внедрение ряда мезофитов, отсутствующих в неосушенных сообществах. Обилие гигрофитов при этом сокращается, понижается их жизненность, происходит частичное отмирание сфагновых мхов. Отдельные сведения о сукцессиях напочвенного покрова после проведения гидролесомелиорации имеются в работах Т. К. Юрковской [1963], Т. К. Капустинскайте [1978], Л. С. Балашова с соавторами [1982], В. А. Матюшкина и О. Л. Кузнецова [1989], С. И. Грабовик [1991, 2005], а также [Федорчук и др., 2005; Ананьев, Грабовик, 2009; Кузнецов, Грабовик, 2010].

Известно, что осушение является лишь первым этапом рационального хозяйственного использования заболоченных лесов. В Карелии около 60 % осушаемой покрытой лесом площади занято насаждениями с преобладанием в составе сосны, однако большая их часть нуждается в улучшении лесоводственного состояния. Причиной тому – высокий возраст главной породы и значительное участие в составе

древостоев лиственных пород. В результате получение на этих участках лесоводственного эффекта, соответствующего потенциальному плодородию почв, без проведения дополнительных мероприятий зачастую оказывается под вопросом.

Несмотря на имеющиеся публикации, процессы формирования насаждений, изменения видового состава растительности, экологических условий под влиянием лесохозяйственных мероприятий изучены недостаточно. Многие исследования проведены в отличных по географическим и климатическим условиям регионах. Большая часть материалов получена на объектах с меньшей давностью осушения, путем разовых учетов, хотя очевидно, что ход происходящих в биогеоценозе преобразований с увеличением давности проведения мероприятий существенно изменяется. В конечном итоге все это затрудняет практическое использование результатов исследований в Карелии. А эффективное ведение хозяйства в насаждениях на осушаемых торфяных почвах невозможно без сбора, накопления и тщательного анализа данных об изменениях экологических условий, динамике видового состава, особенностях развития растительности (как отдельных видов, так и типов растительных сообществ) в течение длительного времени.

Цель настоящего исследования – изучить влияние комплексного ухода (вырубка березы и внесение минеральных удобрений) на изменение экологических факторов и видового состава растительности осушаемого сосняка травяно-сфагнового.

Материалы и методы

Исследования проводились на лесоболотном научном стационаре КарНЦ РАН «Киндасово», который находится в 60 км от г. Петрозаводска (61°48´ с. ш., 33°35´ в. д.).

Опыт заложен в 1984 году с целью изучения влияния комплекса лесохозяйственных мероприятий на изменение видового состава растительности и продуктивность сосново-лиственных насаждений на осушаемых торфяных почвах. Для проведения исследований был выбран сосняк травяно-сфагновый, произрастающий на торфяной низинной обедненной почве, подстилаемой глиной, осушенный в 1972 году. Расстояние между каналами 72 метра, мощность торфа 1,2 метра. Осенью 1984 года при проведении рубок была выбрана вся береза и частично сосна в возрасте 150–200 лет, что составило 50 % по числу стволов и 42 % по запасу. Удобрения внесены 4 июня 1985 года в дозе $N_{75}P_{125}K_{75}$ по действующему веществу. В качестве азотного удобрения использован карбамид, фосфорного – двойной суперфосфат, калийного – хлористый калий. В настоящей работе рассматриваются два варианта опыта: а) контроль – не пройденный рубкой и не удобренный древостой; б) комплексный уход – изреженный древостой с внесением минеральных удобрений. Варианты опыта расположены на одной межканальной полосе в пределах выдела и исходно имели близкую таксационную характеристику (табл. 1).

Названия сосудистых растений даны по А. В. Кравченко [2007], мхов – по: [Ignatov et al., 2006].

Работы по выявлению динамики основных таксационных показателей выполнялись по общепринятой методике с учетом специфики роста и условий местопроизрастания осушаемых древостоев [Рубцов, Книзе, 1974; Рубцов и др., 1975]. Исследования по выявлению роли и влияния деревьев разного возраста и подроста на процессы формирования насаждений проводились путем сплошных перечетов древостоев с выделением поколений, по вариантам опыта. Учет подроста и подлеска выполнялся на лентах шириной 4 метра на 10 % пробной площади, по породам с разбивкой на категории высот.

Наблюдения за динамикой напочвенного покрова велись на постоянных площадках 1 м^2, заложенных параллельными рядами по 5 штук на удалении 10 и 20 метров от осушителей и посередине межканальной полосы. Определение фитомассы напочвенного покрова производилось методом укосов на площадках 0,25 м^2, заложенных методом случайной выборки, согласно методике [Поздняков и др., 1969]. Количество площадок составляло 25–30 штук на пробной площади.

Измерения уровня почвенно-грунтовых вод (УПГВ) выполнялись по створам скважин, заложенных на расстоянии 5, 10, 20 и 36 метров от осушителей. Наблюдения за температурой почвы в слое 5–20 см проводились по Савиновским, а на поверхности почвы – по максимальным, минимальным и срочным термометрам, установленным посередине межканальной полосы. Наблюдения велись на протяжении 6 лет, два раза в неделю в течение вегетационного периода (с мая по октябрь).

Результаты и обсуждение

Интенсивное изреживание насаждения в ходе рубки оказало заметное влияние на уровень почвенно-грунтовых вод и температурный

Таблица 1. Изменение таксационной характеристики осушаемого сосняка травяно-сфагнового

Table 1. Changes in quality characteristics of the drained herb-sphagnum pine stand

Вариант Options	Год Year	Состав насаждения по породам* Species composition*	Возраст, лет Age, years	Средние Average		Густота Stocking rate	Полнота Density		Запас, $м^3$/га Stock, $м^3$/га	Текущий класс бонитета Current quality class
				Н, м H, m	$Д_{1,3}$, см $D_{1,3}$, cm	шт./га pcs/ha	Абс. $м^2$/га Abs. m^2/ha	Отн. Rel.		
Осушение Drainage	1985	61С38Б1Е	95	12,2	12,8	1518	17,4	0,7	100,9	V,0
	1990	55С44Б1Е	100	12,7	14,3	1826	24,5	1,1	125,3	IV,0
	2000	50С49Б1Е	110	13,8	16,2	1518	27,7	1,2	172,8	III,2
	2005	51С48Б1Е	115	14,9	17,2	1522	31,1	1,3	194,2	III,0
	2013	54С44Б2Е	125	15,6	17,9	1643	34,4	1,3	214,9	II,8
Комплексный уход Combination of treatments	1985	63С37Б** / 10С	100 / 95	12,0 / 12,8	13,6 / 15,3	1639 / 830	18,1 / 10,4	0,8 / 0,4	103,4 / 58,6	V,0
	1990	98С1Б1Е	100	14,1	18,3	902	16,0	0,5	83,6	III,0
	2000	96С3Е1. Б	110	14,4	19,3	1083	23,0	0,8	136,4	II,5
	2005	92С6Е2Б	115	15,7	21,3	1228	25,6	0,9	165,3	I,8
	2013	89С13Е8Б	125	17,5	21,3	1706	35,6	1,1	224,4	I,5

Примечание. * % от общего запаса; ** в числителе – до рубки; в знаменателе – после рубки. Породы: С – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), Е – ель европейская (*Picea abies*), Б – береза пушистая (*Betula pubescens*).

Note. * % from the whole stock volume; ** the data before the felling is given in the numerator; after felling – in the denominator. Species: С – the Scots pine (*Pinus sylvestris*), Е – the common spruce (*Picea abies*), Б – the white birch (*Betula pubescens*).

Таблица 2. Среднемесячный уровень почвенно-грунтовых вод в осушаемом сосняке травяно-сфагновом по вариантам опыта, см

Table 2. Average monthly level of the ground water in the drained herb-sphagnum pine stand in different treatments, cm

Вариант Option	Год Year	Месяцы Months						Среднелетний уровень Average summer level
		25.05	V	VI	VII	VIII	IX	
Осушение Drainage	1985	14,0	11,2	35,7	59,2	72,9	67,2	51,9
	1986	12,0	11,9	38,2	52,7	64,7	56,6	41,9
	1987	14,0	9,7	19,0	26,5	49,2	46,2	33,3
	1988	13,0	10,0	22,1	46,9	46,2	18,9	29,5
	1989	27,0	19,4	44,1	64,8	72,2	62,2	48,3
	1990	15,0	12,0	17,5	38,8	29,5	26,5	27,3
Комплексный уход Combination of treatments	1985	18,0	16,0	27,7	37,5	56,7	53,6	36,4
	1986	19,0	16,8	33,8	54,7	55,4	28,3	38,7
	1987	17,0	16,7	15,9	36,0	25,2	16,1	27,1
	1988	19,0	12,3	31,7	47,9	23,0	20,8	30,8
	1989	47,0	38,7	57,9	75,2	83,8	72,7	60,0
	1990	16,0	21,2	29,2	50,3	39,2	39,0	38,7

режим торфяной почвы. Различия в УПГВ между вариантами были особенно заметны первые три года, в центре межканальной полосы они составляли 3–8 см, а в 10 метрах от осушителя эти различия были еще существеннее (табл. 2).

Повышение уровня ПГВ в варианте рубки объясняется уменьшением физического испарения и транспирации, связанным с выборкой березы. Известно, что интенсивность транспирации в течение всего вегетационного периода у березы пушистой выше, чем у сосны обыкновенной, а увеличение доли березы в насаждении на 1 % приводит к увеличению уровня эвапотранспирации на 1 мм [Залитис, 1983]. В последующие два года разница по вариантам нивелируется, так как развитие обильного подлеска и мощного напочвенного покрова значительно увеличивает расход воды на транспирацию. Через пять лет после проведения мероприятий уровень почвенно-грунтовых вод опустился ниже на 3–5 см по сравнению с кон-

Таблица 3. Среднемесячная температура почвы в осушаемом сосняке травяно-сфагновом по вариантам опыта

Table 3. Average monthly soil temperatures in the drained herb-sphagnum pine stand in different treatments

Месяцы Months	Глубина, см Depth, cm							
	5		10		15		20	
	Вариант Options							
	Осушение Drainage	Комплексный уход Combination of treatments	Осушение Drainage	Комплексный уход Combination of treatments	Осушение Drainage	Комплексный уход Combination of treatments	Осушение Drainage	Комплексный уход Combination of treatments
1985 год								
V	6,4	6,5	4,8	4,9	4,5	4,9	3,8	4,0
VI	10,9	10,0	9,5	10,0	8,9	8,3	8,0	7,8
VII	12,3	12,5	11,2	12,4	10,9	11,0	10,3	10,6
VIII	13,9	14,2	13,3	13,9	12,9	13,9	12,3	12,8
IX	8,7	8,3	9,6	9,3	9,7	9,6	9,5	10,4
Среднее Average	11,0	11,9	10,3	11,7	10,1	11,0	9,4	10,9
1989 год								
V	6,8	6,2	6,6	6,3	6,9	5,9	6,2	5,9
VI	12,0	12,0	11,7	11,7	11,3	11,0	10,7	10,7
VII	13,6	13,6	13,4	13,5	13,2	13,2	13,0	13,0
VIII	12,6	12,4	12,4	12,7	12,5	12,5	12,0	12,5
IX	9,4	9,0	9,2	9,4	9,1	9,4	9,3	9,5
Среднее Average	10,4	10,1	10,1	10,1	9,8	9,8	9,7	9,7

тролем. Таким образом, активное формирование в первые после рубки и внесения удобрений годы живого напочвенного покрова, а затем подлеска и подроста древесных пород уже в течение первых пяти лет вызвало ярко выраженный эффект «биологического осушения», перекрывающего по эффективности древостой на контрольном участке.

Анализ среднемесячных данных по температуре верхнего 20-сантиметрового слоя торфа показал, что в течение двух лет после комплексного ухода почва прогревалась сильнее на 0,5–0,9°, чем на контрольном участке (табл. 3).

Наибольшая разница в прогревании почвы наблюдалась в мае-июне. Верхний слой (0–10 см) лучше прогревался в июле-августе. При этом амплитуда колебаний температуры почвы на одной и той же глубине в течение летних месяцев и по годам сравнительно небольшая. Более резко изменялась температура воздуха у поверхности почвы, где даже в течение июля-августа перепады в срочной температуре могли достигать 10–15°. Наибольшие абсолютные значения максимальной и минимальной температур наблюдались в изреженном насаждении. В течение первых двух лет в варианте комплексного ухода заморозков с температурой 0° и ниже на поверхности почвы за май–сентябрь отмечено в полтора раза больше, а минимальные значения – на 2,5–4,0° ниже, чем в контроле. В последующие два года различия в температурном режиме между вариантами выравниваются.

Более ранними исследованиями [Медведева, Матюшкин, 1982] было установлено, что при проведении интенсивного изреживания без внесения минеральных удобрений в сосново-березовых насаждениях на торфяных почвах различия в водном и температурном режимах прослеживаются в течение восьми лет. Таким образом, активное развитие травянистой растительности в результате применения удобрений способствует более быстрому сглаживанию температурного режима, создавая тем самым благоприятные условия для роста древесных растений.

Живой напочвенный покров является одной из важных составляющих фитоценоза. Кустарничково-травяному и моховому ярусам лесных биогеоценозов присуще быстрое и чуткое реагирование на различного рода изменения экологических факторов, в том числе антропогенных, таких как осушение, рубки и внесе-

ние минеральных удобрений. Видовой состав напочвенного покрова очень динамичен, и его состояние зависит от вида мероприятия и давности проведения. В дальнейшем это оказывает большое влияние на появление и развитие подлеска, подроста и в конечном итоге на породный состав, сомкнутость верхнего полога и продуктивность древостоя.

К моменту закладки опыта под влиянием осушения (давностью 12 лет) в напочвенном покрове произошли существенные изменения [Матюшкин, Кузнецов, 1989]. Из состава кустарничково-травяного яруса почти исчезли представители олиготрофных болот, большинство гигрофильных и гидрофильных видов мезотрофных и эвтрофных болот, а сохранившиеся имели признаки ослабления. Изменение водно-воздушного и питательного режимов создало условия для поселения здесь мезотрофных видов кустарничков и трав, не встречавшихся до осушения, таких как брусника обыкновенная, черника обыкновенная, вероника дубравная *Veronica chamaedrys*, майник двулистный *Majanthemum bifolium*, золотарник обыкновенный *Solidago virgaurea*. Значительно увеличилось обилие княженики *Rubus arcticus.* Наибольшие изменения произошли в моховом покрове – сократилось присутствие мхов олиготрофных болот (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*), увеличилась представленность лесных мхов, появились новые виды (*Polytrichum commune*, *Rhytideadelphus triquetrus*) (табл. 4).

Как показали последующие учеты, осушение привело к ускорению темпов роста деревьев, увеличению доли участия в составе березы, росту общей полноты и сомкнутости крон, что постепенно ухудшило освещенность нижних ярусов растительности контрольного участка. Это, в сочетании с возросшей массой лиственного опада, привело к снижению проективного покрытия кустарничково-травяного и мохового ярусов. В кустарничковом ярусе лидирующее положение заняли брусника, черника, плаун годичный *Lycopodium annotinum*, в травяном – княженика обыкновенная, ожика волосистая *Luzula pilosa*, в приканальной зоне – плаун годичный. В моховом ярусе по микропонижениям доминирующее положение заняли *Sphagnum angustifolium и S. capillifolium*, на остальной площади – *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, отмечено появление *Rhytiadelphus triquetrus*. Стабилизация видового состава напочвенного покрова наблюдалась через 25 лет после осушения. В настоящее время распределение напочвенного покрова на участке носит мозаичный характер, значительную часть поверхности почвы занимает мертвый покров (лиственный опад разной степени разложения). Тип леса, согласно «Основным положениям по гидролесомелиорации» [1995], можно охарактеризовать как чернично-брусничный торфяный осушаемый.

Комплексный уход в большей степени трансформирует условия местопроизрастания, что в первую очередь проявляется в изменении видового состава и фитомассы напочвенного покрова. Уже на второй год наблюдалось бурное разрастание светолюбивых растений, таких как кассандра *Chamaedaphne calyculata*, княженика, черника, вейник *Calamagrostis canescens*. Появились более тенелюбивые виды, например щитовник гребенчатый *Dryopteris cristata*. Значительно возросла фитомасса кустарничково-травяного яруса. Сократились проективное покрытие и фитомасса сфагнумов, что, по-видимому, обусловлено угнетающим влиянием минеральных удобрений, а показатели зеленых мхов возросли в два раза (табл. 5).

В дальнейшем, по мере увеличения густоты, высоты и сомкнутости подроста березы, подлеска из крушины и ивы и вызванного этим ухудшения освещенности, проективное покрытие светолюбивых видов, таких как иван-чай узколистный, княженика, вейник, резко уменьшилось. Увеличился процент площади, занимаемой менее светолюбивыми щитовником гребенчатым, брусникой, черникой, седмичником *Trientalis europaea*, ожикой волосистой. Появились новые виды: майник двулистный, золотарник, малина *Rubus idaeus*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosela*, голокучник обыкновенный *Gymnocarpium dryopteris*, герань лесная *Geranium sylvaticum*, линнея северная *Linnaea borealis*. Развитие мощной травянистой растительности способствовало активизации микробиологических процессов в почве благодаря быстрому и практически полному разложению опада. В результате вторичного использования внесенных элементов в процессе биологического круговорота обеспечивается повышенное содержание питательных веществ в почве в течение длительного времени.

В моховом ярусе исчезают сфагновые мхи, обильно разрастаются *Pleurozium schreberi, Mnium cuspidatum, Dicranum polysetum, Hylocomium splendens, Rhytiadelphus triquetrus*. Стабилизация видового состава напочвенного покрова наблюдалась через 8 лет после проведения ухода. Сформировавшийся тип леса – сосняк разнотравно-кисличный торфяный осушаемый.

Значительные изменения происходят в подлеске. Под пологом насаждения в год заклад-

Таблица 4. Изменение видового состава растительности в осушаемом сосняке травяно-сфагновом по вариантам опыта (средние данные проективного покрытия, %)

Table 4. Changes in the plant species composition in the drained herb-sphagnum pine stand in different treatments (average percent cover, %)

Виды Species	Варианты опыта Options							
	Контроль Control				Комплексный уход Combination of treatments			
	Годы наблюдений Years of monitoring							
	1985	1990	2005	2014	1985	1990	2005	2014
1	2	3	4	5	5	7	8	9
Деревья и кустарники, шт./га Trees and bushes, pcs/ha								
Древостой Forest stand								
Pinus sylvestris – Сосна обыкновенная	943	795	597	505	858* 830	880	786	584
Picea abies – Ель европейская	3	6	37	263	-	6	209	521
Betula pubescens – Береза пушистая	572	1025	884	875	781 -	16	88	601
Подрост New growth								
Pinus sylvestris – Сосна обыкновенная	2500	1870	410	180	2250	1340	150	250
Picea abies – Ель европейская	385	850	1000	835	410	450	540	450
Betula pubescens Ehrh. – Береза пушистая	6450	4400	1540	935	4105	26680	22950	590
Подлесок Undergrowth								
Sorbus aucuparia – Рябина обыкновенная	40	55	80	90	20	50	50	70
Frangula alnus – Крушина ломкая	1250	1140	860	280	1460	6210	2460	670
Salix aurita – Ива ушастая	40	35	20	5	55	180	120	20
S. cinerea – Ива пепельная	240	130	60	5	205	260	230	50
Juniperus communis – Можжевельник обыкновенный	30	40	50	10	20	70	50	10
Кустарничково-травяный ярус Low shrubs and herbs layer								
Виды олиготрофных болот Species of oligotrophic bogs								
Chamaedaphne calyculata – Хамедафна обыкновенная	10	5		+	15	5		
Oxycoccus palustris – Клюква болотная	10	10	15	5	10	+	+	
Eriophorum vaginatum – Пушица влагалищная	5				+			
Vaccinium uliginosum – Голубика	5	10	+	+			+	
Ledum palustre – Багульник болотный			+				+	
Andromeda polifolia – Подбел многолистный		+			+	+		
Гигрофильные и гидрофильные виды мезотрофных и эвтрофных болот Hygrophilous and hydrophilous species of mesotrophic and eutrophic bogs								
Calamagrostis canescens – Вейник седеющий	5	15	+	+	30	10	5	5
Carex lasiocarpa – Осока волосистоплодная	+	+	+	+	+	+	+	+
Comarum palustre – Сабельник болотный	5	+	+			5		
Equisetum palustre – Хвощ болотный	+	+						
Naumburgia thyrsiflora – Кизляк кистецветный	+	+	+	+			+	
Epilobium palustre – Кипрей болотный	+						+	
Мезофильные и мезогидрофильные виды мезотрофных и эвтрофных болот Mesophilous and mesohydrophilous species of mesotrophic and eutrophic bogs								
Salix myrtilloides – Ива черниковидная	5				+			
Carex dioica – Осока двудомная	+	+	+	+	+	+	+	+
Dryopteris cristata – Щитовник гребенчатый	+		+	+	+	+	20	15

Окончание табл. 4

Table 4 (continued)

1	2	3	4	5	5	7	8	9
Rubus arcticum – Княженика	20	10	5	5	30	25	5	5
Hylebia nemorum – Мокричник дубравный								+
Melampyrum sylvaticum – Марьянник лесной	+	5		+	+	+	+	+
Scutellaria galericulata – Шлемник обыкновенный	+	5	5	+	5	+		
Agrostis canina – Полевица собачья						+		
Lysimachia vulgaris – Вербейник обыкновенный	5	+	+			+	+	
Мезотрофные лесные виды Mesotrophic forest species								
Chamaerion angustifolium – Иван-чай узколистный	+	+			+			
Maianthemun bifolium – Майник двулистный				+		+	5	5
Moneses uniflora – Одноцветка обыкновенная	+				+			
Pyrola rotundifolia – Грушанка круглолистная	+				+	+	5	5
Solidago virgaurea – Золотарник обыкновенный			+	+		+	5	5
Trietalis europaea – Седмичник европейский	5	5	5	+	+	5	5	5
Lycopodium annotinum – Плаун годичный	+	+	5	10	+	+	5	5
Oxalis acetosella – Кислица обыкновенная						+	5	5
Vaccinium vitis-idaea – Брусника обыкновенная	5	+	15	15	+	5	10	5
V. myrtillus – Черника обыкновенная	+	5	5	10	+	5	10	10
Rudus idaeus – Малина обыкновенная						+	5	5
Luzula pilosa – Ожика волосистая			+	5	+	5	10	5
Geranium sylvaticum – Герань лесная						5	+	+
Linnaea borealis – Линнея северная						+	5	10
Gymnocarpium dryopteris – Голокучник трехраздельный							+	5
Количество видов и проективное покрытие кустарничково-травяного яруса Number of species and projective covering of the low shrubs and herbs layer	**23** 80**	**18 70**	**17 55**	**18 50**	**20 80**	**25 70**	**26 100**	**22 95**
Моховой ярус Moss layer								
Мхи олиготрофных болот Mosses of oligotrophic bogs								
Sphagnum angustifolium	15	10	10	10	15	+	+	+
S. capillifolium	20	10	10	5	15	5	5	5
S. magellanicum	5	5	5		+			
Aulacomnium palustre	5	5	5	5	+	+	+	+
Лесные мхи Forest mosses								
Dicranum polysetum	10	15	10	5	10	15	15	20
Hylocomium splendens		+	5	+	10	10	10	10
Polytrichum commune	15	5	10	10	10	10	10	10
Rhytiadelphus triquetrus			+	+	+	+	+	5
Pleurozium schreberi	10	15	10	20	10	30	20	20
Mnium cuspidatum	5	+	5	5	5	5	10	10
Количество видов и проективное покрытие мохового яруса Number of species and projective covering of the moss layer	**8 85**	**9 65**	**10 70**	**9 60**	**10 75**	**9 75**	**9 70**	**9 80**

Примечание. * В числителе – до рубки; в знаменателе – после рубки; ** в числителе – количество видов, в знаменателе – после рубки.

Note. * The data before felling is given in the numerator; after felling – in the denominator; ** number of species is given in the numerator, after felling – in the denominator.

Таблица 5. Изменение фитомассы напочвенного покрова по вариантам опыта, ц/га (а. с. в.)
Table 5. Changes in the ground cover biomass in different treatments, quintal/hectare (absolute dry matter)

Фракции Fractions	Биомасса напочвенного покрова, ц/га (а. с. в.) Ground cover biomass, quintal/hectare (absolute dry matter)							
	Контроль Control				Комплексный уход Combination of treatments			
	Годы наблюдений Years of monitoring							
	1985	1990	2000	2014	1985	1990	2000	2014
Надземная часть биомассы напочвенного покрова Aerial part of the ground cover biomass								
Кустарнички Low shrubs	1,2	1,4	1,9	2,4	4,4	4,7	3,5	3,3
Травы Herbs	1,1	0,9	0,7	0,5	3,8	8,8	5,3	4,8
Мхи Mosses	4,4	3,0	7,0	6,6	2,6	3,9	12,2	9,5
Итого Total	6,7	5,3	9,6	10,5	10,8	17,4	21,0	17,6
Подземная часть биомассы напочвенного покрова, ц/га (а. с. в.) Underground part of the ground cover biomass, quintal/hectare (absolute dry matter)								
Кустарнички Low shrubs	6,4	7,3	10,1	12,9	23,5	24,6	18,8	17,7
Травы Herbs	4,9	4,1	3,0	2,1	16,9	39,7	25,9	21,7
Итого Total	11,3	11,4	13,1	15,0	40,4	64,3	44,7	39,4
ВСЕГО Sum total	18,0	16,7	22,7	25,5	51,2	81,7	65,7	57,0

ки опыта насчитывалось 1,6–1,7 тыс./га растений средней высотой 0,5 метра (см. табл. 4). Основными видами являлись крушина ломкая *Frangula alnus*, рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia*, ива ушастая *Salix aurita*, ива серая *Salix cinerea*, можжевельник обыкновенный *Juniperus communis*. По мере увеличения сомкнутости верхнего полога на контрольном участке наблюдалось постепенное изреживание подлеска, в результате чего к настоящему времени общая густота уменьшилась более чем в 4 раза. Исключение составляет лишь рябина обыкновенная, численность которой даже несколько возросла. В варианте комплексного ухода резкое улучшение светового и питательного режимов способствовало бурному развитию подлеска, его густота в течение первых пяти лет возросла почти в четыре раза. В дальнейшем, по мере формирования яруса из березового подроста и вызванного этим ухудшения освещенности, количество растений подлеска снижалось. В настоящее время его численность не превышает 0,8 тыс. шт./га.

На момент закладки опыта под пологом древостоя насчитывалось 7,0–9,0 тыс./га растений подроста основных лесообразующих пород. Количество подроста сосны составляло 2,3–2,5 тыс. шт./га, в том числе 1,4 тыс. шт./га – появившегося после осушения, средняя высота 1 метр (см. табл. 4). Подрост ели (390–410 шт./га высотой 0,3 метра) был полностью представлен поколением, возникшим после осушения. Наибольшим по количеству был подрост березы – 4,1–6,4 тыс. шт./га.

Проведение мероприятий существенно повлияло на численность, рост и состояние подроста. В контрольном насаждении, по мере увеличения полноты древостоя, сомкнутости крон и ухудшения условий освещенности и питания, в отпад перешел сосновый подрост всех поколений. В варианте комплексного ухода часть подроста, появившегося после осушения, перешла в состав верхнего полога. При этом практически все сосны старшего поколения (возникшего до осушения) погибли из-за резкого изменения светового режима. Отсутствие всходов и подроста после проведения комплексного ухода обусловлено быстрым развитием мощного живого напочвенного покрова, препятствующего укоренению и росту светолюбивой сосны.

За годы наблюдений в варианте без проведения ухода под пологом появилось 600–700 шт./га ели, часть подроста, появившегося в первые годы после осушения, перешла в основную часть древостоя. В варианте комп-

лексного ухода перечетных размеров достиг практически весь подрост ели, имевшийся до закладки опыта и даже частично появившийся после, что связано с улучшением условий освещенности и питания после рубки и внесения удобрений.

Количество березового подроста в контрольном варианте сокращалось на протяжении всего периода исследования, небольшая часть его перешла в верхний полог, а основная масса – в отпад, не выдержав внутри- и межвидовой конкуренции. В варианте комплексного ухода количество березового подроста в первые пять лет возросло более чем в 6 раз. Благоприятные для роста условия способствовали быстрому переходу большей его части в состав основной части древостоя. Однако в последние пять лет среди молодого поколения березы из нижней части основного полога наблюдается массовое усыхание, что также объясняется усилением конкуренции.

Изменение светового, водно-воздушного и питательного режимов в результате осушения и комплексного ухода оказало заметное влияние на формирование доминирующего компонента фитоценоза – древостоя. Если в первые годы наблюдений в контрольном варианте за счет перехода крупного подроста березы количество стволов и ее участие в составе увеличивались, то сейчас старшее поколение этой породы активно переходит в отпад (см. табл. 4). В варианте комплексного ухода уже в течение первых 10 лет часть крупного подроста сосны перешла в основной полог. Однако в дальнейшем густота ее уменьшилась, в основном за счет деревьев молодого поколения. Изреживание обусловлено взрывным характером возобновления и высокой энергией роста березы, которая обгоняет сосну и в дальнейшем оказывает на нее угнетающее воздействие.

Улучшение условий роста в результате осушения и ухода создало условия для активного роста ели. Отмечена устойчивая тенденция к увеличению численности этой породы и доли ее участия в составе древостоя. К настоящему времени приросты по запасу сосны и ели сравнялись. В варианте комплексного ухода сформировался сосново-еловый древостой с небольшим участием березы в составе. Запас стволовой древесины, несмотря на вырубку 42 % в 1984 году, превышает показатель контрольного участка. Очевидно, что оставшаяся береза в дальнейшем не сможет оказать серьезного негативного воздействия на сосну в силу значительного отставания в росте. Возможно, что в ближайшие 10–15 лет произойдет смена состава верхнего полога древостоя, доминирование перейдет от сосны к молодому поколению ели, обладающему высокой энергией роста.

Заключение

Интенсивное изреживание древостоя в ходе рубки вызвало в первые годы резкий подъем уровня почвенно-грунтовых вод. Спустя 2–3 года, по мере развития мощного напочвенного покрова, различия между вариантами сгладились, а через пять лет уровень почвенно-грунтовых вод опустился на 3–5 см в сравнении с контролем. Таким образом, активное формирование живого напочвенного покрова, а затем подлеска и подроста древесных пород уже в течение первых пяти лет способно вызвать проявление «биологического осушения», превосходящего по эффективности древостой контрольного участка.

Рубка привела к увеличению амплитуды колебаний температуры приземного слоя воздуха. Количество заморозков в первые два года после эксперимента увеличилось в 1,5 раза, а минимальные значения были на 2–4 °С ниже, чем на контрольном участке. Через 4 года различия между вариантами снивелировались. Таким образом, активное развитие травянистой растительности в результате применения удобрений способствует более быстрому сглаживанию температурного режима на вырубке, создавая тем самым благоприятные условия для роста древесных растений.

Улучшение светового и питательного режимов, вызванное проведением комплексного ухода, нашло отражение в трансформации видового состава растительности всех ярусов биоценоза, в первую очередь напочвенного покрова. Из кустарничково-травяного яруса исчезли представители олиготрофных болот, большинство гигрофильных, гидрофильных, мезофильных и мезогидрофильных видов мезотрофных и эвтрофных болот. Изменение условий питания способствовало поселению мезотрофных лесных видов, ранее здесь не встречавшихся. В моховом ярусе почти полностью исчезли мхи олиготрофных болот, увеличилась представленность лесных мхов, появились новые виды. Стабилизация видового состава кустарничково-травяного и мохового ярусов наблюдалась через 8–10 лет после закладки опыта.

Развитие мощного напочвенного покрова, увеличение густоты подлеска и подроста оказали отрицательное влияние на появление всходов сосны, их рост и развитие. В настоящее время эта порода в подросте отсутствует.

В то же время улучшение условий питания способствовало появлению большого количества всходов ели и их хорошему росту. Часть растений этой породы вошли в состав основного яруса древостоя. В древостое, за счет изреживания в низших ступенях толщины, уменьшается количество стволов сосны и увеличивается – ели и березы. Последняя, значительно отставая по высоте, в дальнейшем не сможет оказать отрицательное влияние на сосну. Сформировалось высокопродуктивное хозяйственно-ценное насаждение, запас стволовой древесины которого превышает показатель контрольного участка.

Развитие мощного травяного покрова оказало существенное влияние на распределение питательных веществ. Опад травянистых растений, быстро и полностью разлагаясь, способствовал активизации микробиологических процессов, обеспечивая повышение продуктивности насаждения в течение длительного периода времени, что связано с вторичным использованием внесенных элементов питания в процессе биологического круговорота.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

Ананьев В. А., Грабовик С. И. Рост и формирование березовых и березово-еловых древостоев после осушения и рубок // Известия вузов. Лесной журнал. № 4. 2009. С. 57–63.

Балашов Л. С., Андриенко Т. Л., Кузьмичев А. И., Григора И. М. Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев: Наукова думка, 1982. 292 с.

Буш К. К. Взаимосвязь между продуктивностью древостоев и интенсивность осушения // Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968. С. 5–50.

Буш К. К., Аболинь А. А. Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения // Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968. С. 71–126.

Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесоосушения. М: Наука, 1986. 312 с.

Грабовик С. И. Изменение биологической продуктивности мезотрофных болот под влиянием осушения // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л.: СПбНИИЛХ, 1991. С. 28–41.

Грабовик С. И. Постмелиоративная динамика растительности мезотрофных травяно-сфагновых болот южной Карелии. Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. 2005. № 8. С. 155–162.

Залитис П. П. Основы рационального лесоосушения. Рига: Зинатне, 1983. 232 с.

Капустинскайте Т. К. Изменение типов леса под влиянием осушения. Осушение лесных земель: Тез. докл. сов.-фин. симпоз. (Петрозаводск, 22 июня 1982 г.). Л., 1978. С. 81–83.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.

Кузнецов О. Л., Грабовик С. И. 1.2. Мониторинг флоры и растительности болотных экосистем // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 19–31.

Матюшкин В. А., Кузнецов О. Л. Изменение напочвенного покрова в сосняке травяно-сфагновом под влиянием осушения и рубок // Исследования осушенных лесоболотных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. С. 70–81.

Медведева В. М. Режим почвенно-грунтовых вод в заболоченных лесах до и после осушения // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1971. С. 108–125.

Медведева В. М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. 168 с.

Медведева В. М., Матюшкин В. А. Изменение некоторых экологических факторов в насаждениях под влиянием осушения и рубок // Природа болотно-лесных систем Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 96–116.

Медведева В. М., Матюшкин В. А. Изменение густоты и породного состава сосновых насаждений в связи с осушением // Теоретические основы ведения лесного хозяйства на мелиорированных землях Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1984. С. 81–93.

Медведева В. М., Матюшкин В. А. Особенности формирования сосновых насаждений, возникших на осушенных болотах южной Карелии // Изменение лесоболотных биогеоценозов под влиянием осушения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986. С. 5–27.

Нешатаев В. Ю. Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, № 4. С. 429–440.

Основные положения по гидролесомелиорации. СПб.: СПбНИИЛХ, 1995. 59 с.

Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Кн. изд-во, 1969. 155 с.

Пятецкий Г. Е. Водно-физические свойства торфяной почвы в связи с ее осушением // Осушение и освоение заболоченных земель в Нечерноземной зоне РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ, 1976. С. 46–56.

Рубцов В. Г., Книзе А. А. Закладка и обработка пробных площадей в осушенных насаждениях. Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. 57 с.

Рубцов В. Г., Кузнецов А. Н., Книзе А. А. Анализ роста осушенных и разреженных древостоев. Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1975. 51 с.

Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб.: СПбНИИЛХ, Хромис. 2005. 382 с.

Чесноков В. А. Влияние осушения на изменение метеорологического и гидрологического режимов болот // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 19–33.

Юрковская Т. К. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии // Ученые записки Тарт. гос. ун-та. 1963. Вып. 145, № 7. С. 337–344.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene 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.

Поступила в редакцию 18.05.2017

References

Anan'ev V. A., Grabovik S. I. Rost i formirovanie berezovykh i berezovo-elovykh drevostoev posle osusheniya i rubok [Growth and formation of birch and birch-spruce stands after melioration and cutting]. *Izv. vuzov. Lesnoi zhurn.* [Bull. Higher Ed. Inst. Forestry J.]. No. 4. 2009. P. 57–63.

Balashov L. S., Andrienko T. L., Kuz'michev A. I., Grigora I. M. Izmenenie rastitel'nosti i flory bolot USSR pod vliyaniem melioratsii [Changes in the vegetation and flora of mires of the Ukrainian SSR upon land-reclamation]. Kiev: Naukova dumka, 1982. 292 p.

Bush K. K. Vzaimosvyaz' mezhdu produktivnost'yu drevostoev i intensivnost'yu osusheniya [Relationship between tree stand productivity and degree of drainage]. *Voprosy gidrolesomelioratsii* [Iss. Forest Hydromelioration]. Riga: Zinatne, 1968. P. 5–50.

Bush K. K., Abolin' A. A. Stroenie i izmenenie rastitel'nogo pokrova vazhneishikh tipov lesa pod vliyaniem osusheniya [Structure and changes in the plant cover of major forest types under drainage]. *Voprosy gidrolesomelioratsii* [Iss. Forest Hydromelioration]. Riga: Zinatne, 1968. P. 71–126.

Chesnokov V. A. Vliyanie osusheniya na izmenenie meteorologicheskogo i gidrologicheskogo rezhimov bolot [Drainage-induced effects on the meteorological and hydrological regimes of mires]. *Statsionarnoe izuch. bolot i zaboloch. lesov v svyazi s melioratsiei* [Fixed-site Res. of Mires and Paludified Forests in Relation to Drainage]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1977. P. 19–33.

Fedorchuk V. N., Neshataev V. Yu., Kuznetsova M. L. Lesnye ekosistemy severo-zapadnykh raionov Rossii. Tipologiya, dinamika, khozyaistvennye osobennosti [Forest ecosystems of the north-western regions of Russia. Typology, dynamics, and forest management features]. St. Petersburg, 2005. 382 p.

Grabovik S. I. Izmenenie biologicheskoi produktivnosti mezotrofnykh bolot pod vliyaniem osusheniya [Changes in the biological productivity of mesotrophic bogs under drainage]. *Metody issled. bolot. ekosistem taezh. zony* [Methods of Bog Res. in the Boreal Zone]. Leningrad: SPbNIILKh, 1991. P. 28–41.

Grabovik S. I. Postmeliorativnaya dinamika rastitel'nosti mezotrofnykh travyano-sfagnovykh bolot yuzhnoi Karelii [The dynamics of grass-sphagnum mesotrophic mire vegetation after melioration]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2005. No. 8. P. 155–162.

Kapustinskaite T. K. Izmenenie tipov lesa pod vliyaniem osusheniya [The change of forest types under drainage]. *Osushenie lesnykh zemel'*: Tez. dokl. sov.-fin. simpoz. [Forest Land Drainage: Abs. Soviet-Finnish Symposium (Petrozavodsk, June, 22, 1982)]. Leningrad, 1978. P. 81–83.

Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [A compendium of Karelian flora (vascular plants)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 403 p.

Kuznetsov O. L., Grabovik S. I. 1.2. Monitoring flory i rastitel'nosti bolotnykh ekosistem [Monitoring of the flora and vegetation of mire ecosystems]. *Monitor. i sokhr. bioraznoobr. taezh. ekosistem Evrop. Severa Rossii* [Monitoring and Conservation of the Biodiversity of Boreal Ecosystems in the European North of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. P. 19–31.

Matyushkin V. A., Kuznetsov O. L. Izmenenie napochvennogo pokrova v sosnyake travyano-sfagnovom pod vliyaniem osusheniya i rubok [Changes in the ground cover of a herb-sphagnum pine stand under the effect of drainage and logging]. *Issled. osush. lesobolot. biogeotsenozov Karelii* [Studies of Drained Forest-Mire Biogeocoenoses in Karelia]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1989. P. 70–81.

Medvedeva V. M. Rezhim pochvenno-gruntovykh vod v zabolochennykh lesakh do i posle osusheniya [Soil- and groundwater regime in paludified forests before and after drainage]. *Bolota Karelii i puti ikh osvoeniya* [Mires of Karelia and their Uses]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1971. P. 108–125.

Medvedeva V. M. Formirovanie lesov na osushennykh zemlyakh srednetaezhnoi podzony [Forest formation in drained middle taiga areas]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1989. 16 p.

Medvedeva V. M., Matyushkin V. A. Izmenenie nekotorykh ekologicheskikh faktorov v nasazhdeniyakh pod vliyaniem osusheniya i rubok [Changes in some ecological factors in tree stands under the effect of drainage and logging]. *Priroda bolotno-lesnykh sistem Karelii i puti ikh osvoeniya* [The Nature of Mire-Forest Systems of Karelia and their Uses]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 96–116.

Medvedeva V. M., Matyushkin V. A. Izmenenie gustoty i porodnogo sostava sosnovykh nasazhdenii v svyazi s osusheniem [Changes in the stocking rate and tree species composition of pine stands upon drainage]. *Teor. osnovy vedeniya lesnogo khozyaistva na melio-*

rirovannykh zemlyakh Karelii [The Theoretical Basis for Forestry on Drained Lands in Karelia]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1984. P. 81–93.

Medvedeva V. M., Matyushkin V. A. Osobennosti formirovaniya sosnovykh nasazhdenii, voznikshikh na osushennykh bolotakh yuzhnoi Karelii [Formation features of pine stands on drained mires in southern Karelia]. *Izm. lesobolot. biogeotsenozov pod vliyaniem osush.* [Changes in Forest-Mire Biogeocoenoses upon Drainage]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 5–27.

Neshataev V. Yu. Izmenenie rastitel'nosti travyano-sfagnovykh sosnyakov pod vliyaniem osusheniya [Changes in the vegetation of herb-sphagnum pine stands upon drainage]. *Bot. zhurn.* [Botanical J.]. 1986. Vol. 71, no. 4. P. 429–440.

Osnovnye polozheniya po gidrolesomelioratsii [Guiding principles of forest drainage]. St. Petersburg: SPbNIILKh, 1995. 59 p.

Pozdnyakov L. K., Protopopov V. V., Gorbatenko V. M. Biologicheskaya produktivnost' lesov Srednei Sibiri i Yakutii [The biological productivity of forests of Central Siberia and Yakutia]. Krasnoyarsk: Kn. izd-vo, 1969. 155 p.

Pyatetskii G. E. Vodno-fizicheskie svoistva torfyanoi pochvy v svyazi s ee osusheniem [The hydrophysical properties of peat soils in relation to drainage]. *Osush. i osvoenie zaboloch. zemel' v Nechernoz. zone RSFSR* [Drainage and Use of Paludified Lands in the RSFSR Non-Chernozem Zone]. Leningrad: LenNIILKh, 1976. P. 46–56.

Rubtsov V. G., Knize A. A. Zakladka i obrabotka probnykh ploshchadei v osushennykh nasazhdeniyakh. Metodicheskie rekomendatsii [Establishment and treatment of sample plots in drained stands: a manual]. Leningrad: LenNIILKh, 1974. 57 p.

Rubtsov V. G., Kuznetsov A. N., Knize A. A. Analiz rosta osushennykh i razrezhennykh drevostoev. Metodicheskie rekomendatsii [Analysis of the growth of drained and sparse tree stands: a manual]. Leningrad: LenNIILKh, 1975. 51 p.

Vomperskii S. E. Biologicheskie osnovy effektivnosti lesoosusheniya [Biological foundations of forest drainage efficiency]. Moscow: Nauka, 1986. 312 p.

Yurkovskaya T. K. Izmenenie rastitel'nogo pokrova perekhodnykh bolot yuzhnoi Karelii [Changes in the plant cover of transitional mires in southern Karelia]. *Uch. zap. Tart. gos. univ.* [Trans. Tartu St. Univ.]. 1963. Iss. 145, no. 7. P. 337–344.

Zalitis P. P. Osnovy ratsional'nogo lesoosusheniya [The bases of rational forest drainage]. Riga: Zinatne, 1983. 232 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene 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.

Received May 18, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Матюшкин Василий Алексеевич
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия
эл. почта: vasilymatyushkin@yandex.ru

Мошников Сергей Анатольевич
и. о. заведующего лаб. динамики и продуктивности таежных лесов, к. с.-х. н.
Институт леса КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: moshniks@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Matyushkin, Vasily
Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vasilymatyushkin@yandex.ru

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 39–57
DOI: 10.17076/eco638

УДК 574.587(285.2)(925.11)

ИЗУЧЕННОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА ОЗЕР ЮГА ОБЬ-ИРТЫШСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Д. М. Безматерных, О. Н. Вдовина

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия

В статье приведен обзор исследований макрозообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья (юг Западной Сибири). Выделены основные периоды изучения бентоса в зависимости от объема и целей проведенных работ: 1) дореволюционный, 2) советский довоенный, 3) послевоенный, 4) постсоветский. Исследования макрозообентоса в этом регионе в основном были направлены на определение таксономического разнообразия, количественных показателей и условий формирования донных сообществ под влиянием природных и антропогенных факторов. Практически за вековую историю изучения постепенно расширялись задачи исследования зообентоса: от оценки кормовой базы до особенностей функционирования донных сообществ. Изученность макрозообентоса озер рассмотрена в разрезе различных природных зон и озерных областей юга Обь-Иртышского междуречья: степной зоны (Алтайско-Кулундинская озерная область), лесостепной зоны (Чано-Барабинская и Карасукская области, область озер ленточных боров Алтайского края). Несмотря на довольно длительный период и большой объем исследований, данные о составе, структуре и функционировании зообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья довольно разнородны, а местами и фрагментарны. Наиболее полно изучены некоторые крупные водные объекты и озера, расположенные в долинах рек ложбин древнего стока, которые имеют важное рыбохозяйственное значение, а сведения о зообентосе средних и малых озер зачастую отрывочны. На современном этапе изучения большое внимание уделяется факторам формирования зообентоса и его зональному распределению. В связи с климатическими особенностями и изменениями уровня воды в озерах юга Обь-Иртышского междуречья остаются актуальными задачи по исследованиям закономерностей формирования сообществ донных беспозвоночных.

Ключевые слова: макрозообентос; озера; изученность; юг Обь-Иртышского междуречья.

D. M. Bezmaternykh, O. N. Vdovina. CURRENT KNOWLEDGE OF MACROZOOBENTHOS IN LAKES OF THE SOUTHERN OB-IRTYSH INTERFLUVE

The paper presents a review of macrozoobenthos studies for lakes of the southern Ob-Irtysh interfluve (Western Siberia). Major periods of benthos studies differing in the content and goals were identified as 1) pre-revolutionary, 2) Soviet (pre-war), 3) post-war, and 4) post-Soviet periods. Studies of benthic invertebrates in this region were mainly focused on the detection of the taxonomic diversity, quantitative parameters and conditions of benthic communities formation under the influence of natural and anthropogenic factors. The objectives of the zoobenthos research have been gradually expanding over its almost century-long history (from fodder reserves evaluation to investigation of the pe-

culiarities of benthic communities functioning). The coverage of lake macrozoobenthos by studies was considered for different natural zones and lake districts in the southern Ob-Irtysh interfluve: the steppe zone (Altai-Kulunda lake district) and the forest-steppe zone (Chany-Baraba and Karasuk districts; lakes in pine forests of the Altai Krai). Despite the long-term and numerous investigations, the data on zoobenthos composition, structure and functioning in lakes of the southern Ob-Irtysh interfluve are rather inhomogenous and often fragmentary. Some large water bodies and lakes that are located in river valleys in ancient dells and are important for fisheries are the best studied, while data on zoobenthos in medium-size and small lakes are often scant. Currently, much attention is given to the factors of zoobenthos formation and its zonal distribution. The research on regularities of benthic communities formation remains topical because of climatic peculiarities and changes in the water level of lakes in the southern Ob-Irtysh interfluve.

K e y w o r d s: macrozoobenthos; lakes; state of knowledge; southern Ob-Irtysh interfluve.

Введение

Территория юга Обь-Иртышского междуречья объединяет Барабинскую, Кулундинскую низменности и Приобское плато Западно-Сибирской равнины. На юге Обь-Иртышского бассейна насчитывается около 39 тыс. озер с суммарной площадью более 31 тыс. км^2. Озера разнотипные по происхождению, морфометрии, глубинам, источникам питания, уровню и характеру минерализации. Много мелководных водоемов со средними глубинами 1,5–3,0 м, с минерализацией воды от пресной до горько-соленой [Поползин, 1967]. История изучения зообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья насчитывает более века, однако степень изученности гидробиологических характеристик озер и озерных систем значительно отличается. Чаще всего подобные сведения для малых озер вообще отсутствуют, по многим другим имеются лишь отрывочные рекогносцировочные данные, относящиеся к первой половине XX в. [Березовский, 1927; Зверева, 1930]. Лучше изучены крупные солоноватоводные водоемы и системы озер, имеющие рыбопромысловое значение [Пирожников, 1929; Пульсирующее..., 1982; Опыт..., 1982; Экология..., 1986; Озеро..., 1994, 2014; Водоемы..., 1999; Обзор..., 2015], однако отдельные обобщающие работы по зообентосу этих озер пока отсутствуют.

Этапы гидробиологических исследований озер юга Обь-Иртышского междуречья

В соответствии с предложенной А. Н. Гундризером с соавт. [Ихтиология..., 1982] периодизацией в истории гидробиологических исследований водоемов юга Обь-Иртышского междуречья можно выделить три этапа: дореволюционный и два советских, разделяемых периодом Великой Отечественной войны. В дополнение к этой периодизации также можно выделить четвертый – постсоветский (современный) этап гидробиологических исследований.

На первом, дореволюционном этапе исследования носили рекогносцировочный характер и касались прежде всего выявления видового состава обитателей местных водоемов. Кроме того, в этот период проведено несколько биологических экспедиций с целью развития рыболовства на Барабинских озерах и в бассейне р. Иртыш [Скориков, 1913; Иоганзен, 1948, 1949, 1953, 1962, 1979, 1981; Ихтиология..., 1982].

После революции начался *второй этап исследований – советский довоенный,* продолжавшийся до начала Великой Отечественной войны. Он касался разработки путей рациональной организации рыбного хозяйства. Крупнейшим достижением этого периода явилось создание в Западной Сибири разветвленной сети научных учреждений с гидробиологическими лабораториями и базами, которые провели многочисленные и разнообразные исследования. В частности, Сибирской ихтиологической лабораторией осуществлено несколько крупных комплексных экспедиций на Барабинских озерах, в бассейнах рек Оби и Иртыша. Итоги экспедиций подведены в работах А. И. Березовского [1927]. Книга П. Л. Пирожникова об оз. Сартлан [1929] явилась первым подробным гидробиологическим очерком, в котором рассмотрены биоценозы и классификации озер. Значительные работы по гидробиологическому и рыбохозяйственному изучению рек, озер и прудов выполнены на базе рыбохозяйственных станций соответствующих регионов. Особо стоит отметить работу Г. Д. Дулькейта с соавт. [1935] о Барабинских озерах, в которой на основе круглогодичных наблюдений приводятся данные по биомас-

се водной растительности, планктона, бентоса и определяется их кормовая ценность для рыб. В этот период исследованием гидробионтов широко занимались ученые Томского университета. В 1930-х годах университетом было организовано экспедиционное гидробиологическое изучение водоемов Алтая, Барабы и Обского Севера. К концу периода были накоплены общие сведения о гидрологии и биологии основных бассейнов рек и наиболее важных озер, а также начато углубленное изучение экологии, биомассы и сезонной динамики донных беспозвоночных [Ихтиология..., 1982].

В третий, послевоенный период исследованием зообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья занималась целая плеяда известных гидробиологов – Э. П. Битюков, Л. А. Благовидова, Б. Г. Иоганзен, А. Н. Петкевич, В. В. Конивец, Г. Н. Мисейко, Л. Л. Сипко, Н. И. Мельникова и др. Ими внесен существенный вклад в изучение планктона и бентоса разнообразных водоемов юга Обь-Иртышского междуречья. Исследована их количественная характеристика, сезонная динамика, а также проведена кормовая оценка водоемов [Иоганзен, 1948, 1949, 1953, 1962, 1979; Петкевич, 1955, 1963, 1971; Битюков, 1963; Мельникова, 1972; Благовидова, 1973; Мисейко, 1977, 1978, 1981–1983а, б, 1986; Конивец, 1982; Сипко, 1982]. Таким образом, по всей территории Западной Сибири биологические исследования водоемов осуществляло свыше 40 учреждений и организаций. В результате этой работы в послевоенный период изучены крупные озера юга Обь-Иртышского междуречья [Ихтиология..., 1982]. Проведены разной глубины исследования всех основных речных бассейнов и озерных систем. Наиболее полно изучены некоторые крупные водные объекты (озера Сартлан, Убинское и Чаны), а сведения о зообентосе средних и малых озер зачастую отрывочны (табл.). Этот этап отличался планомерностью и систематичностью исследований.

В тот же период проведена систематическая инвентаризация основных групп водных организмов. Ценные сведения о систематическом составе и распространении ряда групп водных организмов в Западной Сибири содержатся в работах: по пиявкам и малощетинковым червям [Лукин, 1955; Залозный, 1973а, б, 1976, 1984], ручейникам, поденкам и веснянкам [Лепнева, 1950], стрекозам [Белышев, 1973, 1974; Заика, 1974, 1982, 1989], моллюскам [Иоганзен, 1949; Жадин, 1952; Кривошеина, 1968; Вопросы..., 1969; Старобогатов, 1970; Фролова, 1973], двукрылым [Фролова, 1973; Рузанова, Файзова, 1981; Рузанова, 1984] и др.

В четвертый, постсоветский период на территории юга Обь-Иртышского междуречья продолжались исследования крупных водоемов [Селезнева, 1997; Оценка..., 1997]. К изучению донных сообществ подключились ученые созданного в г. Барнауле Института водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН [Безматерных, 2005, 2007, 2008, 2016; Безматерных и др., 2008, 2009; Жукова, Безматерных, 2010, 2013; Безматерных, Жукова, 2012, 2013; Безматерных, Вдовина, 2016, 2017]. В связи с внедрением грантовой системы поддержки научных исследований они стали не столь масштабными и долговременными, как на предыдущем этапе. Проведены инвентаризация и изучение биологического разнообразия отдельных групп донных беспозвоночных [Петрожицкая, 1992; Андреев, Винарский, 2001; Сербина, 2002, 2005; Андреева, Абакумова, 2003; Попова, Харитонов, 2004, 2008, 2009; Петров, 2004; Юрлова, Водяницкая, 2005; Винарский и др., 2006; Залозный, Воробьев, 2006; Долгин, 2009; Попова, Смирнова, 2010; Винарский, Сербина, 2012; Лазуткина и др., 2012; Винарский, 2014; Кузменкин, 2015 и др.]. Большое внимание на этом этапе стали уделять исследованиям макрозообентоса озер, расположенных в ложбинах древнего стока рек Барнаулки, Бурлы, Касмалы, Кулунды и Карасука [Река..., 2000; Безматерных, 2007; Кириллов и др., 2008, 2009; Биоразнообразие..., 2010; Жукова, Безматерных, 2010, 2013]. В этот период помимо исследований видового состава, количественных характеристик и сезонной динамики зообентоса большое внимание уделялось закономерностям функционирования, зональному распределению и факторам формирования донных сообществ [Безматерных, Жукова, 2012, 2013].

В пределах территории юга Обь-Иртышского междуречья ясно прослеживается природная зональность, которая обусловливает зональное распределение поверхностных вод, почв и растительности. В связи с этим целесообразно рассматривать историю изучения макробеспозвоночных озер в пределах различных природных зон и подзон. Согласно зональной лимнологической классификации на территории юга Обь-Иртышского бассейна А. Г. Поползин [1965] выделил две озерные зоны – степную и лесостепную.

Изученность макрозообентоса озер различных природных зон и озерных областей юга Обь-Иртышского междуречья

Озера степной зоны. В зоне степи А. Г. Поползин [1965] в Обь-Иртышском междуречье

Основные показатели изученности макрозообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья

Main indicators of scientific knowledge of macrozoobenthos in lakes of the southern Ob-Irtysh interfluve

Исследованные озера Studied lakes	Период изучения Study period	Исследованные параметры Studied parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения Taxa (level of identification)	биомасса Biomass	численность Number	прочие Other		
ОЗЕРА СТЕПНОЙ ЗОНЫ LAKE OF THE STEPPE ZONE							
Алтайско-Кулундинская озерная область Altai-Kulunda Lake Region							
Кулундинская озерная система Kulunda lake system							
Бакланье Baklan'ye	1957	все, до крупных таксонов all, up to big taxa	+	-	-	-	Иванова, 1962 Ivanova, 1962
Бакланье, Долгое, Кривое, Горькое-Лебедянское Baklan'ye, Dolgoye, Krivoye, Gor'koe-Lebedyanskoye	1967–1969	олигохеты, ракообразные, хирономиды, до крупных таксонов* oligochaetes, crustaceans, chironomids, up to big taxa*	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
Горькое-Лебедянское, Долгое, Бакланье Gor'koye-Lebedyanskoye, Dolgoye, Baklan'ye	?	олигохеты, хирономиды, до семейств oligochaetes, chironomids, up to families	+	-	-	-	Водоемы.., 1999 Water bodies ..., 1999
Кулундинское, Кривое, Мостовое, Батовое, Черналово, Лена Kulundinskoye, Krivoye, Mostovoye, Batovoye, Chernakovo, Lena	июль–август, 2009 July-Aug., 2009	все, до видов all, up to species	+	+		Лимн.	Кириллов и др., 2009 Kirillov et al, 2009
Бурлинская озерная система Burlinskoe lake system							
Кривое, Бол. Травное, Бол. Топольное, Мал. Топольное, Песчаное, Хомутиное, Хорошее Krivoye, Bol. Travnoye, Bol. Topol'noye, Mal. Topol'noye, Peschanoye, Khomutinoye, Khorosheye	1967–1969	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
Бол. Топольное, Мал. Топольное, Песчаное Bol. Topol'noye, Mal. Topol'noye, Peschanoye	?	-	+	-	-	-	Водоемы.., 1999 Water bodies..., 1999

Продолжение табл.

Table (continued)

Большое, Бол. Пустынное, Бол. Топольное, Верхнее, Кабанье, Кривое, Мал. Топольное, Нижнее, Песчаное, Прыганское, Хомутиное, Хорошее Bol'shoye, Bol. Pustynnoye, Bol. Topol'noye, Verkhneye, Kaban'ye, Krivoye, Mal. Topol'noye, Nizhneye, Peschanoye, Pryganskoye, Khomutinoye, Khorosheye	июнь, август, 2010–2011 June, Aug., 2010–2011	все, до видов all, up to species	+	+	Ко, Н, ММІF, М, ЗГ	Лимн.	Жукова, Безматерных, 2013; Безматерных, Вдовина, 2016 Zhukova, Bezmaternykh, 2013; Bezmaternykh, Vdovina, 2016
ОЗЕРА ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ LAKE OF THE FOREST-STEPPE ZONE							
Чано-Барабинская озерная область Chano-Baraba lake region							
Убинское Ubinskoe	?	моллюски, олигохеты, двукрылые, до крупных таксонов* molluscs, oligochaetes, dipterans, up to big taxa*	-	-	-	-	Пирожников, 1932 Pirozhnikov, 1932
	1967–1969	губки, моллюски, хирономиды, до крупных таксонов* sponges, molluscs, chironomids, up to big taxa*	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
	?	все, до видов all, up to species	+	+	-	-	Озеро…, 1994 Lake Ubinskoe..., 1994
Сартлан Sartlan	?	все, до видов all, up to species	+	-	-	-	Пирожников, 1929 Pirozhnikov, 1929
	?	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	+	-	ПР	-	Пирожников, 1932 Pirozhnikov, 1932
	1967–1969	хирономиды, до видов chironomids, up to species	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
	1979–2019	все, до видов all, up to species	+	+	СД, РП	Лимн.	Озеро…, 2014 Lake Sartlan…, 2014

Продолжение табл.

Table (continued)

Чаны Chany	1925–1926 all year	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	-	+	-	Лимн.	Березовский, 1927 Berezovsky, 1927
	?	все, до видов all, up to species	-	+	-	-	Пирожников, 1932 Pirozhnikov, 1932
	1955	все, до видов all, up to species	+	+			Петкевич, 1963 Petkevich, 1963
	1955, 1960, 1961	моллюски, хирономиды, до крупных таксонов* molluscs, chironomids, up to big taxa*	+	+	-	-	Битюков, 1963 Bityukov, 1963
	1976–1978	все, до видов all, up to species	+	+			Конивец, 1982 Konivets, 1982
	май–сентябрь 1984–1985 May-Sept. 1984–1985	все, до видов all, up to species	+	+	СД, ПР		Сипко, Крыжановский, 1991 Sipko, Kryzhanovsky, 1991
	1971–2003	все, до видов all, up to species	+		Ко, S, БИ, КМ, d, ТМ, МД, СД, ПР		Мисейко, 1977, 1978, 1981–1983а, б, 1986, 2003, 2004, 2006 Miseiko, 1977, 1978, 1981–1983a, б, 1986, 2003, 2004, 2006
	1974–1996	все, до видов all, up to species	+	+	-		Селезнева, 1997 Selezneva, 1997
	май–июль, сентябрь 1995–2000; 2010 May-July, Sept., 1995–2000; 2010	все, до видов all, up to species	+	+		Лимн.	Визер, Наумкина, 2004, 2012 Vizer, Naumkina, 2004, 2012
	июль 2001, август 2004 July, 2001, Aug., 2004	все, до видов all, up to species	+	+	-	-	Безматерных, 2005, 2016; Обзор.., 2015 Bezmaternykh, 2005 Review..., 2015
Карасукская озерная область Karasuk lake region							
Чебачье, Стеклянное Chebach'ye, Steklyannoye	?	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	-	-	-	-	Мельникова, 1972 Melnikova, 1972

Продолжение табл.

Table (continued)

Астродым, Кусган, Кривое, Кротовая Ляга, Малое Горькое, Мелкое, Студеное, Титово Astrodym, Kusgan, Krivoye, Krotovaya Lyaga, Maloye Gor'koye, Melkoye, Studenoye, Titovo	1963–1976	все, до видов all, up to species	-	-	-	-	Опыт.., 1982 Experience..., 1982
Астродым, Бол. Горькое, Гусиное, Кривое, Кротово, Кусган, Мелкое, Песчаное, Студеное, Титово, Хорошонок, Чаган, Чебаченок, Шкалово Astrodym, Bol. Gor'koye, Gusinoye, Krivoye, Krotovo, Kusgan, Melkoye, Peschannoye, Studenoye, Titovo, Khoroshonok, Chagan, Chebachenok, Shkalovo	апрель–сентябрь, 2003, 2009 April-Sept., 2003, 2009	все, до видов all, up to species	+	+	М, ЗГ	Лимн.	Жукова, Безматерных, 2010; Безматерных, Вдовина, 2016 Zhukova, Bezmaternykh, 2010; Bezmaternykh, Vdovina, 2016
Область озер ленточных боров Алтайского края **Lake region of pine forests of the Altai Krai**							
Барнаульская озерная система *Barnaul lake system*							
Бахматовское Bakhmatovskoe	1957	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	+	-	-	-	Иванова, 1962 Ivanova, 1962
Зеркальное, Бахматовское Zerkal'noye, Bakhmatovskoye	1967–1969	олигохеты, ракообразные, пиявки, хирономиды, до крупных таксонов* oligochaetes, crustaceans, leeches, chironomids, up to big taxa*	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
Бахматовское, Вавилон, Горькое, Зеркальное, Лебяжье, Мясково, Песчаное, Песьяное, Среднее, Серебрянниковское, Степное, Сухое, Урлаповское, Шуракша Bakhmatovskoye, Vavilon, Gor'koye, Zerkal'noye, Lebyazh'ye, Myaskovo, Peschanoye, Pes'yanoye, Sredneye, Serebryannikovskoye, Stepnoye, Sukhoye, Urlapovskoye, Shuraksha	июнь–август, 1996–1997 June-Aug., 1996–1997	все, до видов all, up to species	+	-	Ko, S, БИ, d, ЗГ	Лимн.	Безматерных, 2007, 2008; Безматерных, Вдовина, 2016, 2017 Bezmaternykh, 2007, 2008: Bezmaternykh, Vdovina, 2016, 2017
Касмалинская озерная система *Kasmala lake system*							
Бол. Островное Bol. Ostrovnoye	1957	все, до крупных таксонов* all, up to big taxa*	+	-	-	-	Иванова, 1962 Ivanova, 1962

Окончание табл.

Table (continued)

Бол. Островное Bol. Ostrovnoye	1996–1997	олигохеты, ракообразные, хирономиды, до крупных таксонов* oligochaetes, crustaceans, chironomids, up to big taxa*	+	-	-	Лимн.	Благовидова, 1973 Blagovidova, 1973
	?	олигохеты, хирономиды, до крупных таксонов* oligochaetes, chironomids, up to big taxa*	+	-	-	-	Водоемы..., 1999 Water bodies..., 1999
	июль–сентябрь, 2008 July-Sept., 2008	все, до видов all, up to species	+	+	-	Лимн.	Безматерных и др., 2009 Bezmaternykh et al, 2009
Горькое Gor'koye	?	все, до видов all, up to species	+	+	-	-	Дашевский и др., 1986 Dashevsky et al, 1986
Бол. Островное, Горькое, Ледорезное, Мельничное, Угловое Bol. Ostrovnoye, Gor'koye, Ledoreznoye, Mel'nichnoye, Uglovoye	июль–август, 2009 July-Aug., 2009	все, до видов all, up to species	+	+	ЗГ	Лимн.	Кириллов и др., 2009; Безматерных, Вдовина, 2016, 2017 Kirillov et al, 2099; Bezmaternykh, Vdovina, 2016, 2017

Примечание. «?» – период изучения не указан; * – обычно двукрылых определяли до семейств, прочих насекомых – до отрядов, остальных – до классов; Ко – олигохетный индекс Goodnight, Whitley; H – индекс видового разнообразия по Шеннону; MMIF – фламандский мультиметрический индекс; S – индекс сапробности; БИ – биотический индекс Вудивисса; КМ – система Кольквитца-Марссона; d – индекс видового обилия Маргалефа; ТМ – тяжелые металлы; М – меры включения локальных фаун изученных озер; Лимн. – в составе комплексных лимнологических исследований; ЗГ – зоогеографический анализ; ПР – продуктивность донных беспозвоночных; СД – сезонная динамика; МД – межгодовая динамика; РП – рыбопродуктивность.

Note. "?" – study period is not specified; * – usually Diptera were identified to families, other insects – to orders, the others – to classes; Ko – Goodnight – Whitley oligochaetes index; H – index of species diversity by Shannon; MMIF – Multimetric Macroinvertebrate Index Flanders; S – saprobity index; БИ – Woodiwiss biotic index; КМ – system of Kolkwitz & Marson; d – Margalef species diversity index; ТМ – heavy metals; M – measures include local faunas of the studied lakes; Лимн. – in the complex limnological studies; ЗГ – zoogeographical analysis; ПР – productivity of benthic invertebrates; СД – seasonal dynamics; МД – interannual dynamics; РП – fish productivity.

выделил Алтайско-Кулундинскую озерную область.

Бессточные озера Кулундинской системы изолированы от речных систем, во всех озерах зоны отмечен зимний дефицит кислорода. Началом целенаправленных исследований бентоса озер бассейна р. Кулунды послужили гидробиологические работы Л. А. Благовидовой [1973]. Бентос озер этой зоны беден: отсутствуют моллюски и во многих озерах гаммариды, беден состав личинок насекомых, в частности хирономид (не более 10 таксонов). В статье автор рассматривает влияние факторов среды на развитие донных беспозвоночных, приводятся данные по обилию макробеспозвоночных в зависимости от уровня и обводнения озер. В целом для озер приведены достаточно высокие показатели численности и биомассы бентоса. В более поздних работах отмечены сходные тенденции развития зообентоса: небольшое видовое разнообразие донных макробеспозвоночных, в том числе хирономид (18 видов), отсутствие моллюсков и низкая встречаемость гаммарид. Отмечалось повышение биомассы в прибрежье (3,3–14,36 г/м^2) и невысокая биомасса донных беспозвоночных в открытой части (0,28–0,9 г/м^2). Показано, что наибольшее влияние на макрозообентос оказывают гидрохимические факторы, определяющие общую минерализацию воды, и такие физические факторы, как грунт и прозрачность воды [Безматерных и др., 2009; Безматерных, Жукова, 2013].

Озера Бурлинской системы всегда являлись одними из наиболее значимых в рыбохозяйственной отрасли. Исследования ихтиофауны озер часто сопровождались изучением донных беспозвоночных. Наиболее крупные озера этой группы: оз. Большое и Малое Топольное, Кривое, Песчаное, Большое Травное. О. С. Зверева [1930] отмечает, что в северо-восточных озерах Бурлинской системы обычными были моллюски, в частности брюхоногие. По данным 1967 г., моллюски в озерах практически отсутствовали, единично отмечены лишь Pisidium и Anadonta в озерах Песчаном и Хомутином. Основу бентоса здесь составляют личинки рода Chironomus (60–97 % летней биомассы бентоса). Как отмечает Л. А. Благовидова [1973], видовой состав хирономид в различных озерах насчитывал от 13 до 21 вида, для литорали озер обычны ручейники, пиявки и гаммариды. Доминирование крупных личинок хирономид и благоприятные условия их обитания обеспечивали высокие показатели биомассы бентоса – 15–29 г/м^2. Бóльшие показатели зообентоса были зарегистрированы в оз. Песчаном, что связано с наличием плотины на озерах Песчаном и Хорошем. Вследствие чего уровень воды в этих и в лежащих выше озерах поддерживался на стабильном уровне, обеспечивая аккумуляцию органического вещества, повышающего их трофность [Водоемы..., 1999]. В 2010–2011 годах в озерах Бурлинской системы выявлено более высокое таксономическое разнообразие донных беспозвоночных – 76 таксонов, как и в предыдущих исследованиях, доминировали личинки р. Chironomus. Отмечены высокие показатели плотности и биомассы донных беспозвоночных, уровень трофности в различных озерах менялся от олиготрофного до β-эвтрофного. Максимальные биомассы характерны для озер Прыганское (37 г/м^2) и Хомутиное (61 г/м^2) [Жукова, Безматерных, 2013].

Озера лесостепной зоны. А. Г. Поползин [1965] выделяет в южной лесостепи подзону озер аллохтонных с минеральным накоплением преимущественно карбонатно-сульфатного типа для соленых озер и подзону озер со средней продукцией биомассы для пресных водоемов. К первой подзоне относятся Чано-Барабинская область. Ко второй – озера Карасукского бассейна и озера ленточных боров Алтайского края.

В *Чано-Барабинской области* находятся три крупных озера: Убинское, Сартлан и Чаны. Озеро Убинское расположено в северо-восточной части Барабинской степи. Распределение и развитие зообентоса оз. Убинского находится в большой зависимости от гидрологического режима водоема, кроме того, большое влияние оказывают зимние заморы. Так, в 1967 г. в результате этих процессов в озере наблюдалось обеднение видового состава двустворчатых моллюсков, уменьшение численности и биомассы олигохет и гаммарид, исчезновение некоторые видов хирономид [Благовидова, 1973]. Обеднение видового состава продолжалось и в последующие годы, и если в 1967 г. непосредственно в озере отмечалось более 50 таксонов донных организмов, то в 1980–1986 гг. этот показатель колебался от 17 до 40. В конце XX века зообентос носил хирономидный характер с небольшим числом видов-доминантов, из прочих групп зообентоса существенное значение имели лишь олигохеты. Биомасса зообентоса также испытывала большие колебания. Минимальная биомасса бентоса (1–2 г/м^2) отмечена в 1980 г., когда в водоеме наблюдалась максимальная численность рыб. После зимних заморов 1983–1984 гг. бентосные организмы частично или полностью вышли из-под пресса рыб и резко увеличили численность и биомассу (до 30 г/м^2), в последующие годы возросла роль хищных личинок хирономид, и биомасса постепенно снижается

(13–18 г/м^2). Затем происходит восстановление запасов местных рыб-бентофагов и зарыбление озера сазаном, вследствие чего снижается биомасса зообентоса и в дальнейшие годы она колеблется от 1 до 6 г/м^2 [Озеро…, 1994].

Первые упоминания о составе и структуре зообентоса оз. Сартлан приводятся в книге П. Л. Пирожникова [1929], он отмечает высокое видовое разнообразие (около 130 таксонов) и обилие (биомасса достигала 16,5 г/м^2) донных беспозвоночных. В доминирующий комплекс входили *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede (сем. Tubificidae) и личинки из трибы Chironomini. Многолетние исследования зообентоса оз. Сартлан показали, что в маловодные годы уменьшается видовой состав организмов дна и их количественные показатели, так как понижение уровня воды ведет к увеличению ее минерализации, сокращению площади нагула рыб, увеличению плотности потребителей на единицу площади. Так, повышение минерализации и снижение уровня воды в 1968 году привело к исчезновению моллюсков, уменьшению плотности бокоплавов и олигохет, снижению средних показателей биомассы бентоса [Озеро…, 2014]. В озере обнаружено 19 таксонов личинок хирономид, состав других личинок насекомых еще беднее [Благовидова, 1973]. За период исследований с 1979 до 2010 г. в составе зообентоса выявлен 41 таксон, из которых наибольшим разнообразием отличались личинки хирономид (26 видов), прочие группы бентоса представлены 1–3 видами. В самый маловодный период за последние 50 лет (1982–1984 гг.) в оз. Сартлан исчезли бокоплавы, пиявки, нематоды, водные клещи, хаоборусы, сократилось количество видов хирономид, не обнаружен крупный вид *Chironomus* гр. *plumosus* (сем. Chironomidae). Снижение уровня воды, начавшееся в 2005 году и продолжавшееся по 2011 год, сохранило тенденцию к дальнейшему сокращению видового разнообразия. Например, в 2010 году в озере обнаружено всего 11 видов личинок хирономид. Кроме личинок хирономид отмечены личинки цератопогонид, олигохеты, нематоды, личинки жуков, ручейников, поденок, водные клопы, бокоплавы, но видовое разнообразие их значительно сократилось по сравнению с прежними исследованиями [Озеро…, 2014].

Оз. Чаны – наиболее изученное озеро Западной Сибири. Планомерные исследования гидробиологических характеристик Чановской озерной системы начались в конце XIX века учеными Томского университета и с небольшими перерывами продолжаются до настоящего времени сотрудниками Института озероведения РАН, СибрыбНИИпроекта, ИСиЭЖ СО РАН и ИВЭП СО РАН. Наиболее полно донные сообщества озера охарактеризованы в трех коллективных монографиях: «Пульсирующее озеро Чаны» [1982], «Экология озера Чаны» [1986] и «Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь)» [2015]. В разные годы зообентос оз. Чаны изучали А. И. Березовский [1927], А. Н. Петкевич [1963], Э. П. Битюков [1963], В. В. Конивец [1982], Г. Н. Мисейко [1977, 1978, 1981–1983а, б, 1986, 2003, 2004, 2006], М. В. Селезнева [1997], Л. С. Визер с соавт. [Визер, Наумкина, 2004, 2012], Д. М. Безматерных [2005, 2016].

Из литературных данных [Экология…, 1986] известно, что с 1973 по 1982 г. в зообентосе водоема обнаружено 114 таксонов. Наиболее богатой в видовом отношении была группа хирономид (45 таксонов), на втором месте по числу видов стояли прочие насекомые (48 таксонов), третье место по разнообразию занимали моллюски (13 таксонов). Остальные группы гидробионтов были представлены лишь несколькими таксонами: ракообразные – два, черви – три, прочие – три. В более ранних работах [Битюков, 1963] личинок хирономид также называют основным компонентом донной фауны оз. Чаны. Кроме того, указано, что характерная черта озера – низкая численность, а в некоторых случаях и полное отсутствие моллюсков. Отмечена тенденция исчезновения части видов зообентоса с увеличением минерализации воды, при этом оставшиеся эврибионтные виды приспосабливались к новым условиям среды [Конивец, 1982]. В 1975 г. была подробно исследована сезонная динамика зообентоса озера [Мисейко, 1982]. Для оз. Чаны характерна мозаичность грунтов. Наиболее обедненным оказывается песок, заиленный песок населен плотнее, самый продуктивный биотоп дна оз. Чаны – серый ил. Наибольшая биомасса бентоса отмечена на Ярковском и Чиняихинском плесах. Аналогичные данные по развитию зообентоса были получены в 2001 и 2004 гг. В оз. Чаны наблюдается тенденция доминирования по численности и биомассе в донных сообществах личинок хирономид. Наибольшая биомасса бентоса зарегистрирована на илах, Ярковский плес по-прежнему дает наибольшую валовую биомассу и отличается наибольшей средней биомассой. В последнее десятилетие в зообентосе оз. Чаны наблюдается изменение видового состава, увеличивается биомасса и разнообразие моллюсков [Безматерных, 2005; Безматерных и др., 2008]. В наиболее поздних работах значительное внимание уделено оценке влияния основных абиотических экологических факто-

ров на состав и структуру макробеспозвоночных озера. Показано, что на уровень развития донных беспозвоночных основное влияние оказывают водный режим озера, а также характер грунта, глубина и уровень минерализации воды [Безматерных, 2016].

Первые и наиболее полные исследования по фауне донных беспозвоночных озер *Карасукской области* были проведены в 1963–1976 гг. Подробно изучена фауна восьми озер, в составе бентоса и макрофауны зарослей найдено 147 видов, относящихся к 7 классам. Приведены данные фаунистического состава донных беспозвоночных эвтрофных озер различных географических зон в многолетней динамике, даны экологические характеристики всех видов. Отмечена неоднородность изменения фауны бентоса в зависимости от факторов среды, в фауне моллюсков отмечена четкая тенденция зависимости видового состава от минерализации воды [Мельникова, 1972; Опыт..., 1982]. В 2003–2009 гг. в озерах Карасукской системы выявлено более низкое таксономическое богатство зообентоса по сравнению с предыдущими исследованиями [Жукова, Безматерных, 2010]. Это, вероятно, объясняется тем, что исследования зообентоса в 1963–1976 гг. носили более длительный характер и были направлены на изучение качественного состава донных беспозвоночных. Исследования 2003–2009 гг. главным образом касались установления численности и биомассы зообентоса. Изученные озера Карасукской системы характеризовались большим разбросом значений численности и биомассы зообентоса. Биомасса колебалась в разных озерах от 0,09 до 29,8 г/м^2, практически во всех озерах доминирующей группой зообентоса были личинки хирономид.

Бентофауна *озерной области ленточных боров Алтайского края* небогата как в видовом, так и в количественном отношении. Как отмечает Л. А. Благовидова [1973], видовое разнообразие макробеспозвоночных озер Зеркальное и Бахматовское (Барнаульская озерная система) невелико, отмечены хирономиды (7–10 таксонов), моллюски отсутствуют, в незначительном количестве представлены олигохеты, гаммариды и пиявки. Основу бентоса в обоих озерах составляют личинки *Chaoborus*. Средняя биомасса бентоса низкая. Зообентос озер Петровское и Большой Уткуль более разнообразен. В оз. Б. Уткуль встречено 28 таксонов личинок хирономид, богато представлены другие личинки насекомых – ручейники, стрекозы, поденки. Отмечен 21 вид моллюсков, которые составляют до 69 % средней биомассы бентоса озера. В современных исследованиях прослеживаются сходные тенденции. Большой вклад в биомассу бентоса вносят моллюски и личинки комаров. По уровню развития зообентоса озера относятся в основном к мезотрофному типу. Состав и уровень развития зообентоса озер Барнаульской системы в многолетнем аспекте нестабильны и изменяются в зависимости от водного режима [Безматерных, 2007].

Отрывочные данные о составе и структуре зообентоса приводятся для отдельных озер Касмалинской системы. В оз. Большом Островном основу биомассы бентоса в 1931 г. на серых илах составляли личинки хирономид (89,3 %) и водных насекомых (6,4 %), также встречались гаммариды (1,7 %) и олигохеты (2,6 %). В 1966 г. на песчаных прибрежных биотопах гаммариды стали ведущей формой бентоса. Уже в 70-х годах из состава бентоса выпали моллюски, как результат систематических зимних заморов и повышения минерализации воды. Биомасса бентоса в разные годы колебалась от 3,2 до 18,5 г/м^2, доминировали по биомассе личинки хирономид [Благовидова, 1973; Водоемы..., 1999]. Со временем в озере наблюдается обеднение видового состава и снижение обилия макробеспозвоночных. Например, в 2008–2009 гг. биомасса колебалась от 0,1 до 1,85 г/м^2, отмечено всего четыре вида донных беспозвоночных, доминировали комары-звонцы и комары-мокрецы [Безматерных и др., 2009]. Исследование озера Горькое в 1980 г. было проведено сотрудниками лаборатории гидробиологии и рыбоводства НИИББ при ТГУ. В составе зообентоса выявлены: хирономиды, моллюски, пиявки, личинки стрекоз и мокрецов. Наиболее обильны хирономиды и моллюски, средняя биомасса которых была равна соответственно 17,6 и 1,3 г/м^2. Малакофауна развита преимущественно на опресненном участке озера (биомасса достигала 6,7 г/м^2). С удалением от устья р. Касмалы на более минерализованных участках происходит резкое снижение биомассы моллюсков (0,4–4,5 г/м^2) [Дашевский и др., 1986]. Комплексные лимнологические исследования озер бассейна р. Касмалы проведены в 2008–2009 гг. сотрудниками лаборатории водной экологии ИВЭП СО РАН. В озерах выявлено 67 таксонов донных беспозвоночных из 4 классов, во всех озерах доминирующим таксоном были личинки сем. Chironomidae. Озера характеризовались невысокими показателями численности и биомассы макробеспозвоночных, максимальные значения отмечены для оз. Мельничное (10,1 г/м^2). Выявлено снижение видового разнообразия и обилия организмов зообентоса при увеличении минерализации вод [Кириллов и др., 2009].

Таким образом, несмотря на довольно длительный период и большой объем исследований, данные о составе, структуре и функционировании зообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья довольно разнородны, а местами и фрагментарны. За почти вековую историю изучения постепенно расширялись задачи исследования зообентоса, от оценки кормовой базы до особенностей функционирования донных сообществ. Наиболее полно изучены некоторые крупные водные объекты, озера, расположенные в долинах рек ложбин древнего стока, а сведения о зообентосе средних и малых озер зачастую отрывочны. На современном этапе большое внимание уделяется факторам формирования зообентоса и зональному распределению. В связи с климатическими особенностями и изменениями уровня воды в озерах юга Обь-Иртышского междуречья остаются актуальными задачи по исследованиям закономерностей формирования сообществ донных беспозвоночных.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИВЭП СО РАН (проект № 0383-2016-0003) при частичной поддержке гранта РФФИ № 17-05-00404.

Литература

Андреев Н. И., Винарский М. В. К фауне моллюсков семейства Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata) водоемов юга Западной Сибири // Современные проблемы гидробиологии Сибири: Тез. докл. всерос. конф. Томск, 2001. С. 13–14.

Андреева С. И., Абакумова Е. А. К фауне моллюсков семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) водоемов Западно-Сибирской равнины // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. Вып. 7. Омск: ОмГПУ, 2003. С. 95–101.

Безматерных Д. М. Зообентос Барнаульской озерной системы (юг Западной Сибири) // Мир науки, культуры, образования. 2007. № 2(5). С. 18–21.

Безматерных Д. М. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. Барнаул: Алт. ун-т, 2008. 186 с.

Безматерных Д. М. Пространственная и временная организация сообществ донных макробеспозвоночных озера Чаны (Западная Сибирь) // Экология. 2016. №. 5. С. 368–374. doi: 10.1134/S1067413616050039

Безматерных Д. М. Состав, структура и количественная характеристика зообентоса озера Чаны в 2001 году // Сибир. экол. журн. 2005. № 2. С. 249–254.

Безматерных Д. М., Вдовина О. Н. Зообентос озер юга Обь-Иртышского междуречья. Новосибирск, 2017. Вып. 106. 180 с.

Безматерных Д. М., Вдовина О. Н. Зоогеографический состав макробеспозвоночных озерных систем юга Обь-Иртышского междуречья // Изв. Алтайского отд. Русского геогр. об-ва. 2016. № 1(40). С. 46–52.

Безматерных Д. М., Жукова О. Н. Состав и структура зообентоса озер различных природных подзон Обь-Иртышского междуречья // Вестник Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2012. № 2(88). С. 59–63.

Безматерных Д. М., Жукова О. Н. Состав, структура и факторы формирования сообществ донных беспозвоночных озер юга Обь-Иртышского междуречья // Экология. 2013. № 2. С. 152–160.

Безматерных Д. М., Жукова О. Н., Долматова Л. А. Состав и структура зообентоса разнотипных озер степной и лесостепной зоны Алтайского края и факторы его формирования. Ч. 1. Общие сведения // Мир науки, культуры, образования. 2009. № 2(14). С. 20–23.

Безматерных Д. М., Чернышкова К. В., Марусин К. В. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса озера Чаны // Проблемы региональной экологии. 2008. № 6. С. 43–49.

Белышев Б. Ф. Стрекозы Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 1, часть 1–2. 330 с.

Белышев Б. Ф. Стрекозы Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 2, часть 3. 351 с.

Березовский А. И. Рыбное хозяйство на Барабинских озерах и пути его развития. Красноярск: Изд-во Барабинского окр. исполкома, 1927. 68 с.

Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). Новосибирск: СО РАН, 2010. 273 с.

Битюков Э. П. Кормовая база рыб озера Чаны // Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1963. С. 23–28.

Благовидова Л. А. Влияние факторов среды на зообентос озер юга Западной Сибири // Гидробиологический журнал. 1973. Т. IX, № 1. С. 55–61.

Визер Л. С., Наумкина Д. И. Динамика кормовой базы озера Чаны // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. Всерос. конф. (Новосибирск, 15–22 сент. 2004). Новосибирск: ИС и ЭЖ СОРАН, 2004. 236 с.

Визер Л. С., Наумкина Д. И., Поротникова Л. Л. Современное состояние кормовой базы озера Чаны // Вестник НГАУ. 2012. № 2. С. 43–48.

Винарский М. В. Легочные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeformes) водоемов Урала и Западной Сибири: автореф. дис. … докт. биол. наук. Томск, 2014. 42 с.

Винарский М. В., Лазуткина Е. А., Каримов А. В. К фауне брюхоногих моллюсков (Mollusca, Gastropoda) Боровской группы озер (Северный Казахстан) // Сибирский экологический журнал. 2006. № 5. С. 603–610.

Винарский М. В., Сербина Е. А. Распределение и количественные характеристики популяций массовых видов прудовиков подродов Peregriana и Radix (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) в водоемах юга Западной Сибири // Биология внутренних вод. 2012. № 2. С. 37–44.

Водоемы Алтайского края. Новосибирск: Наука, 1999. 285 с.

Вопросы малакологии Сибири: мат-лы межвуз. науч.-метод. конф. по изучению пресн. моллюсков Сибири (26–28 июня 1969 г.). Томск: ТГУ, 1969. 202 с.

Дашевский Р. Е., Гундризер В. А., Головко Г. И. Возможности рыбохозяйственного использования соленого озера Горькое Алтайского края // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск: ТГУ, 1986. С. 85–86.

Долгин В. Н. К изучению пресноводных моллюсков Сибири // Вестник ТГПУ. 2009. Вып. 11(89). С. 174–180.

Дулькейт Г. Д., Башмаков В. Н., Башмакова Л. Я. Барабинские озера и их рыбное хозяйство // Тр. Зап.-Сиб. отд. Всесоюзн. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. Томск, 1935. Т. 2. С. 18–148.

Жадин В. И. Моллюски пресноводных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1952. 376 с.

Жукова О. Н., Безматерных Д. М. Состав и структура зообентоса как индикаторы экологического состояния озер Бурлинской системы (юг Западной Сибири) // Вода: химия и экология. 2013. № 4. С. 64–70.

Жукова О. Н., Безматерных Д. М. Состав и структура макрозообентоса Карасукской озерно-речной системы (Западная Сибирь) // Мир науки, культуры, образования. 2010. № 2(21). С. 285–290.

Заика В. В. Опыт исследования населения стрекоз в биоценозах Западной Сибири // Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука, 1989. С. 158–160.

Заика В. В. Стрекозы южной части Западно-Сибирской равнины: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 1982. 18 с.

Заика В. В. Фауна стрекоз (Odonata) северной части Кулундинской степи // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 43–44.

Залозный Н. А. Итоги изучения водных олигохет и пиявок Западной Сибири // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: ТГУ, 1973а. С. 182–183.

Залозный Н. А. К изучению водных малощетинковых червей средней части Обь-Иртышского бассейна // Гидробиол. журнал. 1973б. № 1. С. 91–93.

Залозный Н. А. Роль олигохет и пиявок в экосистемах водоемов Западной Сибири // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 124–143.

Залозный Н. А. Фауна водных олигохет и пиявок Западной Сибири // Проблемы экологии. 1976. Т. 4. С. 97–112.

Залозный Н. А., Воробьев Д. С. Олигохеты и пиявки водоемов Западной Сибири (сбор и обработка материала в полевых и лабораторных условиях). Уч. пособие. Томск: ТГУ, 2006. 216 с.

Зверева О. С. Опыт рекогносцировочного обследования озер по Омскому и Славгородскому округам Сибирского края // Тр. Сибир. науч. рыбохоз. станции. Красноярск: Красноярская гос. тип., 1930. Т. 5, вып. 2. 90 с.

Иванова З. А. Озерное рыбное хозяйство в степной зоне Алтайского края // Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск, 1963. С. 91–100.

Иванова З. И. Рыбы степной зоны Алтайского края. Барнаул: Алт. кн. изд., 1962. 152 с.

Иоганзен Б. Г. Биологические рыбохозяйственные исследования в Сибири // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 1. С. 3–17.

Иоганзен Б. Г. Гидробиологические исследования водоемов Западной Сибири // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. Тр. ВГО. 1981. № 24. С. 171–184.

Иоганзен Б. Г. Гидробиологические исследования Западной Сибири // Тр. Томск. ун-та. 1948. Т. 100. С. 49–89.

Иоганзен Б. Г. Итоги и задачи продукционно-биологического изучения водоемов Западной Сибири // Вопросы повышения рыбопродуктивности водоемов Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1979. С. 5–23.

Иоганзен Б. Г. К систематике лимнеид (Mollusca) // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: ТГУ, 1949. Вып. 10. С. 29–37.

Иоганзен Б. Г. Рыбохозяйственные районы Западной Сибири и их биолого-промысловая характеристика // Тр. Томск. ун-та. 1953. Т. 125. С. 7–44.

Иоффе Т. С. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение // Известия ВНИОРХ. 1947. Т. 25, вып. 1. С. 113–161.

Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири / Ред. А. Н. Гундризер, Б. Г. Иоганзен, В. В. Кафанова, А. П. Петлина. Томск: ТГУ, 1982. 318 с.

Кириллов В. В., Безматерных Д. М., Зарубина Е. Ю., Митрофанова Е. Ю., Кириллова Т. В., Ермолаева Н. И., Долматова Л. А., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Соколова М. И., Жукова О. И. Состав и структура экосистем степных озер Алтайского края в 2008 г. // Наука – Алтайскому краю, 2008 г.: Сб. науч. статей по результатам НИР, вып. за счет средств краевого бюджета. Барнаул: Азбука, 2008. Вып. 2. С. 237–254.

Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю., Безматерных Д. М., Ермолаева Н. И., Кириллова Т. В., Яныгина Л. В., Долматова Л. А., Котовщиков А. В., Жукова О. Н., Соколова М. И. Сравнительный анализ экосистем разнотипных озер Касмалинской и Кулундинской долин древнего стока // Наука – Алтайскому краю, 2009 г.: Сб. науч. статей по результатам НИР, вып. за счет средств краевого бюджета. Барнаул: АлтГТУ, 2009. Вып. 3. С. 311–333.

Конивец В. В. Зообентос // Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 1982. 304 с.

Кривошеина Л. В. К пресноводной малакофауне Верхнего Иртыша // IX науч. конф. Усть-Каменогорского пед. ин-та, 1968. С. 101–102.

Кузменкин Д. В. Эколого-фаунистическая характеристика пресноводных моллюсков бассейна Верхней Оби: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Томск, 2015. 22 с.

Лазуткина Е. А., Андреева С. И., Андреев Н. И. Новые данные о фауне моллюсков семейства Bithyniidae Gray, 1857 (Gastropoda, Pectinibranchia) водоемов Северного Казахстана // KazNU Bulletin. Ecology series. 2012. № 2(34). С. 43–48.

Лепнева С. Г. Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод СССР. М.: АН СССР, 1950. Т. 3. С. 534–538.

Лукин Е. И. Пиявки Западной Сибири // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: ТГУ, 1955. Вып. 18. С. 43–49.

Мельникова Н. И. Озеро Чебачье и Стеклянное Карасукского района Новосибирской области // География Западной Сибири. 1972. С. 164–169.

Мисейко Г. Н. Видовой состав и динамика зообентоса оз. Чаны // Гидробиол. журн. 1982. Т. 2, вып. 5. С. 72–76.

Мисейко Г. Н. Зообентос в системе мониторинга биоразнообразия, биопродуктивности и экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь) // Биология внутренних вод. 2006. № 2. С. 67–74.

Мисейко Г. Н. Зообентос озера Чаны: биоразнообразие, биопродуктивность, значение в биоиндикации (Западная Сибирь) // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века: матер. междунар. конф. (Минск, 22–27 авг. 2004 г.). Минск: НАН Беларуси, 2004. С. 220–223.

Мисейко Г. Н. Зообентос Чиняихинского плеса озера Чаны // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983а. С. 76–77.

Мисейко Г. Н. Зооценозы разнотипных водных объектов юга Западной Сибири. Барнаул: Азбука, 2003. 204 с.

Мисейко Г. Н. К вопросу о кормовой базе оз. Чаны // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Лиственничное-на-Байкале, 1977. С. 255–260.

Мисейко Г. Н. К фауне, экологии и систематике хирономид оз. Чаны // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Ч. 1. Красноярск, 1978. С. 103–108.

Мисейко Г. Н. Сезонная динамика развития и продуктивность зообентоса на озере Чаны в 1978 г. // Биол. науки. 1983б. № 12. С. 59–63.

Мисейко Г. Н. Фауна зарослей оз. Чаны // Исследования планктона, бентоса и рыб. Томск: ТГУ, 1981. С. 36–41.

Мисейко Г. Н., Сипко Л. Л., Крыжановский В. В. Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. С. 128–147.

Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь) / Отв. ред. О. Ф. Васильев, Я. Вейн; СО РАН, Ин-т водных и экологических проблем. Новосибирск: Гео, 2015. 255 с.

Озеро Сартлан (биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования): кол. моногр. / Под ред. А. И. Литвиненко, А. А. Ростовцева. Тюмень: Госрыбцентр, 2014. 222 с.

Озеро Убинское (Биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования). СПб.: ГОСНИОРХ, 1994. 144 с.

Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск: Наука, 1982. 226 с.

Оценка состояния водных объектов Алтайского края по данным гидробиологического мониторинга. Новосибирск: СО РАН, 1997. 234 с.

Петкевич А. Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства на озерах Барабы и Кулунды // Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск, 1963. С. 13–22.

Петкевич А. Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь-Иртышском бассейне // Проблемы рыбн. хоз-ва водоемов Сибири. Тюмень, 1971. С. 3–60.

Петкевич А. Н. Перспективы развития рыбного хозяйства на водоемах Кулундинской степи // Тр. Томск. ун-та. 1955. Т. 131. С. 58–60.

Петров П. Н. Водные жесткокрылые подотряда Adephaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири: дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 187 с.

Петрожицкая Л. В. Мошки (Diptera, Simuliidae) лесостепной зоны Приобья // Кровососущие и зоофильные двукрылые (Insecta: Diptera). СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 126–127.

Пирожников П. Л. Исследование и использование водоемов Сибири. М.: Сов. Азия, 1932. 173 с.

Пирожников П. Л. К познанию озера Сартлан в лимнологическом, гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении // Тр. Сиб. науч. рыбохоз. станции. Красноярск, 1929. Т. 4, вып. 2. 110 с.

Попова О. Н., Смирнова Ю. А. Население водных насекомых лесостепных озер барабы (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2010. Т. 17, № 1. С. 69–74.

Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Население стрекоз (Insecta, Odonata) рек Барабинской лесостепи // Современное состояние водных биоресурсов: матер. Всерос. конф. (Новосибирск, 26–28 марта 2008 г.). Новосибирск, 2008. С. 113–118.

Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Особенности населения стрекоз (Insecta, Odonata) водоемов Барабинской лесостепи // X съезд Гидробиол. об-ва при РАН: тез. докл. (Владивосток, 28 сент. – 2 окт. 2009 г.). Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 319–320.

Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Фауна стрекоз (Insecta, Odonata) западносибирской лесостепи // Вестник Томского гос. ун-та. 2004. № 11. С. 75–79.

Поползин А. Г. Зональное лимнологическое районирование озер юга Обь-Иртышского бассейна // Вопросы гидрологии Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд., 1965. С. 52–61.

Поползин А. Г. Озера Обь-Иртышского бассейна (Зональная комплексная характеристика). Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1967. 350 с.

Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 1982. 304 с.

Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна / Под ред. М. М. Силантьевой. Барнаул: АлтГУ, 2000. 224 с.

Рузанова А. И. Личинки хирономид Западной Сибири и их роль в питании рыб // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 144–163.

Рузанова А. И., Файзова Л. В. Личинки хирономид // К изучению гидрофауны районов стыка Верхней и Средней Оби. Томск: ТГУ, 1981. С. 45–57.

Селезнева М. В. Современное состояние зообентоса озера Чаны // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск: Наука, 1997. С. 190–191.

Сербина Е. А. Моллюски семейства Bithyniidae в водоемах юга Западной Сибири и их роль в жизненных циклах трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2002. 22 с.

Сербина Е. А. Особенности размножения битиний (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae)

в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2005. № 2. С. 267–278.

Сипко Л. Л. Водная растительность, зоопланктон и зообентос озер Карасукской системы // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск: Наука, 1982. С. 80–119.

Сипко Л. Л., Крыжановский В. В. Уровень продуктивности зообентоса юго-восточной части оз. Чаны в годы маловодья // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. С. 109–115.

Скориков А. С. Озерное рыболовство в Барабинском районе // Материалы к познанию русского рыболовства. СПб., 1913. Т. 2, вып. 8. 90 с.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.

Фролова Е. С. Пресноводные моллюски Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1973. 20 с.

Экология озера Чаны / Под ред. Б. Г. Иоганзена, Г. М. Кривощекова. Новосибирск: Наука, 1986. 270 с.

Юрлова Н. И., Водяницкая С. Н. Многолетние изменения видового состава и численности легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) в озере Чаны (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2005. № 2. С. 255–266.

Поступила в редакцию 03.05.2017

References

Andreev N. I., Vinarskii M. V. K faune mollyuskov semeistva Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata) vodoemov yuga Zapadnoi Sibiri [To the fauna of mollusks of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata) in water bodies of the south of Western Siberia]. *Sovr. problemy gidrobiol. Sibiri*: Tez. dokl. vseros. konf. [Current Problems of the Hydrobiology of Siberia: Abs. All-Russ. Conf.]. Tomsk, 2001. P. 13–14.

Andreeva S. I., Abakumova E. A. K faune mollyuskov semeistva Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) vodoemov Zapadno-Sibirskoi ravniny [To the fauna of mollusks of the family Valvatidae, Gastropoda, Pectinibranchia water bodies of the West Siberian Plain]. *Estest. nauki i ekol.:* Ezhegodnik OmGPU [Natural Sci. Ecol.: Annual report of OmGPU]. Omsk: OmGPU, 2003. Iss. 7. P. 95–101.

Belyshev B. F. Strekozy Sibiri [Dragonflies of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1973. Vol. 1, part 1–2. 330 p.

Belyshev B. F. Strekozy Sibiri [Dragonflies of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1974. Vol. 2, part 3. 351 p.

Berezovskii A. I. Rybnoe khozyaistvo na Barabinskikh ozerakh i puti ego razvitiya [Fishery in Barabinskie Lakes of the and prospects for its development]. Krasnoyarsk: Izd-vo Barabinskogo okr. ispolkoma, 1927. 68 p.

Bezmaternykh D. M. Prostranstvennaya i vremennaya organizatsiya soobshchestv donnykh makrobespozvonochnykh ozera Chany, Zapadnaya Sibir' [Spatial and temporal organization of benthic macroinvertebrate communities in Lake Chany, Western Siberia]. *Ekologiya* [Russ. J. Ecol.]. 2016. No. 5. P. 480–485. doi: 10.1134/S1067413616050039

Bezmaternykh D. M. Sostav, struktura i kolichestvennaya kharakteristika zoobentosa ozera Chany v 2001 godu [Composition, structure and quantitative characteristics of zoobenthos in Lake Chany in 2001]. *Sibir. ekol. zhurn* [Siberian J. Ecol.]. 2005. No. 2. P. 249–254.

Bezmaternykh D. M. Zoobentos Barnaul'skoi ozernoi sistemy (yug Zapadnoi Sibiri) [Zoobenthos of the Barnaul lake system (south of Western Siberia)]. *Mir nauki, kul'tury, obraz.* [The World of Science, Culture, Education]. 2007. No. 2(5). P. 18–21.

Bezmaternykh D. M. Zoobentos ravninnykh pritokov Verkhnei Obi [Zoobenthos of the flat tributaries of the Upper Ob]. Barnaul: AGU, 2008. 186 p.

Bezmaternykh D. M., Chernyshkova K. V., Marusin K. V. Sovremennoe sostoyanie i mnogoletnyaya dinamika zoobentosa ozera Chany [Current state and long-term dynamics of zoobenthos in Lake Chany]. *Problemy regional'noi ekologii* [Problems of Regional Ecol.]. 2008. No. 6. P. 43–49.

Bezmaternykh D. M., Vdovina O. N. Zoobentos ozer yuga Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [Zoobenthos of the lakes in the south of the Ob-Irtysh interfluve]. Novosibirsk, 2017. Iss. 106. 180 p.

Bezmaternykh D. M., Vdovina O. N. Zoogeograficheskii sostav makrobespozvonochnykh ozernykh sistem yuga Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [Zoogeographical composition of macro-invertebrate lake systems in the south of the Ob-Irtysh interfluve]. *Bull. of the Altai Branch of the Russ. Geographical Society*. 2016. No. 1(40). P. 46–52.

Bezmaternykh D. M., Zhukova O. N. Sostav i struktura zoobentosa ozer razlichnykh prirodnykh podzon Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [The composition and structure of the zoobenthos in lakes of various natural subbands of the Ob-Irtysh interfluve]. *Vestnik Altaiskogo gos. agrarnogo un.* [Bull. Altai St. Agr. Univ.]. 2013. Vol. 44, no. 2. P. 170–177. doi: 10.1134/S1067413613020057

Bezmaternykh D. M., Zhukova O. N. Sostav, struktura i faktory formirovaniya soobshchestv donnykh bespozvonochnykh ozer yuga Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [Composition, structure and factors of formation of communities of benthic invertebrates in lakes of the South of the Ob-Irtysh interfluves]. *Ekologiya* [Russ. J. Ecol.]. 2012. No. 2(88). P. 59–63.

Bezmaternykh D. M., Zhukova O. N., Dolmatova L. A. Sostav i struktura zoobentosa raznotipnykh ozer stepnoi i lesostepnoi zony Altaiskogo kraya i faktory ego formirovaniya. Chast' 1. Obshchie svedeniya [Zoobenthos composition and structure in different-type lakes of Altai Krai steppe and forest-steppe zone, including factors of zoobenthos formation. Part 1. General information]. *Mir nauki, kul'tury, obraz.* [The World of Science, Culture, Education]. 2009. No. 2(14). P. 20–23.

Bioraznoobrazie Karasuksko-Burlinskogo regiona, Zapadnaya Sibir' [Biodiversity of the Karasuk-Burlin region in Western Siberia]. Novosibirsk: SB RAS, 2010. 273 p.

Bityukov E. P. Kormovaya baza ryb ozera Chany [Feeding base of the fish of Lake Chany]. *Razvitie ozer. ryb. khozyaistva Sibiri* [Development of the Lake Fish Industry in Siberia]. Novosibirsk: SO AN SSSR, 1963. P. 23–28.

Blagovidova L. A. Vliyanie faktorov sredy na zoobentos ozer yuga Zapadnoi Sibiri [Effect of environmental factors on the zoobenthos of lakes in the south of Western Siberia]. *Gidrobiol. zhurn.* [Hydrobiol. J.]. 1973. Vol. 9, no. 1. P. 55–61.

Dashevskii R. E., Gundrizer V. A., Golovko G. I. Vozmozhnosti rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya solenogo ozera Gor'koe Altaiskogo kraya [Possibilities of fishery use of salt Lake Gorkoe in Altai Krai]. *Vopr. ekol. vodoemov i intensifikatsii ryb. khozyaistva Sibiri* [Iss. of the Ecol. of Water Bodies and Fish Industry Intensification in Siberia]. Tomsk: Tomsk State University, 1986. P. 85–86.

Dolgin V. N. K izucheniyu presnovodnykh mollyuskov Sibiri [To the study of freshwater mollusks of Siberia]. *Herald of TGPU*. 2009. Iss. 11(89). P. 174–180.

Dul'keit G. D., Bashmakov V. N., Bashmakova L. Ya. Barabinskie ozera i ikh rybnoe khozyaistvo [Barabinskie lakes and their fish farming]. *Tr. Zapadno-Sibirskogo otd. Vsesoyuz. NII ozern. i rech. ryb. khozyaistva* [Trans. Western-Siberian Br. All-Union Res. Inst. of Lake and River Fisheries]. Tomsk, 1935. Vol. 2. P. 18–148.

Ekologiya ozera Chany [Ecology of Lake Chany]. Novosibirsk: Nauka, 1986. 270 p.

Frolova Ye. S. Presnovodnyye mollyuski Severnogo Kazakhstana [Freshwater mollusks of Northern Kazakhstan]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk, 1973. 20 p.

Ikhtiologiya i gidrobiologiya v Zapadnoi Sibiri [Ichthyology and hydrobiology in Western Siberia]. Tomsk: Tomsk State University, 1982. 318 p.

Ioffe T. S. I. Donnaya fauna Ob'-Irtyshskogo basseina i ee rybokhozyaistvennoe znachenie [Bottom fauna of the Ob-Irtysh basin and its fishery significance]. *Izvestiya VNIORKh* [Bull. All-Union Res. Inst. River and Lake Fisheries (VNIORKH)]. 1947. Vol. 25, iss. 1. P. 113–161.

Ioganzen B. G. Biologicheskiye rybokhozyaystvennyye issledovaniya v Sibiri [Biological fisheries research in Siberia]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1962. Vol. 2, iss. 1. P. 3–17.

Ioganzen B. G. Gidrobiologicheskiye issledovaniya vodoemov Zapadnoi Sibiri [Hydrobiological studies of water bodies of Western Siberia]. *Ocherki po istorii gidrobiol. issled. v SSSR. Tr. VGO* [Essays on the History of Hydrobiol. Res. in the USSR. Trans. VGO]. 1981. No. 24. P. 171–184.

Ioganzen B. G. Gidrobiologicheskiye issledovaniya Zapadnoi Sibiri [Hydrobiological Studies of Western Siberia]. *Tr. Tomskogo un.* [Proceed. Tomsk St. Univ.]. 1948. Vol. 100. P. 49–89.

Ioganzen B. G. Itogi i zadachi produktsionno-biologicheskogo izucheniya vodoemov Zapadnoi Sibiri [Results and problems of product biological study of water bodies of Western Siberia]. *Vopr. povysh. ryboproduktivnosti vodoemov Zapadnoi Sibiri* [Iss. of Improving Fish Productivity of Water Bodies in Western Siberia]. Tomsk, 1979. P. 5–23.

Ioganzen B. G. K sistematike limneid (Mollusca) [To the systematics of limneids (Mollusca)]. *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the fauna and flora of Siberia]. Tomsk, 1949. Iss. 10. P. 29–37.

Ioganzen B. G. Rybokhozyaystvennyye raiony Zapadnoi Sibiri i ikh biologo-promyslovaya kharakteristika [Fishery regions of Western Siberia and their biology and trade description]. *Tr. Tomsk. un.* [Proceed. Tomsk St. Univ.]. 1953. Vol. 125. P. 7–44.

Ivanova Z. A. Ozernoe rybnoe khozyaistvo v stepnoi zone Altaiskogo kraya [Lake fishery in the steppe zone of the Altai territory]. *Razvitie ozern. ryb. khozyaistva Sibiri* [Development of the Lake Fish Industry in Siberia]. Novosibirsk, 1963. P. 91–100.

Ivanova Z. I. Ryby stepnoi zony Altaiskogo kraya [Fish of the steppe zone of the Altai Krai]. Barnaul: Alt. kn. izd., 1962. 152 p.

Kirillov V. V., Bezmaternykh D. M., Zarubina E. Yu., Mitrofanova E. Yu., Kirillova T. V., Ermolaeva N. I., Dolmatova L. A., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Sokolova M. I., Zhukova O. I. Sostav i struktura ekosistem stepnykh ozer Altaiskogo kraya v 2008 g. [The composition and structure of steppe lake ecosystems in the Altai Region as of the year 2008]. *Nauka – Altaiskomu krayu* [Science for the Altai Region: Coll. Papers]. Barnaul: Azbuka, 2008. Vol. 2. P. 237–254.

Kirillov V. V., Zarubina E. Yu., Bezmaternykh D. M., Ermolaeva N. I., Kirillova T. V., Yanygina L. V., Dolmatova L. A., Kotovshchikov A. V., Zhukova O. N., Sokolova M. I. Sravnitel'nyi analiz ekosistem raznotipnykh ozer Kasmalinskoi i Kulundinskoi dolin drevnego stoka [Comparative analysis of lake ecosystems of different types in ancient Kasmala and Kulunda drainage valleys]. *Nauka – Altaiskomu krayu* [Science for the Altai Region: Coll. Papers]. Barnaul: Azbuka, 2009. Vol. 3. P. 311–333.

Konivets V. V. Zoobentos [Zoobenthos]. *Pul'siruyushchee ozero Chany* [Pulsating Lake Chany]. Leningrad: Nauka, 1982. 304 p.

Krivosheina L. V. K presnovodnoi malakofaune Verkhnego Irtysha [To the freshwater malacofauna of the Upper Irtysh]. *Tr. IX Sc. conf. Ust-Kamenogorskogo ped. in-ta* [Proceed. IX Conf. Ust-Kamenogorsk Ped. Ins.]. 1968. P. 101–102.

Kuzmenkin D. V. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika presnovodnykh mollyuskov basseina Verkhnei Obi [Ecological and faunistic characteristics of freshwater mollusks in the Upper Ob River basin]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk, 2015. 22 p.

Lazutkina E. A., Andreeva S. I., Andreev N. I. Novye dannye o faune mollyuskov semeistva Bithyniidae Gray, 1857 (Gastropoda, Pectinibranchia) vodoemov Severnogo Kazakhstana [New data on the fauna of mollusks of the family Bithyniidae Gray, 1857 (Gastropoda, Pectinibranchia) in the water bodies of Northern Kazakhstan]. *KazNU Bulletin.* 2012. No. 2(34). P. 43–48.

Lepneva S. G. Zhizn' v ozerakh [Life in lakes]. *Zhizn' presnykh vod SSSR* [Life of Fresh Waters of the USSR]. Moscow: AN SSSR, 1950. Vol. 3. P. 534–538.

Lukin Ye. I. Piyavki Zapadnoi Sibiri [Leeches of Western Siberia]. *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the Fauna and Flora of Siberia]. Tomsk, 1955. Iss. 18. P. 43–49.

Mel'nikova N. I. Ozero Chebach'e i Steklyannoe Karasukskogo raiona Novosibirskoi oblasti [Lakes Chebach'e and Steklyannoe of the Karasuksky District of the Novosibirsk Region]. *Geografiya Zapadnoi Sibiri* [Geography of Western Siberia]. Novosibirsk, 1972. P. 164–169.

Miseiko G. N. Fauna zaroslei oz. Chany [The fauna of thickets of the lake]. *Issled. planktona, bentosa i ryb* [Study of Plankton, Benthos, and Fish]. Tomsk: Tomsk State University, 1981. P. 36–41.

Miseiko G. N. K faune, ekologii i sistematike khironomid oz. Chany [To the fauna, ecology and taxonomy of the chironomids of Lake Chany]. *Produktivnost' vodoemov raznykh klim. zon RSFSR i perspektivy ikh rybokhoz. ispol'zovaniya* [Productivity of Water Bodies of Different Climatic Zones of the RSFSR and Prospects of their Fishery Use]. Krasnoyarsk, 1978. Part 1. P. 103–108.

Miseiko G. N. K voprosu o kormovoi baze oz. Chany [To the question of the forage base of Lake Chany]. *Krugovorot veshchestva i energii v vodoemakh. Elementy bioticheskogo krugovorota* [The Cycle of Matter and Energy in Water Bodies. Elements of the Biotic Cycle]. Listvennichnoe-na-Baikale, 1977. P. 255–260.

Miseiko G. N. Sezonnaya dinamika razvitiya i produktivnost' zoobentosa na ozere Chany v 1978 g. [Seasonal dynamics of development and productivity of zoobenthos on Lake Chany in 1978]. *Biol. nauki* [Biol. Sci.]. 1983. No. 12. P. 59–63.

Miseiko G. N. Vidovoi sostav i dinamika zoobentosa oz. Chany [Species composition and dynamics of zoobenthos in Lake Chany]. *Gidrobiol. zhurn.* [Hydrobiol. J.]. 1982. Vol. 2, no. 5. P. 72–76.

Miseiko G. N. Zoobentos Chinyaikhinskogo plesa ozera Chany [Zoobenthos of the Chinyaikhinsky reaches of Lake Chany]. *Biol. osnovy ryb. khozyaistva Zapadnoi Sibiri* [Biol. Foundations of Fish Industry of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1983. P. 76–77.

Miseiko G. N. Zoobentos ozera Chany: bioraznoobrazie, bioproduktivnost', znachenie v bioindikatsii (Zapadnaya Sibir') [Zoobenthos of Lake Chany: biodiversity, bioproductivity, importance for bioindication (Western Siberia)]. *Strategiya razv. akvakul'tury v usloviyakh XXI v.*: mater. mezhdunar. konf. (Minsk, 22–27 avg. 2004 g.) [Strategy for the Development of Aquaculture in the 21st Century: Proceed. Int. Conf. (Minsk, Aug. 22–27, 2004)]. Minsk: NAN Belorussia, 2004. P. 220–223.

Miseiko G. N. Zoobentos v sisteme monitoringa bioraznoobraziya, bioproduktivnosti i ekologicheskogo sostoyaniya ozera Chany (Zapadnaya Sibir') [Zoobenthos in the system of monitoring biodiversity, bio-productivity and ecological state of Lake Chany (Western Siberia)]. *Biol. vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2006. No. 2. P. 67–74.

Miseiko G. N. Zootsenozy raznotipnykh vodnykh ob'ektov yuga Zapadnoi Sibiri [Zoocenoses of diverse water bodies in the south of Western Siberia]. Barnaul: Azbuka, 2003. 204 p.

Miseiko G. N., Sipko L. L., Kryzhanovskii V. V. Ekologiya ozera Chany [Ecology of Lake Chany]. Novosibirsk, 1986. P. 128–147.

Obzor ekologicheskogo sostoyaniya ozera Chany, Zapadnaya Sibir' [Description of the ecological state of Lake Chany, Western Siberia]. Novosibirsk: Geo, 2015. 255 p.

Opyt kompleksnogo izucheniya i ispol'zovaniya Karasukskikh ozer [Experience in integrated study and use of Karasuk Lakes]. Novosibirsk: Nauka, 1982. 226 p.

Otsenka sostoyaniya vodnykh ob"ektov Altaiskogo kraya po dannym gidrobiologicheskogo monitoringa [Assessment of water bodies state in the Altai Region according to hydrobiological monitoring data]. Novosibirsk, 1997. 234 p.

Ozero Sartlan, biologicheskaya produktivnost' i perspektivy rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya [Lake Sartlan: biological productivity and prospects for fishery]. Tyumen: Gosrybtsentr, 2014. 222 p.

Ozero Ubinskoe: Biologicheskaya produktivnost' i perspektivy rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya [Lake Ubinskoe: biological productivity and prospects for fishery]. St. Petersburg: GOSNIORKh, 1994. 144 p.

Petkevich A. N. Biologicheskie osnovy ratsional'nogo rybnogo khozyaistva na ozerakh Baraby i Kulundy [Biological foundations of rational fish farming in Lakes Baraba and Kulunda]. *Razvitie ozernogo ryb. khozyaistva Sibiri* [Development of the Lake Fish Industry in Siberia]. Novosibirsk, 1963. P. 13–22.

Petkevich A. N. Biologicheskiye osnovy ratsional'nogo rybnogo khozyaistva v Ob'-Irtyshskom basseine [Biological foundations of rational fisheries in the Ob-Irtysh Basin]. *Problemy ryb. khozyaistva vodoemov Sibiri* [Problems of Water Bodies Fishery in Siberia]. Tyumen, 1971. P. 3–60.

Petkevich A. N. Perspektivy razvitiya rybnogo khozyaistva na vodoemakh Kulundinskoi stepi [Prospects for the development of fish farming in water bodies of the Kulunda steppe]. *Tr. Tomsk. un.* [Proceed. Tomsk St. Univ.]. 1955. Vol. 131. P. 58–60.

Petrov P. N. Vodnye zhestkokrylye podotryada Adephaga (Coleoptera) Urala i Zapadnoi Sibiri [Aquatic Coleoptera of the suborder Adephaga (Coleoptera) of the Urals and Western Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2004. 187 p.

Petrozhitskaya L. V. Moshki (Diptera, Simuliidae) lesostepnoi zony Priob'ya [Moshki (Diptera, Simuliidae) of the forest-steppe zone of the Ob region]. *Krovososushchie i zoofil'nye dvukrylye (Insecta: Diptera)* [Blood-sucking and Zoophilic Diptera (Insecta: Diptera)]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1992. P. 126–127.

Pirozhnikov P. L. Issledovaniye i ispol'zovaniye vodoemov Sibiri [Research and use of water bodies of Siberia]. Moscow: Sov. Aziya, 1932. 173 p.

Pirozhnikov P. L. K poznaniyu ozera Sartlan v limnologicheskom, gidrobiologicheskom i rybokhozyaistvennom otnoshenii [Lake Sartlan in regard to limnology, hydrobiology and fishery]. *Tr. Sibirskoi nauchoi rybokhoz. st.* [Trans. Siberian Sci. Fishery St.]. Krasnoyarsk, 1929. Vol. 4, iss. 2. 110 p.

Popolzin A. G. Ozera Ob'-Irtyshskogo basseina (Zonal'naya kompleksnaya kharakteristika) [Lake of the Ob-Irtysh Basin (zonal complex characteristic)]. Novosibirsk: Zap.-Sib. kn. izd-vo, 1967. 350 p.

Popolzin A. G. Zonal'noe limnologicheskoe raionirovanie ozer yuga Ob'-Irtyshskogo basseina [Zonal limnological zoning of the Lakes of the South of the Ob-

Irtysh Basin]. *Vopr. gidrol. Zapadnoi Sibiri* [Iss. of Hydrol. of Western Siberia]. Novosibirsk: Zap.-Sib. kn. izd, 1965. P. 52–61.

Popova O. N., Kharitonov A. Yu. Fauna strekoz (Insecta, Odonata) zapadnosibirskoi lesostepi [Fauna of dragonflies (Insecta, Odonata) of West Siberian forest-steppe]. *Vestnik Tomsk. gos. un.* [Proceed. Tomsk St. Univ.]. 2004. No. 11. P. 75–79.

Popova O. N., Kharitonov A. Yu. Naselenie strekoz (Insecta, Odonata) rek Barabinskoi lesostepi [Population of dragonflies (Insecta, Odonata) of the rivers of the Barabinsk forest-steppe]. *Sovr. sost. vod. bioresursov:* mater. Vseros. konf. (Novosibirsk, 26–28 marta 2008) [Current State of Aquatic Biol. Resources: Proceed. All-Russ. Conf. (Novosibirsk, March 26–28, 2008)]. Novosibirsk, 2008. P. 113–118.

Popova O. N., Kharitonov A. Yu. Osobennosti naseleniya strekoz (Insecta, Odonata) vodoemov Barabinskoi lesostepi [Peculiarities of the population of dragonflies (Insecta, Odonata) of the water bodies of the Barabinsk forest-steppe]. *X s"ezd Gidrobiol. obshch. pri RAN* [X Congress of Hydrobiol. Society at the RAS (Vladivostok, Sept., 28 – Oct., 2, 2009)]. Vladivostok: Dal'nauka, 2009. P. 319–320.

Popova O. N., Smirnova Yu. A. Naselenie vodnykh nasekomykh lesostepnykh ozer Baraby (yug Zapadnoi Sibiri) [Population of aquatic insects of forest-steppe lakes of the Baraba in the southern part of Western Siberia]. *Sibirskii ekol. zhurn.* [Siberian Ecol. J.]. 2010. Vol. 17, no. 1. P. 69–74.

Pul'siruyushchee ozero Chany [Pulsating Lake Chany]. Leningrad: Nauka, 1982.

Reka Barnaulka: ekologiya, flora i fauna basseina [Barnaulka River: ecology, flora, and fauna of the basin]. Barnaul: AltGU, 2000. 224 p.

Ruzanova A. I. Lichinki khironomid Zapadnoi Sibiri i ikh rol' v pitanii ryb [Larvae of chironomids of Western Siberia and their role in fish feeding]. *Biol. resursy vnutrennikh vodoemov Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Biol. Resources of Inland Water Bodies of Siberia and the Far East]. Moscow: Nauka, 1984. P. 144–163.

Ruzanova A. I., Fayzova L. V. Lichinki khironomid [Larvae of chironomids]. *K izucheniyu gidrofauny raionov styka Verkhnei i Srednei Obi* [To the Study of the Hydrofauna of the Junction Areas of the Upper and Middle Ob Rivers]. Tomsk: Tomsk Univ., 1981. P. 45–57.

Selezneva M. V. Sovremennoe sostoyanie zoobentosa ozera Chany [The current state of zoobenthos of Lake Chany]. *Biol. produktivnost' vodoemov Zapadnoi Sibiri i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Biol. Productivity of Water Bodies of Western Siberia and their Rational Use]. Novosibirsk, 1997. P. 190–191.

Serbina E. A. Mollyuski semeistva Bithyniidae v vodoemakh yuga Zapadnoi Sibiri i ikh rol' v zhiznennykh tsiklakh trematod [Molluscs of the Bithyniidae family in the water bodies of the south of Western Siberia and their role in the life cycles of trematodes: author's abstract]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Novosibirsk, 2002. 22 p.

Serbina Ye. A. Osobennosti razmnozheniya bitinii (Mollussa: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) v basseine ozera Chany (yug Zapadnoi Sibiri) [Peculiarities of the reproduction of bithinia (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) in the basin of Lake Chany (the southern part of Western Siberia)]. *Sibirskii ekol. zhurnal* [Siberian Ecol. J.]. 2005. No. 2. P. 267–278.

Sipko L. L. Vodnaya rastitel'nost', zooplankton i zoobentos ozer Karasukskoi sistemy [Water vegetation, zooplankton and zoobenthos of lakes of the Karasuk system]. *Opyt kompleks. izuch. i ispol'zovaniya Karasukskikh ozer* [Experience of Complex Study and Use of Karasuk Lakes]. Novosibirsk, 1982. P. 80–119.

Sipko L. L., Kryzhanovskiy V. V. Uroven' produktivnosti zoobentosa yugo-vostochnoi chasti oz. Chany v gody malovod'ya [The productivity level of zoobenthos in the south-eastern part of Lake Chany in the years of low water]. *Ryboproduktivnost' ozer Zapadnoi Sibiri* [Fishing Productivity of the Lakes of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1991. P. 109–115.

Skorikov A. S. Ozernoye rybolovstvo v Barabinskom raione [Lakers in the Barabinsky District]. *Materialy k poznaniyu russkogo rybolovstva* [Materials to the Knowledge of Russian Fishery]. St. Petersburg. 1913. Vol. 2, iss. 8. 90 p.

Starobogatov Ya. I. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoe raionirovanie kontinental'nykh vodoemov [The fauna of mollusks and zoogeographical zoning of continental water bodies]. Leningrad: Nauka, 1970. 372 p.

Vinarskii M. V. Legochnye mollyuski (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeformes) vodoemov Urala i Zapadnoi Sibiri [Pulmonary mollusks (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeformes) of the water bodies of the Urals and Western Siberia]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Tomsk, 2014. 42 p.

Vinarskii M. V., Lazutkina E. A., Karimov A. V. K faune bryukhonogikh mollyuskov (Mollusca, Gastropoda) Borovskoi gruppy ozer Severnyi Kazakhstan [To the fauna of gastropod mollusks (Mollusca, Gastropoda) of the Borovo group of lakes (Northern Kazakhstan)]. *Sibirskii ekol. zhurn.* [Siberian Ecol. J.]. 2006. No. 5. P. 603–610.

Vinarskii M. V., Serbina E. A. Raspredelenie i kolichestvennye kharakteristiki populyatsii massovykh vidov prudovikov podrodov Peregriana i Radix (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) v vodoemakh yuga Zapadnoi Sibiri [Distribution and quantitative characteristics of populations of common species of pondworms of the subgenus Peregriana and Radix (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) in the waters of the south of Western Siberia]. *Biol. vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2012. No. 2. P. 37–44.

Vizer L. S., Naumkina D. I., Porotnikova L. L. Sovremennoe sostoyanie kormovoi bazy ozera Chany [Current state of the forage reserve of Lake Chany]. *Bull. of the Novosibirsk St. Agrarian Univ.* 2012. No. 2. P. 43–48.

Vizer L. S., Naumkina D. I. Dinamika kormovoi bazy ozera Chany [The dynamics of the forage base of Lake Chany]. *Sibirskaya zool. konf.:* tezisy dokl. Vseros. konf. (Novosibirsk, 15–22 sent. 2004 g.). [Siberian Zool. Conf.: Abs. All-Russ. Conf. (Novosibirsk, Sept. 15–22, 2004)]. Novosibirsk, 2004. 236 p.

Vodoemy Altaiskogo kraya [Water bodies of the Altai Region]. Novosibirsk: Nauka, 1999.

Voprosy malakologii Sibiri: mat. mezhvuz. nauchno-metod. konf. po izucheniyu presn. mollyuskov Sibiri (26–28 iyunya 1969 g.) [Issues of Malacology of Siberia: Proceed. Interuniv. Sci. Conf. on Studying Freshwater Mollusks of Siberia (June 26–28, 1969)]. Tomsk: TSU, 1969. 202 p.

Yurlova N. I., Vodyanitskaya S. N. Mnogoletniye izmeneniya vidovogo sostava i chislennosti legochnykh mollyuskov (Gastropoda, Pulmonata) v ozere Chany (yug Zapadnoy Sibiri) [Long-term changes in the species composition and abundance of pulmonary mollusks (Gastropoda, Pulmonata) in Lake Chany south of Western Siberia]. *Sibirskii ekol. zhurn.* [Siberian Ecol. J.]. 2005. No. 2. P. 255–266.

Zaika V. V. Fauna strekoz (Odonata) severnoy chasti Kulundinskoy stepi [The fauna of dragonflies (Odonata) in the northern part of the Kulunda steppe]. *Vopr. entomologii Sibiri* [Iss. of Entomology in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1974. P. 43–44.

Zaika V. V. Opyt issledovaniya naseleniya strekoz v biotsenozakh Zapadnoy Sibiri [Experience of studying the population of dragonflies in biocenoses of Western Siberia]. *Fauna i ekol. strekoz* [Fauna and Ecol. of Dragonflies]. Novosibirsk, 1989. P. 158–160.

Zaika V. V. Strekozy yuzhnoi chasti Zapadno-Sibirskoi ravniny [The dragonflies of the southern part of the West Siberian Plain]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Novosibirsk, 1982. 18 p.

Zaloznyy N. A. Fauna vodnykh oligokhet i piyavok Zapadnoy Sibiri [Fauna of aquatic oligochaetes and leeches of Western Siberia]. *Problemy ekol.* [Problems of Ecol.]. Tomsk, 1976. Vol. 4. P. 97–112.

Zaloznyy N. A. Itogi izucheniya vodnykh oligokhet i piyavok Zapadnoy Sibiri [Results of the study of aquatic oligochaetes and leeches of Western Siberia]. *Vodoemy Sibiri i perspektivy ikh rybokhoz. ispol'zovaniya* [Siberian Water Bodies and Prospects of Fishery Management]. Tomsk, 1973. P. 182–183.

Zaloznyy N. A. K izucheniyu vodnykh maloshchetinkovykh chervei srednei chasti Ob'-Irtyshskogo basseina [To the study of aquatic oligochaetes of the middle part of the Ob-Irtysh basin]. *Gidrobiol. zhurn.* [Hydrobiol. J.]. 1973. No. 1. P. 91–93.

Zaloznyi N. A. Rol' oligokhet i piyavok v ekosistemakh vodoemov Zapadnoi Sibiri [Role of oligochaetes and leeches in the ecosystems of water bodies of Western Siberia]. *Biol. resursy vnutr. vodoemov Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Biol. Resources of Internal Water Bodies of Siberia and the Far East]. Moscow: Nauka, 1984. P. 124–143.

Zaloznyy N. A., Vorob'yev D. S. Oligokhety i piyavki vodoemov Zapadnoi Sibiri: sbor i obrabotka materiala v polevykh i laboratornykh usloviyakh [Oligochaetes and leeches of water bodies of Western Siberia collection and processing of material in field and laboratory conditions]. Tomsk, 2006. 216 p.

Zhadin V. I. Mollyuski presnovodnykh i solonovatykh vod SSSR [Molluscs of freshwater and brackish waters of the USSR]. Moscow; Leningrad: AS USSR, 1952. 376 p.

Zhukova O. N., Bezmaternykh D. M. Sostav i struktura zoobentosa kak indikatory ekologicheskogo sostoyaniya ozer Burlinskoi sistemy yug Zapadnoi Sibiri [Zoobenthos content and composition as ecological status indicators of the lake system of the Burla River]. *Voda: khimiya i ecol.* [Water: Chem. and Ecol.]. 2013. No. 4. P. 64–70.

Zhukova O. N., Bezmatnykh D. M. Sostav i struktura makrozoobentosa Karasukskoi ozerno-rechnoi sistemy (Zapadnaya Sibir') [Composition and structure of macrozoobenthos from the Karasuk river-lake system, West Siberia]. *Mir nauki, kul`tury, obraz.* [The World of Science, Culture, Education]. 2010. No. 2(21). P. 285–290.

Zvereva O. S. Opyt rekognostsirovochnogo obsledovaniya ozer po Omskomu i Slavgorodskomu okrugam Sibirskogo kraya [Experience in reconnaissance survey of lakes in the Omsk and Slavgorod regions of Siberia]. *Tr. Sibir. nauch. rybokhoz. stantsii* [Trans. Siberian Sci. Fishery St.]. Krasnoyarsk, 1930. Vol. 5, no. 2. 90 p.

Received May 03, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Безматерных Дмитрий Михайлович
зам. директора по научной работе, к. б. н., доцент
Институт водных и экологических проблем СО РАН
ул. Молодежная, 1, Барнаул, Россия, 656038
эл. почта: bezmater@iwep.ru, bezmater@mail.ru
тел.: (3852) 666507

Вдовина Ольга Николаевна
младший научный сотрудник лаб. водной экологии, к. б. н.
Институт водных и экологических проблем СО РАН
ул. Молодежная, 1, Барнаул, Россия, 656038
эл. почта: olgazhukova1984@yandex.ru
тел.: (3852) 364681

CONTRIBUTORS:

Bezmaternykh, Dmitry
Institute for Water and Environmental Problems,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
1 Molodezhnaya St., 656038 Barnaul, Altai Krai, Russia
e-mail: bezmater@iwep.ru
tel.: +7(3852) 666507

Vdovina, Olga
Institute for Water and Environmental Problems,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
1 Molodezhnaya St., 656038 Barnaul, Altai Krai, Russia
e-mail: olgazhukova1984@yandex.ru
tel.: +7(3852) 364681

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 58–64
DOI: 10.17076/eco673

УДК 597–169:627.8

РАЗВИТИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ОЧАГОВ ГЕЛЬМИНТОЗОВ ПРИ ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДОЕМОВ НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Ю. К. Чугунова

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов, Красноярск, Россия

Антропогенная трансформация биоты рек в результате создания водохранилищ приводит к серьезным и необратимым изменениям гидрологического режима, структуры сообществ всех групп гидробионтов, начиная от фитопланктона и заканчивая рыбами и их паразитами. В результате эвтрофирования в формируемом водохранилище увеличивается роль зоопланктона в питании рыб и, как следствие, возрастает их зараженность гельминтами. На примере зарегулирования р. Енисея и создания Красноярского водохранилища рассмотрены условия возникновения и функционирования очага дифиллоботриоза рыб и человека, вызываемого широким лентецом *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899 (syn. *Diphyllobothrium latum*). В водохранилище плероцеркоиды *D. latus* обнаружены у трех видов хозяев: окуня (*Perca fluviatilis* L., 1758), ерша (*Gymnocephalus cernuus* L., 1758) и щуки (*Esox lucius* L., 1758). Показано, что в устойчивости и динамике очага дифиллоботриоза ведущую роль выполняет окунь, доминирующий в структуре рыбного населения образовавшегося водохранилища. Вследствие преимущественного питания планктоном и каннибализма в его популяции заражены плероцеркоидами не только младшие (возраст 2+, 3+, 4+), но и старшие возрастные группы (5+ и старше). Показана зональность зараженности окуня в водохранилище. Наиболее высокие значения встречаемости и средней численности гельминтов зарегистрированы у рыб, обитающих в верховьях, где преобладают места с мелководными заливами. В средней и нижней более глубоководных частях водохранилища зараженность окуня оказалась несколько ниже.

Ключевые слова: эвтрофирование; рыбы; плероцеркоид; *Dibothriocephalus latus;* гельминтозы.

Ju. K. Chugunova. DEVELOPMENT OF HELMINTHIASIS PESTHOLES OF ANTHROPOGENIC ORIGIN DURING TRANSFORMATION OF WATER BODIES, EXAMPLE OF KRASNOYARSKOYE STORAGE RESERVOIR

Man-made impoundment-induced transformation of river biota leads to profound and irreversible changes in the hydrological regime, the structure of communities of all groups of aquatic organisms, from phytoplankton to fish and their parasites. The transformation of river communities following impoundment is accompanied by intensive eutrophication. Due to this fact, the role of zooplankton in the fish diet grows, and stable foci of helminthiases form. One typical example is the fish and human diphyllobothriasis caused by cestodes *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899 (syn. *Diphyllobothrium latum*). The conditions in which the diphyllobothriasis pesthole has originated and developed are

considered using the regulation of the Yenisei River and creation of Krasnoyarskoye storage reservoir as the example. *D. latus* plerocercoids were found in three species from the reservoir: perch, ruffe and pike, acting as second intermediate hosts, the primary role belonging to the perch, and to a smaller degree to the ruffe. Perch of both younger (2 +, 3+, 4+ years) and older age groups (5+ and older) are infected with plerocercoids due to the prevalence of plankton in their diet. A zonal pattern was observed in the plerocercoid infection in perch. The highest prevalence and mean abundance of helminthes were recorded from the fish living in the upper reaches, where habitats with shallow bays prevail; the infection rate in perch from in the middle and lower parts of the reservoir was somewhat lower.

K e y w o r d s: eutrophication; fish; plerocercoid; *Dibothriocephalus latus*; helminthiases.

Введение

Экологические последствия создания объектов гидроэнергетики являются свидетельством влияния деятельности человека на природные сообщества. Сформированные и эволюционно сложившиеся речные экосистемы со своим русловым ложем, гидрологией, трофикой, бентосными и планктонными комплексами в кратчайшие сроки перестают существовать после строительства плотины и превращения реки в водохранилище [Изюмова, 1977; Митенев и др., 2010].

Трансформация зарегулированных рек и их превращение в стоячие водоемы сопровождается изменением видового состава рыбного населения, происходит утрата ценных аборигенных видов, снижается доля реофилов и возрастает численность лимнофильных видов рыб [Ольшанская, 1975; Стрельников и др., 1984].

На начальных этапах становления и в последующие периоды существования водохранилища преимущество сохраняется за планктонным комплексом. В связи с этим планктонный тип питания рыб становится основным путем преобразования энергии в сформированном водоеме. Этому способствуют возрастающее поступление биогенов с затопленных площадей и застойный характер динамики водных масс. При формировании ихтиофауны Красноярского водохранилища в преимущественном положении оказались малоценные виды, обладающие высокой экологической валентностью – окунь, ерш, плотва [Чугунова, Вышегородцев, 2012].

В данной работе представлен анализ заражения рыб плероцеркоидами широкого лентеца *Dibothriocephalus latus* и структуры очага дифиллоботриоза в условиях трансформации речного сообщества, связанного с созданием Красноярского водохранилища. Исследована роль окуня, доминирующего в сформированном составе рыбного населения, в поддержании и функционировании очага дифиллоботриоза. Рассмотрены зональные особенности заражения окуня плероцеркоидами широкого лентеца в различных частях водохранилища.

Материалы и методы

Анализ зараженности рыб Красноярского водохранилища выполнен по результатам исследований 2008 и 2010 гг., частично опубликованным [Чугунова, Вышегородцев, 2009]. Методом неполного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985] исследовано 176 экз. рыб. Объем материала и характеристика хозяев представлены в табл. 1. Видовое название широкого лентеца приведено в соответствии с работой А. Вашенбаха с соавторами [Waeschenbach et al., 2017].

В структуре популяции исследованных окуней преобладали особи в возрасте 3+ (36,5 %) и 4+ (27,5 %) лет, у ерша – 6+ (28,5 %), в возрастных группах 5+ и 8+ по 19,0 %, а выборка щуки состояла из неполовозрелых рыб в возрасте 1+ (10 %), 2+ (70 %) и 3+ (20 %) лет.

Для количественной оценки зараженности рыб использовали показатели экстенсивности инвазии (E, %) и индекса обилия (M, экз.). Агрегированность паразитов в популяции хозяев оценивалась отношением дисперсии S^2 к средней численности M. Проверка гипотезы о соответствии полученных данных негативному биномиальному распределению и об однородности выборок (отсутствие статистически значимых различий), полученных для разных популяций и видов хозяев, проводилась с использованием критерия Колмогорова – Смирнова (D) в пакете Statgraphics.

Результаты и обсуждение

Плероцеркоиды широкого лентеца встречались у окуней в целом по всей акватории водохранилища. При этом зараженность рыб из различных участков водохранилища име-

Таблица 1. Характеристика исследованных рыб Красноярского водохранилища

Table 1. Characteristics of the studied fish of the Krasnoyarsk reservoir

Вид рыбы Fish Species	Число вскрытых рыб, экз. Number of examined fish, exemp.	Возраст рыб, лет Age of fish, years	Длина тела, мм Body length, mm	Масса тела, г Body mass, g
Окунь Perch	145	2+ – 6+	120–292* (177,4 ± 2,3)**	16–308 (66,4 ± 2,8)
Ерш Ruff	21	5+ – 10+	100–133 (115,2 ± 1,9)	12–34 (20,0 ± 1,37)
Щука Pike	10	1+ – 3+	342–540 (432,1 ± 22,7)	202–994 (515,7 ± 113,1)

Примечание. Здесь и в табл. 3: * – пределы варьирования, ** – средняя и ошибка средней.

Note. Here and in Tab. 3: * – variation limits, ** – mean and standard error of the mean.

Таблица 2. Характеристика параметров встречаемости и численности плероцеркоидов *Dibothriocephalus latus* в рыбах Красноярского водохранилища

Table 2. Characteristics of the parameters of prevalence and mean abundance of plerocercoids *Dibothriocephalus latus* in the fish of the Krasnoyarsk reservoir

Вид рыбы Fish Species	Участок водохранилища Reservoir area	E, %	M	S^2	S^2/M	k	df	chi^2
Окунь Perch	Верхний Upper	52,2	1,6	6,0	3,7	0,6	4,0	6,5
	Средний Middle	41,2	0,8	1,3	1,7	0,9	3,0	4,7
	Нижний Lower	31,5	0,4	0,7	1,4	1,0	1,0	0,3
Ерш Ruff	Средний Middle	19,5	0,2	0,2	0,8◘	–	–	–
Щука Pike	В целом по водохранилищу Whole reservoir	100	13,4	42,9	3,2◘	–	–	–

Примечание. ◘ – проверка на согласование с законами Пуассона, негативно-биномиальным и Гамма не проводилась; E – встречаемость, M – средняя численность, S^2 – дисперсия; S^2/M – агрегированность; k – параметр НБР; df – число степеней свободы; chi^2 – хи^2.

Note. ◘ – test for agreement with Poisson's distribution, negative binomial and Gamma distribution has not been performed; E – prevalence, M – mean abundance, S^2 – variance, S^2/M – aggregation, k – the NBR parameter, df – the number of degrees of freedom, chi^2 – chi^2.

ла выраженные отличия. У окуней, обитающих в верховье, экстенсивность инвазии плероцеркоидами *D. latus* была самой высокой – 52,2 %, интенсивность заражения варьировала от 1 до 11 экз. при средней численности 1,6 экз. на рыбу (табл. 2). В среднем участке водохранилища параметры заражения были ниже – 41,2 % (1–5 экз.), а средняя численность составила 0,8 экз. на рыбу. Минимальная зараженность окуня зарегистрирована в нижней, самой глубоководной, части водохранилища: 31,5 % (1–3 экз.), средняя интенсивность составила 0,4 экз. на рыбу.

Распределение численности плероцеркоидов *D. latus* в популяции окуня Красноярского водохранилища моделировалось негативным биномиальным распределением (НБР). Относительно высокая агрегированность отмечена в популяции рыб, обитающих в верхнем участке, и она постепенно снижалась в среднем и нижнем районах водохранилища (см. табл. 2). Распределение численности плероцеркоидов в популяции окуня в низовье и средней части водохранилища достоверно отличалось (значения критерия Колмогорова – Смирнова $D = 0,69$ при $p < 0,05$). Также достоверны были отличия распределения плероцеркоидов в рыбах верхнего участка от окуней нижнего и среднего районов – $D = 0,63$ (верхний и средний участки) и $D = 0,69$ (верхний и нижний) при $p < 0,05$.

Особенности зараженных и незараженных окуней оценивались кривыми зависимости массы от длины (АВ) тела в различных участках водохранилища (рис.). Длина (АВ) и масса тела зараженных и незараженных окуней в исследованных районах не имели достоверных отличий ($p > 0,05$) (табл. 3). В верхних участках водохранилища максимальные значения зараженных плероцеркоидами рыб были несколько выше в сравнении с незараженными, что, видимо, обусловлено наличием в выборке особей старших возрастных групп (5+ и 6+), тогда как воз-

Таблица 3. Вариабельность массы тела окуней, незараженных и зараженных плероцеркоидами *Dibothriocephalus latus*, в различных участках Красноярского водохранилища

Table 3. Variability of body mass of uninfected perches and those infected with plerocercoids *Dibothriocephalus latus* in various parts of the Krasnoyarsk reservoir

Участки водохранилища Reservoir area	Верхний Upper		Средний Middle		Нижний Lower	
Показатели Indexes	Незараженные Uninfected	Зараженные Infected	Незараженные Uninfected	Зараженные Infected	Незараженные Uninfected	Зараженные Infected
Исследовано рыб, экз. Number of examined fish, exemp.	11	12	40	28	37	17
Масса, г Body mass, g	38–178* (62,9 ± 12,0)**	38–308 (94,7 ± 22)	32–110 (51,6 ± 3,2)	30–114 (64,7 ± 4,9)	40–114 (68,3 ± 3,7)	46–132 (86,4 ± 7,4)
Длина (AB), мм Body length, mm	155–255 (178,9 ± 8,3)	150–292 (199,0 ± 14)	140–215 (166 ± 3,1)	140–220 (178,8 ± 4,8)	150–213 (180,4 ± 3,5)	138–255 (195 ± 7,5)

раст незараженных особей варьировал от 2+ до 4+. В целом по водоему плероцеркоиды *D. latus* были найдены у рыб всех возрастных групп. При этом в верхнем и нижнем участках водохранилища все окуни максимальных размеров оказались зараженными (см. рис., а, с). По-видимому, в данном случае заражение крупных рыб происходит в результате поедания зараженной собственной молоди.

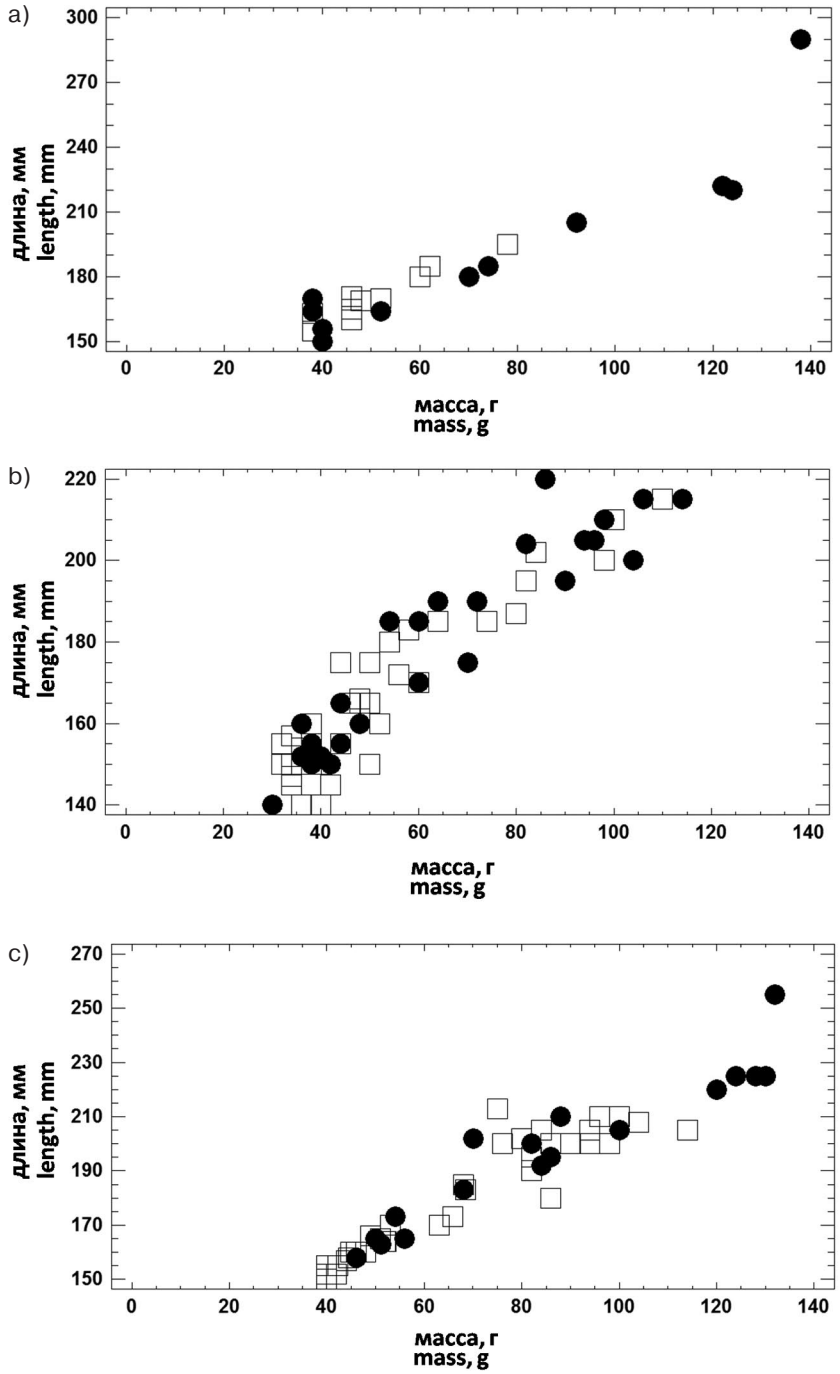
Наряду с окунем плероцеркоиды широкого лентеца в Красноярском водохранилище обнаружены у ерша, зараженность которого была значительно ниже – 19,5 %, при средней интенсивности инвазии, равной 0,2 экз. на особь хозяина. Распределение численности паразитов в популяции ерша имело низкую агрегированность (S^2/M = 0,8) и достоверно отличалось от такового в популяциях окуня, со значением критерия Колмогорова – Смирнова 0,81 при $p < 0,05$. Проверка гипотезы о соответствии полученных данных закону Пуассона, негативному биномиальному и Гамма-распределению численности паразитов в популяции ерша дала отрицательный результат.

Кроме окуневых рыб плероцеркоидами *D. latus* в водохранилище заражена щука, причем все обследованные особи (от 1+ до 3+) были с паразитами. Интенсивность инвазии щук, в сравнении с окунем, значительно выше, варьируя от 7 до 28 экз., индекс обилия – 13,4 экз. на рыбу. Преимущественная локализация гельминтов в щуке отмечена в мускулатуре и стенке желудка.

Как было показано ранее [Чугунова, Вышегородцев, 2012], трансформация ихтиофауны в Красноярском водохранилище идет по пути увеличения численности мелких, короткоцикловых рыб. Доминирующими видами стали плотва, окунь и мелкий лещ. Удельный вес этих рыб в общем вылове в водоеме составляет 95–97 %. Создание водохранилища и наблюдающиеся колебания уровня воды (до 21 м) привели к резкому снижению разнообразия и продуктивности бентоса и возрастанию роли зоопланктона в питании рыб. Ухудшение пищевой обеспеченности обусловило смену пищевой специализации, в силу чего ранее однородная популяция окуня в водохранилище образовала две экологические формы – крупную и мелкую. При этом доминирование зоопланктона в питании (до 90 %) привело в целом к снижению размеров рыб, в уловах 2007 г. средняя длина окуня составляла 14,7 см.

В силу отмеченных изменений в рыбном сообществе Красноярского водохранилища можно говорить о том, что формирование и устойчивость очага дифиллоботриоза поддерживается именно окунем. Установленный агрегированный характер распределения численности плероцеркоидов в популяции окуня моделируется негативно-биномиальным распределением, свидетельствующим об устойчивости этой паразито-хозяинной системы [Crofton, 1971а, б]. Полученные данные соответствуют предположению ряда авторов о возникновении агрегированности в результате неравномерности распределения паразитических личинок в планктоне (первых промежуточных хозяевах) при заражении хозяина [Bohan, 2000; Hansen et al., 2004; Karvonen et al., 2004].

Ерш в водохранилище значительно уступает по численности окуню [Вышегородцев и др., 2005]. При этом, как показали наши исследования, ерш характеризуется низкой зараженностью *D. latus*. Его инвазия носит случайный



Зависимость массы тела от длины (AB) зараженных (●) и незараженных (□) окуней, обитающих в верхней (a), средней (b) и нижней (c) частях Красноярского водохранилища

Relation of the body mass to the length (AB) of infected (●) and uninfected (□) perches in the upper (a), middle (b) and lower (c) parts of the Krasnoyarsk reservoir

характер, так как распределение плероцеркоидов в исследованной выборке не описывалось ни одним из известных распределений. Из 21 особи только четыре имели по одному паразиту. Таким образом, именно окунь, заражаясь при поедании инвазированного зоопланктона, является основным промежуточным хозяином паразита, обеспечивая тем самым существование инвазионного начала в водоеме. Заражение хищных рыб – щуки, налима и крупного окуня – происходит при поедании главным образом зараженной молоди окуня, что способствует циркуляции диботриоцефалюса. Преимущественно крупная рыба (щука, налим

и крупный окунь) становится причиной заражения человека широким лентецом.

Заключение

В настоящее время в Красноярском крае отмечается высокий уровень заболеваемости дифиллоботриозом, ежегодно регистрируется свыше 1000 случаев заболеваний людей. Самый крупный из очагов связан с Красноярским водохранилищем [О состоянии..., 2015].

До создания водохранилища в нижнем течении реки Енисей широкий лентец отмечался как очень редкий паразит рыб [Бауер, 1948], а на участке Верхнего Енисея обнаружен не был [Артамошин, 1972; Плющева, Герасимов, 1995]. На первом этапе существования Красноярского водохранилища (1970 г.) плероцеркоиды *D. latus* отсутствовали [Артамошин, 1972], а спустя 10 лет зараженность щуки этим видом в отдельных заливах достигала почти 95 %, окуня – от 3,6 % (в приплотинной части) до 17,5 % (в верховьях) [Плющева и др., 1989]. В 2004 г. экстенсивность инвазии щуки *D. latus* сохранилась на прежнем уровне (90 %), у окуня возросла до 44 % [Вышегородцев и др., 2005].

Появление и поддержание диботриоцефалеза связано главным образом с человеком (дефинитивным хозяином паразита). Основным промежуточным хозяином диботриоцефалюса в Красноярском водохранилище является окунь, зараженность которого увеличивается по направлению к верховьям.

Важным условием улучшения эпизоотической ситуации является соблюдение санитарных норм сбрасываемых в водоем хозяйственно-бытовых стоков, контроль продажи свежевыловленной рыбы, лечение больных диботриоцефалезом и обязательная профилактика заболевания, включающая проведение просветительской работы среди местного населения.

Литература

Артамошин А. С., Павленко М. И. Обследование рыб и населения на дифиллоботриоз в районе верховья Енисея // Зоологические проблемы Сибири: Мат. докл. IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 510–511.

Бауер О. Н. Паразиты рыб реки Енисей // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 97–156.

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.

Вышегородцев А. А., Космаков И. В., *Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А.* Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.

Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.

Митенев В. К., Шульман Б. С., Карасев А. Б., Пономарев С. В. Пример антропогенной сукцессии в экосистеме Верхнетуломского водохранилища (бассейн р. Туломы, Кольский регион) // Паразитология. 2010. Т. 44, вып. 4. С. 356–363.

Ольшанская О. Л. Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его наполнения // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 147–156.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Красноярском крае в 2015 году: Государственный доклад / Управление Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Красноярскому краю. 2015. 319 с.

Плющева Г. Л., Клебановский В. А., Герасимов И. В. и др. Распространение и оценка возможностей формирования новых очагов описторхоза и дифиллоботриоза в бассейне Енисея // Мед. паразитол. 1989. № 6. С. 54–60.

Плющева Г. Л., Герасимов И. В. Становление очага дифиллоботриоза на Саяно-Шушенском водохранилище // Мед. паразитол. 1995. № 1. С. 20–22.

Стрельников А. С., Володин В. М., Сметанин М. М. Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 161–204.

Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. Паразитофауна рыб Красноярского водохранилища (видовой состав, эпизоотическая ситуация) // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: Тезисы докл. всерос. конф. (Красноярск, 8–12 дек. 2008 г.). Красноярск, 2009. С. 366–370.

Чугунова Ю. К., Вышегородцев А. А. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища // Вестник Томского госуниверситета. 2012. № 365. С. 218–222.

Bohan D. A. Spatial structuring and frequency distribution of the nematode *Steinernema feltiae* Filipjev // Parasitology. 2000. Vol. 121. P. 417–425.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 1971a. Vol. 63. P. 343–364.

Crofton H. D. A quantative approach to parasitism // Parasitology. 1971б. Vol. 62. P. 178–193.

Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C., Thulke H.-H. Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis* // Int. J. Parasitol. 2004. Vol. 34. P. 37–44. doi: 10.1016/j.ijpara.2003.10.003

Karvonen A., Hudson P. J., Seppälä O., Valtonen E. T. Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation // Parasitol. Res. 2004. Vol. 92, iss. 3. P. 183–188. doi: 10.1007/s00436-003-1035-y

Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection // Int. J. Parasitol. 2017. Vol. 47, no. 13. P. 831–843. doi: 10.1016/j.ijpara.2017.06.004

Поступила в редакцию 21.06.2017

References

Artamoshin A. S., Pavlenko M. I. Obsledovanie ryb i naseleniya na difillobotrioz v raione verkhov'ya Eniseya [Screening of fishes and human population for diphyllobotriasis on the territory around the upper course of the Yenisey]. *Zool. probl. Sibiri*: Mat. dokl. IV soveshch. zoologov Sibiri [Zool. Problems of Siberia: Proceed. IV Conf. of Zoologists of Siberia]. Novosibirsk, 1972. P. 510–511.

Bauer O. N. Parazity ryb reki Enisei [Parasites of fishes in the Yenisey River]. *Izv. VNIORKh* [Bull. All-Union Res. Inst. Lake and River Fisheries (VNIORKh)]. 1948. Vol. 27. P. 97–156.

Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu [Fish parasites: a study guide]. Leningrad: Nauka, 1985. 122 p.

Chugunova Yu. K., Vyshegorodtsev A. A. Parazitofauna ryb Krasnoyarskogo vodokhranilishcha (vidovoi sostav, epizooticheskaya situatsiya) [Parasite fauna of fishes in the Krasnoyarsk reservoir (species composition, epizootic situation)]. *Probl. i perspektivy ispol'z. vod. biores. Sibiri v XXI v.:* Tezisy dokl. Vseros. konf. (Krasnoyarsk, 8–12 dek. 2008 g.) [Problems and Prospects of Siberian Water Resources Use in the XXI Century: Abs. All-Russ. Conf. (Krasnoyarsk, Dec. 8–12, 2008)]. Krasnoyarsk, 2009. P. 366–370.

Chugunova Yu. K., Vyshegorodtsev A. A. Sovremennoe sostoyanie ikhtiofauny i parazitofauny Krasnoyarskogo vodokhranilishcha [The current state of ichthyofauna and parasitofauna of the Krasnoyarsk reservoir]. *Vestnik Tomsk. gos. univ.* [Bull. Tomsk St. Univ.]. 2012. No. 365. P. 218–222.

Izyumova N. A. Parazitofauna ryb vodokhranilishch SSSR i puti ee formirovaniya [Parasite fauna of fishes in reservoirs of the USSR and ways of its formation]. Leningrad: Nauka, 1977. 284 p.

Mitenev V. K., Shul'man B. S., Karasev A. B., Ponomarev S. V. Primer antropogennoi suktsessii v ekosisteme Verkhnetulomskogo vodokhranilishcha (bassein r. Tulomy, Kol'skii region) [An example of anthropogenic succession in the ecosystem of the Upper Tuloma reservoir (the Tuloma River basin, Kola region)]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2010. Vol. 44, no. 4. P. 356–363.

O sostoyanii sanitarno-epidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya v Krasnoyarskom krae v 2015 godu: Gosudarstvennyi doklad [On the sanitary and epidemiologic situation in Krasnoyarsk Krai in 2015: a state report]. Upravlenie Federal'noi sluzhby po nadzoru v sfere zashchity prav potrebitelei i blagopoluchiya cheloveka po Krasnoyarskomu krayu [The Russian Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing in Krasnoyarsk Krai]. 2015. 319 p.

Ol'shanskaya O. L. Osnovnye cherty formirovaniya ikhtiofauny Krasnoyarskogo vodokhranilishcha v period ego napolneniya [Main features of fish fauna formation in the Krasnoyarsk reservoir during its filling]. *Biol. issled. Krasnoyarskogo vodokhr.* [Biol. Study of the Krasnoyarsk Reservoir]. Novosibirsk: Nauka, 1975. P. 147–156.

Plyushcheva G. L., Gerasimov I. V. Stanovlenie ochaga difillobotrioza na Sayano-Shushenskom vodokhranilishche [Formation of a diphyllobotriasis focus in the Sayan-Shushensky reservoir]. *Med. parazitol.* [Med. Parasitol.]. 1995. No. 1. P. 20–22.

Plyushcheva G. L., Klebanovskii V. A., Gerasimov I. V. i dr. Rasprostranenie i otsenka vozmozhnostei formirovaniya novykh ochagov opistorkhoza i difillobotrioza v basseine Eniseya [Distribution and assessment of possible formation of new foci of opisthorchiasis and diphyllobotriasis in the Yenisei River system]. *Med. parazitol.* [Med. Parasitol.]. 1989. No. 6. P. 54–60.

Strel'nikov A. S., Volodin V. M., Smetanin M. M. Formirovanie ikhtiofauny i struktura populyatsii ryb v vodokhranilishchakh [Formation of fish fauna and fish populations structure in reservoirs]. *Biol. resursy vodokhr.* [Biol. Resources of Reservoirs]. Moscow: Nauka, 1984. P. 161–204.

Vyshegorodtsev A. A., Kosmakov I. V., Anufrieva T. N., Kuznetsova O. A. Krasnoyarskoe vodokhranilishche [The Krasnoyarsk reservoir]. Novosibirsk: Nauka, 2005. 212 p.

Bohan D. A. Spatial structuring and frequency distribution of the nematode *Steinernema feltiae* Filipjev. *Parasitology*. 2000. Vol. 121. P. 417–425.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*. 1971a. Vol. 63. P. 343–364.

Crofton H. D. A quantative approach to parasitism. *Parasitology*. 1971б. Vol. 62. P. 178–193.

Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C., Thulke H.-H. Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis*. *Int. J. Parasitol*. 2004. Vol. 34. P. 37–44. doi: 10.1016/j.ijpara.2003.10.003

Karvonen A., Hudson P. J., Seppälä O., Valtonen E. T. Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation. *Parasitol. Res.* 2004. Vol. 92, iss. 3. P. 183–188. doi: 10.1007/s00436-003-1035-y

Waeschenbach A., Brabec J., Scholz T., Littlewood D. T. J., Kuchta R. The catholic taste of broad tapeworms – multiple routes to human infection. *Int. J. Parasitol*. 2017. Vol. 47, no. 13. P. 831–843. doi: 10.1016/j.ijpara.2017.06.004

Received June 21, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Чугунова Юлия Константиновна
научный сотрудник, к. б. н.
Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов
Красноярск, а/я 17292, Красноярский край, Россия, 660077
эл. почта: jhermann@mail.ru
тел.: 89504186175

CONTRIBUTOR:

Chugunova, Julia
Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs
p/o box 17292, 660077 Krasnoyarsk, Krasnoyarsk Krai, Russia
e-mail: jhermann@mail.ru
tel.: +79504186175

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 65–78
DOI: 10.17076/eco628

УДК 597.553.2–135:591.53 (282.247.1)

ПИТАНИЕ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. И ЕЕ ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ВИДАМИ РЫБ В РЕКАХ БАССЕЙНА БАРЕНЦЕВА И БЕЛОГО МОРЕЙ (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

М. Ю. Алексеев[1], А. М. Николаев[1], А. В. Зубченко[1], Е. Н. Распутина[2], А. Г. Легун[3], Н. В. Ильмаст[2], Ю. А. Шустов[3]

[1] Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия
[2] Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия
[3] Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий, Россия

В реках Кольского полуострова исследовали особенности питания молоди атлантического лосося (семги) и ее пищевые отношения с представителями жилой ихтиофауны – кумжи, хариуса, речного окуня, щуки и половозрелых особей речного гольяна – на участках их совместного обитания с различными биотопическими характеристиками. Одновременно изучали кормовую базу, оценивали гидрологические условия выбранных участков и определяли общую плотность распределения рыб. Выяснили, что в различных биотопах видовой и возрастной состав ихтиофауны неодинаков. Сеголетки атлантического лосося и кумжи, как и речной гольян, предпочитают агрегированно (мозаично) распределяться на мелководье со слабым течением, создавая значительные скопления. Молодь семги, кумжи и хариуса старших возрастных групп занимает глубокую и быструю часть водотока, распределяясь на разных горизонтах – кумжа и семга у дна, а хариус в пелагиали. Наибольшее сходство спектров питания отмечено у молоди семги и кумжи. Во всех случаях не выявлено выраженных проявлений конкуренции за корм и не установлено фактов хищничества в отношении молоди семги со стороны кумжи, окуня и щуки. Предпочтение реофильных видов к раздельному обитанию в относительно изолированных гидрологических нишах приводит к разделению пищевых объектов. Это можно рассматривать как проявление адаптации, направленной на более полное использование кормового ресурса при совместном обитании нескольких видов в условиях относительно высокой плотности.

Ключевые слова: атлантический лосось; реофильные виды рыб; абиотические факторы; дрифт беспозвоночных; конкуренция; пространственная ниша; хищничество.

M. Yu. Alekseev, A. M. Nikolaev, A. V. Zubchenko, E. N. Rasputina, A. G. Legun, N. V. Ilmast, Yu. A. Shustov. FEEDING OF JUVENILE ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L. AND ITS TROPHIC RELATIONS WITH OTHER FISH SPECIES IN RIVERS OF THE BARENTS AND WHITE SEA DRAINAGE BASINS (KOLA PENINSULA)

The feeding patterns of the young Atlantic salmon (salmon) and its trophic relations with members of the resident fish fauna – brown trout, grayling, perch, pike and mature min-

now were investigated in a variety of their shared habitats in rivers of the Kola Peninsula. At the same time, the food resources were studied, the hydrological characteristics of selected areas were assessed, and the overall fish distribution density was determined. The species and age compositions of the fish fauna were found to vary among habitats. Underyearlings of Atlantic salmon and brown trout, as well as of the minnow prefer to aggregate (in a mosaic pattern) in large numbers in shallow water areas with low current. Juvenile salmon, brown trout and grayling of older age classes occupy the deeper and fast-flowing part of the watercourse, with a differentiation among horizons – trout and salmon closer to the bottom, and grayling in the pelagic layer. The greatest similarity of the feeding spectra was observed between young Atlantic salmon and brown trout. No cases of competition for food or predation on juvenile salmon by brown trout, perch and pike have been observed. The division of food items, owing to rheophilic species preferring to live separately in relatively isolated hydrological niches, can be considered as a manifestation of adaptation aimed at a more complete exploitation of the food resource in a situation where several species coexist at fairly high densities.

K e y w o r d s: Atlantic salmon; rheophilic fish species; abiotic factors; invertebrate drift; competition; spatial niche; predation.

Введение

Роль пищевых и пространственных взаимоотношений как между различными видами лососевых, так и между лососевыми и другими видами рыб описана многими авторами [Никольский и др., 1947; Kalleberg, 1958; Allen, 1969; Бакштанский, 1976; Смирнов и др., 1977; Шустов, 1983 и др.]. Однако они неоднозначно оценивали степень возможной конкуренции за пищевой и пространственный ресурс, что вполне объяснимо, учитывая сложности в ее определении. Существенный толчок эти исследования получили в последние годы прошлого и в новом столетии, что стало возможным благодаря широкому внедрению в практику полевых исследований современной аппаратуры для подводных наблюдений и электроловильных аппаратов, позволяющих произвести на индексных участках полный облов всех видов рыб, прежде всего молоди лососевых. В результате появились новые данные о распределении рыб в потоке, интенсивности и качественном составе их питания в разные сезоны, а также о локальных кормовых миграциях [Шустов, 1995; Erkinaro, 1997; Веселов и др., 1998, 2016; Johansen et al., 2011 и др.].

Видовой состав ихтиофауны в реках Кольского полуострова не отличается большим разнообразием по сравнению, например, с реками соседней Карелии [Стерлигова и др., 2016]. Однако, несмотря на его относительную обедненность, на отдельных речных участках может сосуществовать молодь нескольких видов, образуя значительную совокупную плотность. Это характерно прежде всего для верховьев и небольших притоков лососевых рек за счет благоприятных для обитания разных видов гидрологических условий и лучшего кормового режима [Шустов, 1995; Шустов и др., 2012]. Обитание двух и более видов на одном участке приводит к возникновению межвидовых конкурентных отношений, и изучение этих отношений, прежде всего пищевых, несомненно актуально как в теоретическом, так и в практическом плане.

В результате многолетних исследований на различных лососевых реках Кольского полуострова были выявлены акватории, где общая плотность рыб наиболее высока, следовательно, конкурентные отношения должны проявляться в наибольшей степени.

Цель работы – изучение особенностей питания молоди атлантического лосося в реках Кольского полуострова на участках совместного обитания с представителями реофильной и лимнофильной ихтиофауны и оценка связи интенсивности питания и качества потребляемой пищи с абиотическими и биотическими факторами.

Материалы и методы

Объектом исследования служила разновозрастная молодь атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*Salmo trutta* L.), хариуса (*Thymallus thymallus* L.), окуня (*Perca fluviatilis* L.), щуки (*Esox lucius* L.), половозрелые экземпляры речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) и девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* L.), населяющая реки бассейна Баренцева моря – Титовка, Пак (приток р. Тулома), Ваенга – и реки бассейна Белого моря – Умба и Варзуга (рис. 1).

Рыб отлавливали с помощью электроловильного аппарата в августе 2014–2016 гг., в период летней межени. Облов проводился три и более раз – до тотального изъятия рыбы.

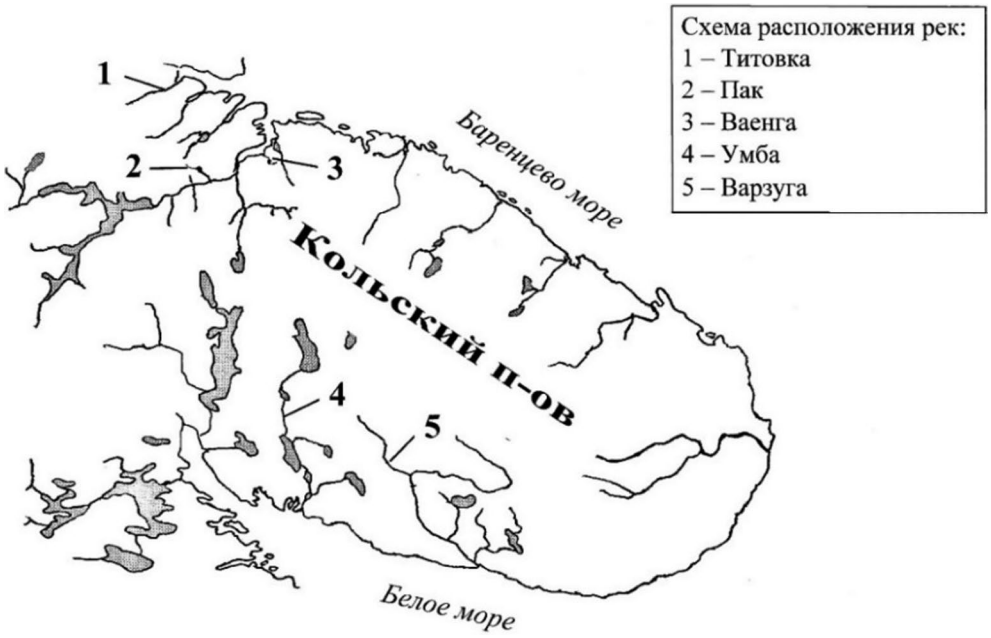


Рис. 1. Схема расположения обследованных рек
Fig. 1. Location of the studied rivers

Расчет плотности расселения молоди осуществлялся методом удаления [Zippin, 1958]. Пойманную рыбу сразу фиксировали 70% этанолом, что позволяло остановить переваривание пищи. Одновременно осуществляли отбор проб дрифта беспозвоночных стандартной ловушкой с площадью рамки 0,5×0,2 м, с мешком из капроновой сетки № 19 длиной 0,9 м, время экспозиции – 30 мин. Пробы зообентоса отбирали только на участках с мелкофракционным грунтом с использованием совковой лопаты площадью 0,07 м^2. Пробы дрифта и бентоса также фиксировали 70% этанолом. При обработке материала использовали количественно-весовую методику [Методическое..., 1974; Барышев, 2006]. Содержимое желудков взвешивали на торсионных весах для определения индекса наполнения желудка (ИНЖ). Организмы сортировали по группам и просчитывали. Определение беспозвоночных, обнаруженных в составе пищевого комка, проводили с использованием стандартной методики [Определитель..., 1977].

Кормовые объекты, не подлежащие определению по причине разрушения, отнесены к группе «прочие». В эту же группу попали представители малочисленных (менее 1 %) таксонов – олигохеты, нематоды, наземные насекомые и ракообразные, а также растительные остатки и неорганические частицы. Индексы сходства пищи (СП-коэффициенты) определяли по А. А. Шорыгину [1952] до отряда. Спектры питания каждого вида изображали графически в долях кормовых объектов от пищевого комка в среднем по выборке, дрифт и бентос – в долях от общего количества кормовых организмов в пробе. Особи с пустыми желудками также учитывались в расчетах.

Для описания различных биотопов использовались следующие показатели: скорость течения, глубина и фракционный состав грунта. Последний оценивали визуально с помощью стандартной линейки [Веселов, Калюжин, 2001]: П – песок (менее 2,5 мм); ГМ – галька мелкая (2,6 мм – 1,5 см); ГС – галька средняя (1,5–2,5 см); ГК – галька крупная (2,5–5,0 см); ВМ – валун мелкий (5,0–10 см), ВС – валун средний (10–25 см) и ВК – валун крупный (25–50 см).

Скорость течения определяли с помощью измерителя скорости потока ИСП-1М с преобразователем сигналов вертушки ПСВ-1, в автоматическом режиме. Глубину измеряли мерным шестом.

Результаты и обсуждение

Обследование ихтиофауны на участках с различными гидрологическими характеристиками показало, что ни на одном из них в уловах не присутствовало более четырех видов рыб одновременно (табл. 1). Наиболее часто встречали комбинации: семга-кумжа, семга-кумжа-гольян, семга-гольян. Из таблицы видно, что сеголетки семги и кумжи избегают участков с сильным течением, предпочитая

Таблица 1. Гидрологическое описание биотопов и видовой состав ихтиофауны
Table 1. Hydrological description of biotopes and species composition of ichthyofauna

Река, участок River, site	Показатель Index			
	Средняя глубина, м Average depth, m	Средняя скорость течения, м/с Average flow velocity, m/s	Преобладающий размер грунта, см Prevailing size of ground, cm	Преобладающая ихтиофауна Prevailing ichthyofauna
Титовка Titovka	0,2	0,8	1,5–5,0	молодь семги и кумжи всех возрастов juvenile salmon and trout of all ages
Пак Pak	0,5	1,0	10–50	молодь кумжи и семги старших возрастов juvenile trout and salmon of older ages
Ваенга, прибрежный участок Vaenga, coastal area	0,2	0,4	5–25	сеголетки кумжи, молодь семги всех возрастов, колюшка trout yearlings, juvenile salmon of all ages, sticklebacks
Там же на течении There on the flow	0,7	1,0	10–50	кумжа старших возрастов trout of older ages
Умба, Семиверстный порог, прибрежный участок Umba, Semiverstny rapid, coastal area	0,3	0,2	2,5–10,0	сеголетки семги и кумжи, гольян salmon and trout yearlings, minnow
Там же на течении There on the flow	0,6	1,0	2,5–10,0	молодь семги и кумжи старших возрастов, молодь хариуса juvenile salmon and trout of older ages, juvenile grayling
Пана, приток Варзуги, прибрежный участок Pana, the tributary of the Varzuga, the coastal area	0,2	0,2	2,5–10,0	сеголетки семги, гольян salmon yearlings, minnow
Там же на течении There on the flow	0,6	0,8	2,5–10,0	молодь семги старших возрастов, молодь хариуса juvenile salmon of older ages, juvenile grayling

обитать в прибрежной зоне, которая характеризуется сочетанием низкой скорости потока (0,2–0,4 м/с) с небольшими, до 0,3–0,4 м, глубинами. Грунт, как правило, состоит преимущественно из камней средних фракций. Биотопы с такими же гидрологическими показателями занимают гольян и девятииглая колюшка.

По мере удаления от берега в уловах преобладали крупные пестрятки семги и кумжи (в возрасте от 2+ до 5+), а также двухлетки и трехлетки хариуса. С увеличением глубины от 0,6 м и более становится заметной неоднородность вертикального распределения рыб: молодь семги и кумжи рассредоточена на дне среди валунов разных размерных фракций, а хариус, начиная с возраста 1+, образует скопления в толще воды в медиали. Кумжа почти всегда численно преобладала на участках с глубиной свыше 0,5 м, сильным турбулентным потоком со скоростью течения от 0,7 м/с и более и крупными валунами.

Четких границ, разделяющих биотопы, населенные рыбами разного вида и возраста, не существует, поскольку пестряток семги и кумжи старших возрастов можно иногда поймать в почти стоячей воде у берега, а сеголеток и гольянов – в местах с быстрым течением и глубиной. Но, как правило, рыбы стремятся находиться в пределах оптимальных значений гидрологических показателей, определяющих наилучшие условия для добывания корма и укрытия от хищников.

В реках Титовка и Пак, где плотность молоди атлантического лосося и кумжи достигает наибольших величин, соответственно 70 и 120 экз./100 м^2, оба вида употребляют в пищу почти все группы организмов, составляющих дрифт, а также имаго насекомых, амфибиоти-

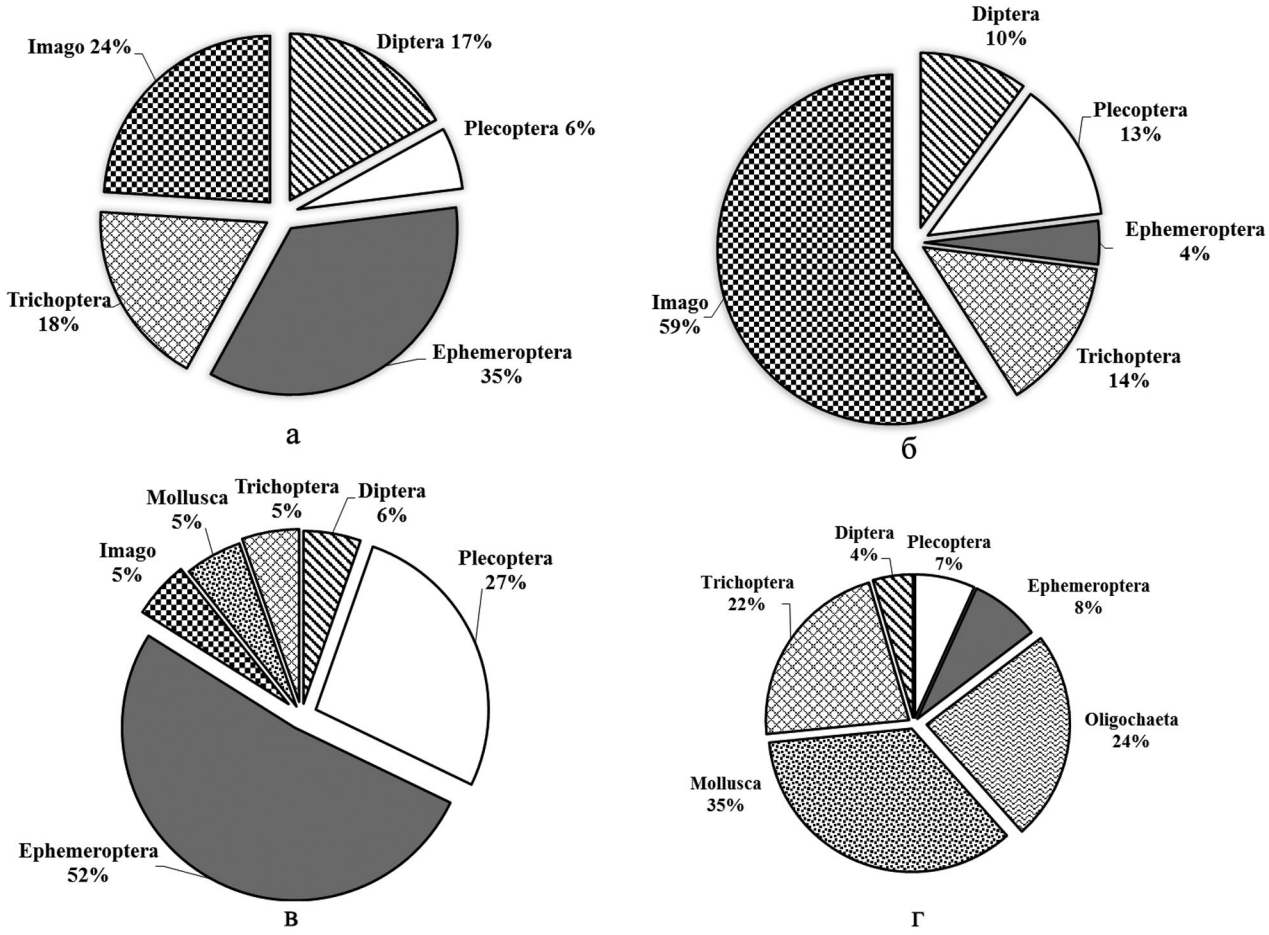


Рис. 2. Спектры питания молоди семги (а) и кумжи (б), дрифт (в) и бентос (г) в р. Титовка

Fig. 2. Feeding spectra of juvenile salmon (a) and trout (б), drift (в) and benthic composition (г) in the Titovka river

ческих и наземных. Анализ содержимого желудков показал идентичность качественного состава пищи молоди семги и кумжи в обеих реках, но выявил заметные различия в количественном соотношении тех или иных пищевых компонентов.

Например, в р. Титовка молодь семги в примерно равной степени употребляла в пищу поденок, ручейников и имаго насекомых (рис. 2, а), тогда как у молоди кумжи основу питания составили имаго насекомых (около 60 % всего корма) (рис. 2, б). СП-коэффициент в данном случае высокий – 87 %. Различие спектров питания обусловлено пространственной разобщенностью разных видов: молодь семги подбирает кормовые объекты со дна и из толщи воды, периодически совершая пищевые броски к поверхности; молодь кумжи питается у поверхности воды, захватывая в том числе объекты аллохтонного дрифта.

Качественный и количественный состав организмов в пробе дрифта в большей степени соответствовал составу питания молоди обоих видов (рис. 2, в), чем состав бентоса, где преобладали моллюски и малощетинковые черви, отсутствовавшие в пищевых комках рыб (рис. 2, г).

Если гидрологические и геоморфологические условия на исследованном участке р. Титовка больше подходят для обитания молоди атлантического лосося, чем для молоди кумжи, то верховья р. Пак, отличающиеся крупновалунным дном и быстрым турбулентным течением, являются отличным биотопом для обитания кумжи. Значительно реже здесь встречается молодь семги старших возрастов, по-видимому, мигрирующая с мелководных участков со спокойным течением, расположенных ниже по течению.

Пищевой комок молоди семги в р. Пак образован в основном ручейниками (около 67 % всей пищи), веснянками (20 %) и незначительным количеством поденок и хирономид (рис. 3, а), тогда как в желудках кумжи ручейники составляли 81 % всей пищи, а 8 % приходилось на поденок (рис. 3, б). Значительную часть содержимого желудков кумжи составила группа «прочие», представленная неорганическими

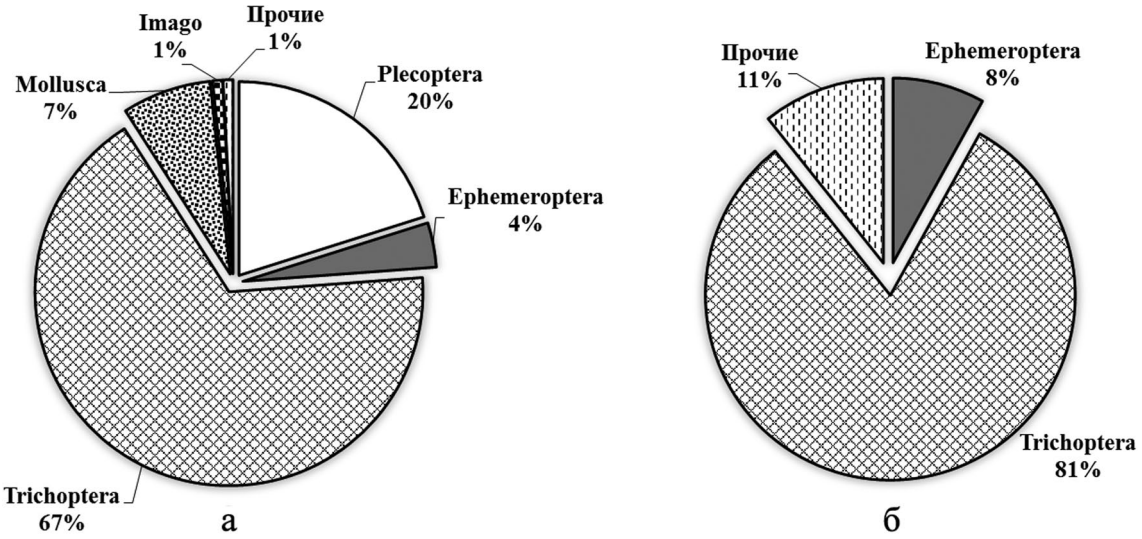


Рис. 3. Спектры питания молоди семги (а) и кумжи (б) в р. Пак

Fig. 3. Feeding spectra of juvenile salmon (a) and trout (б) in the Pak river

частицами (песком) и растительными остатками в виде сносимых потоком семян, листьев и травинок.

В дрифте ручейники составляли 11 % всех организмов, а преобладающими группами были поденки (более 40 %) и веснянки (26 %). Обнаруженное несоответствие спектров питания и состава дрифта говорит об избирательности молоди обоих видов в питании, что возможно в условиях избытка кормового ресурса. Индекс сходства пищи у молоди семги и кумжи в р. Пак, или СП-коэффициент, составил 80 %.

Небольшой участок в верховьях р. Ваенга, протекающей вблизи г. Североморска, населяют три вида рыб: семга, кумжа и девятииглая колюшка. В улове преобладала молодь семги (55 %), доля кумжи и колюшки составила соответственно 20 и 25 %. Общая плотность рыб была невелика – 30 экз./100 м^2. Судя по местам поимок, существует довольно четкая дифференциация распределения видов в потоке. Основное количество кумжи было отловлено вблизи стрежня, тогда как семга предпочитала акваторию со скоростью течения до 0,5 м/с в неглубоких местах. Поимки девятииглой колюшки происходили только на мелководных прибрежных участках со спокойной водой.

Несмотря на очень небольшую долю ручейников в дрифте – 9 % (рис. 4, г), основу спектров питания молоди семги и кумжи составляли именно эти организмы (рис. 4, а, б), что определило высокий СП-коэффициент (76 %). Кроме ручейников молодь семги потребляла преимущественно двукрылых, а молодь кумжи – имаго амфибиотических насекомых.

Соотношение компонентов в спектре питания девятииглой колюшки, состоящем преимущественно из двукрылых и веснянок, в большой степени повторяло состав дрифта (рис. 4, в, г). В питании колюшки встречалось небольшое количество веслоногих ракообразных, относящихся к планктонным организмам, появление которых здесь может быть связано с выносом их из расположенного выше по течению плесового участка [Шустов, 1995].

Несмотря на соседство сеголеток семги длиной АС не более 5 см и довольно крупных (АС от 11,5 до 19,5 см) трех- и четырехлеток кумжи, в желудках последних молоди семги нами обнаружено не было. Тем не менее между молодью атлантического лосося и взрослыми особями кумжи при определенных условиях нельзя исключать такой аспект взаимоотношений, как хищничество [Шустов, 1983].

Средний индекс наполнения желудков у сопоставимой по размеру молоди семги и кумжи составил 32 и 31 ‰ соответственно. В единичных случаях желудки были пустыми. У колюшек средний ИНЖ был выше – 206 ‰ (от 16 до 457 ‰).

На мелководном участке, находящемся в нижней части Семиверстного порога (среднее течение р. Умба), улов состоял из разновозрастных пестряток семги (62 %), кумжи (6 %), хариуса (18 %) и речного гольяна (7 %). Общая плотность рыб насчитывала 68 экз./100 м^2. Основу пищи рыб составляли типичные объекты питания реофильных видов – личинки Diptera (преимущественно Chironomidae), Trichoptera и Plecoptera, а также imago амфибиотических насекомых (рис. 5).

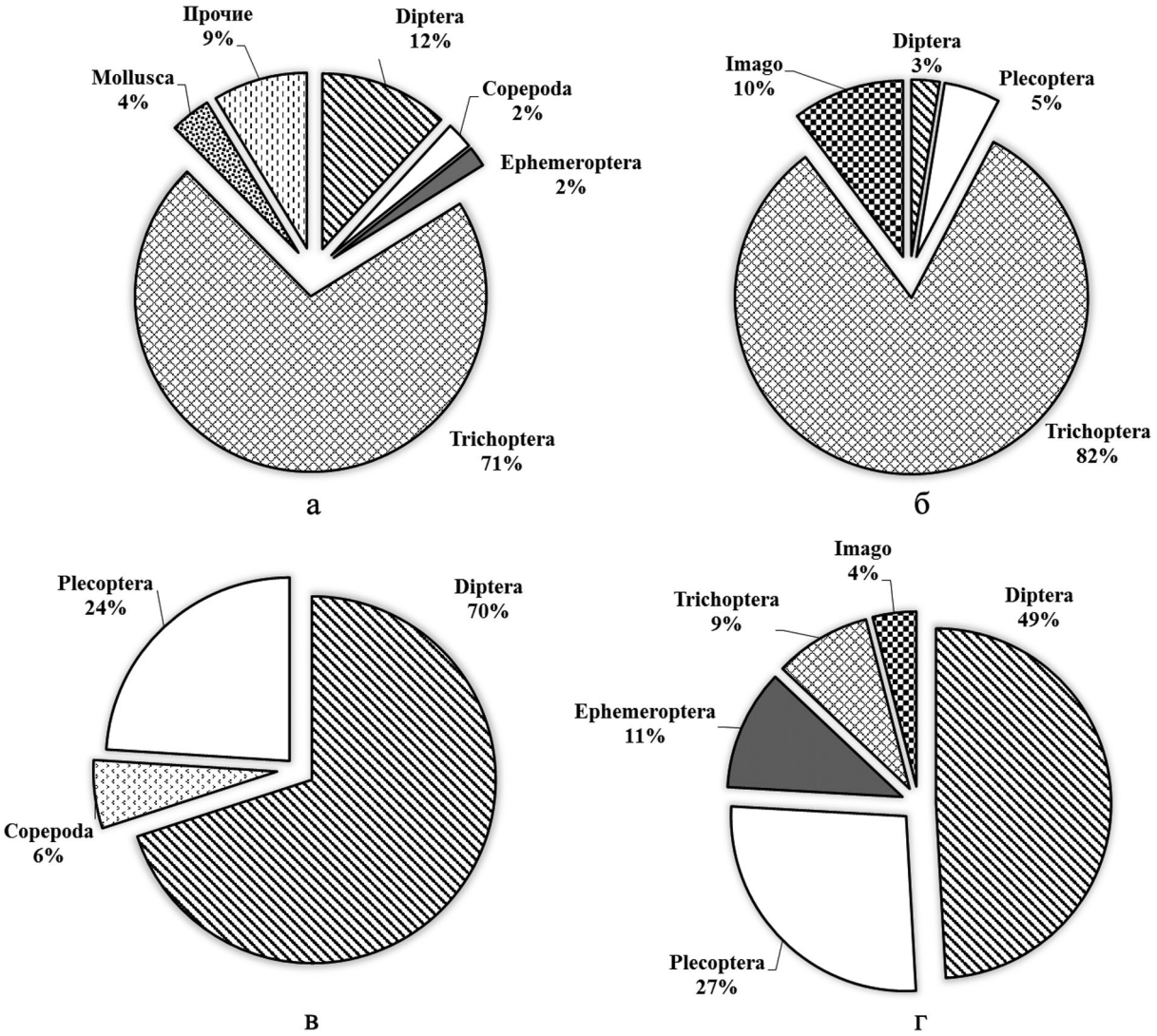


Рис. 4. Спектры питания молоди семги (а), молоди кумжи (б), колюшки (в) и дрифт (г) в р. Ваенга

Fig. 4. Feeding spectra of juvenile salmon (а), juvenile trout (б), stickleback (в) and drift composition (г) in the Vaenga river

Сеголетки семги и кумжи, а также гольяны сосредоточиваются в основном в пределах узкой, шириной около метра, полосы у берега на очень слабом, 0,2 м/с, ламинарном течении. Дно этих биотопов, как правило, состоит из слабо заиленного валунно-галечникового грунта, местами покрыто редкими водорослями. Несмотря на одни и те же условия обитания, состав корма у представителей разных видов, населяющих описанный биотоп, несколько различается. Молодь семги питается личинками двукрылых и имаго амфибиотических насекомых, которые вместе составили 73 % содержимого желудков (рис. 5, а). В пищевых комках молоди кумжи доминировали имаго, ручейники и моллюски, содержание которых в сумме достигало 80 % (рис. 5, б). Гольян интенсивно потреблял личинок двукрылых и поденок, доля которых в пищевом комке составила в среднем 75 % (рис. 5, г). Организмы, составляющие основу питания молоди семги и гольяна, были обнаружены в пробах дрифта, отобранных у берега (рис. 5, д).

В свою очередь спектр питания хариуса (рис. 5, в) был схож по таксономическому составу с дрифтом, отобранным на течении (рис. 5, е). Это свидетельствует об отсутствии определенных пищевых предпочтений у представителей вида. Известно, что по типу питания хариус является неспециализированным эврифагом. Его широкий пищевой спектр включает группы организмов, доступные в данный момент: водные и попавшие в воду наземные беспозвоночные, имаго насекомых, молодь рыб [Jones et al., 2003], а также икра нерестующей семги. Есть данные, что в желудках отдель-

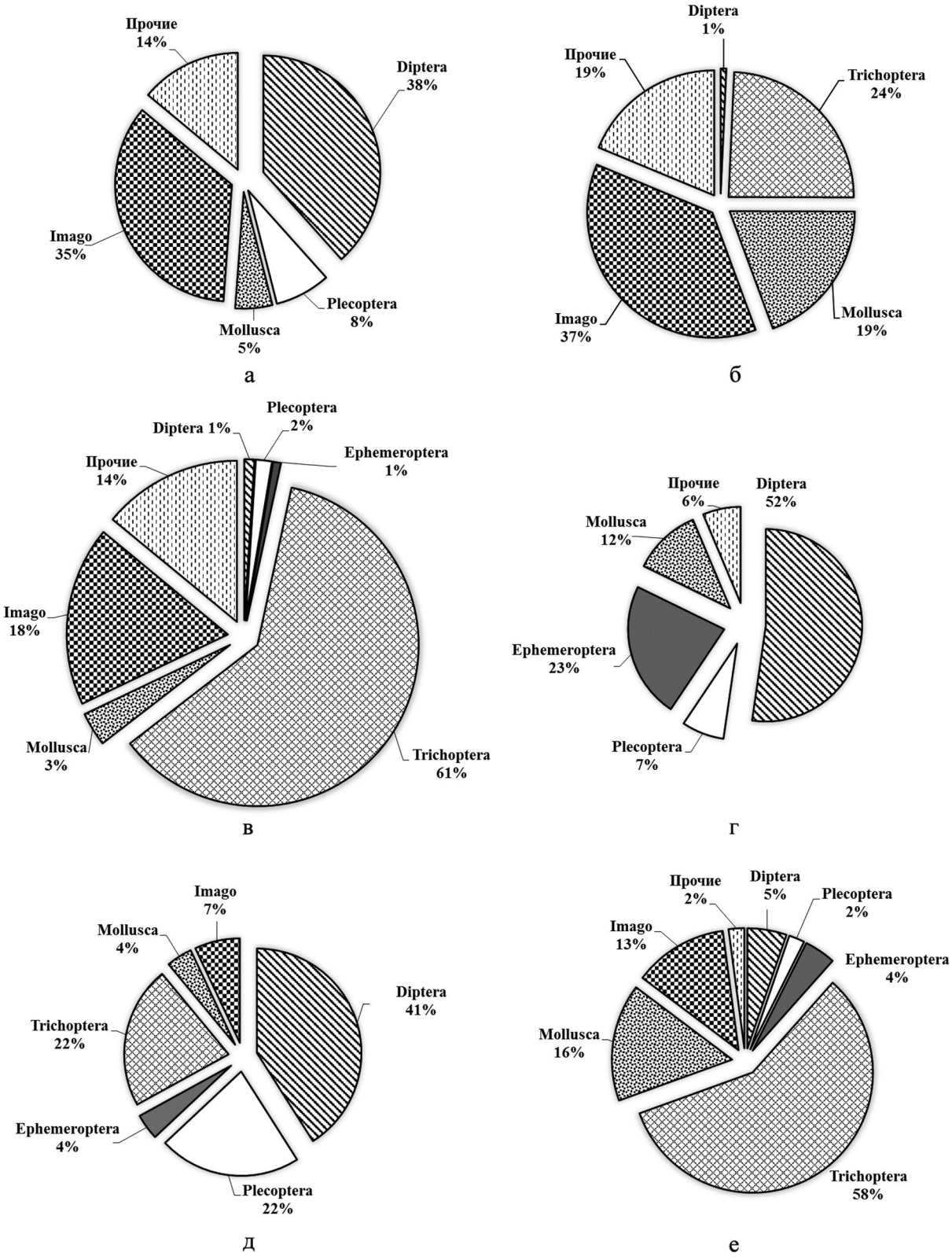


Рис. 5. Спектр питания молоди семги (а), кумжи (б), хариуса (в), половозрелого речного гольяна (г), состав дрифта в прибрежной акватории (д), на стрежне (е) в р. Умба

Fig. 5. Feeding spectra of juvenile salmon (а), trout (б), grayling (в), adult minnow (г), drift composition in the coastal area (д), in the stream (е) in the Umba river

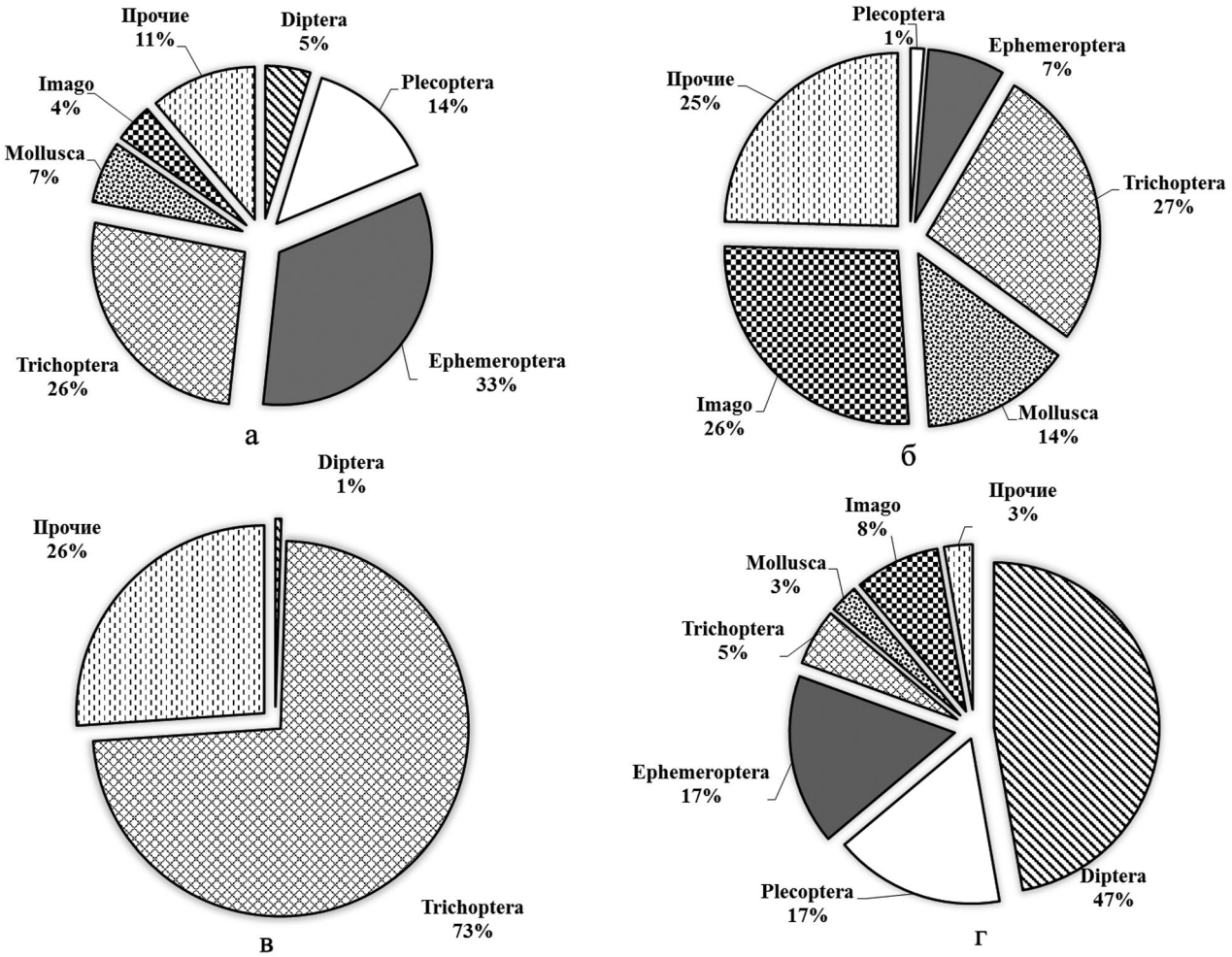


Рис. 6. Спектры питания молоди семги (а), молоди хариуса (б), половозрелого речного гольяна (в) и состав дрифта (г) в р. Варзуга

Fig. 6. Feeding spectra of juvenile salmon (а), juvenile grayling (б), adult minnow (в) and drift composition (г) in the Varzuga river

ных экземпляров хариуса количество икринок семги колебалось от 12 до 172 [Михин, 1959]. СП-коэффициенты у молоди семги с молодью кумжи, хариуса и гольяном составили 55, 25 и 53 % соответственно.

Обращают на себя внимание очень высокие индивидуальные различия в потреблении количества пищи у сопоставимых по длине и массе рыб разных видов. Наибольшие индексы наблюдались у гольянов – 279 ‰ (0–740), а наименьшие у сеголеток кумжи – 24 ‰ (0–54). Наряду с особями, у которых индексы наполнения желудков достигали нескольких сотен продецимилле, в выборке единично (менее 1 %) были обнаружены рыбы с пустыми желудками. Вероятно, это в большей степени связано с текущим физиологическим состоянием рыб, особенностями пищедобывательного поведения и условиями для добычи корма, чем с проявлением внутри- или межвидовой конкуренции.

В р. Варзуга был обследован участок в притоке первого порядка Пана, представляющий собой широкий и протяженный перекат. В улове присутствовала молодь семги (45 %), хариуса (21 %) и половозрелые особи речного гольяна (34 %). Общая плотность рыб составила 84 экз./100 м^2.

Молодь распределялась агрегированно (мозаично) по всему участку. В прибрежной акватории встречались сеголетки семги, хариуса и гольяна. По мере удаления от берега и увеличения глубины, скорости течения и размера выстилающего дно грунта средние длина и масса пестряток также увеличивались за счет преобладания молоди старших возрастов, хотя небольшое количество сеголеток присутствовало и здесь. На глубинах от 0,5 м уловы состояли в основном из двухлеток хариуса, реже – трехлеток семги. Известно, что пестрятки лосося демонстрируют гибкость в отношении пред-

почтительной скорости течения, в зависимости от размера рыбы, внутри- и межвидовой конкуренции и риска хищничества [Erkinaro, 1997; Веселов, 1998; Heggenes et al., 1999]. Существует предположение, что на распределение рыбы оказывает большее влияние тип грунта, чем глубина и течение, поскольку молодь использует по мере увеличения возраста более грубые субстраты [Riley et al., 2006].

Индексы наполнения желудков у молоди семги варьировали в широких пределах от 0 до 575 ‰, составив в среднем 108 ‰. У хариуса и гольяна диапазон значений ИНЖ составил 46–104 ‰.

Основу дрифта на участке составили двукрылые, преимущественно хирономиды (рис. 6, г), но в питании рыб эти организмы или не присутствовали, или встречались редко (рис. 6, а, б, в). По-видимому, молодь использует более ценные в энергетическом отношении виды беспозвоночных: молодь семги предпочитала ручейников, поденок и веснянок, а хариус – ручейников, насекомых на имагинальной стадии и моллюсков. Значительную долю в питании хариуса занимали не подлежащие определению органические частицы (23 %), встречено также небольшое количество наземных насекомых, круглых и малощетинковых червей. Доля каждой из перечисленных групп составляла в пробах дрифта и бентоса менее 1 %. Коэффициент пищевого сходства у молоди семги и хариуса был равен 35 %.

Почти три четверти усредненного на выборку пищевого комка гольяна занимали мелкие ручейники без домиков. Значительная доля в питании пришлась на растительные частицы, которые гольяны, по всей вероятности, захватывают вместе с беспозвоночными с обросших перифитоном валунов. Величина СП-коэффициента у семги и гольяна составила 27 %.

Совместное обитание молоди семги с сопоставимой по длине молодью щуки (6,9–7,5 см) – очень редкое явление в реках Кольского полуострова. За весь период исследований нами были пойманы три двухлетка щуки в устьевой части притока Варзуги – р. Пятка. Поимка произошла у самого берега, среди выступающих из воды валунов на глубине до 0,1 м, при скорости течения 0,1 м/с. Желудок одного экземпляра был пуст, в двух других обнаружены хорошо сохранившиеся сеголетки хариуса. Отсутствие пестряток лосося в желудках молоди щуки не исключает вероятности хищничества с их стороны в отношении молоди семги, но, судя по редкости поимок молоди щуки в биотопах, населенных пестрятками, такая вероятность минимальна.

Молодь пресноводного окуня, ерша и налима в реках обитает чаще в мелководных участках при впадении в русловые озера или на истоке из них. Эти три вида, хоть и встречаются в реках, являются лимнофильными, поэтому перекрытие населяемых ими биотопов с биотопами семги минимально. В содержимом желудков у нескольких экземпляров окуня и ерша были преимущественно ручейники и поденки, молоди рыб не обнаружено. В 55 % случаев желудки оказались пустыми. Спектр питания редких экземпляров молоди семги, пойманной на этих участках, был крайне скуден, а индексы наполнения желудков низкие. Общая плотность рыб не превышала 10 экз./100 м^2. Вероятно, пограничные территории между участками одинаково избегаются молодью лимнофильных и реофильных видов.

Налим изредка попадается на каменистых неглубоких участках со слабым течением при проведении обловов электроловом, особенно в р. Умба, обладающей большим количеством проточных озер и плесов, населенных этим видом. Наряду с бентосом в желудках налима иногда встречается рыба, в основном гольяны, молодь сига и хариуса. Пестряток семги в желудках семи экземпляров налима обнаружено не было, что тем не менее не дает основания отрицать возможность их отношений как хищник-жертва. Так, например, в мае 2004 г. при оценке распространения молоди семги, выращенной на Умбском рыбоводном заводе, по одному из притоков р. Умба пойман налим длиной (АВ) 17 см. В его желудке была обнаружена пестрятка заводского происхождения (ампутирован жировой плавник), выпущенная в реку сутки назад.

Интенсивность питания рыб во многом связана с условиями среды, изменяющимися в зависимости от сезона и погодных условий конкретного года. Эти условия определяют емкость топогидравлических, или пространственных, ниш, пригодных для эффективного питания дрифтом. Динамика численности беспозвоночных, составляющих дрифт, также во многом зависит от скорости потока, являясь результатом взаимодействия внутрипопуляционных процессов, индивидуальных для каждого вида, и изменчивых условий среды. Известно, что изменение численности мигрирующих беспозвоночных в течение суток контролируется двумя факторами – активным подъемом организмов в толщу воды, как проявлением врожденных поведенческих реакций, направленных на расселение, и их случайным смывом с грунта течением, которому они не всегда могут противостоять [Waters, 1972; Шубина, 1986].

Представление о том, как именно проявляется межвидовая конкуренция за корм, дают наблюдения в контролируемой среде. По сообщению Л. Страдмейера с соавт. [Stradmeyer et al., 2008], в смешанной группе рыб, состоящей из молоди семги и кумжи, при форсированном снижении уровня плотность возрастала настолько, что статус доминирования начинал играть определяющую роль в поддержании потребления пищи. Наиболее агрессивные особи потребляли наименьшее количество корма на фоне снижения среднего уровня потребления корма в группе. Объясняется это тем, что доминирующие особи тратят много времени на защиту индивидуальной территории от вторжения конкурентов, а не на поиск и добычу корма. В нашем случае на всех обследованных участках рек описанных проявлений конкуренции не отмечено: накормленность рыб всегда была достаточно высокой, а экземпляры с пустыми желудками встречались единично, даже в условиях высокой плотности расселения их на участке.

Заключение

В период речного нагула молоди атлантического лосося, кумжи, хариуса и других видов рыб кормовые ресурсы рек Кольского полуострова разнообразны, относительно стабильны, доступны рыбе по распространению в потоке и размерам беспозвоночных, тем самым обеспечивая пищу и накормленность рыб.

Территориальные и пищевые конкурентные отношения между молодью семги и сопутствующими видами рыб в реках Мурманской области могут проявляться только на некоторых участках рек, где перекрываются пространственные ниши, пригодные для обитания одновременно двух и более видов. В олиготрофных водотоках Кольского полуострова, характеризуемых бедным видовым составом ихтиофауны и слабым относительно водотоков средней полосы развитием кормовой базы, даже в период летней межени в аномально маловодные годы, в условиях невысокой концентрации корма и сокращения жизненного пространства, не выявлено косвенных проявлений конкуренции и хищничества между разными видами, совместно обитающими в одном биотопе.

Количественные и качественные показатели питания молоди атлантического лосося следует рассматривать как один из главных показателей реализации приспособленности к обитанию в потоке. Использование среды обитания размерно структурировано, что является результатом разных локомоторных возможностей рыб разного возраста. Сеголетки семги, кумжи и хариуса обитают чаще на мелководных прибрежных участках, где могут сосуществовать с видами лимнофильного комплекса. Молодь старших возрастов предпочитает обитать на глубоководных участках водотоков.

Наибольшие значения индексов сходства пищи чаще отмечались у совместно обитающей молоди видов атлантический лосось и кумжа, которые относятся к одному роду *Salmo* и обладают сходным поведением.

Большинство речных участков Кольского полуострова, где обитает молодь семги, специфичны и не используются или используются ограниченно представителями других видов, что снижает межвидовую конкуренцию за корм и пространство.

Литература

Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Охотничья активность щуки и возможность ее влияния на суточную ритмику ската молоди атлантического лосося // Труды ВНИРО. 1976. Т. CXIII. С. 39–42.

Барышев И. А. Методики изучения дрифта гидробионтов в малых реках: обзор // Биология внутренних вод. 2006. № 3. С. 91–96.

Веселов А. Е. Распределение и поведение молоди атлантического лосося в летний период // Атлантический лосось. Л.: Наука, 1998. С. 159–180.

Веселов А. Е., Михельсон С. В., Усик М. В., Бахмет И. Н. Распределение молоди лосося, кумжи и сопутствующих видов рыб на участках совместного обитания // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 18–31.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Ручьев М. А., Барышев И. А. Атлантический лосось рек Варзуга, Индера и Ольховка (Кольский полуостров, бассейн Белого моря) // Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Ред. Н. Н. Немова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 9–59.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Ред. Е. В. Боруцкий. М.: Наука, 1974. 254 с.

Михин В. С. Промысел семги в р. Варзуга // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 46. С. 151–155.

Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна верхней Печоры. М.: Изд. Моск. об-ва испытателей природы, 1947. 224 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Ред. Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 510 с.

Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Кузьмин О. Г., Яковенко М. Я. Некоторые аспекты экологии молоди семги в связи с проблемой повышения произво-

дительности нерестово-выростных угодий // Труды ПИНРО. 1977. Вып. XXXII. С. 109–118.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 158 с.

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

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. И. Особенности питания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.

Allen K. R. Limitation of production in salmonid populations in streams // Studies Fish. Res. Board Canada. 1969. No. 1319–1355. P. 135–148.

Erkinaro J. Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada // Journal of Fish Biology. 1997. Vol. 51(2). P. 373–388.

Johansen M., Erkinaro J., Amundsen P. A. The When, What and Where of Freshwater Feeding // Atlantic Salmon Ecology. 2011. P. 67–87.

Jones N. E., Tonn W. M., Scrimgeour G. J., Katopodis C. Ecological Characteristics of Streams in the Barrenlands near Lac de Gras, N. W. T., Canada // Arctic Institute of North America. 2003. Vol. 56, no. 3. P. 249–261.

Heggenes J., Baglinière J. L., Cunjak R. A. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams // Ecology of Freshwater Fish. 1999. Vol. 8(1). P. 1–21.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L. // Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 1958. No. 39. P. 55–98.

Riley W. D., Ives M. J., Pawson M. G., Maxwel D. L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream // Fisheries Management and Ecology. 2006. Vol. 13. P. 221–236.

Stradmeyer L., Höjesjö J., Griffiths S. W. et al. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering // Journal of Fish Biology. 2008. Vol. 72(4). P. 848–860.

Waters T. F. The drift of stream insects // Ann. rev. Entomol. 1972. Vol. 17. P. 253–272.

Zippin C. The removal method of population estimation // Journal of Wildlife Management. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Поступила в редакцию 18.04.2017

References

Bakshtanskii E. L., Nesterov V. D. Okhotnich'ya aktivnost' shchuki i vozmozhnost' ee vliyaniya na sutochnuyu ritmiku skata molodi atlanticheskogo lososya [Hunting activities of pike and their possible effect on the diurnal pattern of the downstream run of fingerlings of Atlantic salmon]. *Trudy VNIRO* [Proceed. All-Union Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (VNIRO)]. 1976. Vol. CXIII. P. 39–42.

Baryshev I. A. Metodiki izucheniya drifta gidrobiontov v malykh rekakh: obzor [Methods for studying hydrobionts drifting in small rivers: an overview]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2006. No. 3. P. 91–96.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [Feeding and food relations of fish in natural conditions: a study guide]. Moscow: Nauka, 1974. 254 p.

Mikhin V. S. Promysel semgi v r. Varzuga [Salmon fishery in the Varzuga River]. *Izvestiya VNIORKH* [Bull. All-Union Res. Inst. River and Lake Fisheries (VNIORKH)]. 1959. Vol. 46. P. 151–155.

Nikol'skii G. V., Gromchevskaya N. A., Morozova G. I., Pikuleva V. A. Ryby basseina verkhnei Pechory [Fish from the Upper Pechora Basin]. Moscow: Izd. Mosk. ob-va ispytatelei prirody, 1947. 224 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide of freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977. 510 p.

Shorygin A. A. Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya [Feeding and food relationships of fish in the Caspian Sea]. Moscow: Pishchepromizdat, 1952. 267 p.

Shubina V. N. Gidrobiologiya lososevoi reki Severnogo Urala [Hydrobiology of a salmon river in the North Urals]. Leningrad: Nauka, 1986. 158 p.

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

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of juvenile salmon behavior under river conditions]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Shustov Yu. A., Baryshev I. A., Belyakova E. I. Osobennosti pitaniya molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v subarkticheskoi reke Varzuga i ee malykh pritokakh (Kol'skii poluostrov) [Specific features of feeding of the juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (the Kola Peninsula)]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2012. No. 3. P. 66–70.

Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Kuz'min O. G., Yakovenko M. Ya. Nekotorye aspekty ekologii molodi semgi v svyazi s problemoi povysheniya proizvoditel'nosti nerestovo-vyrostnykh ugodii [Some aspects of juvenile salmon ecology in connection with productivity gain of spawning and nursery grounds]. *Trudy PINRO* [Trans. Polar Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (PINRO)]. 1977. Iss. XXXII. P. 109–118.

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Kruglorotye i ryby presnykh vod Karelii [Cyclostomata and fish

of fresh waters in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 224 p.

Veselov A. E. Raspredelenie i povedenie molodi atlanticheskogo lososya v letnii period [Distribution and behavior of juvenile Atlantic salmon in summer period]. *Atlanticheskii losos'* [Atlantic Salmon]. Leningrad: Nauka, 1998. P. 159–180.

Veselov A. E., Mikhel'son S. V., Usik M. V., Bakhmet I. N. Raspredelenie molodi lososya, kumzhi i soputstvuyushchikh vidov ryb na uchastkakh sovmestnogo obitaniya [Distribution of juvenile salmon, brown trout and their forms within joint habitat]. *Problemy lososevykh na Evropeiskom Severe* [Problems of Salmonidae in the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 18–31.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 2001. 160 p.

Veselov A. E., Efremov D. A., Ruch'ev M. A., Baryshev I. A. Atlanticheskii losos' rek Varzuga, Indera i Ol'khovka (Kol'skii poluostrov, bassein Belogo morya) [Atlantic salmon of the rivers Varzuga, Indera and Olkhovka (the Kola Peninsula, the White Sea basin)]. *Ekologo-biokhimicheskii status molodi atlanticheskogo lososya Salmo salar L. iz nekotorykh rek basseina Belogo morya* [Ecological and Biochemical Status of Juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. from Several Rivers of the White Sea Basin]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. P. 9–59.

Allen K. R. Limitation of production in salmonid populations in streams. *Studies Fish. Res. Board Canada*. 1969. No. 1319–1355. P. 135–148.

Erkinaro J. Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada. *J. Fish Biol*. 1997. Vol. 51(2). P. 373–388.

Johansen M., Erkinaro J., Amundsen P. A. The When, What and Where of Freshwater Feeding. *Atlantic Salmon Ecology*. 2011. P. 67–87.

Jones N. E., Tonn W. M., Scrimgeour G. J., Katopodis C. Ecological Characteristics of Streams in the Barrenlands near Lac de Gras, N. W. T., Canada. *Arctic Institute of North America*. 2003. Vol. 56, no. 3. P. 249–261.

Heggenes J., Baglinière J. L., Cunjak R. A. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecol. Freshwater Fish.* 1999. Vol. 8(1). P. 1–21.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). *Report of the Institute of Freshwater Research*, Drottningholm, 1958. No. 39. P. 55–98.

Riley W. D., Ives M. J., Pawson M. G., Maxwel D. L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream. *Fish. Manag. Ecol*. 2006. Vol. 13. P. 221–236.

Stradmeyer L., Höjesjö J., Griffiths S. W. et al. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering. *J. Fish Biol*. 2008. Vol. 72(4). P. 848–860.

Waters T. F. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Entomol*. 1972. Vol. 17. P. 253–272.

Zippin C. The removal method of population estimation. *J. Wildl. Manag*. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Received April 18, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Алексеев Максим Юрьевич
зам. заведующего лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.
Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: alekseev@pinro.ru

Николаев Артем Моисеевич
младший научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов
Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: nikolaev@pinro.ru

Зубченко Александр Васильевич
ведущий научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, д. б. н.
Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: zav@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Alekseev, Maksim
Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: mal@pinro.ru

Nikolaev, Artem
Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: nikolaev@pinro.ru

Zubchenko, Alexander
Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: zav@pinro.ru

Распутина Елена Николаевна
научный сотрудник лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: rasputina-17@ya.ru

Rasputina, Elena
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rasputina-17@ya.ru

Легун Анна Григорьевна
аспирантка
Петрозаводский государственный университет,
эколого-биологический факультет
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: osdel@rambler.ru

Legun, Anna
Petrozavodsk State University, Faculty of Ecology and Biology
31 Krasnoarmeyskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: osdel@rambler.ru

Ильмаст Николай Викторович
заведующий лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ilmast@karelia.ru

Ilmast, Nikolai
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilmast@karelia.ru

Шустов Юрий Александрович
профессор, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет,
эколого-биологический факультет
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: Shustov@petrsu.ru

Shustov, Yury
Petrozavodsk State University, Faculty of Ecology and Biology
31 Krasnoarmeyskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: Shustov@petrsu.ru

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 79–88
Опубликовано в онлайн-версии в декабре 2017 г.
DOI: 10.17076/eco700

УДК 574.24:597.55

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) БЕЛОГО МОРЯ В НАЧАЛЕ НЕРЕСТА ПО АКТИВНОСТИ КАЛЬЦИЙЗАВИСИМЫХ ПРОТЕИНАЗ И ПОПУЛЯЦИОННЫМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ

Л. А. Лысенко[1], Н. П. Канцерова[1], Е. Д. Тушина[2], Н. В. Полякова[3], Д. Л. Лайус[3], Н. Н. Немова[1]

[1] Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия
[2] Петрозаводский государственный университет, Россия
[3] Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Белого моря подходит для нереста в начале лета с мест зимовки в прибрежную зону. Для описания пространственной гетерогенности нерестовых группировок этого вида мы сравнивали размерные характеристики и биохимические показатели в органах нерестящихся рыб из трех местообитаний в Кандалакшском заливе, расположенных на расстоянии не более нескольких километров друг от друга, но заметно отличающихся температурным режимом, кормовой базой и подводной растительностью. Наши выборки были взяты в пределах недели после начала нерестового подхода колюшки. Мы не выявили размерных различий между выборками из разных биотопов. Активность внутриклеточных кальцийзависимых протеиназ (кальпаинов) статистически достоверно отличалась у рыб из разных местообитаний. Полученные результаты могут объясняться как исходными генетическими отличиями рыб, подходящих на разные нерестилища, так и ответом изначально гомогенной группировки колюшки на разные условия среды. В пользу первого предположения говорит то, что для формирования различий по уровню протеолиза требуется значительное время и того времени, которое прошло с начала нерестовой миграции, может быть недостаточно для их проявления. В пользу второго предположения свидетельствуют наблюдения за распределением колюшки в зимний период. Колюшка отсутствует в прибрежной зоне и зимует на значительном отдалении от берегов, что препятствует структурированию популяции. Помимо этого, уровень активности кальпаинов у рыб оказался тем более сходен, чем выше было сходство условий в их местообитаниях. На настоящий момент у нас нет оснований предпочитать то или иное объяснение. Этому может способствовать анализ данных по размерным и биохимическим показателям колюшки на последующих этапах нереста.

Ключевые слова: *Gasterosteus aculeatus*; нерест; кальпаины.

L. A. Lysenko, N. P. Kantserova, E. D. Tushina, N. V. Poliakova, D. L. Lajus, N. N. Nemova. THE WHITE SEA THREESPINE STICKLEBACK, *GASTEROSTEUS ACULEATUS*, DIFFERENTIATION AT THE BEGINNIG OF SPAWNING BY THE ACTIVITY OF CALCIUM-DEPENDENT PROTEASES AND POPULATION CHARACTERISTICS

Threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* of the White Sea migrate from the wintering areas inshore for spawning in early summer. To describe the spatial heterogenei-

ty of the spawning agglomerations of the stickleback we compared size characteristics and biochemical parameters in different organs of spawners from three locations of the Kandalaksha Bay. The sampling locations are situated within a few kilometers from one another but differ notably in the temperature regime, food resources, and underwater vegetation. The samples were collected within a week after the appearance of fish in the inshore zone. We found no differences between the samples in their size characteristics. The activity of intracellular calcium-dependent proteases (calpains) significantly differed among fish from different sampling locations. The results obtained can be explained both by the initial genetic differences of fish from different spawning grounds and the response of initially homogeneous groups of sticklebacks to different environmental conditions. The first explanation is supported by the fact that quite a long period of living under new conditions is required to result in differences in calpain activity, and the time since the separation of spawners in our sampling locations is hardly sufficient for such a differentiation. The second explanation is supported by studies of the winter distribution of sticklebacks in the area, showing that the wintering areas are quite far from the inshore zone and mixing in wintering locations probably prevents population structuring. Moreover, the patterns of calpain activity are more similar in the fish caught under more similar conditions, which may point to the environmental causes of the observed biochemical differences. At the moment, we have no reason to prefer one explanation to the other. For that, studies on the size and biochemical distribution of sticklebacks at later stages of spawning are needed.

K e y w o r d s: *Gasterosteus aculeatus*; spawning; calpains.

Введение

Колюшка трехиглая (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, сем. Gasterosteidae) – популярная модель эволюционной биологии и экологии, используемая для изучения адаптаций к изменениям в среде обитания, поведения, генетики внутривидового разнообразия, паразито-хозяинных отношений [Scharsack et al., 2012; Barber, 2013; Hendry et al., 2013; Gibbons et al., 2017]. Благодаря экологической пластичности, в основе которой лежит генетически обусловленная широта нормы реакции, колюшка широко распространена как в морских, так и в пресных водах Северного полушария. Жизненный цикл *G. aculeatus* включает резкую смену условий обитания, например, в ходе нерестовых миграций из открытого моря в прибрежные биотопы со свойственным им комплексом абиотических (температура, соленость, состав грунта, скорость течений и др.) и биотических (кормовые объекты, хищники, паразиты) факторов. Нерест пресноводных форм колюшки в разных местообитаниях может свидетельствовать о наличии генетически обусловленных преференций [Jaenike, Holt, 1991; Armsworth, Roughgarden, 2005]. Популяции колюшки из разных биотопов, особенно изолированных или частично изолированных, успешно адаптируются к разнообразным условиям – составу пищи, воды, температуре и другим факторам среды, что проявляется в морфологических и физиологических различиях [Conover et al., 2009; Hendry et al., 2009; Jones et al., 2012; Arnegard et al., 2014].

Одним из маркерных показателей скорости роста рыб и развития у них адаптивных ответов на изменение внешних условий признаны кальцийзависимые протеиназы (кальпаины). Ранее проведенные исследования кальпаинов рыб показали их исключительную важность в регуляции ростовых и метаболических процессов на всех стадиях онтогенеза – с момента оплодотворения икры до сенильного периода [Overturf, Gaylord, 2009; Немова и др., 2010, 2016; Johnston et al., 2011; Lysenko et al., 2017], включая развитие компенсаторных и патологических перестроек в ответ на изменения абиотических факторов среды обитания (солености, температуры, загрязнителей и других) [Lysenko et al., 2014, 2015]. Изменчивость внешних условий также может существенно менять характер взаимодействия рыб и их паразитов, оказывая влияние на интенсивность инвазии, видовое разнообразие и обилие паразитов [Wolinska, King, 2009; Scharsack et al., 2016].

Значимость изучения механизмов адаптации трехиглой колюшки Белого моря к различным средовым факторам выходит за рамки использования этого вида как модельного объекта. В настоящее время колюшка – наиболее многочисленный вид рыб в Белом море [Ivanova et al., 2016], причем ее численность значительно возросла за последние два десятилетия, что может быть связано с климатическими изменениями [Лайус и др., 2013]. Естественно, такие

существенные изменения численности массового вида не могут не сказываться на всей беломорской экосистеме. Целью работы было изучение различий между тремя группировками колюшки трехиглой по размерно-массовым, биохимическим (активность внутриклеточных протеиназ), физиологическим (индекс упитанности) показателям и по степени паразитарной инвазии в начале нерестового периода.

Материалы и методы

Сбор и обработка проб. В исследовании использовались половозрелые особи колюшки трехиглой *Gasterosteus aculeatus* обоих полов, отловленные в начале нерестового периода – 28–30 мая 2016 г. Пробы собирались в Кандалакшском заливе Белого моря (места сбора отмечены на рисунке) с помощью малькового невода длиной 7,5 и высотой 1,5 м в прибрежной полосе 30 м. Коэффициент уловистости невода принимался 0,6 [Ivanova et al., 2016].

Сразу после поимки рыбы разделялись по половому признаку, замораживались в жидком азоте и хранились там до начала анализа. После кратковременной разморозки измерялись общая длина тела и масса рыб, анализировались паразиты, отбирались пробы органов (печени, жабр, скелетных мышц), которые впоследствии анализировались индивидуально. Индекс упитанности рыб рассчитывался по формуле Фултона: $И = 100\ (М/Д^3)$, где *И* – индекс упитанности, *М* – масса (г), *Д* – общая длина (см) тела рыбы.

Районы исследования. Для исследования выбрано три достаточно типичных, но в то же время существенно отличающихся условиями среды нерестилища. Температура воды и соленость в изученных биотопах на момент сбора проб составили: 15 °С, 23‰ для губы Сельдяной, 16 °С, 15‰ для лагуны Сухой, 12 °С, 21‰ для Сухой Салмы. Ниже приведена краткая характеристика мест сбора проб.

1. Губа Сельдяная (66°33′80.66″N, 33°62′25.16″E) – залив треугольной формы с широким входом, глубиной 8 м. Водообмен интенсивный (амплитуда прилива до 2,5 м). Вершина мелководная, с небольшим пресным стоком, слабое опреснение за счет атмосферных осадков. На литорали дно каменистое, глубже – илистое. Плотные заросли зостеры на сублиторали, на литорали – фукоиды. Здесь присутствуют организмы, активно потребляемые молодью колюшки, – копеподы *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*, инфузория *Helicostomella subulata*, а также олигохеты и ортокладины [Demchuk et al., 2015]. Такие условия очень благоприятны для нереста и роста молоди колюшки, вместе с тем здесь довольно много хищников-ихтиофагов, потребляющих как взрослых, так и молодь рыб, – треска *Gadus morhua*, керчак *Myoxocephalus scorpius* и навага *Eleginus nawaga* [Bakhvalova et al., 2016].

2. Лагуна Сухая в проливе Сухая Салма (66°31′32.62″N, 33°64′59.53″E) – полуизолированный от моря залив площадью 0,064 км^2, с глубиной до 4 м и обширными мелководьями, соединяющийся с морем мелководной протокой. Вода в лагуне несколько опреснена за счет слабого берегового стока и атмосферных осадков. Дно илистое. Заросли зостеры на дне менее плотные, чем в губе Сельдяной, обильны зеленые нитчатые водоросли. В отличие от губы Сельдяной здесь имеется одна доминирующая форма планктона – копепода *Acartia longiremis* [Н. В. Полякова, неопубликованные данные].

3. Пролив Сухая Салма (66°31′16.96″N, 33°64′73.70″E). Интенсивные приливно-отливные течения (амплитуда прилива до 2,5 м). Прогревается слабо из-за быстро нарастающей глубины и интенсивного водообмена. В связи с тем, что это достаточно открытая акватория, расположенная на значительном расстоянии от реки Кереть, опреснение за счет атмосферных осадков слабое, за счет речного стока – редкое и непродолжительное. На литорали дно каменистое, глубже – песчаное. Разреженная зостера в мелководной части, фукоиды на камнях на литорали. Это нерестилище, расположенное в непосредственной близости от лагуны, является более холодноводным и проточным и уступает первым двум по численности производителей и молоди [Т. С. Иванова, неопубликованные данные].

Заполнение колюшкой нерестилищ происходит в начале лета, когда она покидает места зимовки. Точное расположение мест зимовки нам неизвестно, по-видимому, они находятся на значительном расстоянии от берега в открытых частях Кандалакшского залива. Такой вывод можно сделать на основании данных об отсутствии колюшки в зимний период в прибрежной зоне района нашего исследования [Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубликованные данные].

Биохимические методы. В работе использовались химические реагенты, ингибиторы и субстраты протеиназ, произведенные Sigma-Aldrich (США); приборы ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН: гомогенизатор Tissue Lyser LT (Qiagen, Германия), микроцентрифуга 5417R (Eppendorf, Германия), твердотельный термостат СН-100 (Bio-San, Латвия), спектрофотометр СФ-2000 (ОКБ-Спектр, Россия).

Район исследования на карте Белого моря и места сбора проб трехиглой колюшки

Study area on the map of the White Sea and the sampling sites of the threespine stickleback

Экстракция кальпаинов из тканей. Тотальная фракция растворимых и мембраносвязанных кальпаинов экстрагировалась из тканей колюшки путем их гомогенизации в 20 мМ Трис-HCl-буфере (pH 7,5) с добавлением 150 мМ NaCl, 5 мМ ЭДТА-Na, 20 мМ дитиотреитола (ДТТ), 0,1 % неионного детергента тритона X-100, смеси ингибиторов протеиназ (1 мМ PMSF, 1 мкг/мл лейпептина, 1 мкг/мл пепстатина) в соотношении 1:10 (вес/объем) и центрифугирования (20 000 g, 20 мин). Надосадочная жидкость служила источником изучаемых протеиназ (ферментсодержащая фракция).

Анализ протеолитической активности кальпаинов. В ферментсодержащей фракции тестировалась активность кальпаинов (EC 3.4.22.53) – кальцийзависимая казеинолитическая активность, чувствительная к ингибиторам цистеиновых протеиназ [Enns, Belcastro, 2006]. Реакционная смесь, общим объемом 500 мкл, включала 0,5 мг белкового субстрата (денатурированного щелочью казеина), 20 мМ ДТТ, 200 мкл ферментсодержащей фракции и 2,5 мМ $CaCl_2$ (Ca^{2+}-зависимая активность) или хелатора ионов кальция ЭДТА-Na (Ca^{2+}-независимая активность) в 50 мМ Трис-HCl-буфере (pH 7,5). После 30-мин инкубации (28 °C) в аликвотах объемом 100 мкл определялось содержание остаточного белка по методу Брэдфорда [Bradford, 1976]. За единицу активности (ед. акт.) кальпаинов принималось количество фермента, вызывающее увеличение оптического поглощения при 595 нм на 0,1 ОЕ за время реакции в указанных условиях. Удельная активность кальпаинов рассчитывалась на 1 мг белка соответствующей фракции.

Анализ содержания белка. Концентрация растворимого белка определялась по методу Брэдфорда [Bradford, 1976] с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта.

Статистическая обработка результатов. Полученные данные обрабатывались общепринятыми методами вариационной статистики с использованием пакетов программ MS Excel и Statgraphics. Распределение данных отличалось от нормального, поэтому для оценки достоверности различий использовали непараметрические критерии: для нескольких групп – Краскела – Уоллеса, попарно – *U* Манна – Уитни. Значение $p \leqslant 0{,}05$ считалось достоверным. В тексте значения приводятся как среднее ± стандартное отклонение.

Результаты

Численность, размер и масса *G. aculeatus* из разных биотопов. Плотность колюшки в исследуемых биотопах в момент сбора материала составляла (в экз./м^2, самцы/самки): губа Сельдяная – 31,9/69,5; лагуна Сухая – 27,9/16,5; Сухая Салма – 1,6/2,7.

Размерно-массовые характеристики трех выборок колюшки приведены в табл. 1. Во всех выборках самки имели более высокие массу и индекс упитанности, чем самцы, в силу более

Таблица 1. Размерно-массовые показатели колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов (описание биотопов дано в тексте)

Table 1. Size-weight characteristics of the threespine stickleback *G. aculeatus* from different biotopes (see the text for the biotopes description)

Показатель Characteristics	Место вылова Sampling sites		
	губа Сельдяная (*n*=30), самки/самцы Seldyanaya Inlet (*n*=30), females/males	лагуна Сухая (*n*=30), самки/самцы Sukhaya Lagoon (*n*=30), females/males	пролив Сухая Салма (*n*=30), самки/самцы Sukhaya Salma Strait (*n*=30), females/males
Масса, г Weight, g	3,97 ± 0,72 / 2,82 ± 0,44	3,75 ± 0,50 / 2,92 ± 0,33[а]	4,41 ± 0,72 / 2,81 ± 0,45[а]
Общая длина, см Total length, cm	6,97 ± 0,57 / 6,48 ± 0,41	6,75 ± 0,49 / 6,64 ± 0,33	7,09 ± 0,33 / 6,34 ± 0,40[а]
Индекс упитанности Nutritional state index	1,17 ± 0,16 / 1,04 ± 0,20	1,22 ± 0,09 / 1,00 ± 0,13[а]	1,24 ± 0,13 / 1,10 ± 0,09

Примечание. [а] Различия достоверны по сравнению с самками из аналогичного биотопа, $p \leqslant 0,01$, критерий *U* Манна – Уитни.

Note. [а] Differences are significant when comparing with females from a similar biotope, $p \leqslant 0,01$, Mann-Whitney *U* test.

Таблица 2. Активность кальпаинов (ед. акт.) в тканях колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов

Table 2. Calpain activity (act. units) in tissues of the threespine stickleback *G. aculeatus* from different biotopes

	Место вылова Sampling sites		
	губа Сельдяная (*n*=10), самки/самцы Seldyanaya Inlet (*n*=10), females/males	лагуна Сухая (*n*=10), самки/самцы Sukhaya Lagoon (*n*=10), females/males	пролив Сухая Салма (*n*=10), самки/самцы Sukhaya Salma Strait (*n*=10), females/males
печень liver	37,75 ± 11,70 / 52,48 ± 11,97	36,60 ± 6,12 / 19,72 ± 6,97[б]	33,92 ± 9,27 / 55,49 ± 21,64
жабры gills	62,64 ± 18,68 / 26,98 ± 4,23	13,17 ± 5,20[а] / 41,80 ± 15,06	67,97 ± 22,40 / 49,86 ± 14,02
скелетные мышцы skeletal muscles	38,76 ± 11,43 / 51,11 ± 6,68	21,40 ± 6,09 / 40,14 ± 11,10	37,17 ± 11,39 / 39,65 ± 10,51

Примечание. [а] Различия достоверны по сравнению с самками из Сельдяной, [б] различия достоверны по сравнению с самцами из Сельдяной; $p \leqslant 0,05$, критерий *U* Манна – Уитни.

Note. [а] Differences are significant when comparing with females from Seldyanaya Inlet, [б] differences are significant when comparing with males from Seldyanaya Inlet; $p \leqslant 0,05$, Mann-Whitney *U* test.

крупных гонад. Достоверных отличий по массе и длине между особями одного пола из разных биотопов обнаружено не было (табл. 1).

Паразитарная инвазия колюшки из разных биотопов. В трех выборках колюшки наблюдались единичные случаи заражения метацеркариями *Cryptocotyle* spp. (у одной особи из лагуны, у трех из Сухой Салмы) и висцеральными нематодами (ок. 15 % выборки из губы Сельдяной). Достоверных отличий по экстенсивности заражения колюшки, выловленной на разных станциях, не обнаружено.

Активность кальпаинов в органах колюшки из разных биотопов. Анализ массива данных об активности кальпаинов в органах колюшки из разных местообитаний показал, что такие факторы, как пол и орган, не влияют на этот показатель (табл. 2). Вместе с тем в одном случае обнаружено значимое влияние биотопа на активность кальпаинов ($F = 3,79$; $p = 0,025$, MANOVA). Так, у рыб из лагуны Сухой обнаружен в целом более низкий уровень активности кальпаинов по сравнению с рыбами из губы Сельдяная с достоверными отклонениями в печени самцов и жабрах самок ($p \leqslant 0,05$, *U* Манна – Уитни). Поскольку можно полагать, что различия между выборками по активности кальпаинов являются согласованными для разных систем органов, мы оценили интегральную активность кальпаинов для всех изученных органов самцов и самок путем ранжирования выборок из разных биотопов. Например, для печени самок выборке из губы Сельдяная, где активность выше, чем в других выборках, был присвоен ранг 1, из лагуны – ранг 2, из пролива – ранг 3. Сумма рангов для губы Сельдяная, лагуны Сухая и пролива Сухая Салма составила соответственно 10, 15 и 11, то есть в целом активность кальпаинов у рыб из лагуны Сухая оказалась несколько ниже, чем в других двух выборках (более высокая сумма рангов соответствует более низкой активности). Хотя эти различия недостоверны, они по-

казывают, что сходство по активности кальпаинов скорее определяется сходством комплекса условий внешней среды, чем расстоянием между выборками.

Сравнение незараженных и зараженных эндопаразитами особей колюшки из губы Сельдяная показало отсутствие влияния фактора «паразитарная инвазия» на уровень кальцийзависимого протеолиза в изученных органах колюшки.

Обсуждение

Размерные показатели колюшки из разных биотопов. Основываясь на полученных данных, можно говорить об однородности изученных выборок в отношении размерных показателей. В целом и в наших более ранних исследованиях мы не отмечали выраженной гетерогенности между использованными в настоящей работе станциями в отношении размерных характеристик колюшки [Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубликованные данные]. Это может говорить об отсутствии гетерогенности местной популяции колюшки по данному показателю.

Паразитарная инвазия колюшки из разных биотопов. Отмеченные в нашем исследовании единичные случаи паразитарной инвазии не позволяют выявить возможные различия между рыбами из разных биотопов из-за ограниченности материала. Поскольку разделение особей по биотопам произошло недавно (сбор материала осуществлен в пределах недели после миграции колюшки на нерестилища с мест зимовки), можно предположить, что этот срок недостаточен для появления различий по степени зараженности паразитами. При этом такие различия обнаруживаются у колюшки, населяющей рассматриваемые местообитания более длительный срок. В частности, ранее нами была выявлена различная степень зараженности молоди колюшки из разных биотопов эндопаразитами *Brachyphallus* и *Bothriocephalus* spp.: высокая – в губе Сельдяная, низкая – в лагуне. В то же время зараженность метацеркариями *Cryptocotyle* spp. имела обратную зависимость, будучи максимальной у колюшки из лагуны. При этом отмечался накопительный эффект: в течение двух месяцев наблюдений увеличивалось как количество, так и разнообразие обнаруживаемых у колюшки паразитов [Rybkina et al., 2016]. Сходные паттерны отличий в отношении зараженности *Cryptocotyle* spp. наблюдались в прошлые годы и у взрослых особей на более поздних этапах нереста [Е. В. Рыбкина, неопубликованные данные].

В настоящем исследовании мы также не обнаружили отличий в активности кальпаинов зараженных и не зараженных висцеральными паразитами особей. По-видимому, это свидетельствует о том, что для формирования таких отличий прошло недостаточно времени, или о небольшом объеме выборки.

Активность кальпаинов в органах колюшки из разных биотопов. В целом уровень активности кальпаинов в органах колюшки – печени, жабрах, скелетных мышцах – сравнительно невысок и не имеет четких органных различий (табл. 2). Это согласуется с представлениями о кальпаинах как о «белках домашнего хозяйства»; они синтезируются всеми клетками организма в латентном (неактивном) состоянии и в избыточном количестве [Goll et al., 2003], при этом экспрессия их генов регулируется гормональными и метаболическими сигналами [Cottin et al., 1994]. Активность кальпаинов в разных органах зависит прежде всего не от уровня их синтеза и количества ферментного белка, а от локальных особенностей их регуляции, плотности активирующих сигналов. Так, например, относительный вклад кальпаинов в белковую деградацию в скелетных мышцах млекопитающих и рыб значительно выше, чем в других органах, что связано с высокой плотностью кальциевой сигнализации в мышцах [Goll et al., 2008; Seiliez et al., 2014]. К тому же у рыб, при сходном с другими органами содержании кальпаинов в мышцах, их белок-деградирующая способность превышает таковую других протеолитических систем – протеасомной и лизосомально-аутофагической [Seiliez et al., 2014; Немова и др., 2016]. Уровень кальпаинзависимого протеолиза положительно скоррелирован с темпом обмена клеточных белков и наиболее высок в скелетных мышцах быстрорастущих особей – более молодых (особенно первого года жизни) [Немова и др., 2016; Lysenko et al., 2017] или (при сравнении одновозрастных групп) населяющих более благоприятные для роста биотопы [Lysenko et al., 2017; Nemova et al., 2017].

Обнаруженные нами различия по активности кальпаинов (табл. 2) могут объясняться как исходными генетическими отличиями рыб, подходящих на разные нерестилища, так и ответом изначально гомогенной группировки колюшки на разные условия среды. В пользу первого предположения говорит то, что для формирования различий по уровню протеолиза требуется значительное время и тех нескольких дней, которые прошли с момента начала нерестовой миграции, может быть недостаточно для их проявления. В пользу второго предположения свидетельствуют наши наблюдения за распределением колюшки в зимний период. Колюшка отсутствует в

прибрежной зоне [Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубликованные данные] и, очевидно, зимует в скоплениях на значительном удалении от берегов, что препятствует структурированию популяции. Помимо этого, уровень активности кальпаинов у рыб оказался тем более сходен, чем было выше сходство условий в местах взятия проб, говоря о возможности прямого влияния разных условий на активность кольпатеинов за столь короткие промежутки времени. На настоящий момент у нас нет оснований предпочитать то или иное объяснение. Этому может способствовать анализ данных по размерным и биохимическим показателям колюшки на последующих этапах нереста.

Обращает на себя внимание также отсутствие половых отличий, при том что роль самцов и самок колюшки во время нереста существенно различается. Самцы в нерестовый период, по-видимому, тратят больше энергии, чем самки, поскольку отвечают за охрану гнезда и вентиляцию икры.

Заключение

В данной работе мы исследовали механизмы адаптации к локальным условиям с помощью изучения биохимических реакций, проявляющихся, в частности, в изменении активности протеиназ кальпаинов, на признанном модельном объекте эволюционной и популяционной биологии – трехиглой колюшке – виде с высочайшей экологической пластичностью. Нам удалось показать, что уже на начальных этапах нереста у колюшки наблюдается пространственная гетерогенность по активности кальпаинов, что может свидетельствовать как об исходной гетерогенности, так и о результате влияния разных условий. Конечно, это исследование – лишь один из первых шагов в данном направлении. Поэтому оно не позволяет делать выводы о конкретных факторах, вызывающих обнаруженную нами пространственную гетерогенность биохимических параметров. Такие выводы будут делаться в контексте результатов дальнейших исследований протеолиза на других этапах жизненного цикла колюшки, в частности, последующих этапах нереста, а также результатов исследования других биохимических параметров. Важнейшим условием интерпретации результатов будет также накопление информации о жизненном цикле и динамике численности трехиглой колюшки в Белом море.

Авторы выражают благодарность Т. С. Ивановой и М. В. Иванову за помощь в сборе материала.

Исследование выполнялось в рамках госзадания ИБ КарНЦ РАН по теме № 0221-2017-0050.

Литература

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4(1172). С. 43–52.

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Канцерова Н. П. Деградация белков скелетных мышц в процессах роста и развития лососевых рыб // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 4. С. 197–208. doi: 10.7868/S0475145016040066

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Канцерова Н. П. Протеиназы семейства кальпаинов. Структура и функции // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 381–389.

Armsworth P. R., Roughgarden J. E. The impact of directed versus random movement on population dynamics and biodiversity patterns // Am. Nat. 2005. Vol. 165. P. 449–465. doi: 10.1086/428595

Arnegard M. E., McGee M. D., Matthews B., Marchinko K. B., Conte G. L., Kabir S., Bedford N., Bergek S., Chan Y. F., Jones F. C., Kingsley D. M., Peichel C. L., Schluter D. Genetics of ecological divergence during speciation // Nature. 2014. Vol. 511. P. 307–311. doi: 10.1038/nature13301

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17(3). P. 317–334.

Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology // Trends Parasitol. 2013. Vol. 29(11). P. 556–566. doi: 10.1016/j.pt.2013.09.004

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Conover D. O., Duffy T. A., Hice L. A. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation // Ann. NY Acad. Sci. 2009. Vol. 1168. P. 100–129. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04575.x

Cottin P., Brustis J. J., Poussard S., Elamrani N., Broncard S., Ducastaing A. Ca2+-dependent proteinases (calpains) and muscle cell differentiation // Biochim. Biophys. Acta. 1994. Vol. 1223. P. 170–178.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // JMBA. 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

Enns D. L., Belcastro A. N. Early activation and redistribution of calpain activity in skeletal muscle during hindlimb unweighting and reweighting // Can. J. Physiol. Pharmacol. 2006. Vol. 84. P. 601–609. doi: 10.1139/y06-013

Gibbons T. C., Metzger D., Healy T. M., Schulte P. M. Gene expression plasticity in response to sali-

nity acclimation in threespine stickleback ecotypes from different salinity habitats // Mol. Ecol. 2017. Vol. 26(10). P. 2711–2725. doi: 10.1111/mec. 14065

Goll D. E., Neti G., Mares S. W., Thompson V. F. Myofibrillar protein turnover: The proteasome and the calpains // J. Anim. Sci. 2008. Vol. 86. P. 19–35. doi: 10.2527/jas.2007-0395

Goll D. E., Thompson V. F., Li H., Wei W., Cong J. The calpain system // Physiol. Rev. 2003. Vol. 83(3). P. 731–801. doi: 10.1152/physrev.00029.2002

Hendry A. P., Bolnick D. I., Berner D., Peichel C. L. Along the speciation continuum in stickleback // J. Fish Biol. 2009. Vol. 75. P. 2000–2036. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02419.x

Hendry A. P., Peichel C. L., Matthews B., Boughman J. W., Nosil P. Stickleback research: the now and the next // Evol. Ecol. Res. 2013. Vol. 15. P. 111–141.

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.

Jaenike J., Holt R. D. Genetic variation for habitat preference: evidence and explanations // Am. Nat. 1991. Vol. 137. P. 67–90.

Johnston I., Bower N., Macqueen D. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 1617–1628. doi: 10.1242/jeb.038620

Jones F. C., Grabherr M. G., Chan Y. F. et al. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks // Nature. 2012. Vol. 484. P. 55–61. doi: 10.1038/nature10944

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2017. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2015. Vol. 167, part A. P. 220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E., Krupnova M., Shklyarevich G., Nemova N. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis // Marine Env. Res. 2014. Vol. 96. P. 38–44. doi: 10.1016/j.marenvres.2014.01.005

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Krupnova M. Y., Veselov A. E., Murzina S. A., Pavlov D. S. Intracellular proteolysis in Atlantic salmon *Salmo salar* fingerlings (0+) from different biotopes in an Arctic river (Varzuga River, White Sea basin) // Polar Records. 2017. Vol. 53(2). P. 153–159. doi: 10.1017/S003224741600084X

Overturf K., Gaylord T. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2009. Vol. 152. P. 150–160. doi: 10.1016/j.cbpb.2008.10.012

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Scharsack J. P., Franke F., Erin N. I., Kuske A., Büscher J., Stolz H., Samonte I. E., Kurtz J., Kalbe M. Effects of environmental variation on host – parasite interaction in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Zoology. 2016. Vol. 119(4). P. 375–383. doi: 10.1016/j.zool.2016.05.008

Scharsack J. P., Schweyen H., Schmidt A. M., Dittmar J., Reusch T. B. H., Kurtz J. Population genetic dynamics of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in anthropogenic altered habitats // Ecol. Evol. 2012. Vol. 2. P. 1122–1143. doi: 10.1002/ece3.232

Seiliez I., Dias K., Cleveland B. M. Contribution of the autophagy-lysosomal and ubiquitin-proteasomal proteolytic systems to total proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) myotubes // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2014. Vol. 307. P. 1330–1337. doi: 10.1152/ajpregu.00370.2014

Wolinska J., King K. C. Environment can alter selection in host – parasite interactions // Trends Parasitol. 2009. Vol. 25(5). P. 236–244. doi: 10.1016/j.pt.2009.02.004

Поступила в редакцию 29.08.2017

References

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. Volny zhizni belomorskoi kolyushki [Waves of life of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. Vol. 4(1172). P. 43–52.

Nemova N. N., Lysenko L. A., Kantserova N. P. Degradatsiya belkov skeletnykh myshts v protsessakh rosta i razvitiya lososevykh ryb [Degradation of skeletal muscle protein during growth and development of salmonid fish]. *Ontogenez* [Russ. J. Dev. Biol.]. 2016. Vol. 47, iss. 4. P. 161–172. doi: 10.7868/S0475145016040068

Nemova N. N., Lysenko L. A., Kantserova N. P. Proteinazy semeistva kal'painov. Struktura i funktsii [Proteases of the calpain family: structure and functions]. *Ontogenez* [Russ. J. Dev. Biol.]. 2010. Vol. 41, no. 5. P. 318–325. doi: 10.1134/S1062360410050073

Armsworth P. R., Roughgarden J. E. The impact of directed versus random movement on population dynamics and biodiversity patterns. *Am. Nat*. 2005. Vol. 165. P. 449–465. doi: 10.1086/428595

Arnegard M. E., McGee M. D., Matthews B., Marchinko K. B., Conte G. L., Kabir S., Bedford N., Bergek S., Chan Y. F., Jones F. C., Kingsley D. M., Peichel C. L., Schluter D. Genetics of ecological divergence during speciation. *Nature.* 2014. Vol. 511. P. 307–311. doi: 10.1038/nature13301

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance

during the last century. *Evol. Ecol. Res*. 2016. Vol. 17(3). P. 317–334.

Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology. *Trends Parasitol*. 2013. Vol. 29(11). P. 556–566. doi: 10.1016/j.pt.2013.09.004

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem*. 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Conover D. O., Duffy T. A., Hice L. A. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: Reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation. *Ann. NY Acad. Sci*. 2009. Vol. 1168. P. 100–129. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04575.x

Cottin P., Brustis J. J., Poussard S., Elamrani N., Broncard S., Ducastaing A. Ca2+-dependent proteinases (calpains) and muscle cell differentiation. *Biochim. Biophys. Acta.* 1994. Vol. 1223. P. 170–178.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *JMBA*. 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

Enns D. L., Belcastro A. N. Early activation and redistribution of calpain activity in skeletal muscle during hindlimb unweighting and reweighting. *Can. J. Physiol. Pharmacol*. 2006. Vol. 84. P. 601–609. doi: 10.1139/y06-013

Gibbons T. C., Metzger D., Healy T. M., Schulte P. M. Gene expression plasticity in response to salinity acclimation in threespine stickleback ecotypes from different salinity habitats. *Mol. Ecol.* 2017. Vol. 26(10). P. 2711–2725. doi: 10.1111/mec.14065

Goll D. E., Neti G., Mares S. W., Thompson V. F. Myofibrillar protein turnover: The proteasome and the calpains. *J. Anim. Sci*. 2008. Vol. 86. P. 19–35. doi: 10.2527/jas.2007-0395

Goll D. E., Thompson V. F., Li H., Wei W., Cong J. The calpain system. *Physiol. Rev*. 2003. Vol. 83(3). P. 731–801. doi: 10.1152/physrev.00029.2002

Hendry A. P., Bolnick D. I., Berner D., Peichel C. L. Along the speciation continuum in stickleback. *J. Fish Biol.* 2009. Vol. 75. P. 2000–2036. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02419.x

Hendry A. P., Peichel C. L., Matthews B., Boughman J. W., Nosil P. Stickleback research: the now and the next. *Evol. Ecol. Res.* 2013. Vol. 15. P. 111–141.

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance. *Evol. Ecol. Res*. 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.

Jaenike J., Holt R. D. Genetic variation for habitat preference: evidence and explanations. *Am. Nat*. 1991. Vol. 137. P. 67–90.

Johnston I., Bower N., Macqueen D. Growth and the regulation of myotomal muscle mass in teleost fish. *J. Exp. Biol*. 2011. Vol. 214. P. 1617–1628. doi: 10.1242/jeb.038620

Jones F. C., Grabherr M. G., Chan Y. F. et al. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. *Nature*. 2012. Vol. 484. P. 55–61. doi: 10.1038/nature10944

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol*. 2017. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. Vol. 167, part A. P. 220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E., Krupnova M., Shklyarevich G., Nemova N. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis. *Marine Env. Res*. 2014. Vol. 96. P. 38–44. doi: 10.1016/j.marenvres.2014.01.005

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Krupnova M. Y., Veselov A. E., Murzina S. A., Pavlov D. S. Intracellular proteolysis in Atlantic salmon *Salmo salar* fingerlings (0+) from different biotopes in an Arctic river (Varzuga River, White Sea basin). *Polar Records*. 2017. Vol. 53(2). P. 153–159. doi: 10.1017/S003224741600084X

Overturf K., Gaylord T. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2009. Vol. 152. P. 150–160. doi: 10.1016/j.cbpb.2008.10.012

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus. Evol. Ecol. Res*. 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Scharsack J. P., Franke F., Erin N. I., Kuske A., Büscher J., Stolz H., Samonte I. E., Kurtz J., Kalbe M. Effects of environmental variation on host – parasite interaction in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Zoology.* 2016. Vol. 119(4). P. 375–383. doi: 10.1016/j.zool.2016.05.008

Scharsack J. P., Schweyen H., Schmidt A. M., Dittmar J., Reusch T. B. H., Kurtz J. Population genetic dynamics of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in anthropogenic altered habitats. *Ecol. Evol*. 2012. Vol. 2. P. 1122–1143. doi: 10.1002/ece3.232

Seiliez I., Dias K., Cleveland B. M. Contribution of the autophagy-lysosomal and ubiquitin-proteasomal proteolytic systems to total proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) myotubes. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol*. 2014. Vol. 307. P. 1330–1337. doi: 10.1152/ajpregu.00370.2014

Wolinska J., King K. C. Environment can alter selection in host – parasite interactions. *Trends Parasitol*. 2009. Vol. 25(5). P. 236–244. doi: 10.1016/j.pt.2009.02.004

Received August 29, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лысенко Людмила Александровна
ведущий научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: l-lysenko@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Канцерова Надежда Павловна
старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nkantserova@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Тушина Екатерина Дмитриевна
бакалавр
Петрозаводский государственный университет,
Институт биологии, экологии и агротехнологий
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: katya.tushina@gmail.com
тел.: (8921) 5239168

Полякова Наталия Владимировна
старший лаборант
кафедра ихтиологии и гидробиологии
Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: nvpnataly@yandex.ru
тел.: (812) 3213279

Лайус Дмитрий Людвигович
доцент, к. б. н.
кафедра ихтиологии и гидробиологии
Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, Россия 199034
эл. почта: dlajus@gmail.com
тел.: (812) 3213279

Немова Нина Николаевна
главный научный сотрудник лаб. экологической биохимии, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

CONTRIBUTORS:

Lysenko, Lyudmila
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: l-lysenko@yandex.ru
tel.: (8142) 571879

Kantserova, Nadezhda
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nkantserova@yandex.ru
tel.: (8142) 571879

Tushina, Ekaterina
Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: katya.tushina@gmail.com
tel.: (8921) 5239168

Poliakova, Nataliya
St. Petersburg State University
7/9 Universitetskaya Nab., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: nvpnataly@yandex.ru
tel.: (812) 3213279

Lajus, Dmitry
St. Petersburg State University
7/9 Universitetskaya nab., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com
tel.: (812) 3213279

Nemova, Nina
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 89–98
DOI: 10.17076/eco691

УДК 639.2.03:639.211 (1–751.1) (268.46)

ВОСПРОИЗВОДСТВО КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.) В РУЧЬЯХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ОНЕЖСКОЕ ПОМОРЬЕ» (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. А. Ручьев, Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Работу проводили на территории ФГБУ Национальный парк «Онежское Поморье», который с 2016 года присоединен к ФГБУ НП «Кенозерский» (Архангельская область). Обследованы четыре ручья протяженностью от 6 до 13,6 км. Выполнена оценка встречаемости кумжи на разных участках водотоков и условия ее обитания. Обнаружена молодь и производители жилых и проходных особей кумжи возрастом от 0+ до 6+. Представлены данные по возрастному составу кумжи, определена доля карликовых самцов и плотность распределения молоди разных возрастных групп для всех обследованных ручьев. Вылов карликовых самцов и карликовой самки подтверждает высокую пластичность кумжи в притоках Белого моря, выражающуюся в существовании жилых и проходных особей в пределах одной популяции или репродуктивной группировки. Для сохранения и увеличения численности кумжи в ручьях НП следует определить сроки и условия нерестовой миграции производителей кумжи, выполнить исследования динамики покатной миграции смолтов, учесть их численность, а также усилить охрану водотоков.

К л ю ч е в ы е с л о в а: кумжа; распространение; условия обитания; жилая и проходная формы; биологическая характеристика; ручьи НП «Онежское Поморье».

M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, A. E. Veselov. BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) REPRODUCTION IN STREAMS OF ONEZHSKOYE POMORYE NATIONAL PARK (ARKHANGELSK REGION)

The surveys were carried out in Onezhskoye Pomorye National Park, which in 2016 was joined to Kenozersky National Park (Arkhangelsk Region). Four streams 6 to 13.6 km long were surveyed. The occurrence of the *Salmo trutta* in different areas across the watercourses and the habitat conditions were assessed. Juvenile and adult brown (resident) and sea (anadromous) trout aged 0+ to 6+ were detected. Data on the age composition of the trout are reported, the share of precocious males and the distribution density of juveniles of different age classes were determined for all the surveyed streams. The captures of precocious males and a precocious female confirm the high plasticity of the species in rivers emptying to the White Sea, which is manifest in the presence of both resident and sea-going individuals within the same population or reproductive group. The actions required to conserve and enlarge the trout population in streams of the national park include clarification of the timing and conditions of the spawning migration, investigation of the dynamics of the downstream migration of smolts, surveys of their abundance, as well as more intense protection of the watercourses.

K e y w o r d s: brown (sea) trout; distribution; habitat conditions; resident and diadromous forms; biological description; streams in Onezhskoye Pomorye NP.

Посвящается памяти Олега Продана, первого директора НП «Онежское Поморье»

Введение

Национальный парк «Онежское Поморье» (НП) расположен на Онежском полуострове, где имеется хорошо развитая гидрографическая сеть, которая, по сведениям сотрудников НП, включает около 2000 озер и 95 рек и ручьев (http://onpomor.ru/about/istoriya.php). Почти треть водотоков полностью или частично протекают по территории НП, при этом в большинстве из них есть условия для воспроизводства популяций лососевых рыб. Один из объектов охраны на данной территории – ценный вид рыбы кумжа (*Salmo trutta* L.). У всех подвидов кумжи (черноморская кумжа, предкавказская кумжа, каспийская кумжа, эйзенамская форель), кроме номинального, резко сократилась численность, и по этой причине в 2001 году они внесены в «Красную книгу Российской Федерации» [Атлас…, 2003]. В условиях антропогенного воздействия и интенсивного незаконного или браконьерского рыболовства численность кумжи также неуклонно сокращается. Задача недавно созданного НП состоит в сохранении и восстановлении природных комплексов, их компонентов и поддержании экологического баланса. Неотъемлемой частью этих комплексов являются реки и ручьи, населенные ихтиофауной. По сведениям сотрудников НП, ранее работ по исследованию ихтиофауны ручьев здесь не проводилось, есть упоминания о нахождении кумжи на Онежском полуострове в реках Тамице, Вейге, Лямце [Новоселов, 1992], а также в ручье Котова – по опросным данным [Махров, 2013].

В связи с этим цель работы – изучить воспроизводство кумжи в некоторых ручьях НП «Онежское Поморье», оценить распространение, плотность распределения разных возрастных групп и условия ее обитания. На основе полученных данных предполагается разработать меры по восстановлению численности, сохранению и поддержанию запасов этого ценного вида рыб.

Материал и методы

Исследование проводили в августе 2015 года на четырех ручьях: Пертручей (1),

Рис. 1. Схема расположения обследованных кумжевых ручьев на территории НП «Онежское Поморье» (Архангельская область) и мест отбора проб (отмечены цифрами)

Fig. 1. Location diagram of the studied trout streams in Onezhskoye Pomorye National Park (Arkhangelsk Region) and sampling sites (marked with numbers)

Таблица 1. Гидрологические характеристики ручьев НП «Онежское Поморье»

Table 1. Hydrological characteristics of the streams in Onezhskoye Pomorye National Park

№*	Длина, км Length, km	Площадь водосбора, км^2 Catchment area, km^2	Абсолютное падение, м Total gradient, m	Относительное падение, м/км Relative gradient, m/km	Глубины, м Depths, m	Скорость течения, м/с Flow velocity, m/s	Ширина русла, м Channel width, m	Расход воды, м^3/с Water discharge, m^3/s
1	12,9	49,4	50	3,9	0,1–0,4	0,6–0,8	1,5–2,5	0,7–1,2
2	13,6	48,8	81	6,0	0,1–0,6	0,5–0,7	2,5–3,5	1,5–2,8
3	6	7,7	20	3,3	0,1–0,25	0,3–0,9	1,0–1,3	0,8–1,6
4	13,6	63,6	125	9,2	0,1–0,5	0,3–0,8	2,5–3,5	0,5–2,7

Примечание. Нумерация ручьев как на рис. 1.

Note. See Fig. 1 for the numeration of the streams.

Лопатка (2), Паранинский (3) и Котова (4) (бассейн Белого моря, рис. 1). Водотоки сходны по гидрологическим характеристикам и находятся на разном удалении друг от друга. Так, Пертручей расположен в 2,2 км от д. Летняя Золотица (ЛЗ), его нижнее течение выходит за пределы парка. Ручей Лопатка удален на 10 км от ЛЗ. Ручей Паранинский протекает в 0,5 км от ЛЗ. Ручей Котова удален от ЛЗ на 30 км. Ручьи имеют от одного до пяти притоков первого порядка, как правило, протекающих по болотистой местности.

Ручьи Пертручей, Лопатка и Котова сходны по основным гидрологическим характеристикам, их протяженность 12–14 км, площадь водосбора 48–64 км^2. Однако расход воды в устье в период межени значительно варьирует – от 0,5 до 2,8 м^3/с. Сильно отличается и абсолютное падение – от 20 до 125 м. Наименьшие протяженность, абсолютное падение и площадь водосбора имеет ручей Паранинский. Вместе с тем по расходу воды в нем в летний период он весьма близок к другим кумжевым водотокам. Ручьи Пертручей и Лопатка достаточно полноводны, здесь на перекатных участках глубины в летнюю межень составляли 0,1–0,6 м, скорости течения варьировали в пределах 0,5–0,8 м/с. В коротких бочагах глубины не превышали 0,3–0,6 м, а скорости течения – 0,3–0,4 м/с. В ручье Паранинском и Котова на перекатах глубины были 0,15–0,25 м, местами до 0,5 м, и скорости течения – 0,3–0,9 м/с, в среднем 0,6 м/с. Сравнительная гидрологическая характеристика ручьев составлена на основе собранных нами полевых данных при выполнении маршрутной съемки, а также в результате анализа картографического материала и космоснимков (табл. 1).

Маршрутные съемки ручьев осуществляли от средней части (где встречалась кумжа) до устья по стандартным методикам [Кузьмин, 1985; Антонова и др., 2000]. Оценку численности и распределения ихтиофауны проводили во всех обследованных ручьях методом электролова с помощью аппарата ранцевого типа Fa-2 (Норвегия) (рис. 2). На узких протяженных участках ручьев с прозрачной водой, шириной до 3 м и площадью 300–1500 м^2, выполняли однократный облов, а на участках шириной 7–12 м и площадью 50–80 м^2 делали трехкратный облов. Это позволяло выловить до 97–98 % рыб [Zippin, 1958; Клыпуто и др., 1987]. Полученные плотности распределения молоди приводили к средним значениям (количество экз. на 100 м^2). После лова рыб анестезировали в растворе MS-222 (или гвоздичного масла), измеряли длину и взвешивали. Затем помещали в проточный садок для реанимации и через час выпускали обратно в водоем. Измерение длины рыб позволяло разделить их на возрастные группы. Часть рыб, достоверные статистические выборки, были взяты для биохимического и генетического анализа. У них по собранной чешуе определяли возраст, что подтвердило правильность разделения кумжи по возрастным группам на основе измерения длины. Метод подводных наблюдений в большинстве ручьев оказался непригоден по причине низкого уровня воды и обилия валунов на многих перекатных участках, а в бочагах – из-за низкой скорости течения, т. к. молодь кумжи пугалась всплесков воды и скрывалась под валунами и в древесных завалах. Оценку фракционного состава грунта проводили фотоспособом по стандартной методике: фотографировали участок дна или обсохшего прибрежья размером 1 м^2, затем по изображению грунт ранжировали на фракции [Веселов, Калюжин, 2001].

Фракционный состав грунта, даже при благоприятной глубине и скорости течения воды, может быть ограничивающим фактором для области нереста или сделать его невозможным [Веселов, Калюжин 2001]. Фракционный состав грунта на многих участках обследованных ручьев НП состоит из гальки разных размеров (0,71–5,0 см) – 30–55 %, мелкого и среднего

Рис. 2. Облов электроловом участка ручья Лопатка, расположенного на удалении 1,2 км от устья

Fig. 2. Complete sampling of fish with the use of electrofishing equipment at the site of the Lopatka stream located over a distance of 1,2 km from its mouth

валуна (5,1–25,0 см) – 45–70 %, а также небольшого количества песка (0,5–2,5 мм) – менее 5 %, что свидетельствует о наличии пригодных площадей для естественного нереста. Выростные участки представлены галечно-валунным грунтом, редко встречаются глыбы (свыше 70 см).

Отличался ручей Котова, в период обследования он представлял собой обсохший водоток, в котором бочажки сообщались мелководными струями между валунов, и это затрудняло лов молоди кумжи с помощью электролова. В ручье грунт на многих участках состоит из крупных валунов и глыб (от 25 см и до 1,0 м). Однако содержание песка на некоторых из них было более 10 %, гальки – менее 15 %, и поэтому они почти непригодны для нереста. Русло ручья Котова завалено упавшими деревьями и ветками, берега крутые, с песчаными осыпями. По-видимому, во время половодья берега сильно размываются, что приводит к падению деревьев и засыпанию русла песком.

Ручей Паранинский представляет собой небольшой водоток, вытекающий из лесного озера. Только 200 м ручья от устья пригодны для воспроизводства лососевых рыб – здесь гальки более 50 %. Выше по течению до озера расположен плес. Визуальная оценка и пробные покопки показали, что грунт здесь на 70–80 % представлен сплошным песком и илом, имеются небольшие валуны, древесных остатков и высшей водной растительности практически нет, как нет и нерестово-выростных участков.

Результаты и обсуждение

Всего было поймано 82 особи разновозрастной молоди кумжи в ручьях Пертручей, Лопатка и Котова. Изъятие рыб с целью дальнейших биохимических и популяционно-генетических исследований проводили в ручье Лопатка (рис. 3). Данные по относительной численности разных возрастных групп кумжи, доле карликовых самцов и плотности распределения кумжи для всех обследованных ручьев представлены в таблице 2.

Пертручей. Возрастная структура кумжи близка к правильной пирамиде: наибольшее число пестряток 0+ (40,0 %), чуть меньше – 1+ (20,0 %) и 2+ (30,0 %). Возрастные группы 3+ и 4+ отсутствуют. Был пойман один карликовый самец в возрасте 5+ (табл. 2). При этом плотность кумжи ниже, чем в ручье Лопатка, и составила только 2 экз./100 м^2. Присутствие младших возрастных групп на приустьевых

Рис. 3. Молодь кумжи трех возрастных групп из ручья Лопатка

Fig. 3. Juvenile brown trouts of three age groups from the Lopatka stream

Таблица 2. Относительная численность, плотность распределения и возрастной состав молоди и карликовых самцов кумжи (*Salmo trutta* L.) в ручьях НП «Онежское Поморье»

Table 2. Relative abundance, distribution, and age composition of juveniles and dwarf males of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in the streams of Onezhskoye Pomorye National Park

№ точки* Point No.*	Возрастной состав молоди кумжи: пестрятки / карликовые самцы, % Age composition of juvenile brown trouts: parr / dwarf males, %							Доля карликовых самцов кумжи, % Portion of males of dwarf brown trouts, %	Средняя плотность молоди кумжи, экз./100 м² Average abundance of juvenile brown trouts, spec/100 m²
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+		
1	40,0/ –	20,0/ –	30,0/ –	–	–	10,0/10,0	–	10,0	2
2	–	–	–	48,6/5,7	34,3/8,6	8,5/5,7	8,6/8,6	28,6	5–6
3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	2,8/ –	16,7/ –	41,6/ –	11,1/ –	25,0/ –	–	2,8/2,8	2,8	3

Примечание. *Нумерация участков лова как на рис. 1.

Note. *See Fig. 1 for the numeration of the sampling sites.

участках свидетельствует о нересте производителей в нижнем течении ручья.

Ручей Лопатка. Установлено, что в нем нерестуют проходные и жилые особи кумжи (табл. 3). Были отловлены карликовые самцы и одна карликовая самка (рис. 4). Это, как и вылов карликовых самок и самцов в р. Мзымта (бассейн Черного моря [Pavlov et al., 2010]), подтверждает существование проходных и жилых особей в пределах одной популяции на значительной части ареала кумжи. О неоднократных поимках проходных особей в устье ручья Лопатка нам сообщили сотрудники НП, а также это подтвердили местные рыбаки. Плотность молоди в ручье была низкой – 5–6 экз./100 м². По данным А. Е. Веселова и С. М. Калюжина [2001], для кумжевых рек Онежского озера плотность составляет 10–22 экз./100 м². Это же подтверждают и другие авторы, однако плотность распределения рыб на порогах и перекатах бывает и достаточно высокая – до 1–3 пестряток на 1 м² [Арман, 1976; Кангур, Туровский,

Таблица 3. Биологическая характеристика молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) в р. Лопатка (точка 2)
Table 3. Biological characteristics of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Lopatka stream (point 2)

Пол, возраст Sex, age	Число рыб, экз. Number of fish, spec	Длина АВ, см* Total length, cm*	Масса, г* Weight, g*
		Пестрятки Parr	
Самцы, 3+ Males, 3+	8	13,63 ± 0,80 (12,6–14,9)	26,24 ± 6,05 (19,20–38,02)
Самки, 3+ Females, 3+	7	14,97 ± 0,74 (13,7–15,7)	34,26 ± 6,34 (22,73–42,17)
Самцы, 4+ Males, 4+	1	16,2 (–)	42,23 (–)
Самки, 4+ Females, 4+	8	15,26 ± 0,76 (14,4–6,8)	36,13 ± 6,58 (28,36–48,92)
Самцы, 5+ Males, 5+	1	17,8 (–)	52,33 (–)
		Карликовые самцы Dwarf males	
Самцы, 3+ Males, 3+	2	13,20 ± 0,00 (13,2–13,2)	25,87 ± 1,05 (25,12–26,61)
Самцы, 4+ Males, 4+	3	15,30 ± 1,13 (14,6–6,6)	35,83 ± 5,30 (32,32–41,92)
Самцы, 5+ Males, 5+	2	16,35 ± 0,64 (15,9–16,8)	52,91 ± 2,48 (51,15–54,66)
Самцы, 6+ Males, 6+	3	26,43 ± 0,31 (26,1–26,7)	336,37 ± 18,52 (315,60–351,20)
		Карликовая самка Dwarf female	
Самка, 4+ Female, 4+	1	15,8 (–)	41,58 (–)

Примечание. *Среднее значение показателя и его ошибка, в скобках – пределы варьирования.
Note. *Average value and its error, variation limits are given in brackets.

1983; Китаев, Шустов, 1987]. В ручье Лопатка пестрятки кумжи практически отсутствуют на перекатах, концентрируясь в бочажках. Также нами обнаружены щука и плотва, мигрирующие в ручей из вышерасположенного озера.

Анализ возрастной структуры молоди кумжи показывает, что воспроизводство кумжи в нижнем и среднем течении ручья Лопатка (точка 2 в табл. 2) происходит нестабильно. Полностью отсутствуют возрастные группы 0+, 1+ и 2+, преобладают пестрятки 3+ и 4+ – 48,6 и 35,3 % соответственно. В то же время высока доля карликовых самцов – 28,6 %. У карликовых самцов созревание половых продуктов происходит уже в возрасте 3+. При этом они обнаружены и в других возрастных группах – 4+, 5+ и 6+, что свидетельствует о высокой продуктивности водотока. Так, для пестряток, ведущих территориальный образ жизни, стимулом начала процесса разделения на мигрантов и резидентов является недостаток ресурсов – пищи и свободной, не занятой другими особями территории [Павлов и др., 2008]. Присутствие карликовых самцов четырех возрастных групп указывает на то, что молодь кумжи в большинстве не смолтифицируется и не скатывается на нагул в море, вероятно, вследствие нелимитированной кормовой базы – бентоса и дрифта беспозвоночных организмов.

Отсутствие пестряток 0+ и 2+ в ручье Лопатка может быть связано с высоким уровнем нелегального лова в приустьевых участках, о чем также свидетельствуют остатки многочисленных браконьерских сетей во всех ручьях. По-видимому, популяции кумжи сохраняются в обследованных ручьях за счет ее нереста на участках выше по течению, в труднодоступных местах, где и обитают младшие возрастные группы пестряток. Подрастая до возраста 3+ и старше, эти пестрятки, как и у атлантического лосося, активно перемещаются по реке и заселяют нижележащие участки вплоть до устья [Erkinaro, 1997; Веселов, Калюжин, 2001]. Еще одной причиной отсутствия младших возрастных групп может быть выедание их хищниками. В желудке одной из щук была обнаружена кумжа в возрасте 3+. Весьма часто кумжа также питается своей молодью.

Ручей Паранинский. В этом водотоке кумжу обнаружить не удалось. Перекатные участки

Рис. 4. Карликовая самка, отловленная в ручье Лопатка (III стадия зрелости)
Fig. 4. Dwarf female trout caught in the Lopatka stream (III stage of maturity)

ручья заселены пестрятками атлантического лосося и окуня. Одной из причин отсутствия кумжи в водотоке может быть пищевая и территориальная конкуренция с лососем [Frost, 1950]. В реках, где одновременно обитают кумжа и атлантический лосось, кумжа, избегая территориальной и пищевой конкуренции, перемещается в верховья рек или в небольшие притоки [Karlstrom, 1977; Hesthagen, 1990; Веселов, Калюжин, 2001].

Ручей Котова. Здесь плотность молоди кумжи также низкая, всего 3 экз./100 м^2. Возрастная структура напоминает перевернутую пирамиду. Самая многочисленная группа 2+ – 41 %, 3+ – 11 %, 1+ – 17 % и сеголеток лишь 2,8 %. Многочисленна группа 4+ – 25 %. Был пойман всего один карликовый самец в возрасте 6+ (табл. 2). Присутствие всех возрастных групп в ручье свидетельствует о ежегодном нересте производителей кумжи. Вероятно, из-за их частичного вылова плотность молоди остается на низком уровне. Это подтверждается обнаруженным в устье ручья множеством брошенных жаберных сетей.

Возрастная структура молоди кумжи в ручьях НП совпадает с возрастной структурой рыб на Кольском полуострове, где молодь кумжи проводит иногда до 5 и даже 7 лет, но чаще скатывается в возрасте 3–4 года [Галкин и др., 1966; Шустер, 1985].

При обследовании ручьев пресноводную жемчужницу (*Margaritifera margaritifera* L.), обитающую совместно с кумжей, обнаружить не удалось. Вместе с тем сотрудники НП утверждают, что нашли моллюска в ручье Каменном (приток р. Лопшеньга), расположенном в отдаленном районе парка.

Заключение

Таким образом, установлено наличие воспроизводства кумжи в трех разных ручьях ФГБУ Национальный парк «Кенозерский» на территории Онежского полуострова. Показано, что распределение молоди кумжи и возрастной состав рыб неоднородны. Плотность рыб на исследованных участках всех водотоков находится на низком уровне. Причиной этого является нелицензированный лов производителей кумжи жаберными сетями. Вероятно, популяции кумжи, характеризуемые наличием проходных и жилых особей, в этих ручьях сохраняются за счет нереста на верхних, труднодоступных участках, которые необходимо дополнительно обследовать. В исследованных нами ручьях обнаружена кумжа в возрасте от 0+ до 6+. Как на Кольском, так и на Онежском полуострове Белого моря в период летней межени в обсохших ручьях местным населением массово на удочку вылавливается молодь кумжи, гото-

вая скатиться в нагульный водоем. В результате численность смолтов, а затем и производителей кумжи резко сокращается.

С целью сохранения и увеличения численности кумжи в ручьях парка следует уточнить сроки нерестовой миграции производителей кумжи и условия, ее определяющие (температура, освещенность), выполнить исследования динамики покатной миграции смолтов – их учет при полном перекрытии русла позволит оценить численность рыб и реальный размер популяций. Необходимо обследовать верхние участки ручьев, собрать полные данные по нерестово-выростным площадям и их качеству. Однако прежде всего следует усилить охрану водотоков в период нерестовой миграции кумжи и ее нереста.

Вылов карликовых самцов и карликовой самки в ручье Лопатка, а также неоднократные поимки в устье мигрирующей из моря на нерест кумжи подтверждают возможность образования в пределах одной популяции проходных и жилых особей, что, по-видимому, относится к значительной части ареала кумжи, в том числе и в бассейне Белого моря.

Меры по восстановлению численности, сохранению и поддержанию запасов этого ценного вида рыб подробно изложены в научном отчете и переданы руководству НП для реализации.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14–24–00102 по квотам вылова 2015 года НП «Онежское Поморье».

Литература

Антонова В. П., Чуксина Н. А., Студенов И. И., Титов С. Ф., Семенова О. В., Шустов Ю. А., Веселов А. Е., Хренников В. В., Широков В. А., Щуров И. Л. Обзор методов оценки продукции лососевых рек / Под общ. ред. И. И. Студенова. Архангельск: АГМА, 2000. 47 с.

Арман Й. К. О кумже реки Пидула // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: Звайзгне, 1976. Вып. 12. С. 129–136.

Атлас пресноводных рыб России в 2-х томах / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Галкин Г. Г., Колюшев А. А., Покровский В. В. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области // Рыбы Мурманской области. Мурманск: Мурм. кн. изд-во, 1966. С. 177–194.

Кангур М. Л., Туровский А. М. Плотность населения и возрастная структура молоди кумжи в реках ЭССР // Тез. Координац. совещ. по лососевид. рыбам. Л.: Наука, 1983. С. 90–91.

Китаев С. П., Шустов Ю. А. Биологические основы искусственного воспроизводства озерной и морской форм кумжи *Salmo trutta* L.: Препринт докл. на заседании уч. сов. Инст. биологии. Петрозаводск, 1987. 19 с.

Клыпуто В. С., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Маслов С. Е. Эффективность использования аппаратов электролова ранцевого типа БТ-1 «Форель» на лососевых реках Европейского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 260. С. 121–125.

Красная книга Российской Федерации (животные) / РАН; Гл. ред. В. И. Данилов-Данильян. М.: АСТ; Астрель, 2001. 862 с.

Кузьмин О. Г. К биологии семги малых лососевых рек Восточного Мурмана // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейне Белого и Баренцева морей. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 25–41.

Махров А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 5–20. doi: 10.15393/j1.art.2013.2301

Новоселов А. П. Структура рыбного населения малых рек, впадающих в Онежский залив Белого моря в пределах Архангельской области // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. V регион. конф. (Петрозаводск, сентябрь 1992 г.). Петрозаводск, 1992. С. 192–194.

Павлов Д. С., Нечаев И. В., Костин В. В., Шиндавина Н. И. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 634–638.

Шустер Б. И. Кумжа *Salmo trutta* L. Верхнетуломского водохранилища // Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилища Мурманской обл. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 45–57.

Karlstrom O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities // Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Hesthagen T. Home range of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in a Norwegian stream // Freshwater Biol. 1990. Vol. 24, no. 1. P. 63–67.

Frost W. E. The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*) in the River Forss, Caithness // J Anim Ecol. 1950. Vol. 19, no. 1. P. 147–158.

Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers. Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulun University Press, 1997. 55 p.

Pavlov D. S., Ponomareva V. Yu., Veselov A. Je., Kostin V. V. Reoreaction as a Meckanism of Formation on Phenotypic Groups of Underyerling of the Atlantic Salmon *Salmo salar* // J Ichthyol. 2010. Vol. 50, no. 6. P. 483–488.

Zippin C. The removal method of population estimation // PJWM. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Поступила в редакцию 28.07.2017

References

Antonova V. P., Chuksina N. A., Studenov I. I., Titov S. F., Semenova O. V., Shustov Yu. A., Veselov A. E., Khrennikov V. V., Shirokov V. A., Shchurov I. L. Obzor metodov otsenki produktsii lososevykh rek [A review of methods for estimating the production of salmon rivers]. Arkhangel'sk: AGMA, 2000. 47 p.

Arman Y. K. O kumzhe reki Pidula [On the trout in the Pidula river]. *Rybokhoz. issled. v bas. Baltiiskogo morya* [Fishery Res. in the Baltic Sea Basin]. Riga: Zvaizgne, 1976. Iss. 12. P. 129–136.

Atlas presnovodnykh ryb Rossii v 2-kh tomakh [Atlas of freshwater fish in Russia in 2 volumes]. Moscow: Nauka, 2003. Vol. 1. 2003. 379 p.

Galkin G. G., Kolyushev A. A., Pokrovskii V. V. Ikhtiofauna vodokhranilishch i ozer Murmanskoi oblasti [Ichthyofauna of reservoirs and lakes of the Murmansk Region]. *Ryby Murmanskoi obl.* [Fish of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1966. P. 177–194.

Kangur M. L., Turovskii A. M. Plotnost' naseleniya i vozrastnaya struktura molodi kumzhi v rekakh ESSR [Population density and age structure of juvenile trouts in the ESSR rivers]. *Tez. Koordinats. soveshch. po lososevid. rybam* [Abs. Coordinating Meeting on Salmonid Fish]. Leningrad: Nauka, 1983. P. 90–91.

Kitaev S. P., Shustov Yu. A. Biologicheskie osnovy iskusstvennogo vosproizvodstva ozernoi i morskoi form kumzhi *Salmo trutta* L. [Biological bases of artificial reproduction of lake and sea forms of the trout *Salmo trutta* L.]. *Preprint dokl. na zasedanii uch. sov. Inst. biol*. [Report for Sci. Meeting Biol. Inst. Preprint]. Petrozavodsk, 1987. 19 p.

Klyputo V. S., Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Maslov S. E. Effektivnost' ispol'zovaniya apparatov elektrolova rantsevogo tipa BT-1 «Forel'» na lososevykh rekakh Evropeiskogo Severa [Efficiency of BT-1 Forel (Trout) backpack electric fishing equipment in salmon rivers of the European North]. *Sb. nauch. trudov GosNIORH* [Coll. Papers St. Res. Inst. on Lake and River Fisheries]. 1987. Iss. 260. P. 121–125.

Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (zhivotnye) [The Red Data Book of the Russian Federation (animals)]. Moscow: AST; Astrel', 2001. 862 p.

Kuz'min O. G. K biologii semgi malykh lososevykh rek Vostochnogo Murmana [To the biology of salmon of small salmon rivers of Eastern Murman]. *Ekol. i vosproizvodstvo prokhodnykh lososevykh ryb v bas. Belogo i Barentseva morei* [Ecol. and Reprod. of Anadromous Salmon in the White and Barents Seas]. Murmansk: PINRO, 1985. P. 25–41.

Makhrov A. A. Kumzha (*Salmo trutta* L.) na severo-vostochnom krayu areala [The brown trout (*Salmo trutta* L.) at the northeastern border of the species area]. *Printsipy ekol.* [Principles of the Ecology]. 2013. No. 1. P. 5–20. doi: 10.15393/j1.art.2013.2301

Novoselov A. P. Struktura rybnogo naseleniya malykh rek, vpadayushchikh v Onezhskii zaliv Belogo morya v predelakh Arkhangel'skoi oblasti [Structure of fish population in small rivers flowing into the Onega Bay of the White Sea within the Arkhangelsk Region]. *Problemy izuch., rats. ispol'z. i okhrany prirod. res. Belogo morya:* tez. dokl. V region. konf. (Petrozavodsk, sentyabr' 1992 g.) [Iss. of Res., Rational Use, and Protection of Natural Resources of the White Sea: Abs. V Regional Conf. (Petrozavodsk, Sept., 1992)]. Petrozavodsk, 1992. P. 192–194.

Pavlov D. S., Nechaev I. V., Kostin V. V., Shindavina N. I. Vliyaniye ukrytii i pishchevykh resursov na smoltifikatsiyu molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* [Influence of shelters and food resources on smoltification of juveniles of the Atlantic salmon *Salmo salar*]. *Vopr. ikhtiol.* [J Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 5. P. 634–638.

Shuster B. I. Kumzha *Salmo trutta* L. Verkhnetulomskogo vodokhranilishcha [The brown trout Salmo trutta L. of the Upper Tuloma Reservoir]. *Rybokhoz. issled. Verkhnetulomskogo i Serebryanskogo vodokhr. Murmanskoi obl.* [Fishery Res. of the Upper Tuloma and Serebryanskoe reservoirs of the Murmansk Region]. Murmansk: PINRO, 1985. P. 45–57.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedeniye i raspredeleniye molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior, and distribution of young Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 2001. 160 p.

Karlstrom O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Hesthagen T. Home range of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in a Norwegian stream. *Freshwater Biol*. 1990. Vol. 24, no. 1. P. 63–67.

Frost W. E. The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*) in the River Forss, Caithness. *J Anim Ecol*. 1950. Vol. 19, no. 1. P. 147–158.

Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers. Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulun University Press, 1997. 55 p.

Pavlov D. S., Ponomareva V. Yu., Veselov A. Je., Kostin V. V. Reoreaction as a Meckanism of Formation on Phenotypic Groups of Underyerling of the Atlantic Salmon *Salmo salar*. *J Ichthyol*. 2010. Vol. 50, no. 6. P. 483–488.

Zippin C. The removal method of population estimation. *PJWM*. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Received July 28, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ручьев Михаил Андреевич
младший научный сотрудник
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: lsstyle@ya.ru
тел.: +79214571845

Ефремов Денис Александрович
научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: denisefremov@list.ru
тел.: +79114103105

Веселов Алексей Елпидифорович
главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru
тел.: +79114093805

CONTRIBUTORS:

Ruch'ev, Mikhail
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lsstyle@ya.ru
tel.: +79214571845

Efremov, Denis
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: denisefremov@list.ru
tel.: +79114103105

Veselov, Alexey
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov@krc.karelia.ru
tel.: +79114093805

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 99–102

ХРОНИКА

VII ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ «ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЛЕСНОГО ПОЧВОВЕДЕНИЯ» (Петрозаводск, 13–16 сентября 2017 г.)

С 13 по 16 сентября 2017 г. в Петрозаводске прошла VII научная конференция по лесному почвоведению. На этот раз она была посвящена теме «Теоретические и прикладные аспекты лесного почвоведения».

Решение о регулярном проведении мероприятий данного научного направления было принято в сентябре 2005 года на состоявшейся в Петрозаводске I Международной конференции «Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах». Эту инициативу Карельского отделения общества почвоведов им. В. В. Докучаева одобрили все участники, и она получила свое продолжение – с периодичностью раз в два года на базе ведущих почвенно-биологических научных институтов РАН состоялись конференции по лесному почвоведению в Сыктывкаре, Петрозаводске, Апатитах, Пущино.

Организаторами конференции 2017 г. выступили Карельский научный центр РАН, Институт леса КарНЦ РАН, Отделение биологических наук РАН, Федеральное агентство научных организаций, Общество почвоведов им В. В. Докучаева, Научный совет РАН по лесу. Финансовая поддержка проведению конференции была оказана Российским фондом фундаментальных исследований.

В настоящее время почвенно-экологическое направление очень быстро развивается, что связано с возрастающей потребностью общества в прогнозировании последствий деградации лесов и почвенного покрова, климатических изменений, катастрофических событий природного и антропогенного происхождения. Основной целью конференции являлось обсуждение результатов исследований отечественных почвоведов и коллег из зарубежных стран, выполненных в этом направлении в последние годы.

Научная программа мероприятия включала пленарные, устные и стендовые сообщения по следующим секциям:

– генезис и классификация лесных почв;
– динамика и продуктивность лесных почв;
– функциональная роль почв в круговороте веществ и устойчивости лесных экосистем;
– почвенная биота лесных почв;
– антропогенная трансформация лесных почв;
– мониторинг и охрана лесных почв. Красная книга почв;
– лесные почвы и практика лесного хозяйства.

На пленарном заседании выступили: О. Н. Бахмет с докладом «Лесное почвоведение: достижения и перспективы развития», Н. В. Лукина с докладом «Оценка динамики лесных почв: методические подходы и результаты», О. В. Меняйло с сообщением «Засуха и подземный транспорт углерода: сравнение разных древесных пород», П. В. Красильников с докладом «Почвенное разнообразие и пространственная неоднородность лесных

Skype

почв Карелии». Доклад «Эдафология и генетическое почвоведение – антагонистичны или комплементарны?» представил О. Г. Чертов, В. А. Рожков в своем докладе «Еще раз про лес и почву» предложил вновь обсудить дискуссионные вопросы лесного почвоведения.

В работе конференции приняли участие более 140 специалистов (в том числе 37 молодых ученых), представлявших 60 научных организаций из России, а также зарубежные специалисты. На заседаниях были заслушаны 75 устных докладов, представлено 6 постерных сообщений. В докладах участников конференции подчеркнута важность изучения лесных почв как носителей специфических экологических функций, обоснована необходимость дальнейшей разработки методов оценки взаимосвязей между почвой и растительностью лесных биогеоценозов. Большое внимание докладчики уделили роли почвенных беспозвоночных и микроорганизмов в трансформации органического вещества лесных почв, процессам формирования органопрофилей. Значительное число докладов было посвящено проблеме антропогенной трансформации лесных почв и методам рекультивации нарушенных территорий. Докладчики привели данные по свойствам лесных почв, подчеркнули их важность в качестве компонента лесной экосистемы. Произошел полезный обмен информацией между известными учеными в области лесного почвоведения и молодыми учеными из разных научно-исследовательских институтов и вузов.

Для участников конференции были организованы две научные экскурсии. Первая – в государственный природный заповедник «Кивач», где на специально заложенных разрезах можно было ознакомиться с почвами сосновых лесов. Отмечена ценность стационарных работ, проводимых Институтом леса КарНЦ РАН. Вторая экскурсия позволила осмотреть почвы вырубок, подвергавшихся воздействию лесозаготовительной техники (модельный полевой эксперимент). Были представлены почвенные разрезы, заложенные на технологических участках антропогенно нарушенных лесов среднетаежной подзоны Карелии.

На церемонии закрытия конференции ее участники констатировали высокий уровень исследований и широкий спектр вопросов, затронутых в докладах, и подтвердили необходимость регулярных научных встреч для обмена знаниями и опытом между представителями разных научных школ и поколений исследователей. Участники конференции обратили особое внимание на направления развития лесного почвоведения, в том числе носящие междисциплинарный характер:

1. Развитие функциональной классификации лесных почв и ее гармонизация с существующими генетическими классификациями.
2. Формализация данных исследований лесных почв и применение технологий big data в лесном почвоведении.
3. Развитие динамического (цифрового, имитационного, компьютерного) моделирования почв как компонента лесных экосистем для решения задач по управлению динамикой и сохранением продуктивности лесных почв во всем их разнообразии.
4. Развитие экспериментальных исследований повышения продуктивности лесных почв.

5. Оценка роли растительности и почвенной биоты в формировании лесных почв.
6. Изучение динамики гумусового состояния и баланса органического вещества лесных почв при различных режимах лесоуправления.
7. Анализ и оценка лесохозяйственных режимов и экосистемных услуг с использованием почвенного критерия устойчивого развития.

В резолюции конференции было рекомендовано Минприроды РФ и Федеральному агентству лесного хозяйства предусмотреть участие специалистов-почвоведов в государственной инвентаризации лесов России для получения достоверной информации о лесных почвах, включая оценку поглощения парниковых газов лесами в рамках Парижского соглашения, а также обратить внимание Минобрнауки РФ на подготовку специалистов в области лесного почвоведения в вузах страны.

О. Н. Бахмет

Труды Карельского научного центра РАН
№ 5. 2018. С. 103

РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

Рыбаков Д. С. Геоэкология Карелии: Геохимический подход к проблемам оценки риска. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. 311 с.

В монографии анализируется степень геохимической трансформации природных и природно-техногенных систем в Республике Карелия, последствия их изменения для биоты, в том числе человека, разрабатываются теоретические положения и практические рекомендации для обеспечения устойчивого развития и снижения экологического риска. В основе исследования лежат два постулата: 1. Экологически вредное воздействие на биоту происходит через компоненты окружающей среды (среды обитания), измененные под влиянием экологически неблагоприятных факторов. 2. Изменения окружающей среды и ее отдельных компонентов могут иметь как природное, так и техногенное происхождение. Методологической основой научной работы является классификация факторов, влияющих на формирование экологических рисков в исследуемом регионе.

Книга предназначена для специалистов в области геоэкологии, экологической геохимии, охраны окружающей среды, медицинской геологии, трансляционной экологии, лиц, принимающих экологически значимые решения.

ПРИЛОЖЕНИЕ
http://transactions.krc.karelia.ru

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершенных 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 учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегии серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляют 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 высылается 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 высылается 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.

Объем 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. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте http://journals.krc.karelia.ru либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502). К рукописи желательно прилагать два бумажных экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение**. **Материалы и методы**. **Результаты и обсуждение**. **Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (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. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. 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 TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовой 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, двуязычные таблицы и подписи к рисункам, 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 приводятся на русском и английском языках, 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, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в 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. Описания 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. Шерудило[1], М. И. Сысоева[1], Г. Н. Алексейчук[2], Е. Ф. Марковская[1]

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН

[2] Институт 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

K e y w o r d s: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последействии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы
Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм^2 Chloroplast cross-sectional area , μm^2	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм^2 Mitochondria cross-sectional area, μm^2	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм^2 Peroxisome cross-sectional area, μm^2	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mytochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.
Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)
Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка *1* в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку *2* в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(a) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

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 organicheskoj 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., Loisides 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. Mezhvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. *Zhurn. obshh. biol*. [Biol. Bull. Reviews].1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisides 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

Марьинских 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 mezhvidovykh vzaimootnoshenii zemleroek 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 онлайновых 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).

Demografija. 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

V. V. Elsakov, A. B. Novakovskiy, N. V. Polikarpova. SPATIAL DIFFERENCES IN THE ACCUMULATION OF ELEMENTS BY THE LICHEN *CLADONIA RANGIFERINA* L. IN THE PASVIK NATURE RESERVE 3

V. G. Storozhenko. VOLUME, STRUCTURE AND DECOMPOSITION DYNAMICS OF WOODY DEBRIS IN PRIMARY SPRUCE FORESTS OF THE TAIGA ZONE OF EUROPEANN RUSSIA 15

V. A. Matyushkin, S. A. Moshnikov. CHANGES IN THE STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF A HERB-SPHAGNUM PINE STAND UPON DRAINAGE AND A COMBINATION OF TREATMENTS . . . 26

D. M. Bezmaternykh, O. N. Vdovina. CURRENT KNOWLEDGE OF MACROZOOBENTHOS IN LAKES OF THE SOUTHERN OB-IRTYSH INTERFLUVE 39

Ju. K. Chugunova. DEVELOPMENT OF HELMINTHIASIS PESTHOLES OF ANTHROPOGENIC ORIGIN DURING TRANSFORMATION OF WATER BODIES, EXAMPLE OF KRASNOYARSKOYE STORAGE RESERVOIR 58

M. Yu. Alekseev, A. M. Nikolaev, A. V. Zubchenko, E. N. Rasputina, A. G. Legun, N. V. Il'mast, Yu. A. Shustov. FEEDING OF JUVENILE ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L. AND ITS TROPHIC RELATIONS WITH OTHER FISH SPECIES IN RIVERS OF THE BARENTS AND WHITE SEA DRAINAGE BASINS (KOLA PENINSULA) 65

L. A. Lysenko, N. P. Kantserova, E. D. Tushina, N. V. Poliakova, D. L. Lajus, N. N. Nemova. THE WHITE SEA THREESPINE STICKLEBACK, *GASTEROSTEUS ACULEATUS*, DIFFERENTIATION AT THE BEGINNIG OF SPAWNING BY THE ACTIVITY OF CALCIUM–DEPENDENT PROTEASES AND POPULATION CHARACTERISTICS 79

M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, A. E. Veselov. BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) REPRODUCTION IN STREAMS OF ONEZHSKOYE POMORYE NATIONAL PARK (ARKHANGELSK REGION) 89

CHRONICLE

O. N. Bakhmet. 7th Russian National Conference with international involvement "Theoretical and Applied Aspects of Forest Soil Science" (Petrozavodsk, September 13–16, 2017) 99

REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY 103

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS 104

Научное издание

Труды Карельского научного центра
Российской академии наук
№ 5, 2018

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 18.05.2018. Дата выхода 31.05.2018. Формат 60x84 1/8.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 13,5. Усл. печ. л. 13,0.
Тираж 150 экз. Заказ 489. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
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