



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

Издатель

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 4. № 4(16). Декабрь, 2015

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
А. А. Кухарская
С. Л. Смирнова
Т. В. Ивантер
Н. Д. Чернышева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20. Каб. 208.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет», 2012



Содержание Т. 4. № 4. 2015.

От редакции

Мечты сбываются 3 - 4

Оригинальные исследования

- Вапиров В. В., Чаженина Е. А., Венскович А. А. **Содержание селена в некоторых сульфидных минералах Карелии** 5 - 10
- Клёнина А. А., Бакиев А. Г. **Объем яиц в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* и водяного ужа *N. tessellata*: работа над ошибками** 11 - 21
- Коновалов А. Ф., Борисов М. Я. **Многолетняя динамика рыбного населения водоемов Вологодской области** 22 - 34
- Коросов А. В., Киреева М. Л., Гусева Т. Л. **Опыт фрактального анализа населения микромамманий мозаичных ландшафтов Карелии** 35 - 47
- Сонина А. В., Цунская А. А. **Структурно-функциональные адаптации лишайников рода *Umbilicaria* в скальных местообитаниях на территории южной Карелии** 48 - 62
- Филоненко И. В., Комарова А. С. **Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже** 63 - 72

Синопсис

Калинкина Н. М. **«Доза-эффект»** 73 - 76

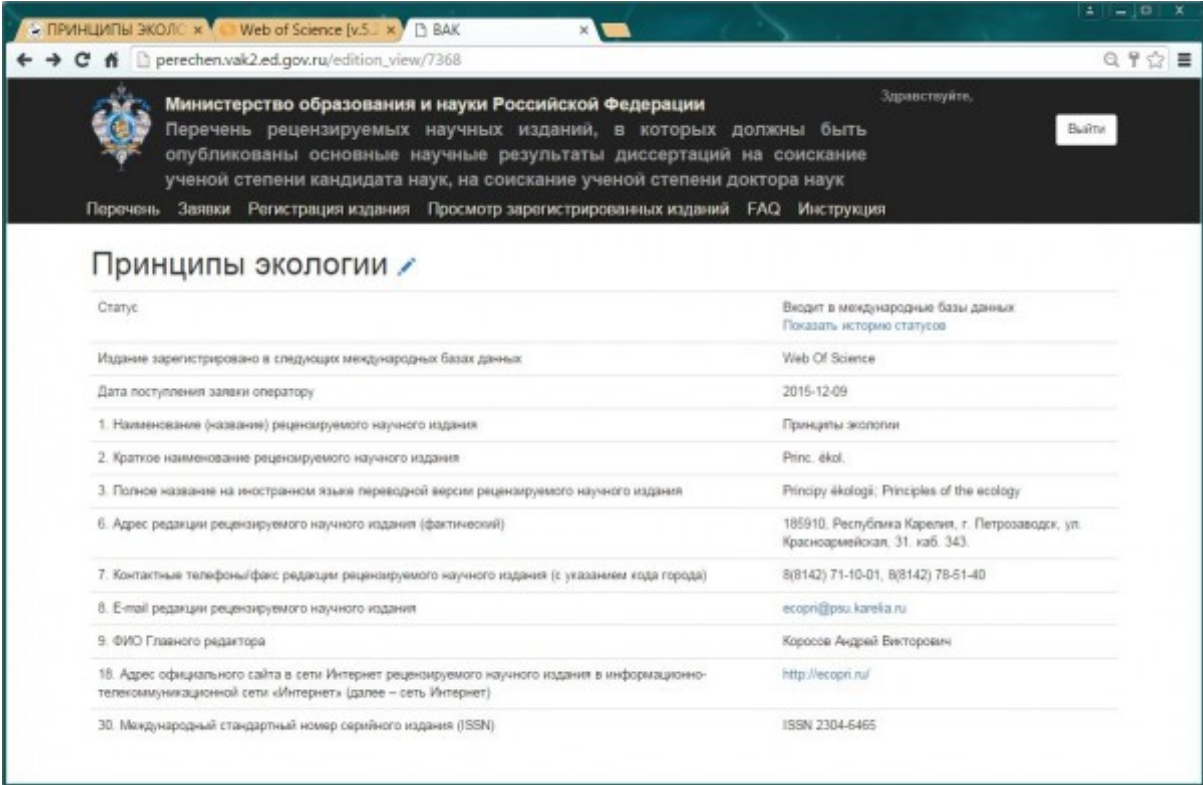
Письма в редакцию

Линник Ю. В. **Нобуж** 77 - 81



Мечты сбываются

Редакция нашего журнала рада сообщить будущим Авторам, что журнал **автоматически** включен в новый «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук», поскольку журнал (на транслите – *Principy ekologii*) зарегистрирован в одной из баз данных платформы Web of Science – Zoological Record. В соответствии с приказом Минобрнауки России от 25 июля 2014 г. № 793 с изменениями, внесенными приказом Минобрнауки России от 03 июня 2015 г. № 560 издания, текущие номера которых или их переводные версии входят хотя бы в одну из международных реферативных баз данных и систем цитирования Web of Science, Scopus, Astrophysics Data System, PubMed, MathSciNet, zbMATH, Chemical Abstracts, Springer, Agris или GeoRef, считаются входящими в Перечень по отраслям науки, соответствующим их профилю (<http://vak.ed.gov.ru/87>).



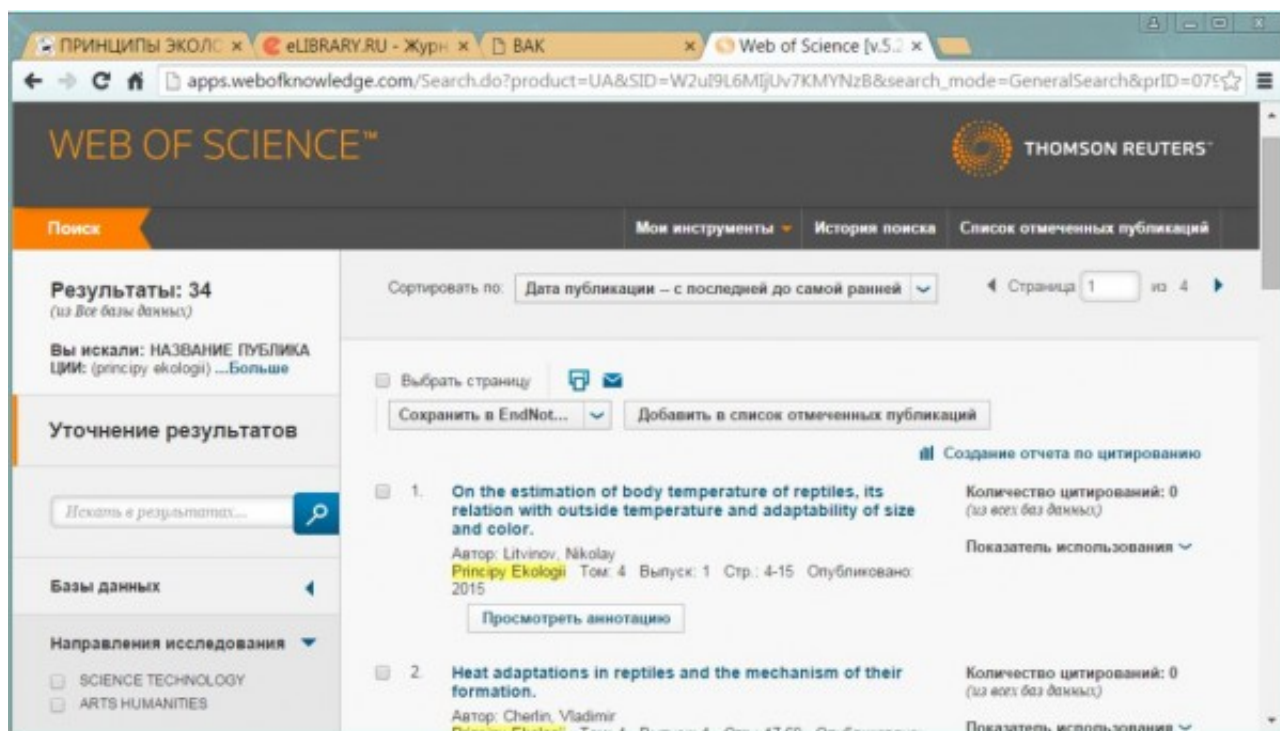
Министерство образования и науки Российской Федерации
Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук

Перечень Заявки Регистрация издания Просмотр зарегистрированных изданий FAQ Инструкция

Принципы экологии

Статус	Входит в международные базы данных Показать историю статусов
Издание зарегистрировано в следующих международных базах данных	Web Of Science
Дата поступления заявки оператору	2015-12-09
1. Наименование (название) рецензируемого научного издания	Принципы экологии
2. Краткое наименование рецензируемого научного издания	Princ. ekol.
3. Полное название на иностранном языке переводной версии рецензируемого научного издания	Principy ekologii; Principles of the ecology
6. Адрес редакции рецензируемого научного издания (фактический)	185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31, каб. 343.
7. Контактные телефоны/факс редакции рецензируемого научного издания (с указанием кода города)	8(8142) 71-10-01, 8(8142) 78-51-40
8. E-mail редакции рецензируемого научного издания	ecopri@psu.karelia.ru
9. ФИО Главного редактора	Коросов Андрей Викторович
16. Адрес официального сайта в сети Интернет рецензируемого научного издания в информационно-телекоммуникационной сети «Интернет» (далее – сеть Интернет)	http://ecopri.ru/
30. Международный стандартный номер серийного издания (ISSN)	ISSN 2304-6465

Поисковая система Web of Science показывает статьи, опубликованные в нашем журнале.



Однако в новом "Перечне", который можно найти на сайте ВАК (<http://perechen.vak2.ed.gov.ru/>), нашего журнала нет, как и прочих журналов, которые входят в международные базы данных, например, Экологии, Зоологического журнала. В опубликованный «Перечень» вошли журналы, соответствующие внутренним критериям, выставленными ВАКом в начале года. Отдельный «Дополнительный список» журналов, которые включены в перечисленные международные базы данных, можно увидеть на сайте [PhD в России](#). Наш номер 669.

Ждем новых авторов.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*

References



УДК УДК 550.4.02:546.23

Содержание селена в некоторых сульфидных минералах Карелии

ВАПИРОВ
Владимир Васильевич

*Петрозаводский государственный университет,
vapirov@petrsu.ru*

ЧАЖЕНИНА
Елена Алексеевна

*Петрозаводский государственный университет,
chazhenina@petrsu.ru*

ВЕНКОВИЧ
Ани Арцруновна

*Петрозаводский государственный университет,
ajdanna@yandex.ru*

Ключевые слова:

Селен
экология
сульфидные минералы
пирит
пирротин
флуориметрический метод

Аннотация:

Флуориметрическим методом определено содержание селена в разных формах пирита и в пирротине некоторых серно-колчеданных месторождений Карелии. В случае разработок месторождений и выноса руды в зону активного гипергенеза возможен переход токсичных веществ в растворимую форму.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Рыжаков

Получена: 19 декабря 2015 года

Опубликована: 19 января 2016 года

Введение

Селен является одним из биогенных элементов, биологическая роль которого интенсивно изучается в последние несколько десятилетий. В огромном массиве публикаций представлены исследования не только по влиянию недостатка или избытка селена на живые организмы, но и по установлению молекулярных механизмов его биологической активности.

Биологическая роль селена была установлена не сразу. Вплоть до 1957 года селен и его соединения считались исключительно токсичными для живых организмов. Основной причиной этому послужило массовое отравление скота в районах Великой равнины США. Было установлено, что отравление связано с высоким содержанием селена в пастбищных растениях, которое в астрагаловых достигало до 1 г/кг. Впоследствии территории с избыточным содержанием селена в почвах и растениях были обнаружены в различных странах, однако такие провинции встречаются редко и в общем занимают небольшую территорию (Ермаков, 2004).

В 1957 году К. Шварц и С. Фольц установили эффективность применения низких доз селенита натрия в терапии беломышечной болезни животных. В этом же году был открыт селенсодержащий фермент глутатионпероксидаза, который регулирует антиоксидантное состояние организма. В различных частях мира выявляются обширные территории с недостатком селена в почвах, кормах и продуктах питания. С недостатком селена связывают целый ряд патологий, а для их профилактики рекомендуются селенсодержащие пищевые добавки.

Понятно, что столь значимая биологическая роль селена не могла не вызвать интерес к данному элементу со стороны специалистов смежных областей и в первую очередь экологов, геологов, гидрогеологов и специалистов других направлений. Изучение селенового статуса различных природных объектов должно ответить на вопрос не только о распределении этого элемента в конкретных

природных ландшафтах, но и установить пути его миграции и поступления в организм, а также количественно оценить переход этого элемента в основных трофических цепях.

Селеновый статус природных объектов Карелии изучен недостаточно.

Объектами исследований в настоящей работе явились некоторые сульфидные минералы колчеданных месторождений Карелии. Выбор данных объектов не случаен и обусловлен в первую очередь тем, что сульфидные минералы являются одними из основных накопителей селена.

В природе селен тесно связан с серой, теллуром и мышьяком. Эта связь закономерна и обусловлена близостью геохимических и кристаллохимических свойств этих элементов. Однако, наибольшее сродство наблюдается у селена с серой, чем и обуславливается его поведение в процессах гидротермального минералообразования.

Радиусы анионов S^{2-} и Se^{2-} составляют 1,85 Å и 1,96 Å соответственно. Это очень сближает эти элементы в геохимических процессах и особенно облегчает вхождение селенид-аниона в кристаллическую решетку сульфидов. Экспериментально доказано, что изоморфизм S^{2-} и Se^{2-} может проявляться в широком диапазоне, а в отдельных случаях, например, PbS - $PbSe$ он имеет неограниченный характер (Пиджян, 1967). Высокая концентрация в природе серы и низкая концентрация селена не способствуют образованию собственных минералов селена. В этом случае селен рассеивается в различных сульфидах и сульфосолях, изоморфно замещая в них серу.

Содержание селена в сульфидных минералах Карелии представлены в диссертационной работе (Чаженина, 1989), в которой эти данные проанализированы с геохимических позиций. В данной работе содержание селена в сульфидных минералах включено в обсуждение в экологическом аспекте с оценкой возможности поступления токсичных веществ в окружающую среду.

Материалы

Содержание селена в сульфидных минералах определялось флуориметрическим методом (Назаренко, Ермаков, 1971). Для определения селена в настоящее время появилось множество других физико-химических методов (Вапиров, Венкович, Бородулина, 2014). Чтобы иметь возможность сравнить в дальнейшем между собой флуориметрический метод с другими методами анализа мы приводим подробную методику пробоподготовки и измерений, которые были использованы в анализе.

Для анализа были отобраны минералы пирит и пирротин в основном из Хаутаварского месторождения, а также из месторождения Нялмозерское и отдельные пробы из Ялонваарского, Кив-губы и Мулдусельгского. Среди пиритов присутствовали пирит I, пирит II и пирит III. В общей сложности было проанализировано 49 минералов. Эти минералы отобраны из 27 скважин с разных месторождений и с разной глубины.

Методы

Навеску образца 0,1-1г разлагали смесью азотной и хлорной кислот (2:1). Нагревание проводили до появления обильных белых паров хлорной кислоты. В случае неполного разложения образца после паров хлорной кислоты добавляли 2-5 мл азотной кислоты и продолжали нагревание. После полного разложения пробы к охлажденному раствору добавляли 2-5 мл воды и снова нагревали до белых паров. Следует обратить внимание, что нагревание до появления паров хлорной кислоты обеспечивает полное удаление из раствора следов азотной кислоты.

После охлаждения к раствору добавляли 1 мл концентрированной хлороводородной кислоты, и нагревали на водяной бане под часовым стеклом 10 минут. Хлороводородная кислота восстанавливает Se^{+6} до Se^{+4} .

Далее в раствор добавляли 20-30 мл воды и нагревали до кипения.

Раствор переносили в мерную колбу объемом 50 мл и доводили водой до метки. К аликвотной порции раствора (1-20 мл) в зависимости от содержания селена добавляли 0.1М раствор хлороводородной кислоты до объема 20 мл. Присутствующие в растворе ионы железа связывали «трилоном В», для чего раствор титровали 10% «трилоном В» в присутствии сульфосалициловой кислоты в качестве индикатора.

После титрования в колбу добавляли 2 мл 0.1% раствора 2,3-диаминонафталина и раствор нагревали на кипящей водяной бане в течение 5 минут.

После охлаждения раствор переносили в делительную воронку, добавляли 10 мл н-гексана и экстрагировали в течение 1 минуты. Водный слой сливали, а органический отфильтровывали через складчатый фильтр в пробирку с притертой пробкой.

Флуоресценцию раствора измеряли с первичным сфетофильтром 365 нм и вторичным 530 нм.

Результаты

Одной из важных как экологических, так и медицинских проблем является изучение потоков техногенных загрязнителей и их влияния на живые организмы, включая и человека. Особенно недостаточно изученными и требующими целенаправленного исследования остаются вопросы влияния на организм человека техногенных потоков рассеянных элементов. При промышленных разработках месторождений полезных ископаемых многие извлекаемые химические элементы вовлекаются в активную геохимическую миграцию, что приводит к их накоплению в различных биологических объектах, включая и организм человека. Очень часто при высокой техногенной нагрузке концентрации депонированных вредных веществ достигает или даже превышает порог токсичности. Таким образом, даже неразрабатываемые рудные месторождения представляют собой потенциальную опасность как возможный источник загрязнения окружающей среды, включая и загрязнения токсичными элементами и их соединениями.

Каждое месторождение характеризуется своей геохимической специализацией рудной формации, поэтому и спектр потенциального загрязнения для каждого месторождения специфичен. Оценка потенциальной экологической опасности при возможной разработке рудного месторождения невозможна без научно обоснованной информации о видах токсических соединений в рудах, их концентрациях и особенностях перераспределения в зоне гипергенеза (Горева, 2001; Сает, Ревич, Янин и др., 1990).

Известно, что основными источниками вредных веществ в горнорудных районах являются сами руды и вмещающие горные породы. В колчеданных месторождениях помимо основных рудообразующих элементов постоянно присутствуют и элементы примеси, одним из которых является селен. В общем же элементный состав эндогенных геохимических ореолов включает около 47 химических элементов (Баранов, 1987).

Колчеданные месторождения в Карелии расположены в пределах архейской Карельской гранит - зеленокаменной области. Вмещающими породами для колчеданных руд являются кварциты, серицит - кварцевые сланцы, кремнистые туфы, туффиты и другие метавулканы. Рудные тела - субогласные пластовые линзовидные, реже жильные. Мощность рудных тел достигает 20–25 м, длина - до 1 км (Попов, 1991; Рыбаков, 1987). Их центральные части обычно сложены массивными пиритовыми рудами, зальбанды и фланги - вкрапленными и полосчатыми пирит-пирротиновыми.

Главными рудными минералами являются пирит и пирротин. В незначительном количестве, а в ряде случаев в промышленных концентрациях, присутствуют халькопирит и сфалерит. Характерной чертой минералогического состава серноколчеданных месторождений Карелии является их однообразие и почти полная идентичность. Различие же существует только в количественных соотношениях главных рудообразующих сульфидов — пирита и пирротина, которые составляют в руде 96–99%. По составу выделяются два минеральных типа руд: пирротин-пиритовые, характерные в том числе и для Хаутаварского месторождения, и халькопирит (±сфалерит) - пиритовые, характерные, например, для Ялонваарского месторождения. Количество серы в рудах изменяется в широких пределах от 15–25% и выше.

В серноколчеданных рудах исследованных нами месторождений различают три структурных разновидности пирита, возникающие в процессе образования и позднейшей перекристаллизации руд при метаморфизме. Это пирит I, пирит II и пирит III. В наложенных пирротиновых рудах присутствует четвертая разновидность в форме крупных метакристаллов (пирит IV). Вместе с указанными разновидностями пирита в серноколчеданных рудах присутствовал и пирротин. Присутствие пирротина является отличительным признаком месторождений южной Карелии от большинства других колчеданных месторождений более молодого возраста. Содержание селена в некоторых сульфидных минералах представлены в таблице.

Таблица. Содержание селена в сульфидных минералах Карелии ($\times 10^{-3}$)

Месторождение	Пирит I	Пирит II	Пирит III	Пирит IV	Пирротин
Хаутаварское	n	5	7	5	-
	lim	0.63 – 2.2	0.55 – 4.6	0.22 – 1.4	0.52 – 2.6
	M±m	1.1±0.69	1.6±1.5	0.8±0.5	2.6±2.1
Нялмозерское	n	-	-	7	-
	lim	-	-	0.19 – 1.8	0.44 – 1.9
	M±m	-	-	0.9±0.7	1.9±1.1
Ялонваарское	n	-	-	4	-
	lim	-	-	0.33 – 1.0	-

	M±m			0.6±0.3
Кив-Губа	n	-	-	4
	lim			0.33 – 2.0
	M±m			1.3±0.9

Обсуждение

При анализе полученных количественных результатов обращает на себя внимание тот факт, что содержание селена в пиритах и пирротине даже в пределах одного и того же из исследованных нами месторождений непостоянно. В пределах одного месторождения варьирование концентрации этого элемента в указанных минералах достигает одного порядка. Такие колебания не позволяют установить достоверных отличий в содержании селена в различных типах пиритов, а также в пиритах и пирротине.

Вместе с тем, средние содержания селена в разных формах пирита и в пирротине из разных месторождений отличаются незначительно. Рассчитанная средняя концентрация селена с учетом всех сульфидных минералов из всех исследованных месторождений составила $1,23 \cdot 10^{-3} \% \pm 1,1 \cdot 10^{-3} \%$. Полученное нами среднее значение содержания селена соизмеримо с данными для других колчеданных месторождений.

Понятно, что в случае разработок месторождений, вынесенные на поверхность ископаемые будут подвергаться интенсивному гипергенезу с переходом многих веществ в растворимые формы. Учитывая большое количество осадков, характерных для региона Республики Карелия, это будет приводить к особому загрязнению гидросферы.

В условиях естественных залежей пирита ограничивающим фактором при их окислении является поступление кислорода в зону аэрации из атмосферы (Вишняк, 2005). Газообмен между зоной аэрации и атмосферой осуществляется за счет диффузии. Принимая во внимание большие глубины залегания пирита (несколько десятков метров) в колчеданных месторождениях Карелии, естественное окисление в этих условиях и вынос вредных веществ на поверхность представляется маловероятным.

Заключение

Согласно представленным результатам среднее значение селена в сульфидных минералах Карелии соизмеримо с данными для других колчеданных месторождений.

В естественных условиях вследствие глубокого залегания сульфидных минералов их окисление можно считать маловероятным. И только в случае разработок месторождений и выноса руды в зону активного гипергенеза возможен переход токсичных веществ в растворимую форму.

Библиография

Баранов Э. Н. Эндогенные геохимические ореолы колчеданных месторождений. [Endogenous geochemical halos of massive sulfide deposits] М.: Наука, 1987. 296 с.

Вапиров В. В., Венскович А. А., Бородулина Г. С. Варианты фотометрического определения селена [Options for the photometric determination of selenium] // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 4-10

Вишняк А. И. Изменение химического состава подземных вод в ограниченных карбонатных структурах при окислении пирита покровных отложений (на примере Полдневского месторождения Егоршинско-Каменской синклинали Восточно-Уральского прогиба) [Changes in the chemical composition of groundwater in limited carbonate structures by the oxidation of pyrite overburden (on the example of Poldnevskogo field of Yegorshinsky-Kamenka syncline of East Ural Trough)]: Автореф. дис. ...кандид. геол.-минерал. наук. Москва, 2005. 107 с.

Горева Р. В., Иванов В. В., Куприянова И. И и др. Экологическая оценка потенциальной токсичности рудных месторождений. [Environmental assessment of the potential toxicity of ore deposits] М.: ВИМС, 2001. 53 с.

Ермаков В. В. Биогеохимия селена и его значение в профилактике эндемических заболеваний человека [Biogeochemistry of selenium and its importance in the prevention of endemic diseases of man] // Вестник отделения наук о земле РАН. Электр. Научно-информационный журнал. 2004. № 1. С.1-17

Назаренко И. И., Ермаков А. Н. Аналитическая химия селена и теллура. [Analytical chemistry of selenium and tellurium] М.: Наука, 1971. 251 с.

Пиджян Г. О. Закономерности распределения селена и теллура в рудах медно-молибденовых месторождений Армянской ССР [Laws of distribution of selenium and tellurium in the ores of copper and molybdenum deposits of the Armenian SSR] // Известия АН Армянской ССР, Науки о земле. 1967. Т. 20, № 5-6. С. 81-95

Попов В. Е. Генезис вулканогенно-осадочных месторождений и их прогнозная оценка. [The genesis of volcanogenic-sedimentary deposits and their prognostic evaluation] Л., 1991. 287 с.

Рыбаков С. И. Колчеданное рудообразование в раннем докембрии Балтийского щита. [Pyrite mineralization in the Early Precambrian Baltic Shield] Л.: 1987. 266 с.

Саэт Ю. Е., Ревич Б. А., Янин Е. П. и др. Геохимия окружающей среды. [Environmental Geochemistry] М.: Недра, 1990. 335 с.

Чаженина Е. А. Распределение селена в ландшафтно-геохимических условиях Карелии [The distribution of selenium in the landscape-geochemical conditions of Karelia]: Дис. ... канд. географ. наук. Петрозаводск, 1989. 117 с.

The content of selenium in some sulphide minerals of Karelia

VAPIROV
Vladimir

Petrozavodsk State University, vapirov@petrsu.ru

CHAZHENGINA
Elena

Petrozavodsk State University, chazhenqina@petrsu.ru

VENSKOVICH
Ani

Petrozavodsk State University, ajdanna@yandex.ru

Keywords:

Selenium
ecology
sulfide minerals
pyrite
pyrrhotite
fluorometric method

Summary:

Fluorimetric method was used to determine the content of selenium in various forms of pyrite and pyrrhotite in some iron-pyrite deposits of Karelia. In the studied deposits, the average content of selenium in all the sulfide minerals is $1,23 \cdot 10^{-3} \% \pm 1,1 \cdot 10^{-3} \%$ and it is comparable with the data received in other pyrite deposits. In the natural conditions, environmental pollution from sulfide minerals is unlikely and possible only during field development.

References

- Baranov E. N. Endogenous geochemical halos of massive sulfide deposits M.: Nauka, 1987. 296 p.
- Vapirov V. V. Venskovich A. A. Borodulina G. S. Options for the photometric determination of selenium, Principy ekologii. 2014. No. 3. P. 4-10
- Vishnyak A. I. Changes in the chemical composition of groundwater in limited carbonate structures by the oxidation of pyrite overburden (on the example of Poldnevskogo field of Yegorshinsky-Kamenka syncline of East Ural Trough): Aftoref. dip. ...kandid. geol, mineral. nauk. Moskva, 2005. 107 p.
- Goreva R. V. Ivanov V. V. Kupriyanova I. Environmental assessment of the potential toxicity of ore depositsM.: VIMS, 2001. 53 p.
- Ermakov V. V. Biogeochemistry of selenium and its importance in the prevention of endemic diseases of man, Vestnik otdeleniya nauk o zemle RAN. Elektr. Nauchno-informacionnyy zhurnal. 2004. No. 1. P.1-17
- Nazarenko I. I. Ermakov A. N. Analytical chemistry of selenium and telluriumM.: Nauka, 1971. 251 p.
- Pidzhyan G. O. Laws of distribution of selenium and tellurium in the ores of copper and molybdenum deposits of the Armenian SSR, Izvestiya AN Armyanskoy SSR, Nauki o zemle. 1967. T. 20, No. 5-6. C. 81-95
- Popov V. E. The genesis of volcanogenic-sedimentary deposits and their prognostic evaluationL., 1991. 287 p.
- Rybakov S. I. Pyrite mineralization in the Early Precambrian Baltic ShieldL.: 1987. 266 p.
- Saet Yu. E. Revich B. A. Yanin E. P. Environmental GeochemistryM.: Nedra, 1990. 335 p.
- Chazhengina E. A. The distribution of selenium in the landscape-geochemical conditions of Karelia: Dip. ... kand. geograf. nauk. Petrozavodsk, 1989. 117 p.



УДК 598.124:57.017.53(471)

Объем яиц в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* и водяного ужа *N. tessellata*: работа над ошибками

КЛЁНИНА

Анастасия

**Александровна
БАКИЕВ**

Андрей Геннадьевич

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
colubrida@yandex.ru

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
herpetology@list.ru

Ключевые слова:

Natrix natrix
Natrix tessellata
кладка
объем яйца

Аннотация:

Авторами были ранее допущены ошибки при расчетах объема яиц в кладках ушей рода *Natrix*. В настоящей статье проведена работа над ошибками. В результате проведенной работы у обыкновенного и водяного ушей выявлена положительная корреляция объема откладываемых яиц с длиной самки, ее массой, а также с количеством яиц в кладке. Параметры новорожденных ушей (длина и масса) положительно коррелируют с объемом яиц, из которых они вылупились.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 24 ноября 2015 года

Опубликована: 19 января 2016 года

Введение

Корреляционные связи репродуктивных характеристик ушей рода *Natrix* рассмотрены нами в ряде публикаций (Клёнина, 2014, 2015; Клёнина, Бакиев, 2014а, б). В нашей статье (Клёнина, Бакиев, 2014б) расчет объема ужиных яиц было предложено проводить с помощью формулы для нахождения объема вытянутого сфероидов:

$$V = 1/6\pi \cdot l^2 \cdot D, \text{ где } V - \text{объем яйца, } l - \text{длина яйца, } D - \text{диаметр яйца.}$$

К сожалению, здесь мы допустили ошибку, перепутав формулы для расчета объема вытянутого и сплюснутого сфероидов (рис. 1). Как видно из рисунка, у вытянутого сфероидов диаметр меньше его высоты ($d < h$), тогда как у сплюснутого сфероидов диаметр больше его высоты ($d > h$). При этом формула вычисления объема обеих фигур выглядит одинаково. Во время измерения яйца змеи (рис. 2) его длина (l) является высотой (h) фигуры. Следовательно, для нахождения объема яйца как вытянутого сфероидов в квадрат необходимо возводить его диаметр (D), а не длину (l), как это было ошибочно сделано в нашей статье (Клёнина, Бакиев, 2014б). Поскольку в данной публикации речь шла главным образом о корреляционных связях количества яиц в кладках с их формой, ошибка в расчетах объема яиц не повлияла на основное содержание работы и выводы, но привела к тому, что полученные значения объема не коррелировали с изучаемыми морфологическими и репродуктивными параметрами.

Забегая вперед, отметим, что от объема яиц зависит ряд важнейших биологических характеристик, в частности выживаемость вылупившихся из них сеголетков во время первой зимовки, когда погибает наиболее значительная часть генерации.

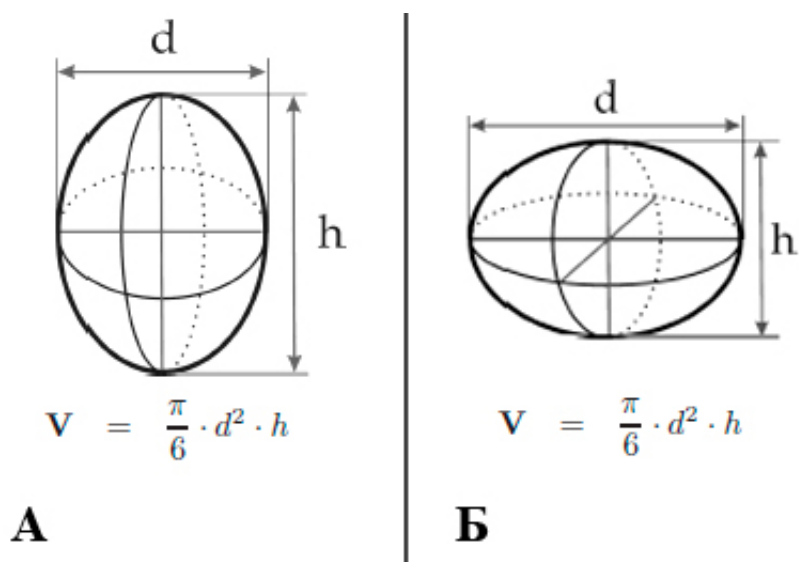


Рис. 1. Схема вытянутого (А) и сплюснутого (Б) сфероида (из: Брянцева и др., 2005).
Fig. 1. Scheme of prolate spheroid (A) and flattened spheroid (B) (from: Bryantseva et al., 2005)

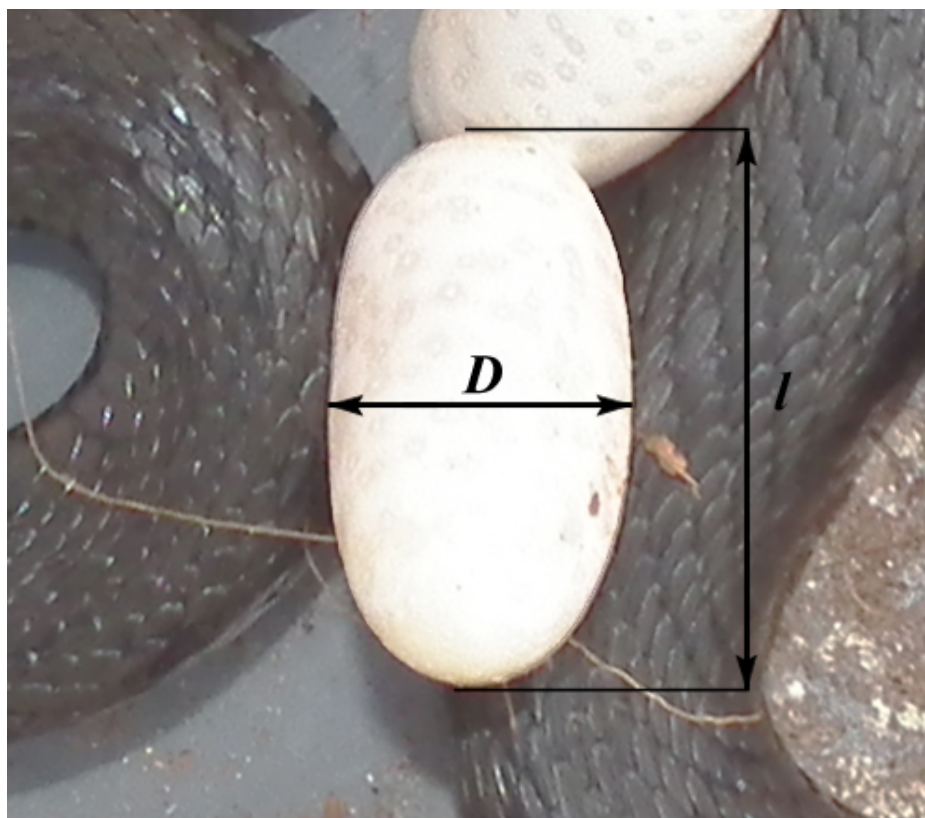


Рис. 2. Схема промеров яйца: D - диаметр, l - длина (по: Клёнина, Бакиев, 2014б, с изменениями).
Fig. 2. Measurement scheme of egg: D - diameter, l - length (by: Klenina, Bakiev, with changes).

Цель настоящей работы - исправить допущенную нами ранее ошибку в расчетах и представить результаты изучения корреляционных связей объема яиц с их количеством в кладке, с параметрами самки-матери, а также с характеристиками вылупляющихся детенышей у ужей рода *Natrix*.

Материалы

Беременных самок обыкновенного ($n=9$) и водяного ($n=14$) ужей отлавливали в Самарской области в течение двух лет (2014 и 2015 гг.). Пойманных змей содержали в террариумных условиях до

откладки яиц.

Методы

Длина (l) и диаметр (D) яиц измерялись в день их откладки электронным штангенциркулем. Жировые яйца при этом не учитывались. Большая часть яиц в кладках были склеенными. У склеенных яиц не всегда удавалось измерить и длину, и диаметр, поэтому количество измерений этих параметров иногда различается. По этой же причине не удавалось взвесить каждое яйцо. Объем яйца находили по формуле, используемой для нахождения объема вытянутого сфероида (см. рис. 1). Новорожденных змей измеряли и взвешивали в день выхода из яиц. Длину туловища с головой ($L.corp.$) у беременных самок и полученного потомства измеряли с помощью рулетки, массу – с использованием весов марки AND NL-400. Все змеи после необходимых измерений были возвращены назад в природу.

Для расчета значений коэффициента корреляции (r) брали не средние значения параметров самок, яиц и детенышей, а индивидуальные значения каждого параметра. Достоверность r оценивалась с помощью критерия Стьюдента.

Результаты

Параметры яиц, отложенных самками обыкновенного и водяного ужей, представлены в табл. 1 и 2 соответственно. Характеристики детенышей, вылупившихся из яиц, приведены в табл. 3 и 4.

Длина (l) 126 яиц, измеренных в кладках обыкновенного ужа, варьирует от 25.4 до 37.3 мм (30.4 ± 0.20), диаметр (D) – от 13.7 до 20.2 мм (17.7 ± 0.13). Объем этих яиц ($n=122$), рассчитанный по формуле для нахождения объема вытянутого сфероида, варьирует от 3331.4 до 6694.0 мм³ (4974.0 ± 60.18). Длина $L.corp.$ вылупившихся детенышей обыкновенного ужа ($n=115$) составляет от 140 до 186 мм (169.9 ± 0.93), длина хвоста $L.cd.$ – от 32 до 53 мм (43.4 ± 0.38), а масса – от 2.8 до 4.7 г (4.0 ± 0.04).

Длина 195 яиц, измеренных в кладках водяного ужа из Самарской области, варьирует от 28,6 до 43,0 мм (34.9 ± 0.22). Диаметр 202 замеренных яиц варьирует от 16,3 до 22,9 мм (19.8 ± 0.09). Объем этих яиц ($n=192$), рассчитанный по формуле для нахождения объема вытянутого сфероида, варьирует от 4752.5 до 9296.8 мм³ (7156.0 ± 66.81). $L.corp.$ вылупившихся детенышей водяного ужа ($n=123$) составляет от 162 до 200 мм (190.7 ± 0.56 мм), длина хвоста $L.cd.$ – от 37 до 53 мм (46.7 ± 0.29 мм), а масса – от 3.9 до 6.2 г (5.4 ± 0.04 г).

Таблица 1. Некоторые параметры беременных самок обыкновенного ужа *Natrix natrix* и отложенных ими яиц (по: Клёнина, Бакиев, 2014б, с добавлениями и изменениями)
Table 1. Some parameters of gravid females Grass snake *Natrix natrix* and their eggs (by: Klenina, Bakiev, 2014b, with additions and changes)

$L.corp.$ самок (мм)	Масса перед откладкой яиц (г)	Выборочные показатели	Параметры яиц		
			l (мм)	D (мм)	V (мм ³)
570	92.2	n	7	7	7
		$M \pm m$	32.7 ± 0.62	14.6 ± 0.14	3670.4 ± 81.59
		$min-max$	30.4-34.8	14.3-15.3	3331.4-4027.3
630	127.6	n	8	8	8
		$M \pm m$	33.8 ± 0.56	15.4 ± 0.31	4211.9 ± 130.26
		$min-max$	32.6-37.3	13.7-16.2	3432.1-4570.3
680	166.0	n	11	11	11
		$M \pm m$	29.7 ± 0.42	17.5 ± 0.16	4763.2 ± 64.15
		$min-max$	28.1-32.7	16.8-18.5	4443.1-5157.9
685	137.6	n	7	7	7
		$M \pm m$	30.7 ± 0.72	15.5 ± 0.19	3842.4 ± 101.50
		$min-max$	28.3-34.3	14.4-15.9	3455.0-4276.7
765	209.8	n	14	14	14
		$M \pm m$	31.9 ± 0.40	17.8 ± 0.17	5271.8 ± 88.5

			13	
		<i>min-max</i>	29.9-35.5	16.1-18.8 4540.7-5754.4
770	272.6	<i>n</i>	21	20 20
		<i>M±m</i>	28.8±0.32	18.1±0.14 4921.8±71.19
		<i>min-max</i>	27.0-32.8	16.7-19.0 4376.6-5440.8
777	264.0	<i>n</i>	21	21 21
		<i>M±m</i>	30.3±0.27	18.6±0.22 5461.0±123.60
		<i>min-max</i>	27.9-33.4	16.1-20.2 4257.7-6694.0
835	281.3	<i>n</i>	15	16 14
		<i>M±m</i>	28.6±0.47	18.7±0.13 5250.8±79.87
		<i>min-max</i>	25.4-32.9	17.5-19.5 4884.2-5892.1
925	342.5	<i>n</i>	22	22 20
		<i>M±m</i>	30.9±0.57	18.5±0.23 5485.1±64.30
		<i>min-max</i>	26.7-35.3	17.2-20.2 5078.3-6039.4

Таблица 2. Некоторые параметры беременных самок водяного ужа *Natrix tessellata* и отложенных ими яиц

Table 2. Some parameters of gravid females Dice snake *Natrix tessellata* and their eggs

<i>L.corp.</i> самок (мм)	Масса перед откладкой яиц (г)	Выборочные показатели	Параметры яиц		
			<i>l</i> (мм)	<i>D</i> (мм)	<i>V</i> (мм³)
629	159.0	<i>n</i>	8	7	7
		<i>M±m</i>	39.8±0.85	18.0±0.29	6771.0±302.03
		<i>min-max</i>	35.2-43.0	16.9-19.2	5569.3-7897.3
657	143.0	<i>n</i>	8	8	8
		<i>M±m</i>	38.7±0.59	17.4±0.20	6151.8±197.32
		<i>min-max</i>	36.2-41.6	16.3-18.0	5242.0-7081.7
700	177.4	<i>n</i>	10	10	10
		<i>M±m</i>	38.1±0.65	18.3±0.20	6694.8±137.15
		<i>min-max</i>	35.7-42.1	17.5-19.3	6231.8-7473.9
710	236.5	<i>n</i>	8	7	7
		<i>M±m</i>	33.6±0.55	20.0±0.18	7049.3±138.68
		<i>min-max</i>	31.4-35.5	19.2-20.8	6518.9-7432.5
720	225.0	<i>n</i>	13	13	13
		<i>M±m</i>	33.3±0.64	19.4±0.20	6541.2±113.79
		<i>min-max</i>	29.8-38.8	18.0-20.2	5978.1-7276.1
746	291.4	<i>n</i>	17	17	17
		<i>M±m</i>	35.7±0.60	20.3±0.17	7682.1±126.24
		<i>min-max</i>	31.9-38.8	19.1-21.8	6863.0-8470.4
765	230.4	<i>n</i>	7	9	7
		<i>M±m</i>	38.6±0.93	18.4±0.30	6796.6±149.27
		<i>min-max</i>	36.1-42.8	16.9-19.4	6361.2-7421.1
780	336.5	<i>n</i>	21	21	21
		<i>M±m</i>	32.4±0.45	20.4±0.15	7054.6±129.59
		<i>min-max</i>	28.6-36.2	19.3-21.7	6044.3-8254.8
830	322.8	<i>n</i>	16	18	16
		<i>M±m</i>	34.8±0.55	20.8±0.24	7852.1±149.13
		<i>min-max</i>	31.8-38.1	19.2-22.5	6788.5-8584.1
835	415.0	<i>n</i>	19	20	18
		<i>M±m</i>	35.8±0.50	21.3±0.19	8511.3±127.68
		<i>min-max</i>	32.0-39.1	19.5-22.9	7406.4-9296.8
845	305.4	<i>n</i>	14	15	14
		<i>M±m</i>	32.8±0.33	19.6±0.20	6624.6±172.10
		<i>min-max</i>	31.1-35.6	18.0-20.6	5295.4-7350.4
865	290.4	<i>n</i>	14	15	14
		<i>M±m</i>	33.7±0.48	18.3±0.27	5846.5±127.21
		<i>min-max</i>	30.1-36.6	16.3-20.0	4752.5-6422.4
870	355.2	<i>n</i>	19	20	19
		<i>M±m</i>	35.8±0.65	20.6±0.23	7990.5±181.21

950	410.3	<i>min-max</i>	31.4-40.9	18.6-22.5	5696.6-8946.9
		<i>n</i>	21	22	21
		<i>M±m</i>	32.9±0.28	20.0±0.16	6877.8±111.97
		<i>min-max</i>	29.4-36.1	18.5-21.2	5546.8-7709.4

Таблица 3. Масса и некоторые морфологические признаки детенышей, вылупившихся из кладок обыкновенного ужа *Natrix natrix*

Table 3. Mass and some morphological characteristics of young snakes, hatched from clutches of Grass snake *Natrix natrix*

<i>L.corp.</i> самок (мм)	Выборочны е показатели	Новорожденные		
		<i>L.corp.</i> (мм)	<i>L.cd.</i> (мм)	Масса (г)
570	<i>n</i>	7		
	<i>M±m</i>	147.7±2.28	35.7±1.11	3.1±0.09
	<i>min-max</i>	140-158	32-40	2.8-3.4
630	<i>n</i>	8		
	<i>M±m</i>	171.3±1.06	43.6±0.56	3.9±0.05
	<i>min-max</i>	166-175	42-47	3.7-4.1
680	<i>n</i>	11		
	<i>M±m</i>	161.0±1.40	40.4±0.69	3.6±0.09
	<i>min-max</i>	150-167	36-44	2.8-4.0
685	<i>n</i>	6		
	<i>M±m</i>	157.0±1.69	40.8±1.28	3.3±0.10
	<i>min-max</i>	152-163	36-44	3.1-3.7
765	<i>n</i>	14		
	<i>M±m</i>	178.7±1.15	43.4±0.59	4.4±0.07
	<i>min-max</i>	170-185	40-48	3.8-4.7
770	<i>n</i>	15		
	<i>M±m</i>	173.6±1.50	45.4±1.20	3.9±0.06
	<i>min-max</i>	165-184	39-53	3.5-4.3
777	<i>n</i>	21		
	<i>M±m</i>	178.5±0.84	46.1±0.63	4.3±0.05
	<i>min-max</i>	171-186	42-52	3.7-4.6
835	<i>n</i>	17		
	<i>M±m</i>	146.8±1.56	42.9±0.93	3.9±0.05
	<i>min-max</i>	146-175	35-50	3.4-4.1
925	<i>n</i>	16		
	<i>M±m</i>	173.1±1.20	44.7±0.84	4.3±0.06
	<i>min-max</i>	160-182	38-49	3.9-4.7

Таблица 4. Масса и некоторые морфологические признаки детенышей, вылупившихся из кладок водяного ужа *Natrix tessellata*

Table 4. Mass and some morphological characteristics of young snakes, hatched from the clutches of Dice snake *Natrix tessellata*

<i>L.corp.</i> самок (мм)	Выборочны е показатели	Новорожденные		
		<i>L.corp.</i> (мм)	<i>L.cd.</i> (мм)	Масса (г)
657	<i>n</i>	5		
	<i>M±m</i>	186.8±0.97	47.4±1.21	5.2±0.10
	<i>min-max</i>	185-190	44-51	4.9-5.4
720	<i>n</i>	13		
	<i>M±m</i>	185.5±1.24	46.8±0.83	5.8±0.07
	<i>min-max</i>	179-192	43-52	5.3-6.1
765	<i>n</i>	9		
	<i>M±m</i>	191.6±1.87	47.9±0.63	5.6±0.07
	<i>min-max</i>	179-198	44-50	5.3-6.0
780	<i>n</i>	20		
	<i>M±m</i>	193.9±0.86	47.1±0.53	5.3±0.09
	<i>min-max</i>	186-199	42-51	4.4-6.2
835	<i>n</i>	21		
	<i>M±m</i>	192.5±1.16	43.0±0.63	5.6±0.10
	<i>min-max</i>	174-198	38-48	4.3-6.1
845	<i>n</i>	15		

870	$M \pm m$	183.8 $\pm$ 2.24	46.7 $\pm$ 0.95	4.9 $\pm$ 0.10
	$min-max$	162-194	37-50	3.9-5.3
	n	19		
950	$M \pm m$	193.2 $\pm$ 1.16	47.4 $\pm$ 0.67	5.6 $\pm$ 0.09
	$min-max$	178-200	43-53	4.7-6.1
	n	21		
	$M \pm m$	192.1 $\pm$ 0.82	48.9 $\pm$ 0.49	5.5 $\pm$ 0.05
	$min-max$	183-199	45-52	4.7-5.9

Результаты изучения корреляционных связей (значения коэффициента корреляции r , величина t -критерия Стьюдента t_ϕ и вероятность ошибочной оценки P) объема яиц с их количеством, а также с некоторыми параметрами самки-матери и вылупившихся детенышей, отображены в табл. 5.

Таблица 5. Корреляционные связи объема яиц с некоторыми параметрами самки и детенышей
Table 5. Correlation between the volume of eggs and some characteristics of female and young snakes

Параметр	Показатели корреляционного анализа	<i>L.corp.</i> самки	Масса самки	Количество яиц в кладке	<i>L.corp.</i> детеныша	Масса детеныша
Объем яиц обыкновенного ужа, $n=122$	r	0.688	0.708	0.705	0.634	0.635
	t_ϕ	10.39	10.97	10.89	8.91	9.12
	P	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Объем яиц водяного ужа, $n=192$	r	0.155	0.442	0.423	0.356	0.380
	t_ϕ	2.17	6.80	2.72	4.05	4.37
	P	<0.05	<0.001	<0.01	<0.001	<0.001

Обсуждение

Начнем работу над ошибками с рассмотрения корреляции объема яиц с их количеством в кладке. Ранее (Клёнина, Бакиев, 2014б) ошибка в расчетах объема яиц обыкновенного ужа привела нас к утверждению: «Статистически значимая – на 5%-ном уровне – корреляция между количеством яиц и их объемом не выявлена» (с. 75). Сейчас же нами выявлена положительная, статистически значимая (см. табл. 5) корреляция между объемом яиц и их количеством в кладках как обыкновенного, так и водяного ужей (рис. 3).

L.corp. и масса самок обоих видов положительно коррелируют с объемом отложенных ими яиц (рис. 4, 5, см. табл. 5). У обыкновенного ужа данные корреляционные связи достоверны на 0,1%-ном уровне значимости. У водяного ужа коррелируют *L.corp.* самки и объем яиц на 1%-ном уровне значимости, масса самки и объем яиц – на 5%-ном. На рис. 4 справа видно, что у водяного ужа из общей тенденции выбиваются две крупные самки с *L.corp.* 865 и 950 мм, объем яиц в кладках которых оказался ниже, чем у самок других размеров. Мы предполагаем, что данные особи могли быть истощены. Например, их масса перед родами была меньше, чем у самок близких размеров (см. табл. 2).

Поскольку у обоих видов ужей количество отложенных яиц положительно коррелирует с длиной и массой самки (Madsen, 1983; Luiselli et al., 1997; Luiselli, Rugiero, 2005; Моднов, 2010; Capula et al., 2011; Клёнина, 2015), можно сделать вывод, что с увеличением длины и массы самки ужей рода *Natrix* могут откладывать большее количество яиц большего объема.

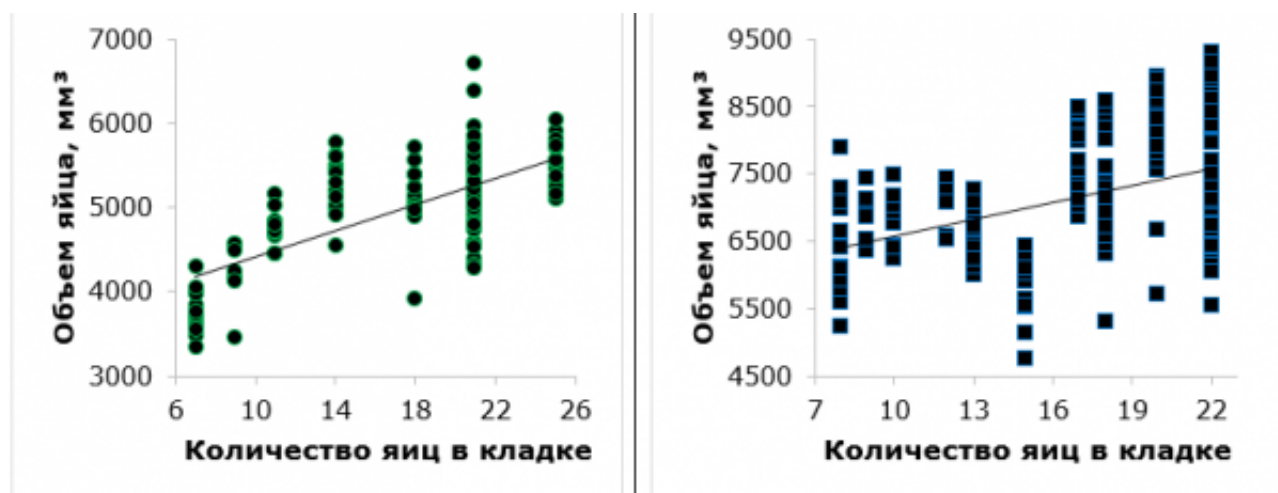


Рис. 3. Соотношение количества яиц и их объема в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (слева) и водяного ужа *Natrix tessellata* (справа)

Fig. 3. Relationship between the quantity of eggs and their volume in clutches of Grass snake *Natrix natrix* (on the left) and Dice snake *Natrix tessellata* (on the right)

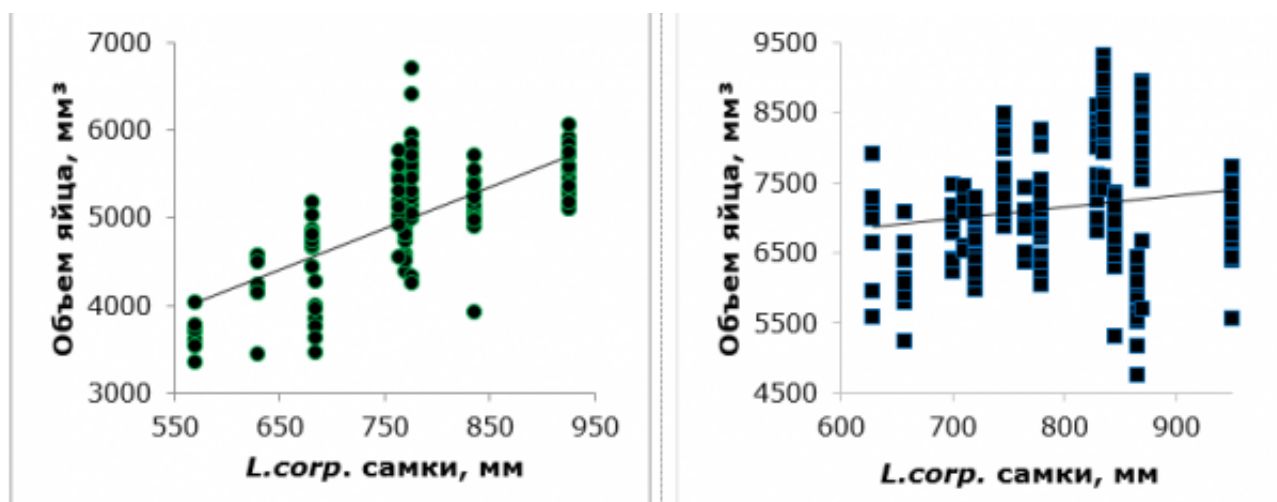


Рис. 4. Соотношение длины туловища с головой (*L.corp.*) самок и объема яиц в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (слева) и водяного ужа *Natrix tessellata* (справа)

Fig. 4. Relationship between females snout-to-vent length with head (*L.corp.*) and the volume of eggs in clutches of Grass snake *Natrix natrix* (on the left) and Dice snake *Natrix tessellata* (on the right)

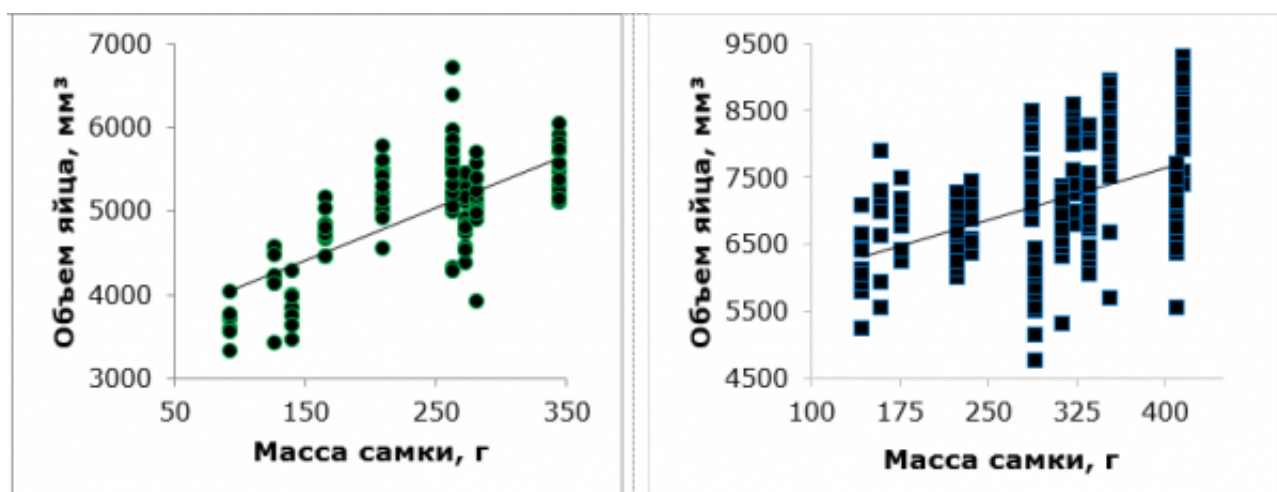


Рис. 5. Соотношение массы самок и объема яиц в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (слева) и водяного ужа *Natrix tessellata* (справа)

Fig. 5. Relationship between females mass and the volume of eggs in clutches of Grass snake *Natrix natrix* (on the left) and Dice snake *Natrix tessellata* (on the right)

Перейдем к корреляционным связям между объемом яиц и параметрами вылупившихся из них детенышей. Л. Луизелли и соавторы (Luiselli et al., 1997), изучавшие обыкновенного ужа в Итальянских Альпах, предприняли попытку поиска корреляционной связи между *L.corp.* и массой самки, с одной стороны, и размерами ее детенышей, с другой стороны. Несмотря на солидный объем выборки (данными авторами исследовано потомство 18-ти самок), статистически значимой связи выявлено не было.

По нашим данным, *L.corp.* и масса детенышей обыкновенного и водяного ужей положительно коррелируют с объемом яиц, из которых они вылупились (рис. 6, 7). Данная зависимость достоверна на 0,1%-ном уровне значимости.

Как известно, значительная часть змей погибает во время первой зимовки (Гаранин, 1983). Больше шансов выжить имеют крупные детеныши. Последние, как было показано выше, вылупляются из яиц большого объема. Яйца большого объема откладывают более крупные самки. Следовательно, динамика численности популяций ужей рода *Natrix* зависит от доли в них таких самок. Чем больше в популяции крупных самок - тем выше ее способность восстанавливать численность после негативных воздействий. Данный показатель (доля крупных самок) может быть использован, по нашему мнению, для оценки состояния популяций в ходе экологического мониторинга.

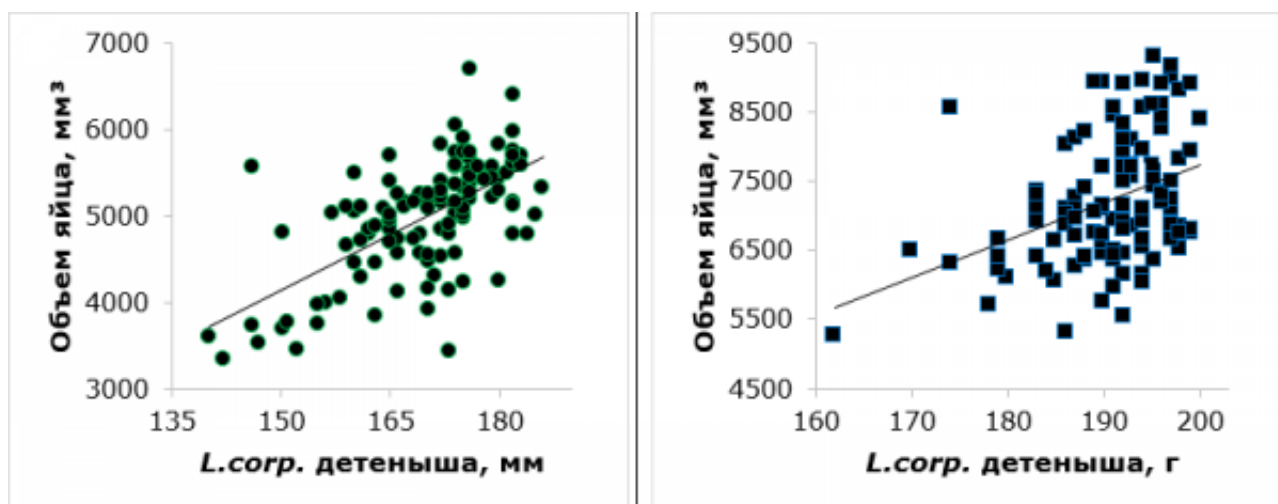


Рис. 6. Соотношение объема яиц и длины туловища с головой (*L.corp.*) вылупившихся детенышей обыкновенного ужа *Natrix natrix* (слева) и водяного ужа *Natrix tessellata* (справа)

Fig. 6. Relationship between the volume of eggs and snout-to-vent length with head (*L.corp.*) of hatched young snakes of Grass snake *Natrix natrix* (on the left) and Dice snake *Natrix tessellata* (on the right)

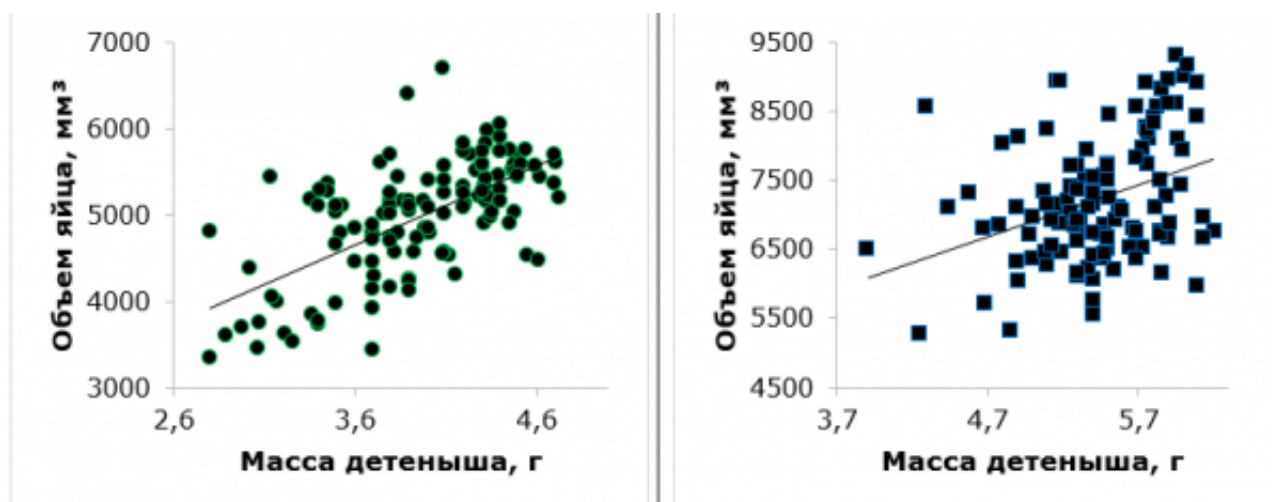


Рис. 7. Соотношение объема яиц и массы вылупившихся детенышей обыкновенного ужа *Natrix natrix* (слева) и водяного ужа *Natrix tessellata* (справа)

Fig. 7. Relationship between the volume of eggs and the mass of hatched young snakes of Grass snake *Natrix natrix* (on the left) and Dice snake *Natrix tessellata* (on the right)

Закключение

Таким образом, доказано, что самки ужей рода *Natrix* с увеличением длины и массы могут откладывать большее количество яиц большего объема, из которых вылупляются крупные (по длине и массе) детеныши.

Библиография

- Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. [Amphibians and reptiles of Volga-Kama region]. М.: Наука, 1983. 175 с.
- Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. Расчёт объёмов и площадей поверхностей одноклеточных водорослей Чёрного моря. [Calculation of biovolumes and surface areas of Black Sea microalgae]. Севастополь, 2005. 25 с.
- Клёнина А.А. К репродуктивной биологии ужей (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) в Самарской обл. [Reproductive biology of water snakes (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) in Samara region] // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 1685-1690.
- Клёнина А.А. Ужовые змеи (Colubridae) Волжского бассейна: питание, размножение, состояние охраны [Colubrid snakes (Colubridae) of Volga river Basin: diet, breeding, status of protection] / Под ред. А.Г. Бакиева. Тольятти: Кассандра, 2015. 106 с.
- Клёнина А.А., Бакиев А.Г. Корреляционная зависимость формы яиц от их количества в кладках водяного ужа, *Natrix tessellata*, (Reptilia, Colubridae) [Correlation between shape of eggs and their quantity in the clutches of Dice snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae)] // Праці Українського герпетологічного товариства. 2014а. № 5. С. 40-44.
- Клёнина А.А., Бакиев А.Г. О корреляционной связи формы яиц с их количеством в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) [On the correlation between the shape of eggs and their quantity in the clutches of Grass snake *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)] // Принципы экологии. 2014б. Т. 3. № 4. С. 68-77.
- Моднов В.С. Особенности экологии обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) Цининского лесного массива (Тамбовская область) [External morphological characters of the common grass snake (*Natrix natrix*) in the Tsna forest (Tambov Province)] // Вестн. Тамбов. ГУ. 2010. Т. 15, вып. 3. С. 660-664.

Capula M., Filippi E., Rugiero L., Luiselli L. Dietary, Thermal and Reproductive Ecology of *Natrix tessellata* in Central Italy: A Synthesis // The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species / Mertensiella. 2011. N. 18. P. 147–153.

Luiselli L., Capula M., Shine R. Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass Snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps // J. Zool. 1997. V. 241, N. 2. P. 371–380.

Luiselli L., Rugiero L. Individual reproductive success and clutch size of a population of the semi-aquatic snake *Natrix tessellata* from central Italy: are smaller males and larger females advantaged? // Rev. Écol. (Terre Vie). 2005. V. 60. P. 77–81.

Madsen T. Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden // Oikos. 1983. V. 40, № 2. P. 227–282.

Благодарности

Авторы выражают признательность анонимным рецензентам за ценные замечания.

Volume of eggs in the clutches of Grass snake *Natrix natrix* and Dice snake *N. tessellata*: error correction

KLENINA
Anastasiya

Institute of Ecology of Volga river Basin of Russian Academy of Science, colubrida@yandex.ru

BAKIEV
Andrey

Institute of Ecology of Volga river Basin of Russian Academy of Science, herpetology@list.ru

Keywords:

Natrix natrix
Natrix tessellata
clutch
volume of an egg

Summary:

The authors have made a mistake in calculating the volume of eggs in the clutches of snake family *Natrix*. In this article we correct the error. As a result, it was revealed, that the volume of eggs positively correlates with a female length and its mass, as well as with the quantity of eggs in the clutches. There is a positive correlation between the characteristics of newborn snakes (length and mass) and the volume of eggs, from which they hatched.

References

- Garanin V.I. Amphibians and reptiles of Volga-Kama region. M.: Nauka, 1983. 175 p.
- Bryanceva Yu.V. Lyah A.M. Sergeeva A.V. Calculation of biovolumes and surface areas of Black Sea microalgae. Sevastopol', 2005. 25 p.
- Reproductive biology of water snakes (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) in Samara region, *Izv. Samar. NC RAN*. 2014. T. 16. No. 5. P. 1685–1690.
- Colubrid snakes (Colubridae) of Volga river Basin: diet, breeding, status of protection, *Pod red. A.G. Bakieva. Tol'yatti: Kassandra*, 2015. 106 p.
- Bakiev A.G. Correlation between shape of eggs and their quantity in the clutches of Dice snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae), *Praci Ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva*. 2014a. No. 5. P. 40–44.
- Bakiev A.G. On the correlation between the shape of eggs and their quantity in the clutches of Grass snake *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), *Principy ekologii*. 2014b. T. 3. No. 4. P. 68–77.
- Modnov V.S. External morphological characters of the common grass snake (*Natrix natrix*) in the Tsna forest (Tambov Province), *Vestn. Tambov. GU*. 2010. T. 15, vyp. 3. P. 660–664.
- Capula M., Filippi E., Rugiero L., Luiselli L. Dietary, Thermal and Reproductive Ecology of *Natrix tessellata* in Central Italy: A Synthesis, The Dice Snake, *Natrix tessellata*: Biology, Distribution and Conservation of a Palaearctic Species, *Mertensiella*. 2011. N. 18. P. 147–153.
- Luiselli L., Capula M., Shine R. Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass Snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps, *J. Zool.* 1997. V. 241, N. 2. P. 371–380.
- Luiselli L., Rugiero L. Individual reproductive success and clutch size of a population of the semi-aquatic snake *Natrix tessellata* from central Italy: are smaller males and larger females advantaged?, *Rev. Écol. (Terre Vie)*. 2005. V. 60. P. 77–81.
- Madsen T. Growth rates, maturation and sexual size dimorphism in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden, *Oikos*. 1983. V. 40, No. 2. P. 227–282.



УДК 597.2/.5

Многолетняя динамика рыбного населения водоемов Вологодской области

КОНОВАЛОВ

Александр Фёдорович

Вологодская лаборатория – филиал ФГБНУ
«Государственный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного хозяйства»,
alexander-konovalev@yandex.ru

БОРИСОВ

Михаил Янович

Вологодская лаборатория – филиал ФГБНУ
«Государственный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного хозяйства»,
myaborisov@mail.ru

Ключевые слова:

фаунистические комплексы
экологические группы
рыбы и миноги
рыбное население
многолетняя динамика
Вологодская область

Аннотация:

В статье прослежена многолетняя динамика общего вылова основных промысловых рыб в водоемах Вологодской области. Установлено, что в регионе наиболее заметно сокращаются объемы добычи корюшки, ряпушки, налима и сига, тогда как уловы леща, плотвы и окуня довольно быстро увеличиваются. В целом в водоемах области снижаются биомасса и уловы рыб, относящихся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу, а у представителей бореального равнинного и пресноводных понтического и амфибореального комплексов – растут. Важнейшей причиной этого является многолетнее потепление климата, на фоне которого увеличивается доля в уловах и общая биомасса относительно тепловодных рыб, размножающихся на затопленной растительности при сокращении соответствующих показателей у популяций холодноводных рыб.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. К. Голованов

Рецензент: А. Е. Веселов

Получена: 28 декабря 2015 года

Опубликована: 11 марта 2016 года

Введение

Динамика рыбного населения водоемов Вологодской области связана с экологическими особенностями и происхождением основных представителей. Для понимания наблюдаемых перестроек необходимо проанализировать многолетние изменения соотношения основных фаунистических комплексов и экологических групп рыб региона. Трансформацию рыбного населения в водоемах Вологодской области можно проследить по динамике общих уловов, отражающих направления изменений численности и биомассы популяций основных промысловых видов рыб. Выполнявшиеся ранее работы, как правило, включали исследования состояния рыбной части сообществ отдельных водоемов Вологодской области (Болотова и др., 1996; Болотова, 1999; Bolotova, 2002; Болотова, Коновалов, 2002, 2005, 2010; Борисов, 2006; Коновалов, Борисов, Болотова, 2008; Коновалов, Болотова, 2013). Задачей настоящей работы является изучение многолетней динамики рыбного населения региона в целом по совокупности важнейших рыбохозяйственных водоемов.

Материалы

При подготовке работы обобщены результаты собственных исследований, проанализированы литературные источники (Современное состояние ..., 2004; Коновалов и др., 2014) и использованы фондовые материалы Вологодской лаборатории ФГБНУ «ГосНИОРХ». Для изучения многолетней динамики рыбного населения водоемов Вологодской области обработаны результаты статистики общих уловов рыбы за период с 1973 по 2014 гг. в важнейших рыбопромысловых водоемах региона. В частности проанализированы сведения об уловах основных видов рыб в крупных озерах Белое, Кубенское, Воже, Шекснинском водохранилище, а также в Онежском озере и Рыбинском водохранилище в границах Вологодской области.

Методы

Принадлежность рыб и миног Вологодской области к фаунистическим комплексам определялась согласно представлениям Г. В. Никольского (1980) о структуре фауны пресноводных экосистем с некоторыми уточнениями. Представители ихтиофауны региона с учетом особенностей их биологии и экологии классифицировались по основным экологическим группам по отношению к температуре воды и предпочитаемому нерестовому субстрату (Атлас пресноводных рыб ..., 2002; Кудерский, 2005; Голованов, 2013; Слынько, Терещенко, 2014 и др.).

Результаты

Вологодская область имеет богатый фонд рыбохозяйственных водоемов, включающий свыше 550 тыс. га. Около 85% от его общей площади в регионе составляют крупные озера Белое, Кубенское, Воже и южная часть Онежского, а также Шекснинское и северная часть Рыбинского водохранилищ (рис. 1).



Рис. 1. Важнейшие рыбохозяйственные водоемы Вологодской области: 1 – Онежское озеро; 2 – Белое озеро; 3 – Кубенское озеро; 4 – озеро Воже; 5 – Шекснинское водохранилище; 6 – Рыбинское водохранилище

Fig. 1. The most important fishery waterbodies of the Vologda region: 1 – Onega Lake; 2 – Belaye Lake; 3 – Kubenskoye Lake; 4 – Vozhe Lake; 5 – Sheksninskoye Reservoir; 6 – Rybinsk Reservoir.

Все водоемы за исключением Онежского озера при значительной площади водного зеркала имеют сравнительно малую глубину и интенсивно зарастают водной растительностью. Эти природные особенности большинства рыбохозяйственных водоемов региона создают потенциально благоприятные условия для относительно тепловодных рыб, размножающихся на затопленной растительности, и формируют основной фон для изменений в структуре рыбного населения, происходящих в последние

десятилетия.

В водоемах и водотоках Вологодской области в настоящее время обитают 4 вида миног и 48 видов костных рыб (Коновалов и др., 2015), принадлежащих к десяти фаунистическим комплексам (табл. 1). Виды, входящие в каждый комплекс, характеризуются определенным набором экологических особенностей, отражающих специфику их адаптаций к важнейшим факторам среды обитания. С учетом природных особенностей Вологодской области важнейшие экологические группы рыб и миног региона объединяют виды с разным отношением к температуре воды и предпочитаемым типам нерестовых субстратов.

Таблица 1. Фаунистические комплексы и экологические группы рыб и миног, обитающих в водоемах Вологодской области

Фаунистические комплексы	Виды	Экологические группы	
		по отношению к температуре воды	по предпочитаемому нерестовому субстрату
арктический пресноводный	миноги камчатская и сибирская, корюшка европейская, ряпушка европейская, сиг обыкновенный, нельма, паляя, налим	холодноводные	псаммофилы, литофилы, псаммолитофилы
арктический морской	четырёхрогий бычок	холодноводные	литофилы
арктобореальный	миноги речная и европейская ручьевая	холодноводные	псаммолитофилы
	колюшки трехиглая, девятииглая	эвритермные	фитофилы (гнездящиеся)
бореальный предгорный	гольян обыкновенный, голец усатый, хариус европейский, лосось атлантический, кумжа	холодноводные	литофилы, псаммофилы
	подкаменщики русский, пестроногий	эвритермные	псаммофилы
бореальный равнинный	пескарь, голавль, елец	эвритермные	псаммофилы, псаммолитофилы
	язь, щука обыкновенная	эвритермные	фитофилы
	ерш обыкновенный	относительно тепловодные	псаммолитофилы
	караси серебряный, золотой, гольян озерный, плотва , линь, щиповка обыкновенная, окунь речной	относительно тепловодные	фитофилы
бореальный атлантический	угорь речной	эвритермные	пелагофилы
пресноводный амфибореальный	стерлядь	эвритермные	псаммолитофилы
	судак обыкновенный, берш	относительно тепловодные	псаммолитофилы (гнездящиеся)
понтический пресноводный	выюн, сом обыкновенный	относительно тепловодные	фитофилы
	жерех обыкновенный, подуст волжский	эвритермные	псаммолитофилы, псаммофилы
	белоглазка	эвритермные	фитофилы
	быстрянка	относительно тепловодные	литофилы
	синец, лещ , уклейка, густера, верховка, красноперка	относительно тепловодные	фитофилы
	чехонь	относительно тепловодные	пелагофилы
понтический морской	тюлька черноморско-каспийская	относительно тепловодные	пелагофилы
китайский равнинный	головешка-ротан	относительно тепловодные	фитофилы

Примечание: курсивом выделены важнейшие промысловые виды рыб, доля которых в общих уловах в водоемах Вологодской области превышает 1%.

Представители первых четырех фаунистических комплексов – арктических пресноводного и морского, арктобореального и бореального предгорного представлены в регионе в основном холодноводными видами, размножающимися преимущественно на плотных песчаных или каменистых грунтах. Остальные комплексы включают эвритермные или относительно тепловодные виды, из которых около 54% нерестятся на затопленной растительности.

Наиболее высокую долю в общих уловах в основных рыбохозяйственных водоемах Вологодской области имеют 13 видов рыб – корюшка, налим, ряпушка, сиг, щука, ерш, плотва, окунь, судак, берш, синец, лещ и чехонь (табл. 1, 2). Совокупная доля этих рыб в течение последних десятилетий колебалась от 95 до 98% от общего вылова в регионе, что свидетельствует об их высокой биомассе в водоемах Вологодской области. Поэтому по характеру многолетней динамики общих уловов этих видов рыб можно судить об основных тенденциях в трансформации рыбного населения водоемов региона.

Таблица 2. Многолетняя динамика средних ежегодных уловов (тонн) основных промысловых рыб в водоемах Вологодской области (над чертой) и их доля (%) от общего вылова (под чертой)

Годы	Виды рыб							
	корюшка	налим	ряпушка	сиг	щука	ерш	плотва	окунь
1970-е	<u>509</u> 20	<u>120</u> 5	<u>216</u> 8	<u>41</u> 1	<u>303</u> 12	<u>219</u> 8,5	<u>237</u> 9	<u>47</u> 2
1980-е	<u>792</u> 26	<u>188</u> 6	<u>110</u> 4	<u>32</u> 1	<u>262</u> 8,5	<u>13</u> 0,5	<u>241</u> 8	<u>49</u> 1,5
1990-е	<u>478</u> 25	<u>100</u> 5	<u>31</u> 2	<u>26</u> 1	<u>103</u> 5	<u>19</u> 1	<u>196</u> 10	<u>45</u> 2
2000-е	<u>354</u> 22	<u>34</u> 2	<u>85</u> 5	<u>14</u> 1	<u>82</u> 5	<u>9</u> 0,5	<u>191</u> 12	<u>90</u> 6
2010–2014	<u>230</u> 14,5	<u>20</u> 1	<u>12</u> 1	<u>1</u> 0,1	<u>87</u> 6	<u>12</u> 1	<u>216</u> 14	<u>148</u> 10

Годы	Виды рыб					Прочие виды	Всего, т
	судак	берш	синец	лещ	чехонь		
1970-е	<u>120</u> 5	<u>12</u> 0,5	<u>152</u> 6	<u>441</u> 17	<u>41</u> 1	<u>117</u> 5	2575
1980-е	<u>214</u> 7	<u>23</u> 1	<u>211</u> 6,5	<u>667</u> 22	<u>89</u> 3	<u>159</u> 5	3050
1990-е	<u>167</u> 9	<u>17</u> 1	<u>141</u> 7	<u>480</u> 25	<u>67</u> 3	<u>75</u> 4	1945
2000-е	<u>98</u> 6	<u>10</u> 0,5	<u>96</u> 6	<u>441</u> 28	<u>56</u> 4	<u>33</u> 2	1593
2010–2014	<u>93</u> 6	<u>58</u> 4	<u>97</u> 6	<u>412</u> 27	<u>115</u> 7	<u>39</u> 2,5	1540

Обращает на себя внимание, что наибольшими темпами в Вологодской области сокращаются уловы рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса – корюшки, налима, ряпушки и сига, что отражает уменьшение количественных показателей их популяций. Так, за период с 1970-х по начало 2010-х гг. суммарная доля этих четырех видов рыб в промысловых уловах в водоемах Вологодской области сократилась в два раза с 34 до 17% (табл. 2). Особенно сильно снизились общие уловы налима, ряпушки и сига, которые за рассматриваемый период уменьшились более чем в 10 раз. Наиболее существенным для промысла стало сокращение уловов европейской корюшки в озерах

Онежском и Белом, которая вплоть до конца 1990-х гг. была главным объектом промышленного рыболовства в регионе (табл. 2).

Из представителей бореального равнинного фаунистического комплекса в водоемах Вологодской области заметно сокращаются уловы щуки и ерша. Причем снижение объемов вылова щуки отражает уменьшение ее численности в водоемах за счет высокого пресса любительского рыболовства и несмотря на высокий потенциал естественного воспроизводства вида в регионе. Например, в течение трех последних десятилетий средняя доля щуки в общих уловах рыбы в водоемах Вологодской области не превышала 5–6%, а ее суммарный вылов с 1970-х гг. по настоящее время сократился более чем в 3 раза (табл. 2). Снижение уловов ерша связано с исчезновением его специализированного промысла механизированными мутниками и слабым рыночным спросом на данный вид. Численность и биомасса ерша, наряду с аналогичными показателями большинства промысловых популяций плотвы и окуня в водоемах региона сохраняются на высоком уровне, а в некоторых водоемах даже растут.

Из рыб пресноводного амфибореального фаунистического комплекса в водоемах Вологодской области уменьшается общий вылов судака. Так, если в 1970–1980-е гг. средний ежегодный вылов данного вида в регионе составлял 120 – 214 т, то начиная с 2000-х гг. за счет снижения его биомассы в озере Белое он не превышал 100 т (табл. 2). Сокращение объемов добычи судака в этом водоеме сопровождается наблюдаемым в настоящее время ростом уловов берша. Среди рыб понтического пресноводного фаунистического комплекса в водоемах области наиболее быстрыми темпами повышается вылов леща и чехони. Причем за последние два десятилетия лещ стал главным промысловым объектом в регионе, составляя свыше 25% от объемов общей рыбодобычи (табл. 2). Одновременно сильно сократились уловы синца за счет постепенной утраты его значения в промысле в озере Белое при сильном снижении численности его популяции.

Обсуждение

Многолетняя динамика общих уловов рыбы в водоемах Вологодской области хорошо отражает изменение соотношения рыб основных фаунистических комплексов региона (рис. 2). В частности сокращается доля в уловах и общая биомасса рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса, тогда как соответствующие показатели у рыб бореального равнинного и пресноводных понтического и амфибореального комплексов растут. Это является следствием ускорения в последние десятилетия естественной сукцессии, связанной с вытеснением представителей холодноводной ихтиофауны, первоначально заселивших водоемы региона и их замещением на экологически более пластичные виды, характерные для бореальной зоны и более южных широт.

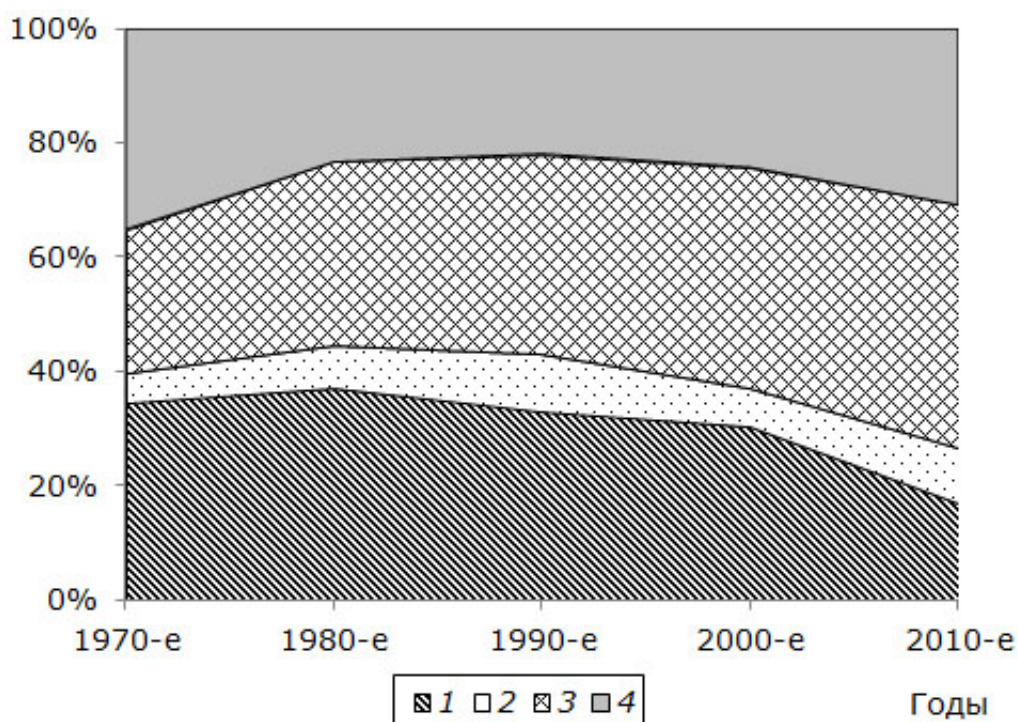


Рис. 2. Соотношение рыб разных фаунистических комплексов по доле в общих уловах в водоемах Вологодской области: 1 – арктический пресноводный, 2 – пресноводный амфибореальный, 3 – понтический пресноводный, 4 – бореальный равнинный.

Fig. 2. The ratio of different faunal complexes of fish in the total catches in the waterbodies of the Vologda region: 1 – arctic freshwater, 2 – freshwater amphiboreal, 3 – pontian freshwater, 4 – boreal plains.

Причем наиболее высокую численность в основных рыбохозяйственных водоемах приобретают малоценные рыбы бореального равнинного комплекса – окунь, ерш и плотва. Эти виды, по мнению Л. А. Жакова (1974), наряду со щукой и золотым карасем являются конечными компонентами сукцессии рыбного населения в озерных экосистемах Вологодской области. Особенно высокую биомассу и промысловую значимость в водоемах региона повсеместно, кроме Онежского озера, приобретает лещ – ключевой вид понтического пресноводного фаунистического комплекса.

Основной причиной ускорения сукцессии рыбного населения в водоемах области является многолетняя трансформация климата на территории региона с выраженным трендом к потеплению (Болотова, 2010; 2012). Например, среднегодовая температура воздуха на метеостанции Вожега, расположенной на севере Вологодской области, за период с 1970 по 2014 гг. возросла в среднем за каждое десятилетие на 0,32°C (табл. 3). В целом среднегодовая температура воздуха за последние пять лет в сравнении с 1970-ми гг. увеличилась на 1,3°C.

Таблица 3. Сезонная динамика средней температуры воздуха (°C) на метеостанции Вожега в 1970 – 2010-е гг.

Годы	Месяцы												Средняя
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
1970-е	-12,6	-11,0	-4,2	1,3	9,0	13,8	16,7	14,0	8,0	0,9	-3,9	-9,5	1,9
1980-е	-13,1	-10,7	-4,8	1,9	9,7	14,7	16,5	13,5	8,2	2,5	-4,8	-10,1	2,0
1990-е	-10,8	-9,3	-3,8	2,6	8,5	15,2	16,1	13,7	8,3	2,3	-6,5	-8,6	2,3
2000-е	-10,1	-9,9	-4,1	3,5	10,0	14,0	18,0	14,6	9,6	3,2	-2,9	-8,1	3,1
2010-2014	-12,5	-10,5	-5,8	3,3	12,1	15,1	19,4	15,6	9,4	2,4	-2,2	-8,2	3,2
средний прирост	0,0	0,1	-0,4	0,5	0,8	0,3	0,7	0,4	0,3	0,4	0,4	0,3	0,32

Примечательно, что в течение года наибольший прирост средней температуры наблюдался в мае и в июле, на которые у многих видов рыб приходятся критические периоды их жизненного цикла. Можно предположить, что повышение температуры в мае ускоряло сроки икрометания, улучшало условия созревания икры и нагула ранней молодежи тепловодных рыб. Увеличение температуры в июле – наиболее жарком месяце года – также благоприятствовало нагулу тепловодных представителей ихтиофауны, но приводило и к сокращению численности популяций холодноводных рыб.

В целом потепление климата приводит к повышению роли тепловодных видов в рыбной части сообществ водоемов региона, следствием которого стало закономерное увеличение их доли в общих уловах с 53% от общего в 1970-е гг. до 77% в 2010 – 2014 гг. (рис. 3).

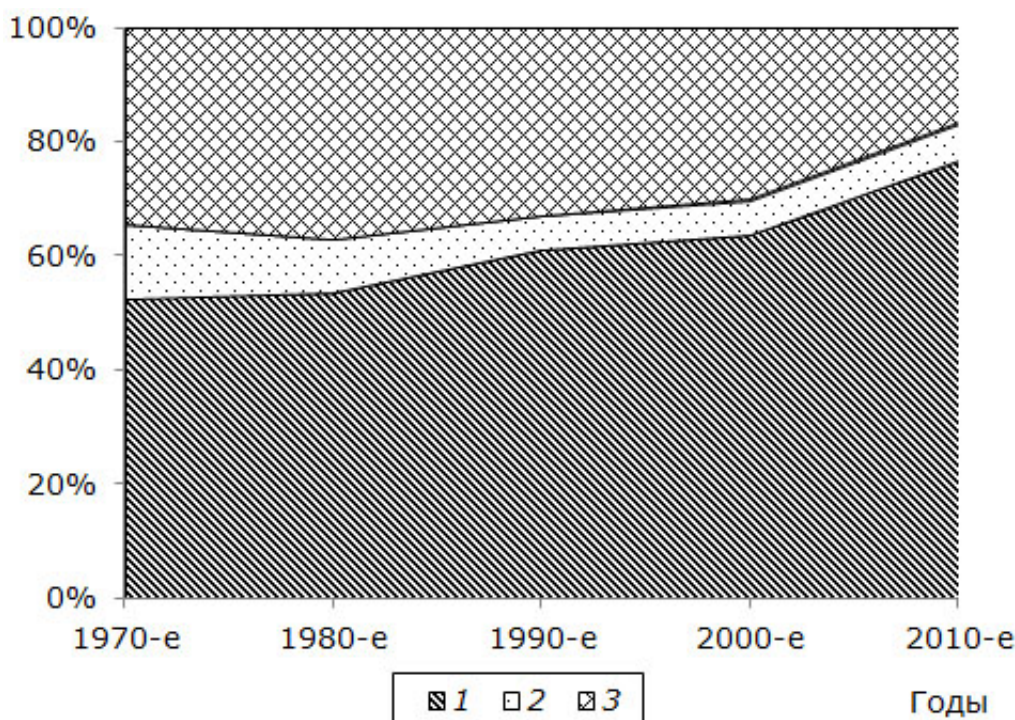


Рис. 3. Соотношение экологических групп рыб по отношению к температуре воды по доле в общих уловах в водоемах Вологодской области: 1 – относительно тепловодные, 2 – эвритермные, 3 – холодноводные.

Fig. 3. The ratio of ecological groups of fish in relation to the water temperature in the total catches in the waterbodies of the Vologda region: 1 – relatively warm water, 2 – eurythermal, 3 – cold water.

Климатические изменения особенно благоприятствуют тепловодным рыбам, нерестящимся на затопленных растениях, чему способствует обилие в регионе мелководных водоемов, интенсивно зарастающих высшей водной растительностью. Например, на Кубенском озере средняя площадь ежегодно затопляемых весной потенциальных нерестилищ рыб-фитофилов составляет около 31% от средней площади водоема (Филоненко, Ивичева, 2014). Погруженные в воду растения в нерестовый период формируют большие площади нерестового субстрата для рыб-фитофилов, к которым относятся наиболее многочисленные в регионе представители бореального равнинного, а также пресноводного понтического фаунистических комплексов. Тенденция к повышению биомассы рыб-фитофилов хорошо прослеживается в многолетнем увеличении их доли в общих уловах в Вологодской области на фоне снижения промысловой значимости рыб, предпочитающих другие типы нерестового субстрата (рис. 4). Исключением является пелагофильный вид чехонь, уловы которого в последние годы довольно быстро растут в Белом озере.

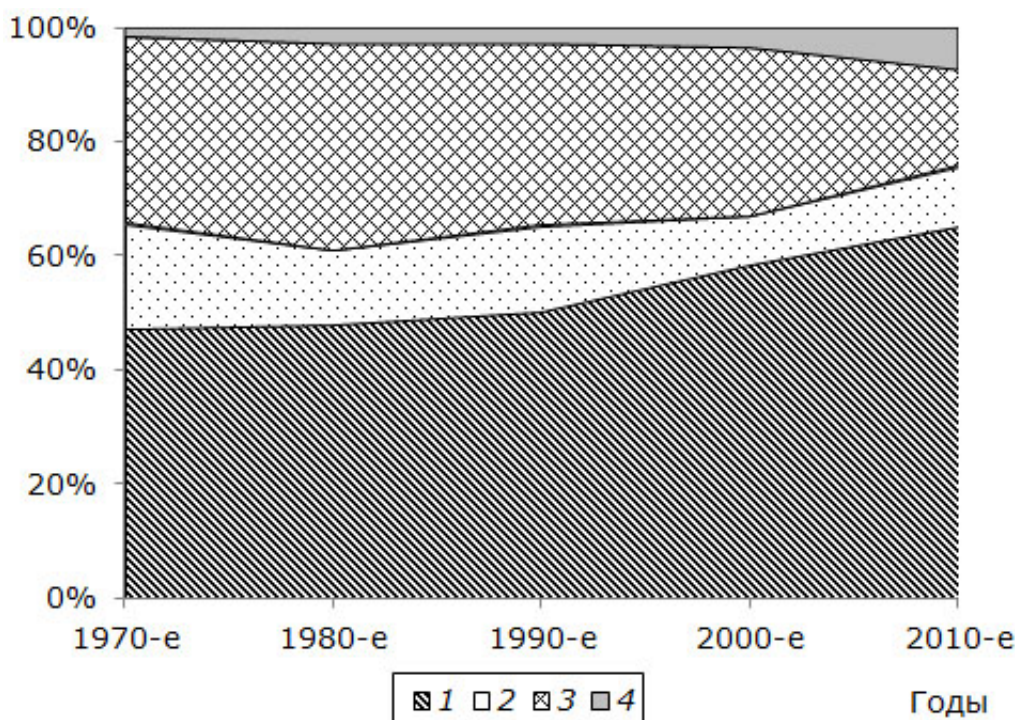


Рис. 4. Соотношение экологических групп рыб по типу нерестового субстрата по доле в общих уловах в водоемах Вологодской области: 1 – фитофилы, 2 – псаммо-литофилы, 3 – псаммофилы, 4 – пелагофилы.

Fig. 4. The ratio of ecological groups of fish according to the type of spawning substrate in the total catches in the waterbodies of the Vologda region: 1 – phytophiles, 2 – psammo-lithophiles, 3 – psammophiles, 4 – pelagophiles.

В целом за последние десятилетия в водоемах региона наиболее быстро увеличиваются количественные показатели популяций относительно тепловодных видов рыб, одновременно являющихся фитофилами по типу предпочитаемого нерестового субстрата, доля которых в общих уловах в Вологодской области возросла с 35% в 1970-е гг. до 59% в начале 2010-х гг.

Заключение

В условиях наблюдаемого в последние десятилетия потепления климата основной предпосылкой изменений рыбного населения в водоемах Вологодской области является сокращение численности и сужение ареалов холодноводных рыб и миног и их замещение тепловодными и эвритермными видами. Перестройкам в структуре рыбного населения водоемов области также способствуют интенсивная промысловая нагрузка на популяции ценных видов рыб и динамика состояния кормовой базы. В рыбной части сообществ наибольшее преимущество получают рыбы, размножающиеся на затопленной растительности. Судя по динамике уловов, эти тенденции, прежде всего, отражаются в снижении численности рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса, что наиболее заметно для промысловых популяций корюшки и ряпушки Онежского и Белого озер. В условиях ускорения естественной сукцессии в разнотипных водоемах Вологодской области прогнозируется дальнейшее увеличение численности популяций второстепенных промысловых видов бореального равнинного фаунистического комплекса – окуня, плотвы и ерша, которые довольно слабо облавливаются промыслом. В составе промышленных и любительских уловов во всех важнейших водоемах региона кроме Онежского озера все больше доминирует лещ – ключевой вид понтического пресноводного комплекса, ставший главным промысловым объектом в регионе по объемам добычи.

Библиография

Атлас пресноводных рыб России [Atlas of Russian freshwater fishes]: В 2 т. / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с. (1 т.). 253 с. (2 т.).

Болотова Н. Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области) [Changes in the ecosystems of the shallow northern lakes under the anthropogenic load (on the example of the Vologda region waterbodies)]: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.

Болотова Н. Л. Подходы к биоиндикации изменения климатических условий на территории Вологодской области (на примере водных экосистем) [Approaches to bioindication of the changes in climatic conditions in the territory of the Vologda region (on the example of aquatic ecosystems)] // Индикация пространственной variability мезоклимата водосборов таежной зоны: Тематич. сборник. Вологда, 2010. С. 113–129.

Болотова Н. Л. Последствия изменения климата таежной зоны для фаунистических комплексов рыб в крупных озерах Вологодской области [The consequences of the climate change of the taiga zone for faunal complexes of fish in the large lakes of the Vologda region] // Вестник ВГПУ. Сер. естественные науки. Вологда: ВГПУ, 2012. С. 50–53.

Болотова Н. Л., Зуянова О. В., Зуянов Е. А., Терещенко В. Г. Изменение рыбной части сообщества и уловов при эвтрофировании крупного северного озера [Changing the fish part of community and catches in the eutrophication of a large northern lake] // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36, № 4. С. 470–480.

Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф. Рыбное население Шекснинского водохранилища [The fish part of the community of Sheksninskoye Reservoir] // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 211–279.

Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф. Перестройки рыбной части сообществ крупных мелководных озер Вологодской области [Transformations in the fish part of communities of the large shallow lakes of the Vologda region] // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сборник материалов IV (XXVII) Международной конференции. Часть 1. Вологда, 2005. С. 71–75.

Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф. Многолетние изменения структуры рыбного населения Белого озера [Long-term changes in the structure of the fish part of the community of the Lake Beloye] // Мариинская водная система: природный, культурологический, экономический и социально-экологический потенциал развития (к 200-летию открытия). Вологда, 2010. С. 169–173.

Борисов М. Я. Современное состояние рыбной части сообщества реки Вожеги Вологодской области [The current state of the fish part of the community of the Vozhega river in the Vologda region] // Вестник Поморского университета. Сер. «Естественные и точные науки», № 3. 2006. С. 21–26.

Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish]. М.: Полиграф-плюс, 2013. 300 с.

Жаков Л. А. Состав и сукцессии озерных ихтиоценозов в связи со спецификой фаунистических комплексов рыб [The composition and succession of lake ichthyocenoses in connection with the specific of the faunal complexes of fish] // Вопросы ихтиологии. 1974. Том 14, вып. 2 (85). С. 237–248.

Коновалов А. Ф., Болотова Н. Л. Изменения структуры рыбного населения Белого озера [Changes in the structure of the fish part of the community of the Lake Beloye] // «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера»: Тезисы докладов XXIX Международной конференции. Мурманск, 2013. Электронное издание.

Коновалов А. Ф., Борисов М. Я., Болотова Н. Л. Рыбное население [Fish part of community] // Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области. Вологда: ВГПУ, 2008. С. 129–148.

Коновалов А. Ф., Борисов М. Я., Болотова Н. Л. Современное состояние фауны рыб и круглоротых в водоемах Вологодской области [Modern state of the fish and cyclostomes fauna in waterbodies of the Vologda region] // Вопросы рыболовства. 2015. Том 16, № 2. С. 137–147.

Коновалов А. Ф., Борисов М. Я., Думнич Н. В., Болотова Н. Л., Тропин Н. Ю., Филоненко И. В., Угрюмова Е. В., Комарова А. С., Улютичева А. Е., Лобуничева Е. В., Макаренкова Н. Н. Состояние и динамика рыбных ресурсов крупных рыбопромысловых озер Вологодской области [State and dynamics of fisheries resources in the large lakes of the Vologda region] // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. Сборник научных работ, посвященный 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2014. С. 154–168.

Кудерский Л. А. Пути формирования ихтиофауны Онежского озера [Pathways of the fish fauna formation in the Lake Onega] // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. Петрозаводск, 2005. С. 128–141.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб [The structure of species and patterns of variability of fish]. М.: Пищевая промышленность, 1980. 184 с.

Слынько Ю. В., Терещенко В. Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций) [Freshwater fishes of the Ponto-Caspian Basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)]. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. 328 с.

Современное состояние рыбного хозяйства на внутренних водоемах России [The present state of fisheries in the inland waterbodies of Russia]. СПб: ФГНУ "ГосНИОРХ", 2004. 580 с.

Филоненко И. В., Ивичева К. Н. Динамика изменения площади потенциальных нерестилищ озера Кубенского [Change dynamics of a potential spawning area of the Lake Kubenskoye] // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Международная научная конференция, посвященная 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2014. С. 767–772.

Bolotova N. L. The regulation and changes of the communities of large shallow lakes in north-western European Russia // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 28. Stuttgart, 2002. P. 1602–1608.

Long-term dynamics of the fish population in the waterbodies of the Vologda region

**KONOVALOV
Alexander**

Vologda laboratory of State Research Institute on Lake and River Fisheries, alexander-konovalov@yandex.ru

**BORISOV
Mikhail**

Vologda laboratory of State Research Institute on Lake and River Fisheries, myaborisov@mail.ru

Keywords:

faunal complexes
ecological groups
fish and lampreys
fish population
long-term dynamics
Vologda region

Summary:

In the article the long-term dynamics of the total catch of the main commercial fish in the water bodies of the Vologda region were traced. It was stated that the total catch of smelt, vendace, burbot and whitefish declined most significantly, whereas, the total catch of bream, perch and roach grow quite rapidly in water bodies of the Vologda region. As a whole, the biomass and catches of fish of the Arctic freshwater faunal complex decrease in the water bodies of the Vologda region, but those of fish of the Boreal-plain and freshwater Pontian and Amphiboreal faunal complexes increase. The main reason of this is the long-term climate warming in the Vologda region. As a result, the proportion of relatively warm-water fish which breed in the flooded vegetation and their total biomass increase, while the same factors of cold-water fish reduce.

References

- Atlas of Russian freshwater fishes: V 2 t., Pod red. Yu. P. Reshetnikova. M.: Nauka, 2002. 379 p. (1 t.). 253 p. (2 t.).
- Bolotova N. L. Changes in the ecosystems of the shallow northern lakes under the anthropogenic load (on the example of the Vologda region waterbodies): Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. SPb., 1999. 50 p.
- Bolotova N. L. Approaches to bioindication of the changes in climatic conditions in the territory of the Vologda region (on the example of aquatic ecosystems), Indikaciya prostranstvennoy variabel'nosti mezoklimata vodosborov taezhnoy zony: Tematich. sbornik. Vologda, 2010. P. 113–129.
- Bolotova N. L. The consequences of the climate change of the taiga zone for faunal complexes of fish in the large lakes of the Vologda region, Vestnik VGPU. Ser. estestvennye nauki. Vologda: VGPU, 2012. P. 50–53.
- Bolotova N. L. Zuyanov O. V. Zuyanov E. A. Tereschenko V. G. Changing the fish part of community and catches in the eutrophication of a large northern lake, Voprosy ihtiologii. 1996. T. 36, No. 4. P. 470–480.
- Bolotova N. L. Konovalov A. F. The fish part of the community of Sheksninskoye Reservoir, Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodohranilischa: Kollektivnaya monografiya. Yaroslavl': Izd-vo YaGTU, 2002. P. 211–279.
- Bolotova N. L. Konovalov A. F. Transformations in the fish part of communities of the large shallow lakes of the Vologda region, Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropeyskogo Severa»: Sbornik materialov IV (XXVII) Mezhdunarodnoy konferencii. Chast' 1. Vologda, 2005. P. 71–75.
- Bolotova N. L. Konovalov A. F. Long-term changes in the structure of the fish part of the community of the Lake Beloye, Mariinskaya vodnaya sistema: prirodnyy, kul'turologicheskiy, ekonomicheskiy i social'no-ekologicheskiy potencial razvitiya (k 200-letiyu otkrytiya). Vologda, 2010. P. 169–173.
- Borisov M. Ya. The current state of the fish part of the community of the Vozhega river in the Vologda region,

Golovanov V. K. Temperature criteria of the life activity of freshwater fish. M.: Poligraf-plyus, 2013. 300 p.

Zhakov L. A. The composition and succession of lake ichthyocenoses in connection with the specific of the faunal complexes of fish, *Voprosy ihtologii*. 1974. Tom 14, vyp. 2 (85). P. 237–248.

Konovalov A. F. Bolotova N. L. Changes in the structure of the fish part of the community of the Lake Beloye, «*Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropeyskogo Severa*»: Tezisy dokladov XXIX Mezhdunarodnoy konferencii. Murmansk, 2013. Elektronnoe izdanie.

Konovalov A. F. Borisov M. Ya. Bolotova N. L. Fish part of community, *Sokhranenie bioraznobraziya prirodnih kompleksov vodosbora Onezhskogo ozera na territorii Vologodskoy oblasti*. Vologda: VGPU, 2008. P. 129–148.

Konovalov A. F. Borisov M. Ya. Bolotova N. L. Modern state of the fish and cyclostomes fauna in waterbodies of the Vologda region, *Voprosy rybolovstva*. 2015. Tom 16, No. 2. P. 137–147.

Konovalov A. F. Borisov M. Ya. Dumnich N. V. Bolotova N. L. Tropin N. Yu. Filonenko I. V. Ugryumova E. V. Komarova A. S. Ulyuticheva A. E. Lobunicheva E. V. Makarenkova N. N. State and dynamics of fisheries resources in the large lakes of the Vologda region, *Rybohozyaystvennye issledovaniya na vodnykh ob'ektakh Evropeyskoy chasti Rossii. Sbornik nauchnykh rabot, posvyaschennyy 100-letiyu GosNIORH*. SPb.: FGBNU «GosNIORH», 2014. P. 154–168.

Kuderskiy L. A. Pathways of the fish fauna formation in the Lake Onega, *Trudy Kareli'skogo nauchnogo centra RAN*. Vyp. 7. Petrozavodsk, 2005. P. 128–141.

Nikol'skiy G. V. The structure of species and patterns of variability of fish. M.: Pischevaya promyshlennost', 1980. 184 p.

Slyn'ko Yu. V. Tereschenko V. G. Freshwater fishes of the Ponto-Caspian Basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms). M.: POLIGRAF-PLYUS, 2014. 328 p.

The present state of fisheries in the inland waterbodies of Russia. SPb: FGNU "GosNIORH", 2004. 580 p.

Filonenko I. V. Ivicheva K. N. Change dynamics of a potential spawning area of the Lake Kubenskoye, *Rybohozyaystvennye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovaniya: Mezhdunarodnaya nauchnaya konferenciya, posvyaschennaya 100-letiyu GosNIORH*. SPb.: FGBNU «GosNIORH», 2014. P. 767–772.

Bolotova N. L. The regulation and changes of the communities of large shallow lakes in north-western European Russia, *Verh. Internat. Verein. Limnol.* V. 28. Stuttgart, 2002. P. 1602–1608.



УДК 574.472

Опыт фрактального анализа населения микромаммалий мозаичных ландшафтов Карелии

КОРОСОВ

Андрей Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru*

КИРЕЕВА

Марина Леонидовна

*Петрозаводский государственный университет,
kireeva89@yandex.ru*

ГУСЕВА

Татьяна Леонидовна

*Петрозаводский государственный университет,
tan86276066@yandex.ru*

Ключевые слова:

мультифрактальный анализ
видовое разнообразие
антропогенные местообитания
мелкие млекопитающие

Аннотация:

Для территории с длительной историей лесопользования выполнили мультифрактальный анализ структуры сообщества мелких млекопитающих, исследованного в 1996–2015 гг. Скейлинг показал ухудшение свойств самоподобия териоценозов при уменьшении масштаба (объема выборок), что мы связываем с асимметричной реакцией разных видов зверьков на мозаику вторичных антропогенных стадий. Для получения значимых результатов требуются недоступно большие объемы данных. Время, затраченное на освоение технологии и выполнение расчетов мультифрактального анализа, не оправдалось скромностью выводов, полученных в этой работе.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. Н. Якимов

Рецензент: А. Г. Ширяев

Опубликована: 21 апреля 2016 года

Введение

Фрактал – это структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому (Федер, 1991). Самоподобие геометрической фигуры выявляется при изменении масштаба исследования – в процессе рассмотрения все меньших и меньших фрагментов объекта эти части в определенном смысле оказываются подобными целому. Природные сообщества могут рассматриваться как стохастические фракталы и при разных размерах могут демонстрировать подобие статистических характеристик (Гелашвили и др., 2013). Если показатели структуры видового сообщества на небольшой площади в определенном смысле подобны структуре сообществ на большей территории, то такую организацию можно назвать фрактальной, ею обладают многие виды в естественных местообитаниях. Как фрактальность структуры сообществ, так и случаи ее нарушения составляют предмет экологических исследований.

Цель сообщения состоит в том, чтобы на примере сообществ мелких млекопитающих средней тайги Карелии рассмотреть применимость мультифрактального анализа для исследования закономерностей пространственного распределения животных и попытаться выявить проблемы, возникающие при описании натурных наблюдений средствами мультифрактального анализа.

Материалы

В работе использованы материалы учета численности и видового состава мелких млекопитающих на участке площадью около 10 кв. км в окрестностях д. М. Гомсельга (Кондопожский р-н, Карелия). На основе дешифрирования космоснимков и полевой съемки построена карта для девяти типов местообитаний животных (Гусева и др., 2014). В их числе (рис. 1: 1–9) верховые сфагновые болота (1), луга (бывшие пашни, 2) и серия стадии сукцессии фитоценозов средней тайги – свежие вырубki, покрытые травой (1–2 года после рубок, 3), молодые вырубki, поросшие кустарником (3–7 л., 4), жердняки (7–11 л., 5), молодые лесные сообщества (в изученном районе – только лиственные, 12–17 л., 6), лиственные леса (18–70 л., 7), смешанные леса (70–100 л., 8), хвойные леса (почти исключительно сосняки, более 100 л., 9). Вследствие длительной истории освоения региона описанные типы местообитания имеют примерно равные площади, образуя очень неоднородную, пеструю среду обитания для животных, которая постоянно претерпевает все новые вмешательства человека.

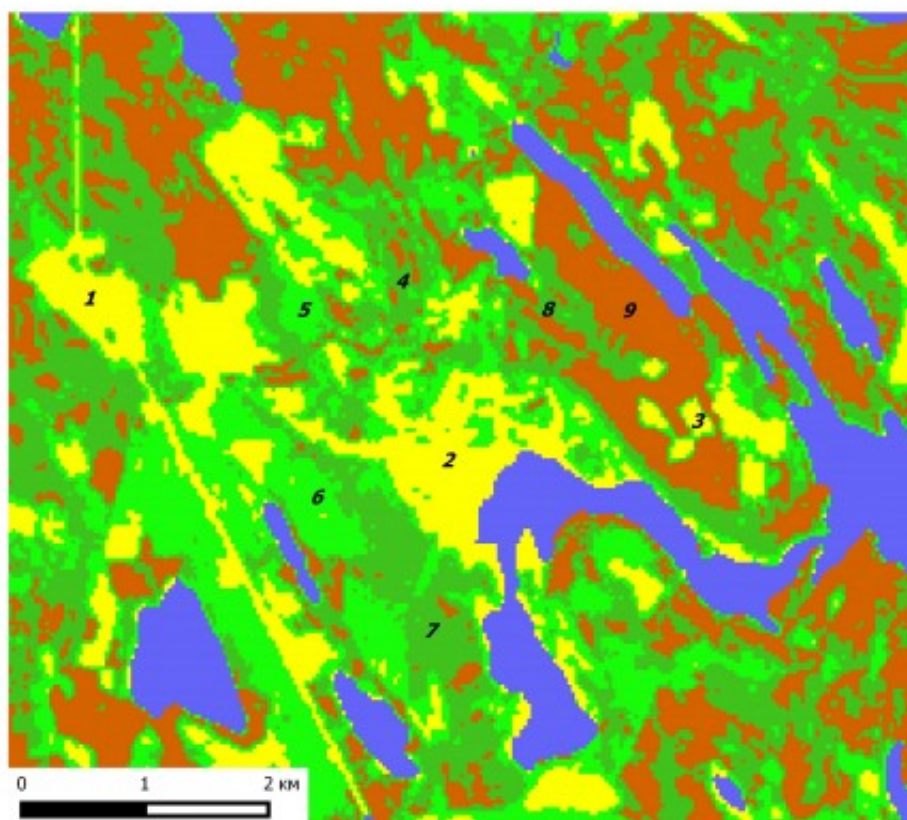


Рис. 1. Мозаика 9 типов биотопов (водные объекты – голубые) на дешифрированном космоснимке района работ (июль 2001 г.)

Fig. 1. Mosaic of 9 types of habitats (water bodies are blue) on the decoded space image of the studied area (July 2001)

В период с 1996 по 2015 гг. выполнен отлов в 529 линий ловушек. Всего отработано 61559 давилко-суток, отловлено 4278 особей 13 видов зверьков (*Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*, *Microtus oeconomus*, *Micromys minutus*, *Sorex araneus*, *Sorex isodon*, *Sorex caecutiens*, *Sorex minutus*, *Sicista betulina*, *Neomys fodiens*, *Talpa europae*, *Arvicola terrestris*, *Clethrionomys rutilus*). В работе нами использовались данные отлова только в августе месяце (для 20 лет): отработано 16126 давилко-суток, поймано 2043 особи 11 видов. В анализе использовались следующие обозначения: N – общее число отловленных животных (принято в качестве меры масштаба), p_{ij} – доля особей i -го вида в j -й выборке.

Для проведения мультифрактального анализа было выполнено агрегирование данных и составлено 66 выборок на основе общей выборки животных. Исходная группа состоит из 56 выборок,

относящихся к «локалитетам» – площадкам многолетнего отлова. Каждая из выборок этой группы включает животных, отловленных в разные годы на одной площадке. Отдельная площадка целиком включена в один тип биотопа. Площадки отстоят друг от друга на сотни метров и километры и каждый тип биотопа представлен несколькими площадками (от 4 до 12). Вторая группа состоит из 9 выборок, объединяющих выборки для каждого из изученных типов биотопов. Еще одна общая выборка объединяет все выборки в регионе. В итоге была получена матрица, состоящая из 66 выборок (рядов значений p_{ij}).

Методы

Мультифрактальный анализ выполнялся в соответствии с опубликованными рекомендациями (Гелашвили и др., 2013). Алгоритм состоит из четырех крупных и серии промежуточных процедур количественной обработки данных.

I. Подготовить стратифицированные выборки (см. выше).

II. Рассчитать серию рабочих переменных ($q, M_q, \log M_q, \log N, F, AIC, t_q, a, F(a), D$):

1. сформировать исходную матрицу данных размером $S \times k$ (S – число видов, k – количество выборок)
2. выбрать масштабную переменную N (например, число особей всех видов)
3. рассчитать значения доли i -го вида в j -той выборке $p_{ij} = N_i / N_j$
4. выбрать шаг для приращения степени q

$$M_q(N) = \sum_{i=1}^{S(N)} p_i^q$$

5. рассчитать значения моментов $M_q(N)$ для каждого q

6. рассчитать $\log M_q, \log N$ и построить графики зависимости между ними
7. оценить линейность этих зависимостей (в отличие от рекомендаций, мы использовали критерий F Фишера)
8. рассчитать скорость изменения моментов t_q как коэффициент регрессии по значениям для всех выборок: $\log M_q = t_q \log N_q + b$

III. Построить график мультифрактального спектра:

1. рассчитать индекс сингулярности $a_q = -((t_{q+h} - t_{q-h}) / 2h)$ (В монографии (Гелашвили и др., 2013) расчетная формула индекса сингулярности на стр. 141 записана с ошибкой – отсутствует знак минуса.)
2. рассчитать значения функции мультифрактального спектра $f_a = q \cdot a_q + t_q$
3. построить график мультифрактального спектра – график зависимости f_a от a

IV. Дать интерпретацию мультифрактальному спектру в соответствии с рекомендациями (Гелашвили, 2011).

Выборки формировались и корректировались в среде MS Access и MS Excel. Расчеты по алгоритму анализа выполнены в среде R ([скрипт](#)).

Результаты

Из 11 видов зверьков, отловленных в августе, доминирующие позиции занимают обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) и рыжая полевка (*Cl. glareolus*). Реже встречается пашенная полевка (*M. agrestis*), малая бурозубка (*S. minutus*), равнозубая бурозубка (*S. isodon*). В разных биотопах структура доминирования неодинакова. Например, в хвойном лесу доминирующим видом является рыжая полевка (49%), субдоминантом обыкновенная бурозубка (41%), в молодом лиственном лесу доминант обыкновенная бурозубка (67%), субдоминант рыжая полевка (27%) (рис. 2). Остальные виды в обоих сообществах представлены хуже – их суммарная доля составила менее 3%.

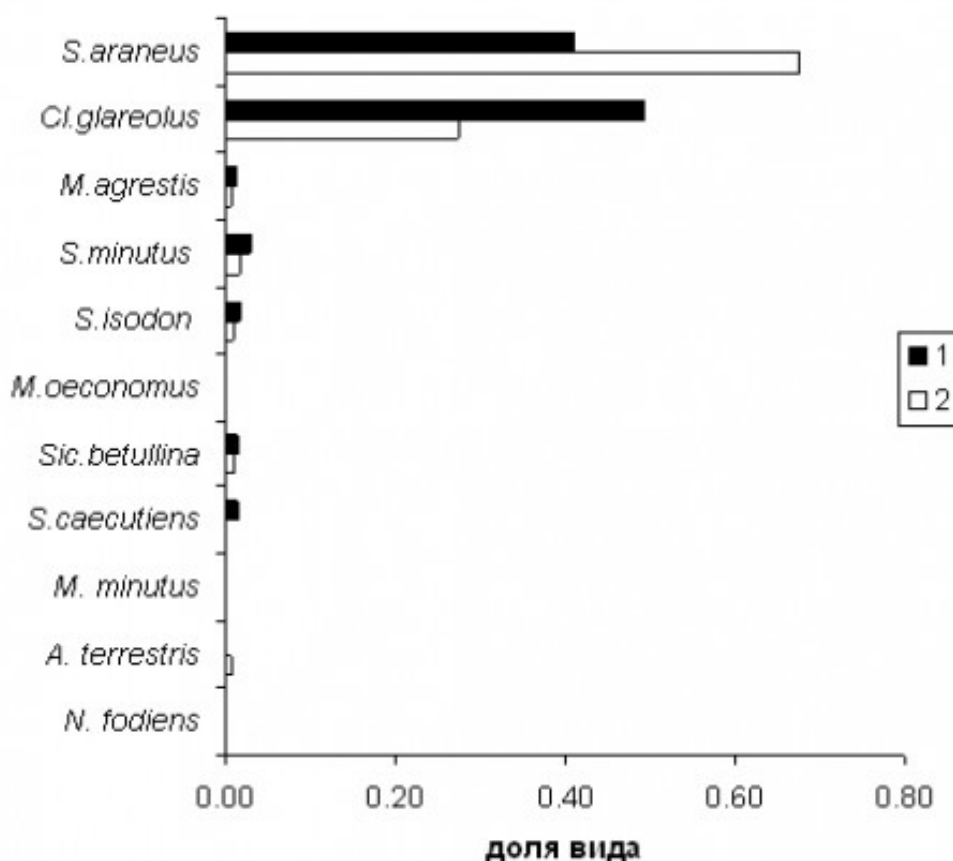


Рис. 2. Структура сообществ мелких млекопитающих в августе: 1 – хвойный лес, 2 – молодой лиственный лес

Fig. 2. The structure of small mammal's community in August: 1 - coniferous forest, 2 - young leaf forest

Дальнейший анализ будем проводить, приняв в качестве меры масштаба объем выборки – общее число отловленных особей, N .

Для расчета моментов M назначили диапазон значений степени q от -3 до 3 и составили ряды с шагом от 0.4 до 0.75 в разных вариантах расчетов.

Для каждой из 66 сформированных выборок были рассчитаны моменты M_q – сумма долей всех видов в степени q . Значение M_q – это компактная характеристика структуры видового сообщества, зависящая от величины показателя q . Некоторые значения M_q имеют простую интерпретацию. Значение доли вида, возведенное в степень 1 ($q = 1$), не меняется, поэтому сумма долей, возведенных в степень 1 , дает простую сумму долей всех видов в одной выборке, равную единице, $M_1 = 1$. Возведение в степень 0 любое число превращает в единицу, поэтому M_0 (Sp^0) равно количеству видов в выборке. Другие значения q сообщают значениям M_q особые свойства. Значения q больше 1 усиливают вклад в значение M_q доминирующих видов, поскольку возведение в положительные степени сильнее меняет большие значения, нежели малые. Отрицательные значения q – это обратные величины от доли вида $p^{-q} = 1/p^q$ и поэтому резко снижают долю доминантов в показателе M_q , усиливая вклад редких видов в величину M_q для данной выборки (Артюшенко и др., 2011).

Для иллюстрации приведем пример расчета четырех значений M ($q = -2, 0, 1, 2$) для первого локалитета из первого биотопа (табл. 1). Так, $M_0 = 4$ – в сообществе всего четыре вида; $M_2 = 0.66$, $M_{-2} = 14479$. Сравнение с ними значения для шестого локалитета (один тип биотопа – см. табл. 2): $M_2 = 0.56$, $M_{-2} = 39922$ показывает, что роль доминантов в этом локалитете несколько ниже, чем первом, но роль редких видов выше. Это понятно, поскольку в силу большего объема «промысловых усилий» на шестой площадке удалось отловить больше видов (6 против 4).

Таблица 1. Исходные данные и этапы расчета моментов для площадки (локалитета) 1 из биотопа 1 (молодой лес)

вид	n_i	p_i	p_i^2	p_i^0	p_i^1	p_i^2
<i>S. isodon</i>	1	0.0118	7225	1	0.01	0.0001
<i>S. minutus</i>	1	0.0118	7225	1	0.01	0.0001
<i>Cl. glareolus</i>	16	0.1882	28.2226	1	0.19	0.0354
<i>S. araneus</i>	67	0.7882	1.6095	1	0.79	0.6213
$M_q = \sum p_i^q$	85	1	$M_{-2} = 14479$	$M_0 = 4$	$M_1 = 1$	$M_2 = 0.66$

Таблица 2. Сводная таблица расчета моментов по всему массиву данных

№ биотопа	№ локалитета	Давилко-сутки	N	M_{-2}
1	1	510	85	14479.83
1	2	115	11	184.86
1	3	160	18	21.90
1	4	195	18	335.68
1	5	194	33	1098.46
1	6	810	130	39922.36
1	для биотопа 1	1984	295	66347.85
...				
9	1	175	9	163.65
9	2	175	3	27.00
9	3	100	10	110.25
9	для биотопа 9	450	22	1501.67
0	для всей территории	16126	2043	1455812.8

Следующий шаг – логарифмирование моментов. В основе фрактального анализа биоразнообразия лежит идея степенной зависимости показателей видового разнообразия от объема природной пробы (объема выборки, площади охваченной территории, продолжительности исследований). Поскольку в логарифмических осях график степенной зависимости становится прямой линией, резонно ожидать, что для сообществ, организованных фрактальным образом, зависимости между логарифмами показателей биоразнообразия и логарифмами показателей масштаба будут линейными (Гелашвили, 2011). Технологически это означает оценку линейности для зависимости между логарифмами моментов для всех выборок $\ln M_q$ и логарифмами для их объемов $\ln N$ (рис. 3).

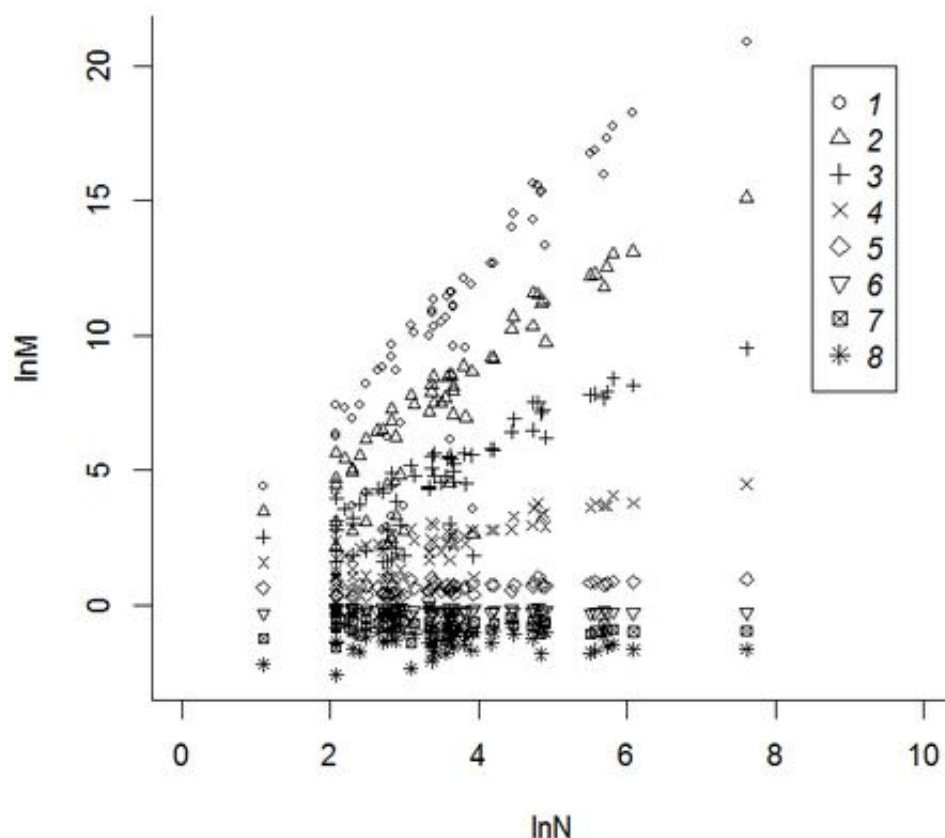


Рис. 3. Зависимость между величинами $\ln M_q$ и $\ln N$: 1-8-значения q в диапазоне от -3 до 3 с шагом 0.75

Fig. 3. The relationship between the values $\ln M_q$ and $\ln N$: 1-8 q -values in the range of -3 to 3 in increments of 0.75

На первом этапе для этой цели нами был использован дисперсионный анализ Фишера, проверяющий адекватность линейной модели исходным данным (Коросов, 2007). В нашем случае уровень значимости p оказался меньше 0.05 при отрицательных и больше 0.05 при положительных значениях, т. е. линейная модель не адекватна исходным данным (табл. 3, графа p_F). Как известно, это наблюдается, когда зависимость между переменными криволинейна, либо когда высокая изменчивость снижает значимость линейной модели. Рассчитанные для каждого q значения критерия Акаике оказались отрицательными (табл. 3, графа D). Таким образом, доказано, что для отрицательных значений q с ростом масштаба наблюдается криволинейное изменение логарифма моментов. Однако для положительных значений q с ростом масштаба этого сказать нельзя в силу существенной изменчивости данных и отсутствия доказанной зависимости между $\ln M$ и $\ln N$.

Таблица 3. Уровень значимости линейной модели по критерию Фишера (p_F) и значения критерия Акаике (d)

q	p_F	d
-3	< 0.001	-0.59
-2.6	< 0.001	-0.59
-2.2	< 0.001	-0.58
-1.8	< 0.001	-0.57
-1.4	< 0.001	-0.54
-1	< 0.001	-0.48
-0.6	< 0.001	-0.41
-0.2	< 0.001	-0.32
0.2	< 0.001	-0.1
0.6	< 0.001	0.03
1	0.09	0
1.4	0.14	-0.03

1.8	0.18	-0.04
2.2	0.21	-0.05
2.6	0.22	-0.05
3	0.23	-0.05

Иными словами, скейлинг структуры сообществ не соответствует степенному закону. В этих случаях есть возможность выполнить локальный мультифрактальный анализ (Якимов и др., 2014), при котором рекомендуется использовать не всю длину масштабной оси, а отрезки для нескольких выборочных масштабов. Автор рекомендации предлагает оценивать углы наклона касательных к сглаженным с помощью сплайна кривым линиям моментов, меняющихся с масштабом. Мы сделали проще, разбив исходную выборку на две группы – в одну объединили пробы для малого и среднего ($1 > \ln N > 3.8$) масштабов (локалитеты и часть биотопов), во вторую – пробы среднего и большого ($3.8 > \ln N > 7.6$) масштабов (часть локалитетов, часть биотопов, общая выборка).

Для каждой из этих выборок продолжили выполнение (теперь уже локального) мультифрактального анализа. Были рассчитаны величины t_q – значения скорости изменения моментов при увеличении размера выборки. Зависимость t_q от q не линейна (рис. 4), т. е. наше сообщество не является монофракталом.

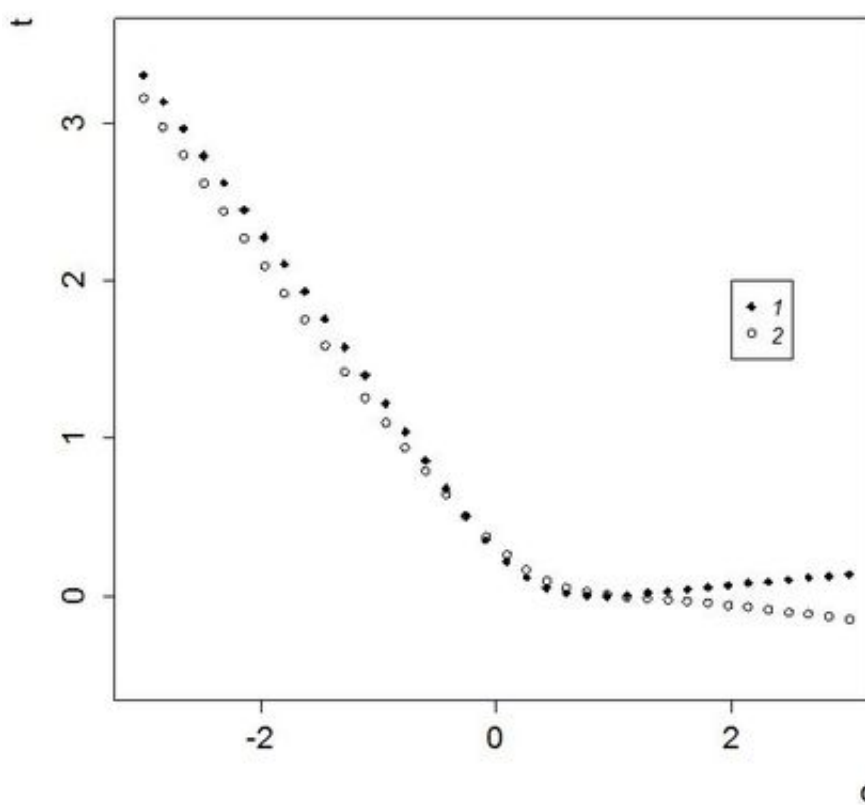


Рис. 4. Динамика t_q : 1 – рассчитанная как угол наклона линейной регрессии эмпирического скейлинга моментов, 2 – рассчитанная по последней общей выборке.

Fig. 4. The dynamics of t_q : 1 – calculated as a tilt angle of the linear regression of empiric scaling of moments; 2 – calculated on the last total sample.

Далее был рассчитан индекс сингулярности a_q , который показывает, меняется ли t_q при изменении q , как именно и в каком диапазоне. Также рассчитывается функция мультифрактального спектра f_a . Если бы сообщество имело монофрактальную структуру, т. е. если бы t_q было линейно, то значение a_q было бы единственным, а мультифрактальный спектр свернулся бы в точку с единственным значением f_a , соответствующим мультифрактальной размерности сообщества. Но поскольку функция t_q

криволинейна, можно сделать вывод, что мы имеем дело с мультифракталом и поэтому вынуждены рассчитывать и отображать целый спектр значений f_a . Так, для q равного -1.8 индекс сингулярности a_q равен 1 , а функция мультифрактального спектра f_a равна 0.13 (табл. 5).

Таблица 5. Значения индекса сингулярности и функции мультифрактального спектра

q	-1.97	-1.8	-0.94	0.09	0.94	1.8	1.97
a_q	1.01	1	0.91	0.61	0.08	0.07	0.07
f_a	0.11	0.13	0.24	0.31	0.08	0.08	0.09

Далее были построены графики мультифрактального спектра – зависимость f_a от a для обеих выборок (рис. 5). Предлагается следующая интерпретация построенных кривых (Гелашвили, 2011). Ордината точек характеризует фрактальную размерность сообщества, абсциссу можно рассматривать как долю видов того или иного подмножества. Левая ветвь спектра характеризует представленность в сообществе доминантных видов, а и правая ветвь – редких видов. Ширина спектра является показателем выравненности видов в сообществе, чем шире спектр, тем меньше выравненность. Высота спектра характеризует видовое разнообразие сообщества, чем выше спектр, тем больше видовое разнообразие.

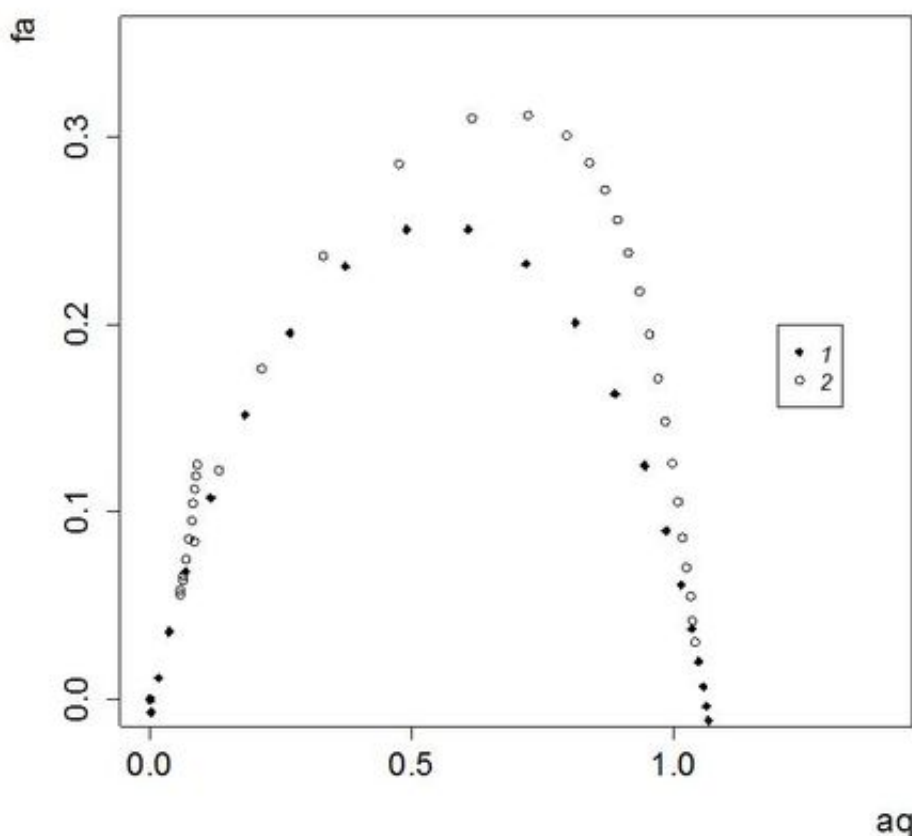


Рис. 5. Кривые мультифрактального спектра для левой (1) и правой (2) частей масштабной шкалы
Fig. 5. Curves of multifractal spectrum to the left (1) and right (2) parts of the scale

Как можно видеть на иллюстрации, дуга спектра для малых масштабов существенно ниже дуги для больших масштабов, но обе они примерно одинаковы по ширине. Таким образом и видовое богатство, и доля редких, и доля доминирующих видов выше для выборки больших масштабов. Истоки указанных отличий кроются в составе изученных выборок. Выборки малых и средних масштабов – это результаты непродолжительных учетов в локалитетах и одном из биотопов (болото), мало благоприятном для мелких млекопитающих. Выборки средних и крупных масштабов – это результаты наиболее продолжительных учетов в локалитетах разных биотопов, а также обобщенные по биотопам выборки и общая выборка. Понятно, что самые продолжительные учеты и объединение учетов по

биотопам дают наиболее устойчивую и полноценную картину структуры населения микромаммалий (точные оценки роли разных видов в сообществе). В то же время менее репрезентативные выборки, во-первых, не столь определенно характеризуют роль разных видов (на фоне широкой случайной изменчивости их значимостей), во-вторых, и то не всех.

Обсуждение

Результаты анализа показали, что для таксоценозов микромаммалий изученных районов фрактальная структура не прослеживается. Такой вывод сделан исходя из доказательства отсутствия линейной зависимости логарифмов моментов от логарифмов меры масштаба в области отрицательных значений q и исходя из отсутствия доказательства линейной зависимости -- для положительных степеней (табл. 3). Важно отметить - анализ диаграммы рассеяния проб не позволяет говорить и о криволинейной связи между этими переменными. Причина отсутствия зависимости очевидна - широкая изменчивость показателей $\ln M$ для положительных степеней q (рис. 3, 6).

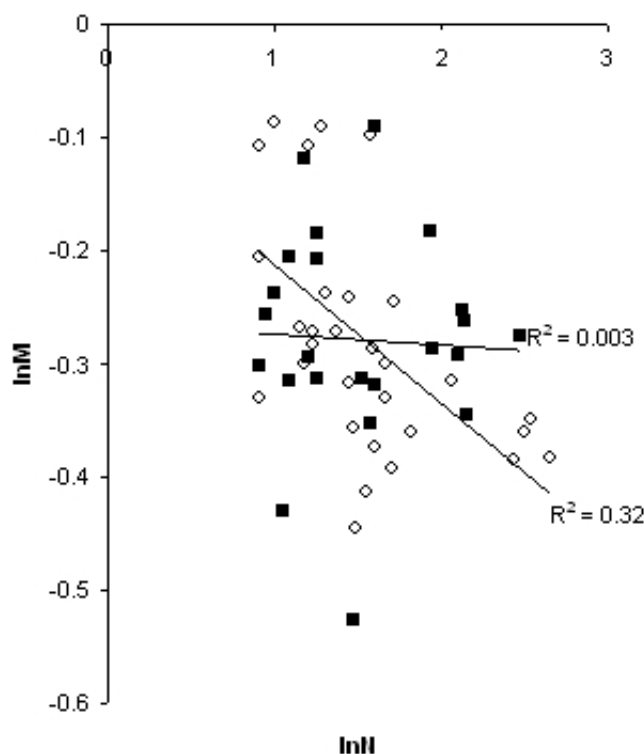


Рис. 6. Зависимость $\ln M$ от $\ln N$ при $q = 2$: 1 - лесные сообщества, 2 - вырубки
Fig. 6. Dependence of $\ln M$ on $\ln N$ at $q = 2$: 1 - forest communities, 2 - cuttings

Причин этого сложного явления может быть несколько. На наш взгляд, фрактальная структура сообществ нарушается из-за антропогенного воздействия. Начиная с 60-х гг. прошлого века на изучаемой территории постоянно велись вырубки леса. Мы выявляем несколько «волн» трансформации (Гусева и др., 2014): масштабные рубки в 60-70-е гг., стагнация в девяностых, активизация рубок с начала века. Вырубки превратили хвойную среднюю тайгу в пеструю мозаику лиственных и хвойно-лиственных фитоценозов, находящихся на разных стадиях сукцессии. Эти мелкоконтурные местообитания населяют более 11 видов мелких млекопитающих в самых причудливых сочетаниях и каждый биотоп и каждая площадка обладает своеобразной структурой сообществ (соотношением значимостей p_i). Вследствие этого моменты для положительных степеней q широко варьируют в области небольших масштабов. Линейность скейлинга моментов ухудшается, правда, не для всех биотопов одинаково. Так, вторичные станции населены в основном доминирующими эврибионтными видами (рыжей полевкой и обыкновенной бурозубкой), поэтому для этих биотопов различие в доле доминирующих видов на малых и средних масштабах порождает широкую изменчивость моментов ($R^2 = 0.03$). Напротив, лесные сообщества с более однообразной и устоявшейся структурой

доминирования демонстрируют меньшую изменчивость моментов ($R^2 = 0.32$). Анализ обнаружил адекватность линейной зависимости моментов от масштаба для лесных сообществ ($p = 0.0009$) и ее отсутствие – на разновозрастных вырубках ($p = 0.79$) (рис. 6).

Вторая очевидная для нас причина отсутствия степенного скейлинга моментов состоит в недостаточной репрезентативности исходных данных. Сопоставим характеристики биоразнообразия двух выборок – для левой и правой частей масштабной шкалы. Как видно на рис. 5, выравненность двух групп примерно одинакова. Казалось бы, увеличение доли доминирующих и редких видов (выявленное для второй группы) должно сопровождаться снижением выравненности, однако графики спектров показывают, что этого нет – обе группы выборок сходны по этому показателю. Такое возможно, если в группе менее репрезентативных учетов, во-первых, видов меньше, чем в первой группе выборок, и, во-вторых, представленность всех видов широко варьирует без очевидных приоритетов – что и наблюдается для наборов нерегулярных учетов (левой выборки).

Таким образом, анализ полученных диаграмм позволяет выйти на те объемы «промысловых усилий», при которых показатели структуры сообществ мелких млекопитающих должны стабилизироваться. В первом приближении таким числом (порогом репрезентативности) можно принять границу разбиения выборок на две описанные группы – $\lg N = 3.8$, или $N = 45$. При средней численности зверьков в августе месяце 11 экз./100 д-с (давилко-суток) получается, что на одной пробной площадке необходимо отрабатывать минимум 400 давилко-суток. Учитывая, что для полного цикла динамики сообщества нужно охватить период хотя бы 5 лет, а отдельный учет не должен быть менее 100 д-с, получаем более оправданное число объема отловов на одной площадке – 500 д-с. Примерно такой объем отловов позволяет получить хорошее описание структуры населения на одной площадке отдельного типа биотопа за 5 лет. Если в регионе исследуются 9 типичных местообитаний, изученных хотя бы на 3 площадках в объеме 100 д-с, то для одного сезона получаем 2700 д-с (108 линий по 25 давилки общей длиной 13.5 км); объем отлова должен составить порядка 300 зверьков. Для выполнения такой работы даже в типичный год необходим штат около 10 человек. Таким образом, в рамках наших возможностей (людских, финансовых, территориальных) неточность оценки значимости отдельных видов не может быть ликвидирована. Коль скоро фрактальный анализ требует столь больших выборок, получается, что его очень трудно выполнить в отношении сообществ мелких млекопитающих.

Категоричность этого вывода следует смягчить только тем соображением, что недостижимо большие выборки требуются только для доказательства самоподобия в организации ценозов. Сам же аппарат мультифрактального анализа вполне приложим и к несамоподобным сообществам (например, в форме локального мультифрактального анализа, см. Якимов и др., 2014) как эффективный способ емкого разнопланового описания сложной структуры многих сообществ на обширной территории. Например, сопоставляя мультифрактальные спектры, построенные для выборок, характеризующих разные биотопы, вполне можно получить содержательные заключения (рис. 7).

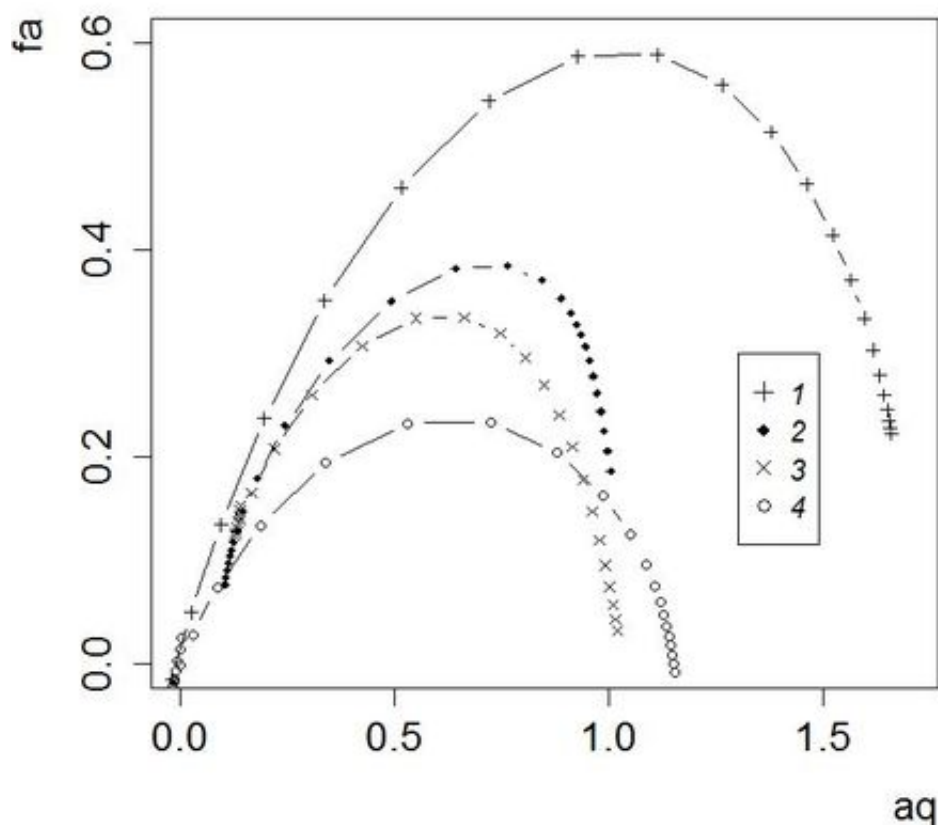


Рис. 7. Мультифрактальные спектры для разных типов биотопов: 1 – молодая вырубка, 2 – лиственный лес, 3 – хвойный лес, 4 – луг

Fig. 7. Multifractal spectra for the different types of habitats: 1 - young cutting, 2 - deciduous forest, 3 - coniferous forest, 4 - meadow

Молодые вырубки отличаются сочетанием частично сохранившегося напочвенного покрова хвойных лесов с развитым разнотравьем, что в летний период привлекает практически все виды микромаммалей региона. По этой причине смешанное видовое богатство в этих биотопах – самое высокое (рис. 7; 1), но выравненность слабая из-за яркого преобладания фоновых эвритопных доминантов (обыкновенной бурозубки и рыжей полевки). На этом фоне луга с неразвитой подстилкой населены только темной полевкой и нечасто посещаются фоновыми доминирующими видами; соответственно, видовое богатство здесь самое низкое, а выравненность невысокая (рис. 7; 4). Лесные местообитания (рис. 7; 2, 3) обладают более стабильной и сходной структурой доминирования с невысоким биоразнообразием, однако в лиственных лесах (с той или иной примесью хвойных пород) встречается больше видов и с большей численностью, чем в сосняках-зеленомошниках.

Закключение

Что же новое привносит проведенный анализ в наше понимание организации териоценоза микромаммалей? В первую очередь нужно отметить, что для подготовки окончательного варианта представления материалов были выполнены сотни промежуточных вариантов с варьированием структуры изучаемых выборок и методов их объединения. Это позволило существенно лучше оценить достоинства и недостатки накопленных данных, обозначить явные пробелы в потоках биологической информации. Это важный позитивный эффект нашей работы. Выполненный анализ позволил оценить репрезентативность показателей структуры населения мелких млекопитающих. Полученные результаты, на наш взгляд, показывают, что для репрезентативного описания структуры сообщества нужны очень большие наборы данных. Если выборки с одной площадки не должны содержать менее 45 экз. зверьков, то это значит, что многие сезонные и экспедиционные отборы проб не могут сообщить о структуре изучаемых сообществ ничего существенного. Это пессимистическое впечатление, видимо, необходимо проверить методами численного моделирования. Еще одно существенное соображение состоит в том, что для изучаемого района обнаружено явное нарушение степенного скейлинга

моментов, нарушение самоподобия населения мелких млекопитающих. В качестве рабочей гипотезы можно принять, что в этом повинна антропогенная мозаичность местообитаний. Однако в предварительной публикации мы решили не углубляться в данную тему. По результатам работы можно сделать ряд конкретных выводов.

1. По данным многолетних учетов в окрестностях с. М. Гомсельга было обнаружено 13 видов мелких млекопитающих (в августе – 11).
2. Сообщество мелких млекопитающих окрестностей села М. Гомсельга нельзя назвать самоподобным, поскольку скейлинг логарифмов моментов не удастся описать линейной функцией.
3. В список причин отсутствия самоподобия токсосоценозов микромаммалей, видимо, следует включить пеструю мозаичность местообитаний, возникших в результате вмешательства человека в форме рубок, а также невысокую и неравную репрезентативность учетов животных на пробных площадках.
4. Процедура мультифрактального анализа сложна, требует больших объемов исходной экологической информации и не обладает очевидной техникой интерпретации результатов расчетов.
5. Мультифрактальный анализ полезен тем, что позволяет глубоко понять структуру имеющихся материалов и сформировать гораздо более полноценное впечатление о видовой структуре изучаемых сообществ.

Библиография

Артюшенко М. В., Зуб Л. Н., Подгородецкая Л. В, Федоровский А. Д. Мультифрактальный анализ биоразнообразия и ценотической структуры сообщества растений по данным дистанционного зондирования [Multifractal analysis of biodiversity and community structure of plants on remote sensing data] // Доповіді Національної академії наук України. 2011. №9. С. 132–141.

Гелашвили Д. Б. Избранные труды по теоретической и прикладной экологии. [Selected Works on Theoretical and Applied Ecology] Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2011. 392 с.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. [Fractals and multifractals in Bioecology.] Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского государственного университета, 2013. 370 с.

Гусева Т. Л., Коросов А. В., Беспятова Л. А., Аниканова В. С. Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии [Long-term dynamics of biotopic placing of the common shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) in mosaic landscapes of Karelia] // Уч. зап. ПетрГУ. 2014. № 8. С. 13–20.

Коросов А. В. Специальные методы биометрии. [Special methods of biometrics.] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.

Федер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991. 254 с.

Якимов В. Н., Солнцев Л. А., Розенберг Г. С., Иудин Д. И., Широков А. И., Локтева О. А., Гелашвили Д. Б. Локальный мультифрактальный анализ пространственной структуры луговых сообществ в малых масштабах [Local multifractal analysis of the spatial structure of the meadow communities on a small scale] // Докл. АН. 2014. Т. 458. № 5. С. 613–617.

Halley J. M., Hartley S., Kallimanis A. S., Kunin W. E., Lennon J. J., Sgardelis S. P. Uses and abuses of fractal methodology in ecology // Ecology Letters. 7. 2004. P. 254–271.

Благодарности

Авторы выражают признательность С. В. Бугмырину, Л. А. Беспятовой, В. С. Аникановой за участие в сборе материала и В. Н. Якимову за ценные замечания по содержанию статьи.

Experience of fractal analysis of micromammal population in mosaic landscapes of Karelia

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

**KIREEVA
Marina**

Petrozavodsk State University, kireeva89@yandex.ru

**GYSEVA
Tatyana**

Petrozavodsk State University, tan86276066@yandex.ru

Keywords:

multifractal analysis
species diversity
anthropogenic habitats
small mammals

Summary:

The multifractal analysis of the community structure of small mammals which inhabit the areas with a long history of forest management was carried out on the basis of the investigations of 1996-2015. Scaling showed deterioration of the self-similarity of theriocenosis, while scaling down (reducing the volume of the sample). In our opinion, this is due to the asymmetric reaction of different types of animals in the secondary anthropogenic mosaic of habitats. To obtain meaningful results it is necessary to possess unattainably great amount of data. The time elapsed to learn technology and calculations of multifractal analysis was not justified by the modesty of conclusions received in this study.

References

- Artyushenko M. V. Zub L. N. Podgorodeckaya L. Fedorovskiy A. D. Multifractal analysis of biodiversity and community structure of plants on remote sensing data, *Dopovidi Nacional'noï akademii nauk Ukraïni*. 2011. No.9. P. 132–141.
- Gelashvili D. B. *Selected Works on Theoretical and Applied Ecology* Nizhniy Novgorod: Izd-vo NNGU, 2011. 392 p.
- Gelashvili D. B. Iudin D. I. Rozenberg G. S. Yakimov V. N. Solncev L. A. *Fractals and multifractals in Bioecology*. Nizhniy Novgorod: Izd-vo Nizhegorodskogo gosuniversiteta, 2013. 370 p.
- Guseva T. L. Korosov A. V. Bespyatova L. A. Anikanova V. S. Long-term dynamics of biotopic placing of the common shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) in mosaic landscapes of Karelia, *Uch. zap. PetrGU*. 2014. No. 8. P. 13–20.
- Korosov A. V. *Special methods of biometrics*. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2007. 364 p.
- Feder E. *Fraktaly*. M.: Mir, 1991. 254 p.
- Yakimov V. N. Solncev L. A. Rozenberg G. S. Iudin D. I. Shirokov A. I. Lokteva O. A. Gelashvili D. B. Local multifractal analysis of the spatial structure of the meadow communities on a small scale, *Dokl. AN*. 2014. T. 458. No. 5. P. 613–617.
- Halley J. M., Hartley S., Kallimanis A. S., Kunin W. E., Lennon J. J., Sgardelis S. P. Uses and abuses of fractal methodology in ecology, *Ecology Letters*. 7. 2004. P. 254–271.



УДК 57.022

Структурно-функциональные адаптации лишайников рода *Umbilicaria* в скальных местообитаниях на территории южной Карелии

СОНИНА

ПетрГУ, angella_sonina@mail.ru

Анжелла Валерьевна

ЦУНСКАЯ

ПетрГУ, catannacat@yandex.ru

Анна Андреевна

Ключевые слова:

лишайники р. *Umbilicaria*
анатомическое строение
фотосинтетические пигменты
адаптации

Аннотация:

Изучены анатомические и физиологические особенности двух видов *Umbilicaria deusta* и *U. hyperborea* на территории южной Карелии: урочище «Чертов стул» – Петрозаводский городской округ, и отработанный карьер малинового кварцита – Прионежский район. Установлено, что вид *U. deusta* показал морфологическую изменчивость при функциональной стабильности параметров пигментного фотосинтетического аппарата. Вид *U. hyperborea* наряду с морфологической проявил и функциональную вариабельность за счет значительного варьирования всех показателей фотосинтетического аппарата. Это позволило выявить два пути в адаптации у исследованных видов рода *Umbilicaria* к факторам среды. Адаптация лишайника по пути изменения структуры микобионта – структурная адаптация у вида *U. deusta*. И структурно-функциональная, связанная с варьированием и анатомических структур, и количественных показателей фотосинтетического аппарата фотобионта у вида *U. hyperborea*, для которого приспособляемость к условиям среды обеспечивают оба симбионта.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 15 июня 2015 года

Опубликована: 21 декабря 2015 года

Введение

Лишайники – комплексные организмы, состоящие из гетеротрофного и автотрофного компонентов, связанных между собой трофическими связями. Взаимоотношения генетически и экологически разных симбионтов определяют адаптивные стратегии организма к условиям местообитания, а также положение и роль лишайников в экосистемах. Вопрос взаимоотношений бионтов в таллеме лишайника в современной литературе активно изучается (Gorbushina, Beck, Schulte, 2005; Павлова, Маслов, 2008; Lutzoni, Miadlikowska, 2009; Тарасова и др., 2012; Pickard et. al., 2013), особенно в биохимических исследованиях, где показана роль вторичных метаболитов в регуляторных механизмах, обеспечивающих существование симбиотического организма. Однако в работах не показана роль отдельных бионтов в реакции лишайника на факторы окружающей среды, а, следовательно, и на адаптацию лишайника как комплексного организма к этим условиям. На территории Карелии в эпилитном покрове открытых местообитаний часто встречаемыми являются виды

лишайников сем. *Umbilicariaceae*.

Цель исследования – выявление адаптивных структурных (анатомических) и функциональных (физиологических) возможностей у лишайников *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. и *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm., в скальных типах обитания на территории Карелии.

Материалы

Материалом для анатомо-физиологических исследований послужили талломы лишайников рода *Umbilicaria*. Род *Umbilicaria* представлен на территории Карелии 12 видами (Фадеева и др., 2007). В исследование были включены два вида *U. deusta* и *U. hyperborea* семейства *Umbilicariaceae*. Семейство *Umbilicariaceae* Cheval. – хорошо изолированная группа лишайниковых аскомицетов (лишайников) с неясным положением в системе. Большинство видов обитает на скалах, в основном в приполярных и горных районах России (Давыдов, 2007). Виды являются облигатными эпилитами, имеют умбиликатный таллом из класса листоватых, их морфологическая особенность – наличие гомфа (структуры нижнего корового слоя) для прикрепления к субстрату. Фототрофный бионт – зеленые одноклеточные водоросли рода *Trebouxia* (Purvis et al., 1992).

По сходству характера распространения видов этого семейства по биогеографическим областям Л. Г. Бязров (2013) выделил 19 групп. Виды, анализируемые в нашей работе, отнесены к разным группам в зависимости от широты распространения. Наиболее широко распространенным видом является *U. hyperborea*, которая характеризуется палеарктическим, неарктическим, австралазийским и океаническим распространением. *U. deusta* также довольно широко распространена в пределах суши, указана в палеарктической, неарктической, неотропической и австралазийской провинциях.

Анализируемым видам свойственен широкий экологический спектр: они встречаются от сухих широколиственных субтропических лесов до тундровых сообществ высоких широт (Бязров, 2013). В связи с широкими экологическими характеристиками данные виды должны обладать структурно-функциональным разнообразием. Это положение и легло в основу нашего исследования.

Методы

Исследование проводилось на территории Карелии, в пределах Петрозаводского городского округа, на скальном выходе урочища «Чертов Стул» и на территории отработанного кварцитного карьера в п. Кварцитный, Прионежского административного района Республики Карелия (рис. 1).



Рис. 1. Карта Республики Карелия. 1 – Ботанический сад ПетрГУ (место исследования – урочище Чертов Стул), 2 – пос. Кварцитный (место исследования – кварцитный карьер)
 Fig. 1. The map of the Republic of Karelia. 1 – The Botanical garden of PetrSU (the place of studying - the Devil's Chair tract), 2 – vil. Kvarcitsnyy (the place of studying - waste crimson quartzite quarry)

В естественных условиях обитания исследованных видов были оценены параметры среды: тип растительного сообщества, угол наклона поверхности субстрата и экспозиция склона (с помощью горного компаса). Измеренные параметры среды отражают световое довольствие местообитания.

Урочище «Чертов Стул» – уникальное место выхода на дневную поверхность вулканических пород – базальтов (Куликов, Куликова, 2001), расположенное на территории ботанического сада Петрозаводского государственного университета (рис. 2). Экспозиция скального выхода – южная, скалы не затенены или слабо затенены из-за близости сосняка черничного разнотравного, сформированного на поверхности скального выхода. Участок, на котором были собраны талломы *U. deusta* и *U. hyperborea*, представляет собой открытые более или менее горизонтальные поверхности с углом наклона $+51^{\circ}...+68^{\circ}$. Виды произрастают совместно, занимая одни и те же участки скал. В данном местообитании было выделено четыре точки с 80-100% покрытием этих видов, в пределах каждой собрано по 10-20 талломов, которые представляли собой 1 образец.



Рис. 2. Общий вид урочища «Чертов Стул», Петрозаводский городской округ.
Fig. 2. General view of the Devil's Chair tract in Petrozavodsk urban district.

Вторым местом отбора образцов был заброшенный карьер в пос. Кварцитный. Добыча малинового кварцита здесь была завершена в 30-х годах XX века. Образцы собраны с более или менее горизонтальных скальных поверхностей (угол наклона от $+48^{\circ}$ до $+85^{\circ}$) с большой давностью нарушения, на самом верху карьера, вблизи сосняка черничного зеленомошного. Скалы не затенены лесом, имеют южную экспозицию. Виды *U. deusta* и *U. hyperborea* произрастают в практически одинаковых условиях, образуя скопления талломов на одном и том же скальном выступе (рис. 3).

Отбор талломов лишайников производился в местах с высоким обилием исследованных видов (80-100 % покрытия). Талломы старались отбирать одного размера и со схожими морфологическими признаками (одного онтогенетического состояния).



Рис. 3. Общий вид кварцитового карьера, п. Кварцитный, Прионежский административный район.
Fig. 3. General view of the crimson quartzite quarry in vil. Kvartsitny of Prionezhsky region.

Всего было собрано 8 образцов талломов лишайников (в каждом по 10-20 талломов): 4 образца в кварцитовом карьере (2 – *U. deusta*, 2 – *U. hyperborea*) и 4 образца в пределах урочища «Чертов Стул» (3 – *U. deusta*, 1 – *U. hyperborea*).

Местообитания талломов лишайников имеют ряд характерных особенностей (табл. 1).

Таблица 1. Параметры местообитаний исследуемых видов лишайников

Место сбора	№ образца	Угол наклона поверхности субстрата°	Субстрат (по: Фадеева, Сонина, 2007)
П. Кварцитный	1) <i>U. hyperborea</i>	+51°	Мелкозернистый, сглаженный
	2) <i>U. Hyperborea</i>	+68°	
	3) <i>U. deusta</i>	+48°	
	4) <i>U. deusta</i>	+68°	
Урочище «Чертов стул»	5) <i>U. hyperborea</i>	+68°	Среднезернистый
	6) <i>U. deusta</i>	+62°	
	7) <i>U. deusta</i>	+85°	
	8) <i>U. deusta</i>	+54°	

В лабораторных условиях выполнено определение видов лишайников стандартными лихенологическими методами (Сонина и др., 2006), проведены анатомические и физиологические исследования. Анатомические исследования включали измерение толщины анатомических слоёв: верхнего и нижнего корового, альгального, сердцевинного, а также толщины среза. Для каждого образца измерено по 60 значений толщины каждого анатомического слоя. В общей сложности сделано более 540 срезов и 3150 измерений. Для работы были использованы бинокляр МСП-2 и микроскоп МИКМЕД-6, измерение выполнено с помощью окуляр-микрометра.

Определение фотосинтетических пигментов выполнено методом спиртовой экстракции (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Maslova, Popova, 1993) спектрофотометрически (UNICO SPECTROPHOTOMETER 2800). Пигменты определяли в образцах в трехкратной биологической повторности и девятикратной химической.

Предварительный анализ распределения признаков талломов лишайников (ширины анатомических слоев) выявил отсутствие нормального распределения в отдельных сравниваемых образцах. После преобразования значений с помощью логарифмирования получено распределение признака близкое к нормальному. Анализировалось распределение логарифмов анатомических показателей талломов лишайников. В таблице 2 приведены медианы (*Me*) ширины анатомических слоев в талломах лишайников и средние значения (*M*) логарифмов ширины слоев. Обработка данных выполнена на основе однофакторного дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализов (Ивантер, Коросов, 2010) в среде Excel.

Результаты

В результате проведенного исследования анатомических структур талломов отмечается значительное варьирование ширины слоёв у *U. deusta* в обоих местах сбора. Варьируют значения всех анатомических структур грибного компонента (образцы 3, 4, 6, 7, 8 в табл. 2, рис. 4): коровые слои и ширина сердцевины, а также в целом ширина таллома. Более узкий диапазон варьирования ширины отмечен для альгального слоя, сложенного клетками фотобионта. Если ширина слоев, сформированных грибным компонентом, изменяется в разных образцах в 1.5–3 раза, то ширина водорослевого слоя - менее, чем в 2 раза. Такой диапазон варьирования характерен для обоих мест сбора образцов: и для кварцитового карьера, и для урочища «Чертов Стул» (рис. 4).

Таблица 2. Анатомическое строение исследованных талломов лишайников*

МС	№ обр.	Вид лиш. (n=60)	ВКС (мкм) Me	log ВКС М	АС (мкм) Me	log АС М	СС (мкм) Me	log СС М	НКС (мкм) Me	log НКС М	ШТ (мкм) Me	log ШТ М
пК	1	<i>U. hyp</i>	25.0	1.4	47.5	1.7	81.3	1.9	35.0	1.5	193.8	2.3
пК	2	<i>U. hyp</i>	22.5	1.3	67.5	1.8	73.8	1.8	42.5	1.6	198.8	2.3
учС	5	<i>U. hyp</i>	17.5	1.2	60.0	1.8	87.5	1.9	17.5	1.2	181.3	2.3
пК	3	<i>U. dst</i>	30.0	1.5	62.5	1.8	87.5	1.9	47.5	1.6	22.5	2.4
пК	4	<i>U. dst</i>	22.5	1.1	42.5	1.6	35.0	1.5	12.5	1.1	103.8	2.0
учС	6	<i>U. dst</i>	17.5	1.2	35.0	1.6	33.8	1.5	17.5	1.2	103.8	2.0
учС	7	<i>U. dst</i>	12.5	1.1	65.0	1.8	81.3	1.9	15.0	1.2	173.8	2.2
учС	8	<i>U. dst</i>	7.5	1.0	45.0	1.6	50.0	1.7	17.5	1.3	120.0	2.1

*Обозначения: МС – место сбора, пК – пос. Кварцитовый, учС – урочище «Чертов Стул»; *U. hyp* – *Umbilicaria hyperborea*, *U. dst* – *Umbilicaria deusta*; ВКС- верхний коровый слой, АС – альгальный слой, СС – сердцевинный слой, НКС – нижний коровый слой, ШТ – ширина таллома, мкм - микрометры; М – средняя арифметическая (n=60), Me - медиана

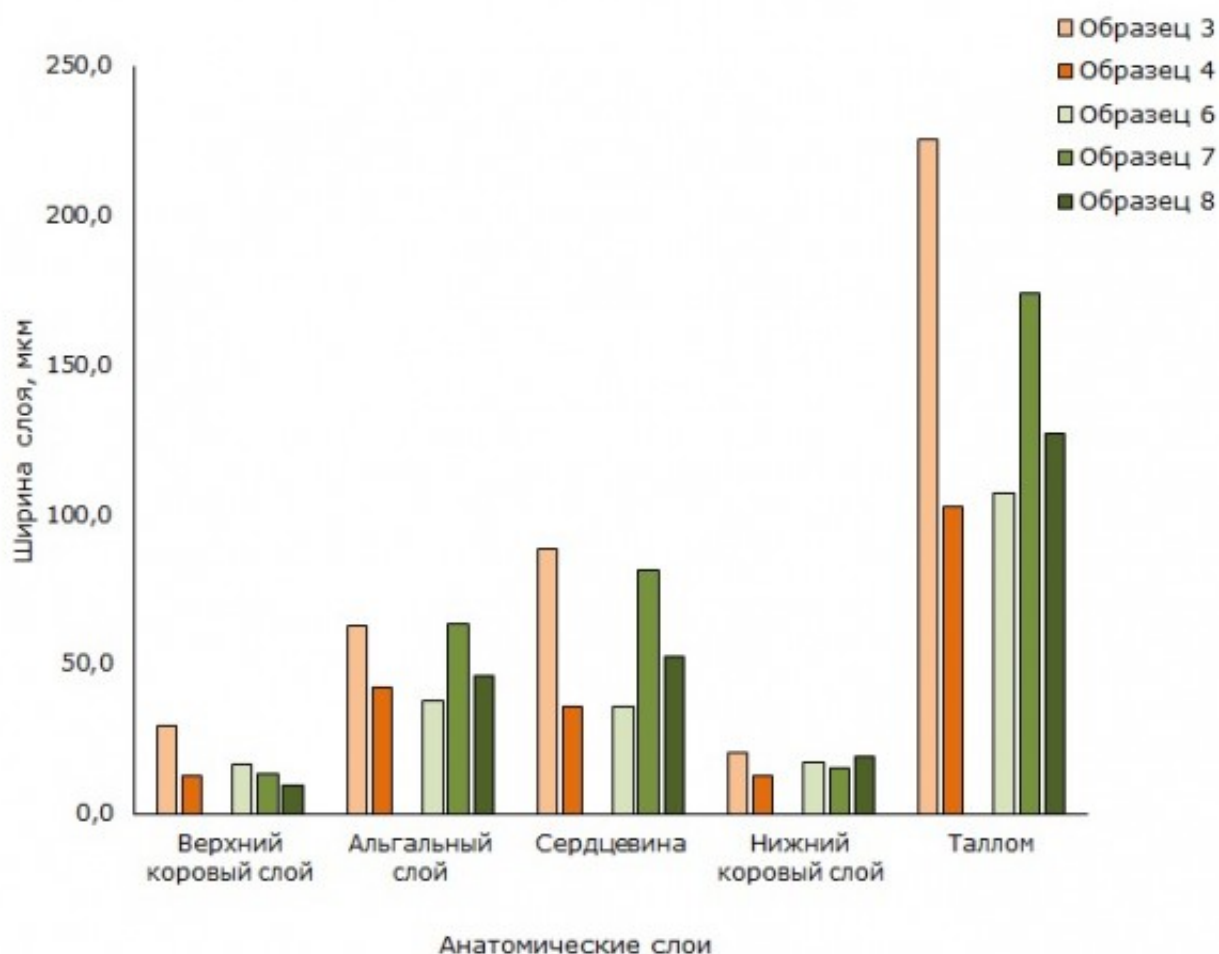


Рис. 4. Анатомические слои в талломах вида *Umbilicaria deusta*. Образцы 3, 4 (оранжевые столбцы) – кварцитный карьер, образцы 6, 7, 8 (зеленые столбцы) – урочище «Чертов Стул»

Fig. 4. Anatomic layers in thalli of species *Umbilicaria deusta*. Samples 3, 4 (orange columns) - crimson quartzite quarry, samples 6, 7, 8 (green columns) - the tract "Devil's Chair"

Все выявленные различия между измеренными параметрами анатомических слоев у вида *U. deusta* из двух мест сбора статистически значимы (табл. 3). Также значимы различия по всем анатомическим показателям между отдельными образцами в пределах одного местообитания: между образцами (3 и 4) в кварцитном карьере и между образцами (6, 7 и 8) в урочище «Чертов Стул» ($p < 0.001$).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий между образцами двух видов лишайников из разных местообитаний (приведены значения уровня значимости – p)

Вид лишайника	ВКС	АС	СС	НКС	ШТ
<i>U. dst</i>	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
<i>U. hyp</i>	0.00	0.30	0.00	0.01	0.00

Анатомические показатели талломов у *U. hyperborea* в трех образцах (1, 2, 5) изменяются в более узком диапазоне (табл. 2, рис. 5). При сравнении талломов этого вида из двух местообитаний статистически значимо различаются показатели ширины слоев, сформированных грибным симбионтом:

верхний коровый слой, сердцевина, нижний коровый слой и в целом ширина таллома ($p < 0.01$) (табл. 3). По значениям ширины альгального слоя между образцами *U. hyperborea* из двух местообитаний различий не было выявлено ($p = 0.3$) (табл.3). Альгальный слой во всех образцах имеет близкие значения, ширина варьирует в узком диапазоне от 54.3 до 65.8 мкм.

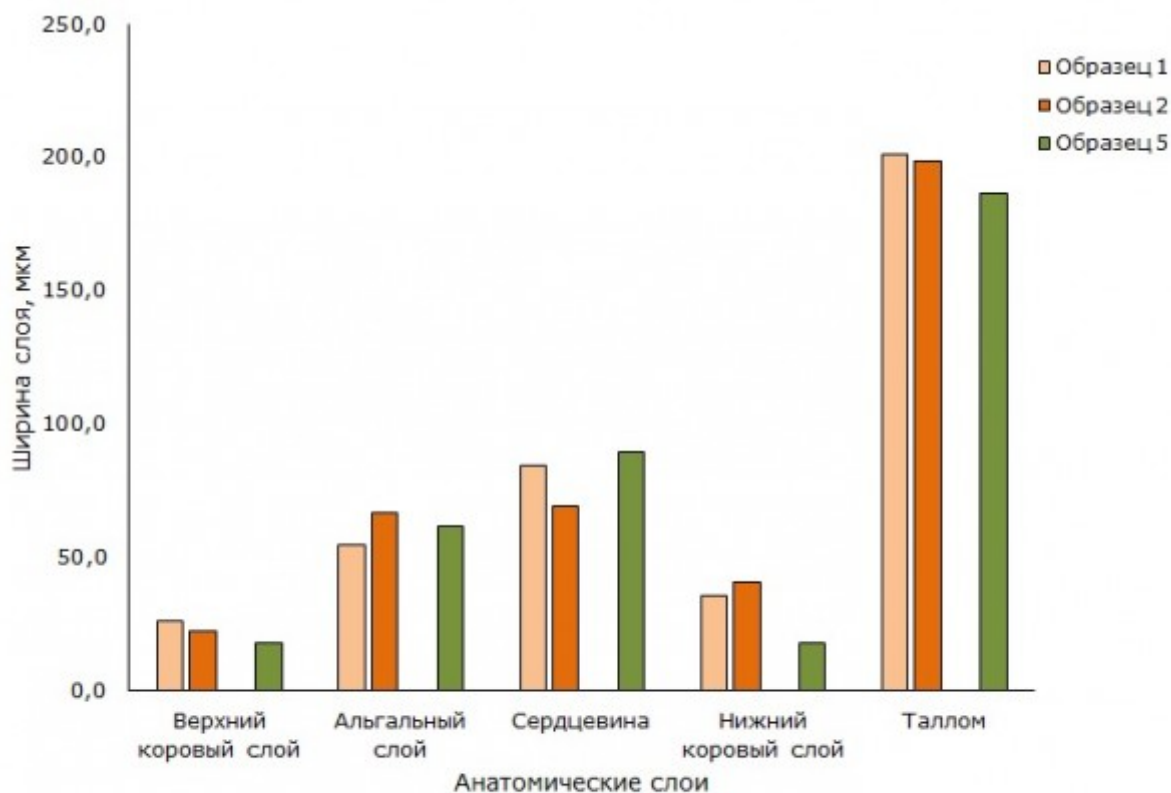


Рис. 5. Анатомические слои в образцах талломов вида *Umbilicaria hyperborea*. образцы 1, 2 (оранжевые столбцы) – кварцитный карьер, образец 5 (зеленый столбец) – урочище «Чертов Стул»
 Fig. 5. Anatomic layers in thalli of species *Umbilicaria hyperborea*. Samples 1, 2 (orange columns) - crimson quartzite quarry, sample 5 (green column) - the tract "Devil's Chair"

При относительной стабильности значений ширины альгального – фотосинтезирующего слоя, количественные показатели фотосинтетических пигментов именно у *U. hyperborea* (Хл *a* – основной пигмент реакционного центра, Хл *b* и каротиноиды – пигменты светособирающего комплекса) изменяются в достаточно широком диапазоне – в 2 раза. Объем светособирающего комплекса (ССК) изменяется в диапазоне от 65 до 91 % (табл. 4). Расчетные показатели такие, как отношение Хл *a/b* изменяется в 2 раза, меньше варьирует отношение каротиноидов к хлорофиллам от 4 до 6 (табл. 5).

У *Umbilicaria deusta* в исследованных местообитаниях значительно варьирует количество хлорофилла *b*, кол-во каротиноидов и отношение хлорофиллов *a/b*, которые изменяются в 2 и более раз, тогда как количество Хл *a* изменяется в образцах незначительно: от 0,26 до 0,34 мг*г⁻¹ сух. массы. Объем светособирающего комплекса у всех образцов двух местообитаний изменяется в узком диапазоне от 52 до 56 % (табл. 4, 5).

Таблица 4. Содержание фотосинтетических пигментов в образцах талломов лишайников

№ образца	Вид (n=9)	Хл. <i>a</i> , мг/г сух. массы	Хл. <i>b</i> , мг/г сух. массы	Хл. <i>a</i> + Хл. <i>b</i> , мг/г сух. массы	car, мг/г сух. массы
1	<i>U. hyp</i>	0.16 ± 0.02	0.12 ± 0.02	0.28 ± 0.02	0.07 ± 0.01
2	<i>U. hyp</i>	0.26 ± 0.05	0.11 ± 0.02	0.37 ± 0.03	0.06 ± 0.01
5	<i>U. hyp</i>	0.13 ± 0.06	0.06 ± 0.01	0.19 ± 0.03	0.03 ± 0.01
3	<i>U. dst</i>	0.30 ± 0.07	0.11 ± 0.02	0.40 ± 0.04	0.10 ± 0.01
4	<i>U. dst</i>	0.31 ± 0.06	0.12 ± 0.02	0.42 ± 0.04	0.11 ± 0.01
6	<i>U. dst</i>	0.29 ± 0.12	0.14 ± 0.05	0.43 ± 0.07	0.05 ± 0.02
7	<i>U. dst</i>	0.26 ± 0.10	0.06 ± 0.01	0.32 ± 0.04	0.04 ± 0.02
8	<i>U. dst</i>	0.34 ± 0.16	0.10 ± 0.02	0.44 ± 0.07	0.08 ± 0.02

Таблица 5. Соотношения фотосинтетических пигментов в образцах талломов лишайников

№ образца	Вид (n=9)	Хл. <i>a</i> / Хл. <i>b</i>	Хл./car	ССК. %
1	<i>U. hyp</i>	1.75 ± 0.32	4.00 ± 0.85	91.40 ± 12.62
2	<i>U. hyp</i>	3.29 ± 0.86	6.10 ± 1.43	63.59 ± 8.54
5	<i>U. hyp</i>	2.54 ± 0.24	6.33 ± 0.79	64.60 ± 4.61
3	<i>U. dst</i>	3.22 ± 0.42	4.92 ± 0.92	56.17 ± 5.09
4	<i>U. dst</i>	4.40 ± 1.41	4.50 ± 0.82	56.54 ± 8.21
6	<i>U. dst</i>	4.40 ± 1.81	8.60 ± 0.25	65.32 ± 12.63
7	<i>U. dst</i>	5.17 ± 0.77	8.10 ± 0.76	52.38 ± 14.50
8	<i>U. dst</i>	6.08 ± 3.19	6.28 ± 0.82	51.95 ± 6.34

Изучение связи между параметрами фотосинтетического аппарата (содержанием фотосинтетических пигментов) и шириной анатомических слоев талломов двух видов лишайников выполнено с помощью корреляционного и регрессионного анализов. Для вида *U. hyperborea* установлено, что с изменением ширины альгального слоя, сложенного клетками фототрофного симбионта, значимо изменяется только содержание каротиноидов ($p = 0.05$) – выявлена прямая связь средней силы ($r = 0.42$). Тогда как, с изменением ширины таллома значимо изменяются содержание хлорофилла *a*, каротиноидов и сумма хлорофиллов ($p < 0.001$). Между этими параметрами выявлена прямая сильная связь ($r = 0.6-0.7$). У вида *U. deusta* не обнаружено зависимости между содержанием исследованных фотосинтетических пигментов и шириной как альгального слоя, так и таллома в целом (табл. 6).

Таблица 6. Результаты корреляционного и регрессионного анализа связей между шириной анатомических слоев лишайников и количественными характеристиками фотосинтетических пигментов (приведены значения коэффициента корреляции – r , уровня значимости – p)

Вид лишайника	Параметры Y/X	Chl a		Chl b		Car		Chl a + Chl b	
		г	р	г	р	г	р	г	р
<i>U. hyp</i>	AC	0.34	0.07	-0.11	0.60	0.42	0.05	0.20	0.31
	ШТ	0.61	0.00	0.31	0.09	0.66	0.00	0.61	0.00
<i>U. dst</i>	AC	0.09	0.51	0.18	0.40	-0.07	0.53	0.14	0.53
	ШТ	0.06	0.84	0.11	0.80	0.01	0.81	0.09	0.81

Обсуждение

В анатомическом строении талломов лишайников с гетеромерным типом характерно четкое пространственное разделение бионтов. Грибной симбионт формирует коровые слои, контактирующие с окружающей средой, и сердцевинный слой – рыхло лежащие грибные гифы, расположенные под альгальным слоем и обеспечивающие условия газообмена для водорослевого бионта. Клетки фототрофного компонента формируют альгальный слой, лежащий между верхним коровым и сердцевинным слоями (Зенова, 1999; Тарасова и др., 2012). Многие работы указывают на то, что в отношениях между бионтами в талломе ведущая роль отводится микобионту. Известно, что микобионт контролирует рост и деятельность фотобионта, создавая для него порой дефицит питательных веществ. Специфические фенольные соединения, расположенные на стенках грибных гиф (лишайниковые кислоты), могут ингибировать рост фотобионта (Palmqvist et al., 2002) и стимулировать отток фотоассимилятов к грибу (Вайнштейн, 1990). Именно грибной компонент образует слои, контактирующие с внешней средой, тем самым создавая микроусловия для фотобионта. Это ведет к тому, что часть воды и воздуха поступают к клеткам фотобионта опосредованно, и грибной компонент способен влиять на питание фотобионта (Павлова, Маслов, 2008).

В настоящем исследовании у вида *U. deusta* варьируют значения всех анатомических структур как грибного компонента: коровые слои и толщина сердцевины, так и водорослевого – альгальный слой и в целом толщина таллома. Такая вариабельность микологических структур, а, кроме того, варьирование в широком диапазоне показателя – соотношение альгального слоя к толщине таллома от 1:2.5 до 1:4, который в ряде работ (Greenhalgh, Anglesea, 1979; Сони́на и др., 2011) отмечается, как наиболее стабильный, может быть объяснена ведущей ролью микобионта в адаптации эпилитных лишайников к условиям среды. Так как микобионт, формируя покровы таллома, защищает фотобионт от неблагоприятных факторов среды, таких как избыточное освещение и недостаточное увлажнение, которые характерны для открытых скал, где обитают исследованные виды. Известно, что нефотосинтезирующие темные пигменты, в том числе меланин, эффективно снижают стресс фотобионта при избыточном освещении. Находясь в верхнем коровом слое, они играют роль экрана, защищая светособирающие комплексы водорослевого бионта от избытка радиации (Водоросли, 1978; Färber et al., 2014). У вида *U. hyperborea* значимо изменяются анатомические слои между образцами, образованные микобионтом: коровые слои, сердцевинный слой и ширина таллома, в то время как ширина альгального слоя, сложенного клетками фотобионта, значимо не различима между образцами и остается наиболее стабильной структурой в талломе симбиотического организма (табл. 3). Это еще раз подтверждает, что микобионту отводится ведущая роль в адаптации этих лишайников к условиям среды.

Хотя микобионт и играет большую роль в приспособлении вида к условиям местообитания, о чем свидетельствует и наше исследование для видов *U. deusta* и *U. hyperborea*, фотобионт может вносить свой вклад в адаптацию симбиотического организма. Так, в исследовании значительное варьирование всех показателей фотосинтетического пигментного аппарата в талломах вида *U. hyperborea* (табл. 4, 5.) при относительной стабильности в структуре альгального слоя указывает на важную функциональную роль фотобионта при адаптации данного вида к условиям обитания. Предположение о ведущей роли фотобионта аргументированно высказывается в ряде работ по изучению адаптаций эпилитных (Сони́на. Марковская. 2013) и эпигейных (Андросова и др.. 2015) лишайников к разнообразным условиям освещенности местообитаний. В данной работе значительное варьирование количества основных пигментов фотосинтетического аппарата в образцах вида *U. hyperborea* и значимая связь содержания

фотосинтетических пигментов со структурой таллома (ширина таллома) (табл. 6) свидетельствует об иной стратегии. В этом случае адаптивные возможности реализует фототрофный организм в талломе лишайника, он изменяется функционально для оптимального использования светового ресурса в среде. Интересно отметить прямую значимую связь между содержанием каротиноидов и шириной альгального слоя в талломах *U. hyperborea* (табл. 6). Функции каротиноидов, которые обладают большим разнообразием в талломах лишайников и являются компонентом светособирающего комплекса фотосинтетического аппарата, заключаются в участии в светопоглощении и защите хлорофилла реакционного центра от фотоокислительного повреждения на ярком свете (Шапино, 2009). В данном случае с увеличением числа фотосинтезирующих клеток содержание каротиноидов значительно увеличивается, что вероятно отражает реакцию именно фототрофного компонента на условия среды. Тогда как у вида *U. deusta*, для которого такой связи не выявлено благоприятствование условий для функционирования фототрофного компонента достигается за счет изменения структур грибного симбионта.

Заключение

Выполненное исследование показало, что вид *U. deusta* проявляет морфологическую изменчивость и функциональную стабильность параметров пигментного фотосинтетического аппарата. Это свидетельствует о значительной и достаточной вариабельности микобионта для поддержания симбиотического организма в нормально функциональном состоянии: микобионт создает условия для оптимальной и относительно стабильной работы фотосинтетического аппарата альгального бионта. Для вида *U. hyperborea* в настоящем исследовании выявлена морфологическая и функциональная вариабельность за счет значительного варьирования анатомических структур таллома, всех показателей фотосинтетического аппарата; установлены связи между структурными и функциональными параметрами таллома.

Это дает нам основание рассматривать у исследованных видов рода *Umbilicaria* два пути адаптации к факторам окружающей среды, прежде всего к высокому уровню инсоляции, характерному для открытых местообитаний в условиях высоких широт. Один путь связан с изменением структуры микобионта, проявляющимся в варьировании анатомических слоев, что обеспечивает приспособление симбиотического организма к данным условиям среды. Структурный путь адаптации выявлен у вида *U. deusta*. Другой путь связан с варьированием, наряду со структурой микобионта, функциональной составляющей таллома (с количественными показателями фотосинтетического аппарата фотобионта) и может быть назван как структурно-функциональный. Этот путь адаптации отмечен у вида *U. hyperborea*, для которого приспособляемость к факторам среды обеспечивают оба симбионта.

Библиография

Андросова В. И., Марковская Е. Ф., Семенова Е. В. Фотосинтетические пигменты лишайников рода *Cladonia* скальных лесных сообществ горы Оловгора (Архангельская область) [Photosynthetic pigments in lichens of genus *Cladonia* in rocky mountain forest communities of Olovgora (Arkhangelsk region)] // Успехи Современного Естествознания. 2015. № 2. С. 120–125.

Бязров Л. Г. Формулы ареалов лишенизированных грибов семейства Umbilicariaceae из Монголии на основе общемировой карты экорегионов суши [Habitat formulas of lichenized fungi family Umbilicariaceae of Mongolia on the basis of a global map of terrestrial ecoregions] // Новости систематики низших растений. СПб, 2013. Т. 47. С. 179–199.

Вайнштейн Е. А. Регуляторные механизмы лишайникового симбиоза [Regulatory mechanisms of lichen symbiosis] // Успехи совр. биол. 1990. Т. 109. Вып. 2. С. 311–320.

Водоросли, лишайники и мохообразные СССР [Algae, lichens and bryophytes of USSR] / Под ред. Л. В. Гарибова, Ю. К. Дундин, Т.Ф. Коптяева и др. М., 1978. С. 366

Давыдов Е. А. Систематика и филогения лишайников семейства Umbilicariaceae. I. Обзор существующих систем [Systematics and phylogeny of lichen family Umbilicariaceae. I. Overview of existing systems] // IV Международная научно-практическая конференция: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2007. С. 287–289.

Сонина А. В. , Цунская А. А. Структурно-функциональные адаптации лишайников рода *Umbilicaria* в скальных местообитаниях на территории южной Карелии // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 48–62. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4244

Зенова Г. М. Лишайники. Биология [Lichens. Biology] // Соросовский образовательный журнал . 1999. № 8. С. 30–34 .

Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия [Elementary biometrics]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.

Куликов В. С., Куликова В. В. Докембрийская геология территории Ботанического сада [Precambrian geology of the Botanical garden territory] // Hortus Botanicus, 2001. № 1. С. 19–24.

Павлова Е. А., Маслов А. И. Поглощение нитрата бионтами, выделенными из лишайника *Parmelia sulcata* [The absorption of nitrate by isolated bionts of *Parmelia sulcata* lichen] // Институт фундаментальных проблем биологии Российской академии наук Пущино, 2008. Т. 55. № 4. С. 529–534.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид [The method of fixation and preservation of leaf plastids for quantity pigment analyses] // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586–1592.

Сонина А. В., Марковская Е. Ф., Урбанавичене И. Н., Ханин В. А. Видовой состав эпилитных лишайников и некоторые экологические особенности *Lecanora intricata* (Ach.) Ach. и *Lecanora polytropa* (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. в условиях Мурманского побережья Баренцева моря [Species composition of epilithic lichens and some ecological features of *Lecanora intricata* (Ach.) Ach. and *Lecanora Polytropa* (Erh. ex Hoffm.) Rabenh in the conditions of Murmansk Barents sea coast] // Естественные и технические науки. М.: Изд-во «Спутник», 2011. № 3. С. 114–121.

Сонина А. В., Марковская Е. Ф. Видовое разнообразие прибрежных эпилитных лишайников и эколого-физиологические особенности отдельных видов в условиях острова Большого Соловецкого (Архангельская область) [Species diversity of coastal epilithic lichens and ecological-physiological peculiarities of some species in the Big Solovetsky Island (Archangelsk region)] // Фундаментальные исследования. 2013. № 10 (ч. 6). С. 1275–1279.

Сонина А. В., Степанова В. И., Тарасова В. Н. Лишайники: Учеб. пособие. Ч. I: Морфология, анатомия, систематика. [Lichens. Handbook, Part I: Morphology, anatomy, systematics] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 216 с.

Тарасова В. Н., Сонина А. В., Андросова В. И. Лишайники: физиология, экология, лишеноиндикация. Часть 2. Учебное пособие. [Lichens. Handbook, Part II] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 296 с.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия. [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the republic of Karelia] Петрозаводск: Карельский НЦРАН, 2007. 192 с.

Шапиро И. А. Эколого-физиологические особенности газообмена у лишайников [Ecological and physiological features of gas exchange in lichens] // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 4. С. 392–398.

Färber L., Solhaug K., Esseen P., Bilger W., Gauslaa Y. Sunscreening fungal pigments influence the vertical gradient of pendulous lichens in boreal forest canopies // Ecology. 2014. Vol. 95. № 6. P.1464–1471.

Gorbushina A., Beck A., Schulte A. Microcolonial rock inhabiting fungi and lichen photobionts: evidence for mutualistic interactions // Mycological Research. 2005. Vol. 109/ № 11. P.1288–1296.

Greenhalgh G., Anglesea D. The Distribution of Algal Cells in Lichen Thalli. LIC, 1979. Vol. 11. № 3. 283 p.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaves extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. № 5. P. 59–92.

Сонина А. В. , Цунская А. А. Структурно-функциональные адаптации лишайников рода *Umbilicaria* в скальных местообитаниях на территории южной Карелии // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 48-62. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4244

Lutzoni F., Miadlikowska J. Lichens // *Current Biology*. 2009. Vol. 19. № 13. P. 502-503.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // *Photosynthetica*. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195-203.

Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J.-E. CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // *Oecologia*. 2002. Vol. 133. P. 295-306.

Picard K., Letcher P., Powell M. Evidence for a facultative mutualist nutritional relationship between the green coccoid alga *Bracteacoccus* sp. (*Chlorophyceae*) and the zoosporic fungus *Rhizidium phycophilum* (*Chytridiomycota*) // *Fungal Biology*. 2013. Vol. 117. № 5. P. 319-328.

Purvis O. W. Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. The Lichen flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Museum Publications in association with the British Lichen Society. 1992. P. 710.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской (или образовательной) деятельности на 2012-2016 гг.

Авторы выражают благодарность за консультации профессору Е. Ф. Марковской и за предоставление иллюстративного материала М. А. Шредерс и А. Пахоменко.

Structural and functional adaptation of the lichens of genus Umbilicaria in rocky habitats of South Karelia

SONINA
Anzhella

PetrSU, angella_sonina@mail.ru

TSUNSKAYA
Anna

PetrSU, catannacat@yandex.ru

Keywords:

Lichens of genus Umbilicaria
anatomical structure
photosynthetic pigments
adaptations

Summary:

The anatomic and physiological features of species of lichens Umbilicaria deusta and U. hyperborea were studied in South Karelia. The research took place in the tract of Devil's Chair in Petrozavodsk urban district and waste crimson quartzite quarry in Prionezhsky region. The morphology was estimated to be variable and the content of photosynthetic pigments was stable in the thalli of U. deusta. On the contrary, U. hyperborea showed variable photosynthetic pigment content, due to the significant changing all the indicators of photosynthetic apparatus, together with morphological variability. These allowed to reveal two ways in the adaptation of the studied Umbilicaria species: structural - due to the variation of the thickness of mycobiont layers in the species U. deusta; structural and functional - connected with the changes both in the anatomic structures of mycobiont and quantitative indicators of the photosynthetic pigments in photobiont in the species U. hyperborea.

References

- Androsova V. I. Markovskaya E. F. Semenova E. V. Photosynthetic pigments in lichens of genus Cladonia in rocky mountain forest communities of Olovgora (Arkhangelsk region), Uspehi Sovremennogo Estestvoznaniya. 2015. No. 2. P. 120-125.
- Byazrov L. G. Habitat formulas of lichenized fungi family Umbilicariaceae of Mongolia on the basis of a global map of terrestrial ecoregions, Novosti sistematiki nizshih rasteniy. SPb, 2013. T. 47. P. 179-199.
- Vaynshteyn E. A. Regulatory mechanisms of lichen symbiosis, Uspehi sovr. biol. 1990. T. 109. Vyp. 2. P. 311-320.
- Algae, lichens and bryophytes of USSR, Pod red. L. V. Garibova, Yu. K. Dundin, T.F. Koptyaeva i dr. M., 1978. P. 366
- Davydov E. A. Systematics and phylogeny of lichen family Umbilicariaceae. I. Overview of existing systems, IV Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferenciya: Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. Barnaul, 2007. P. 287-289.
- Zenova G. M. Lichens. Biology, Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal . 1999. No. 8. C. 30-34 .
- Ivanter E.V. Korosov A.V. Elementary biometrics. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 104 p.
- Kulikov V. S. Kulikova V. V. Precambrian geology of the Botanical garden territory, Hortus Botanicus, 2001. No. 1. P. 19-24.
- Pavlova E. A. Maslov A. I. The absorption of nitrate by isolated bionts of Parmelia sulcata lichen, Institut fundamental'nyh problem biologii Rossiyskoy akademii nauk Puschino, 2008. T. 55. No. 4. P. 529-534.

Sapozhnikov D. I. Maslova T. G. Popova O. F. The method of fixation and preservation of leaf plastids for quantity pigment analyses, *Botan. zhurn.* 1978. T. 63. No. 11. P. 1586–1592.

Sonina A. V. Markovskaya E. F. Urbanavichene I. N. Hanin V. A. Species composition of epilithic lichens and some ecological features of *Lecanora intricata* (Ach.) Ach. and *Lecanora Polytropa* (Erh. ex Hoffm.) Rabenh in the conditions of Murmansk Barents sea coast, *Estestvennye i tehicheskie nauki*. M.: Izd-vo «Sputnik», 2011. No. 3. P. 114–121.

Sonina A. V. Markovskaya E. F. Species diversity of coastal epilithic lichens and ecological-physiological peculiarities of some species in the Big Solovetsky Island (Archangelsk region), *Fundamental'nye issledovaniya*. 2013. No. 10 (ch. 6). P. 1275–1279.

Sonina A. V. Stepanova V. I. Tarasova V. N. Lichens. Handbook, Part I: Morphology, anatomy, systematics Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2006. 216 p.

Tarasova V. N. Sonina A. V. Androsova V. I. Lichens. Handbook, Part II Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2012. 296 p.

Fadeeva M. A. Golubkova N. S. Vitikaynen O. Ahti T. Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the republic of Karelia Petrozavodsk: Karel'skiy NCRAN, 2007. 192 p.

Shapiro I. A. Ecological and physiological features of gas exchange in lichens, *Uspehi sovremennoy biologii*. 2009. T. 129. No. 4. P. 392–398.

Färber L., Solhaug K., Esseen P., Bilger W., Gauslaa Y. Sunscreening fungal pigments influence the vertical gradient of pendulous lichens in boreal forest canopies, *Ecology*. 2014. Vol. 95. No. 6. R.1464–1471.

Gorbushina A., Beck A., Schulte A. Microcolonial rock inhabiting fungi and lichen photobionts: evidence for mutualistic interactions, *Mycological Research*. 2005. Vol. 109/ No. 11. R.1288–1296.

Greenhalgh G., Anglesea D. The Distribution of Algal Cells in Lichen Thalli. *LIC*, 1979. Vol. 11. No. 3. 283 r.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaves extracts in different solvents, *Biochem. Soc. Trans.* 1983. Vol. 11. No. 5. P. 59–92.

Lutzoni F., Miadlikowska J. Lichens, *Current Biology*. 2009. Vol. 19. No. 13. P. 502–503.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems, *Photosynthetica*. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195–203.

Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J, E. CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones, *Oecologia*. 2002. Vol. 133. P. 295–306.

Picard K., Letcher P., Powell M. Evidence for a facultative mutualist nutritional relationship between the green coccoid alga *Bracteacoccus* sp. (Chlorophyceae) and the zoosporic fungus *Rhizidium phycophilum* (Chytridiomycota), *Fungal Biology*. 2013. Vol. 117. No. 5. P. 319–328.

Purvis O. W. Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. The Lichen flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Museum Publications in association with the British Lichen Society. 1992. P. 710.



УДК 581.526; 528.8

Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже

ФИЛОНЕНКО
Игорь Владимирович

Вологодская лаборатория ФГБНУ "ГосНИОРХ",
igor_filonenko@mail.ru

КОМАРОВА
Александра Сергеевна

Вологодская лаборатория ФГБНУ "ГосНИОРХ",
komarowa.aleks@yandex.ru

Ключевые слова:

прибрежно-водная растительность озера
геоинформационная система (ГИС)
данные зондирования Земли (ДЗЗ)
неконтролируемая классификация
изокластеров

Аннотация:

Целью данного исследования было методами пространственного анализа на основе космических снимков выявить многолетние тенденции в процессе зарастания прибрежно-водной растительностью акватории оз. Воже. Результат работы использовать как тематическую карту основных растительных группировок для верификации в полевых условиях. Анализ снимков за период с 1976 по 2014 гг. показал, что зарастание акватории оз. Воже гелофитами не изменилось. Прибрежно-водная растительность ежегодно развивается на одних и тех же участках. Состав доминирующих видов основных фитоценозов с годами не меняется. Тенденции к увеличению площади зарастания гелофитами не обнаружено. Площадь акватории озера, зарастающая гелофитами, составляет 10.7 %. Результаты классификации распределения растительности оз. Воже являются основой для проведения гидробиологических исследований и анализа рыбохозяйственной ценности водоема.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. Р. Знаменский

Получена: 28 ноября 2015 года

Опубликована: 15 марта 2016 года

Введение

Данные о флоре оз. Воже немногочисленны. Комплексное изучение этого водоема было проведено Институтом озероведения РАН в 1972-1975 гг. [Гидробиология озер..., 1978]. По материалам этих исследований составлена карта-схема зарастания оз. Воже [Распопов, 1978]. Информации о современном состоянии распределения прибрежно-водной растительности на оз. Воже нет. В тоже время, степень зарастания водоема может свидетельствовать о трофическом статусе водного объекта, а динамика изменения проективного покрытия – о скорости сукцессии водоема. Кроме того, различные сообщества водной растительности формируют определенный состав гидробионтов, а уровень развития прибрежно-водных растений определяет условия нереста рыб. Представление о степени развития сообществ прибрежно-водной растительности по акватории позволяет проводить количественный анализ фитофильной фауны для водоема в целом.

В качестве объекта исследований выбраны сообщества прибрежно-водной растительности оз. Воже. Выяснялась степень развития воздушно-водных растений по акватории водоема в многолетнем аспекте. Целью данного исследования было выявить многолетние тенденции в процессе зарастания

прибрежно-водной растительностью акватории оз. Воже методами пространственного анализа на основе космических снимков. Результат работы можно использовать для зонирования акватории озера при проведении ресурсных исследований.

Материалы

В работе оценивалась степень развития прибрежно-водной растительности оз. Воже. Озеро располагается на севере Вологодской области. По данным государственного водного реестра (Государственный водный..., 1915), площадь акватории составляет 416 км², площадь бассейна – 6260 км². Длина озера – 48 км, средняя ширина – 9 км. Глубина не превышает 5 м, средняя глубина – 1.4 м (Веселова, 1979). Наибольшие глубины отмечаются в южной части озера, северная часть мелководна. Цветность воды оз. Воже в период с 1962 по 2006 гг. колебалась от 12° до 290°, а средний показатель для августа и сентября составлял 78° (Борисов, 2006). В этих пределах находится цветность в течение последних десяти лет. На севере, через р. Свидь, озеро соединяется с оз. Лача. Заболоченность водосборов в среднем составляет 15%. Южная половина озера занята илами с глубиной отложений до 2 м. Грунты северной части песчано-глинистые. Водосбор озера практически не освоен, антропогенная нагрузка сводится к туризму и рыболовству.

Для работы с пространственными показателями и классификации данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) использован программный пакет ArcGis 10. Материалом для исследования стала серия снимков спутника Landsat из каталога данных Геологической службы США (USGS Global Visualization Viewer, 2015) за период с 1973 по 2014 гг. на район оз. Воже. Анализировали данные мультиспектральной съемки, используя различные комбинации каналов. Для определения уреза воды на момент половодья основным источником были снимки LE71780182010133ASN00 и LM21930181976145 каталога USGS. Развитие прибрежно-водной растительности по акватории озера оценивалось по снимкам LM21940181976254GDS03, LM51790181985223AAA03 имеющим разрешение 60-метров, и снимкам LT51790181999214KIS00, LT51790182007236MOR00, LC81790182014223LGN00 разрешением 30 метров каталога USGS. Для оценки изменений зарастания отдельных участков акватории использованы инструменты пространственного анализа растров из группы «Наложение» (Overlay) пакета ArcGis (Обзор группы..., 2015). Для этого результат каждого из классифицированных изображений накладывался друг из друга, благодаря чему определялась зона, максимально вариабельная по развитию гелофитов и зона общая для всех.

Для дешифрирования снимков использовались данные собственных полевых исследований, полученные во время сбора гидробиологического материала за период 2007–2015 гг. Границы массивов прибрежно-водной растительности и участки открытого мелководья без растений фиксировались с помощью GPS-навигатора (рис. 1). Каждой станции соответствует несколько точек GPS-навигатора с основными растительными группировками и участком открытой водной поверхности, которые сопоставлялись с ДЗЗ.

С учетом экологических особенностей прибрежно-водной растительности в анализ были включены водно-болотные и полупогруженные растения. Полностью погруженные в воду растения в процессе дешифрирования не выделялись. Растения с плавающими на поверхности воды листьями в оз. Воже не образуют значительных зарослей (Распопов, 1978) и так же не учитывались при классификации. Таким образом, основным объектом при классификации снимков ДЗЗ были гелофиты (Распопов, 1977). В данном случае – воздушно-водные растения, у которых часть побегов находится в воде, а часть располагается над водной поверхностью. Ряд видов может произрастать и вне воды. Такие растения являются промежуточной группой между водными и сухопутными растениями.

Анализ результатов классификации снимков Landsat проводился по зонам: зона 1– северный участок побережья (исток р. Свидь); зона 2 – северо-восточный участок побережья; зона 3 – восточный участок побережья (заливы в устьях рр. Вожега, Укма и Кустома); зона 4 – юго-восточный участок побережья; зона 5 – южный участок побережья (заливы в устьях рр. Модлона, Вондонга и Евжа); зона 6 – западный участок побережья; зона 7 – участок акватории оз. Еломское; зона 8 – северо-западный участок побережья; зона 9 – район о. Спас. По урезу воды протяженность зон определялась на основании морфологических особенностей береговой линии оз. Воже., а в ширину зона очерчена границами максимального развития гелофитов, полученной по сумме классифицированных снимков. Ввиду сложности отображения на рис. 1 граница зон, расположенная в акватории, нанесена схематично.



Рис. 1. Схема станций наблюдений на оз. Воже и зон оценки зарастания растительности

Fig. 1. Scheme of observing stations on the shores of the Lake Vozhe and zones for the analysis of classification results of the vegetation

Методы

С помощью снимков ДЗЗ на момент половодья и показателей водомерного пункта центральной ЦГМС на оз. Воже и в р. Вожега был определен максимальный уровень воды в оз. Воже в период 1973–2014 гг., который приняли как границу распространения прибрежно-водной растительности. Растительность вне зоны затопления водоема из анализа была исключена.

Для анализа проективного покрытия гелофитами акватории в период 1973–2014 гг. проведен выбор малооблачных снимков Landsat. Выбирались снимки с максимальным уровнем развития прибрежно-водной растительности с периодом от 7 до 13 лет. Использованы ДЗЗ на следующие даты: 10 сентября 1976 г., 11 августа 1985 г., 2 августа 1999 г., 24 августа 2007 г., 11 августа 2014 г. Классификация выбранных снимков для оценки площади зарастания гелофитами акватории оз. Воже проводилась инструментами «Изокластер» (Iso Cluster) из пакета ArcGis методом максимального подобия (Maximum Likelihood Classification) (Неконтролируемая классификация..., 2015). Обработке подвергались три канала в диапазоне видимого спектра, выделялось 9 классов пикселей. Затем классы, не относящиеся к открытой водной поверхности, объединялись и рассматривались как зона зарастания прибрежно-водной растительностью.

Результаты

Максимальная площадь акватории оз. Воже за период с 1976 г. по настоящее время на момент паводка составила 436 км². В границах этой площади доля развития гелофитов изменялась от 9.1% до 11.5 % (табл. 1). Наибольшая площадь развития гелофитов на водоеме отмечена в 1976 и 2014 гг., когда она несколько превышала 50 км². Группировки прибрежно-водной растительности развиваются достаточно равномерно вдоль всей береговой линии с увеличением площади в устьях рек. Крупные группировки растительности регулярно образуются по северо-восточному побережью до р. Свидь и вдоль западного берега о. Спас. Растительность северо-западного побережья озера развивается менее интенсивно. Наиболее значительные изменения в степени зарастания гелофитами отмечаются в устьевых участках рр. Чепца, Тордокса, Вожега, Укма, Кустома, Евжа и Модлона. Уровень зарастания оз. Воже гелофитами в различные годы представлен на рис. 2.

Таблица 1. Площадь зарастания гелофитами оз. Воже по снимкам Landsat

Table 1. The area of helophytes on Vozhe lake on the Landsat imagery

Год сцены ДЗЗ	1976 г.	1985 г.	1999 г.	2007 г.	2014 г.
Площадь, км ²	50.00	43.74	39.79	48.70	50.15
Доля от всей акватории, %	11.47	10.03	9.12	11.17	11.50

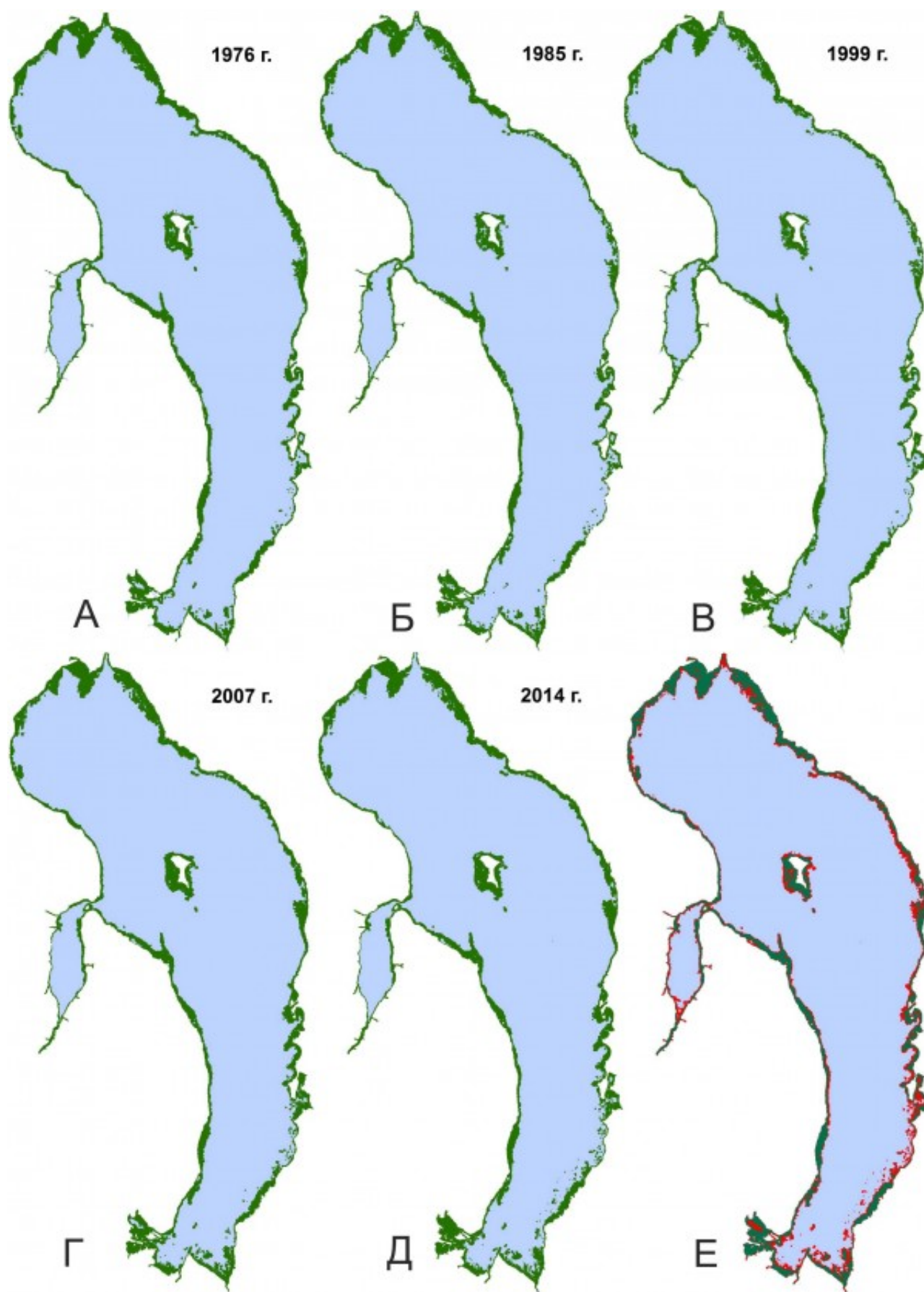


Рис. 2. Развитие гелофитов на оз. Воже. А, Б, В, Г, Д – распределение растительности по годам; Е – зеленым цветом показана зона зарастания общая для всех снимков, красным цветом показана зона

зарастающая периодически

Fig. 2. Distribution of helophytes in the Lake Vozhe. А. Б, В. Г. Д - distribution of vegetation by years; Е - overgrowing zone, common for all the images is in green, in red is given the zone of periodic overgrowing

За анализируемый период средняя площадь акватории озера, зарастающая гелофитами, составила 46.5 км². Развитие прибрежно-водной растительности этого мелководного водоема в равной степени определяется характером грунтов и волновой активностью. Анализ серии ДЗЗ показал, что многолетние колебания общей площади зарастания в годы с максимальным уровнем развития на оз. Воже незначительны (табл. 1). За 40-летний период наблюдений не обнаруживается какой-либо тенденции к увеличению площади развития гелофитов. В то же время, заметное увеличение степени зарастания прибрежно-водной растительности за короткий временной период могло свидетельствовать об ускоренном процессе эвтрофирования водоема. В данном случае, на примере гелофитов, такого не наблюдается. Возможно, иную ситуацию покажет уровень зарастания всего комплекса водной растительности. К сожалению, на данный момент учет всех типов растительности такого крупного водоема, как оз. Воже, представляется затруднительным. Визуальные наблюдения на постоянных участках позволяют нам говорить, что ситуация с полностью погруженными видами растений аналогична гелофитам – заметного увеличения плотности и площадей не наблюдается. Здесь надо учитывать, что оз. Воже является рыбопромысловым водоемом, где на открытой воде активно применяется лов плавными сетями.

Сравнение серии снимков ДЗЗ за период с 1976 г. по настоящее время дает однотипную картину распределения гелофитов по акватории. Степень развития по годам в основном обусловлена колебанием уровня воды – в маловодные годы уровень развития гелофитов возрастает. Заболоченные территории, окружающие оз. Воже не позволяют полностью обсыхать пойменным участкам, и гелофиты имеют условия для развития в течение всего вегетационного сезона. Полностью погруженные виды растений на осушенных мелководьях массово погибают.

Анализ зарастания прибрежно-водными растениями по отдельным участкам оз. Воже представлен в табл. 2 и на рис. 4. Наиболее изменчивым по зарастанию оказалось восточное побережье озера. Массивы тростника вдоль берега образуют полосу шириной до 250 метров. В целом же год от года ширина зарослей растений меняется в пределах от 150-300 м. В районе впадения р. Тордокса площадь зарастания может изменяться более чем в пять раз. Береговая линия оз. Воже имеет значительную протяженность, а условия литорали в разных частях водоема сильно отличаются. Восточное побережье изобилует глубокими заливами с большим количеством иловых отложений, в то время как западный берег образует относительно прямую береговую линию, а в центральной части имеет крупные каменистые гряды. Вдоль этого берега ширина зарослей в среднем меняется в пределах 70-150 метров, а постоянные массивы развиваются вглубь озера еще до 200 метров. В значительной степени колеблется площадь гелофитов вокруг единственного на водоеме острова – о. Спас. Площадь зарослей развивающихся постоянно составляет 1.94 км², а площадь, на которой растительность формируется в отдельные годы, достигает 2.04 км². Зарастание устьевых участков сильно меняется как по площади, так и по составу растительных группировок. Условия, формирующиеся в районе впадения рек, наиболее многообразны. Здесь же наблюдается и высокое разнообразие водной растительности (Распопов, 1978). Площадь ежегодно развивающихся зарослей гелофитов в устье р. Вожега составляет 0.33 км², в то время как площадь изменчивой части – 0.45 км². Пространственный анализ снимков, использованных в работе, показал, что общая площадь ежегодно зарастающей зоны составляет 31.45 км², а зона с периодическим развитием гелофитов составляет 29.33 км² (рис. 2, Е). Последнюю зону можно выделить только методами пространственного анализа, а ее картографическое представление должно стать одной из основ выявления экологических факторов, обуславливающих неравномерное развитие растительности.

Таблица 2. Многолетняя динамика зарастания прибрежно-водными растениями отдельных зон оз. Воже

Год анализа	Площадь акватории озера с прибрежно-водной растительностью, км ²								
	зона 1	зона 2	зона 3	зона 4	зона 5	зона 6	зона 7	зона 8	зона 9
1976 г.	6.48	11.41	4.50	2.32	6.59	7.96	2.93	4.47	3.35
1985 г.	5.73	8.10	3.86	1.91	6.60	7.50	2.90	4.20	2.94
1999 г.	5.13	7.04	3.89	2.04	6.31	6.37	3.24	3.46	2.31
2007 г.	5.87	9.44	5.54	2.56	7.02	7.78	2.69	4.21	3.59

2014 г.	5.74	10.07	5.46	2.90	7.64	7.86	2.79	3.97	3.72
Средняя	5.79	9.21	4.65	2.35	6.83	7.49	2.91	4.06	3.18
Стандартное отклонение	0.48	1.70	0.82	0.40	0.52	0.65	0.21	0.38	0.57
Дисперсия	0.23	2.89	0.67	0.16	0.27	0.42	0.04	0.14	0.33
Площадь зоны	6.81	12.34	6.47	3.47	8.95	9.19	4.33	5.22	4.04

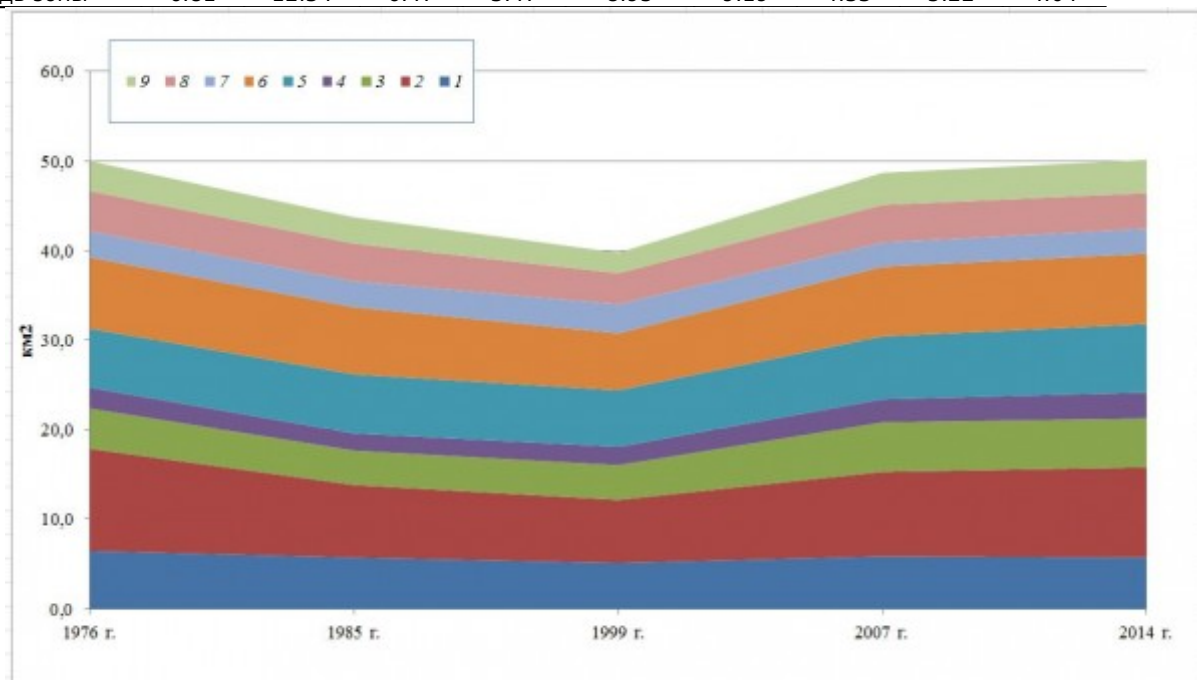


Рис. 3. Многолетняя динамика зарастания прибрежно-водными растениями отдельных зон оз. Воже. 1-9 – номера зон

Fig. 3. Long-term dynamics of overgrowing separate areas of the Lake Vozhe with coastal aquatic vegetation. 1-9 – zone numbers

Обсуждение

Первые исследования флоры водоема с указанием до 38 видов высшей водной растительности приводят площадь зарастания оз. Воже в 76 км² или 18.3 % акватории (Распопов, 1978). Среди всех малооблачных ДЗЗ, используемых в нашей работе, к этому временному периоду ближе всего относится снимок 1976 г. Результаты классификации последнего позволили оценить площадь зарастания гелофитами в 50 км² (11.5%). Различие в оценках обусловлено, как выбором объекта исследования (в нашем случае рассматривались только гелофиты), так и методами (в исследованиях 1972-1975 гг. применялась аэровизуальная съемка с самолета АН-2). Можно предположить, что разница в показателях площади зарастания, полученная по разным методикам, будет в какой-то степени характеризовать неучтенную долю полностью погруженной водной растительности при классификации ДЗЗ.

Используемые в исследовании снимки малого пространственного разрешения, безусловно, дают более обобщенную картину зарастания, нежели аэрофотосъемка и снимки с высоким разрешением. Достоинством использованных снимков является наличие широкой полосы обзора и хорошие возможности для дешифрирования за счет комбинаций спектральных каналов. Первый фактор

имеет большое значение при интерполяции данных с описанием контрольных участков – так можно получить сцену ДЗЗ с покрытием на весь водоем. Комбинация различных каналов позволяет выбрать более контрастное отображение интересующих растительных сообществ. Кроме того, снимки низкого пространственного разрешения получены спутником Landsat за длительный период времени и находятся в свободном доступе.

Использование методов классификации снимков Landsat часто применяется в отношении лесной растительности, но для водоемов – редко. Вероятно, удовлетворительный эффект при оценке зарастания водоемов может быть достигнут только на озерах с достаточно большой площадью и сплошным поясом прибрежно-водных растений. Например, в Вологодской области подобный анализ возможен на двух крупных озерах – оз. Кубенском и оз. Белом. Участки водных объектов, на которых водная растительность развивается ежегодно, и зона открытого мелководья будет иметь заметные отличия в показателях планктона, бентоса и, как следствие, ихтиофауны. Для многих мелководных озер Северо-Запада России степень зарастания прибрежно-водной растительностью обусловлена сезонными колебаниями уровня воды, а пространственные параметры этой зоны могут дать представления о возможностях воспроизводства фитофильных видов рыб на водоеме.

Заключение

Зарастание акватории оз. Воже гелофитами за последние сорок лет однообразно. Прибрежно-водная растительность ежегодно развивается на одних и тех же участках. Наиболее вариабельной частью по зарастанию являются участки восточного побережья озера и литоральная зона о. Спас. Наиболее стабильно развивается растительность в акватории оз. Еломское. Четкого тренда к увеличению площади зарастания гелофитами не обнаружено. По оценке снимков Landsat площадь акватории озера, зарастающая гелофитами, составляет 10.7 %.

Несмотря на повышение разрешения снимков до 15 метров, имеющийся объем полевых наблюдений не позволил разделить классы, полученные при классификации ДЗЗ, по видовому составу растений. Сообщества прибрежно-водной растительности на оз. Воже образуют различные сочетания по плотности и видовому составу. Эти группировки формируют основные классы на дешифрируемом снимке, для верификации видового состава которых необходимы дополнительные исследования с описанием фитоценозов водной растительности. Вероятно, более эффективным будет мелкомасштабное картирование локальных участков размером до 10 км². В тоже время, полученное зонирование акватории озера на участки с открытой водой, постоянным и периодическим развитием растительности являются основой для проведения гидробиологических исследований и анализа рыбохозяйственной ценности водоема.

Библиография

Борисов М. Я. Особенности функционирования системы «водосбор – озеро Воже» и ее влияние на рыбное население: [Features of functioning of the system "catchments - lake Vozhe" and its impact on the fish population] Дис. ... канд. биол. наук. Вологда, 2006. 242 с.

Гидробиология озер Воже и Лача. [Hydrobiology of the Lakes Vozhe and Lacha.] Л.: Наука, 1978. 275 с.

Государственный водный реестр. URL: <http://textual.ru/gvr/> / State Water Register

Веселова М. Ф. Природные особенности озер Воже и Лача [The natural features of the Lakes Vozhe and Lacha] // Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л.: Наука, 197. С. 5–11. /

Неконтролируемая классификация изокластера. [Unsupervised classification of isocluster.] URL: <http://resources.arcgis.com/ru/help/main/10.1/index.html#//009z000000pn000000> (дата обращения: 15.11.2015)

Обзор группы инструментов Наложение [Review groups the tools Overlay.] URL: <http://resources.arcgis.com/ru/help/main/10.1/index.html#//na/000800000009000000/> (дата обращения: 15.11.2015)

Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия). [Macrophytes, higher aquatic

Филоненко И. В. , Комарова А. С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 63-72. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4622

plants (basic concepts).] // Тез. 1 Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения». Борок, 1977.

Распопов И. М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача [Higher aquatic vegetation of the Lakes Vozhe and Lacha.] // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Наука, 1978. С. 12-27.

USGS Global Visualization Viewer. URL: <http://glovis.usgs.gov> (дата обращения: 15.11.2015)

Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in the Lake Vozhe

FILONENKO
Igor

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
igor_filonenko@mail.ru*

KOMAROVA
Aleksandra

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
komarowa.aleks@yandex.ru*

Keywords:

coastal aquatic vegetation
lake
geographic information system GIS
sensing data of the Earth
IsoCluster Unsupervised Classification

Summary:

The aim of the research was to reveal the long-term trends in overgrowing the Lake Vozhe with coastal aquatic vegetation using the methods of spatial analysis based on satellite imageries. The results are to be used as a preliminary map for the verification of plant groups in the field conditions. The analysis of the images obtained from 1976 to 2014 showed that the area of the lake basin overgrown with helophytes had not changed. Coastal aquatic vegetation annually develops in the same areas. The composition of the dominant species of the main plant groups was the same for several years. The trend to increasing the area of overgrowing with helophytes was not found. The area of the lake that is overgrown with helophytes is 10.7%. The received classification of distribution of the vegetation in the Lake Vozhe are the basis for hydrobiological researches and the analysis of the fishery value of the water reservoir.

References

Borisov M. Ya. Features of functioning of the system "catchments - lake Vozhe" and its impact on the fish population. *Dip. ... kand. biol. nauk. Vologda, 2006. 242 p.*

Hydrobiology of the Lakes Vozhe and Lacha. L.: Nauka, 1978. 275 p.

Gosudarstvennyy vodnyy reestr. URL: <http://textual.ru/gvr/>, State Water Register

Veselova M. F. The natural features of the Lakes Vozhe and Lacha, *Gidrologiya ozer Vozhe i Lacha (v svyazi s perebroskoy severnyh vod v basseyn r. Volgi)*. L.: Nauka, 197. P. 5–11.

Unsupervised classification of isocluster. URL:
<http://resources.arcgis.com/ru/help/main/10.1/index.html#///009z000000pn000000> (data obrascheniya: 15.11.2015)

Review groups the tools Overlay. URL:
<http://resources.arcgis.com/ru/help/main/10.1/index.html#na/000800000009000000/> (data obrascheniya: 15.11.2015)

Raspopov I. M. Macrophytes, higher aquatic plants (basic concepts)., Tez. 1 Vsesoyuzn. konf. «Vysshie vodnye i pribrezhno-vodnye rasteniya». Borok, 1977.

Raspopov I. M. Higher aquatic vegetation of the Lakes Vozhe and Lacha., *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha*. L.: Nauka, 1978. P. 12–27.

USGS Global Visualization Viewer. URL: <http://glovis.usgs.gov> (data obrascheniya: 15.11.2015)



«Доза-эффект»

КАЛИНКИНА
Наталия Михайловна

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
kalina@nwpi.krc.karelia.ru*

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 15 февраля 2016 года

Опубликована: 15 марта 2016 года

Новая книга В. К. Шитикова «Экотоксикология и статистическое моделирование эффекта с использованием R» (2016) посвящена методам анализа весьма актуального в настоящее время явления – отклика биоты на действие токсического фактора, а именно, зависимости между дозой агента и реакцией организмов на это воздействие.

Простая, на первый взгляд, зависимость «доза-эффект» базируется на фундаментальном свойстве живого: гетерогенности популяций по резистентности особей к токсическому воздействию. Каждый участок S-образной кривой «доза-эффект» (линии перегибов, прямолинейный отрезок) отражают характерное для любого вида (от бактерий до человека) соотношение разнокачественных групп, обладающими средней (ядро популяции), малой и высокой резистентностью. В свою очередь, феномен изменчивости особей по устойчивости является результатом эволюции вида и его приспособления к факторам среды. При этом токсический фактор не является исключением. Реакция биоты на действие принципиально новых веществ (ксенобиотиков) представляет преадаптацию видов на базе сложившихся адаптаций.

В связи с этим исследование зависимости «доза-эффект» с применением самых тонких методов статистического анализа позволит решить не только практические задачи (оценка рисков загрязнения), но и теоретические (познание механизмов адаптации живого к токсическим агентам). Пути эффективного решения таких задач и показаны в представленной книге. Можно с уверенностью сказать, что это важное событие в среде ученых-экологов. Теперь токсикологам на долгие времена хватит работы для изучения всех разнообразных методик анализа (в среде пакета R) такого интереснейшего явления как зависимость «доза-эффект».

Российская академия наук
Институт экологии Волжского бассейна

В.К. ШИТИКОВ

Экотоксикология и статистическое моделирование эффекта с использованием R



Тольятти 2016

Шитиков В.К. Экотоксикология и статистическое моделирование эффекта с использованием R. [Ecotoxicology and statistical modeling of the effect of using R.] Тольятти: ИЭВБ РАН, 2016. 149 с.

"Dose-effect"

**KALINKINA
Nataliya**

*Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
kalina@nwpi.krc.karelia.ru*

References

Shitikov V.K. Ecotoxicology and statistical modeling of the effect of using R.Tol'yatti: IEVB RAN, 2016. 149 p.



Нобуж

ЛИННИК
Юрий Владимирович

Петрозаводский государственный университет,
yulinnik@yandex.ru

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 04 января 2016 года

Опубликована: 06 января 2016 года

Материалы



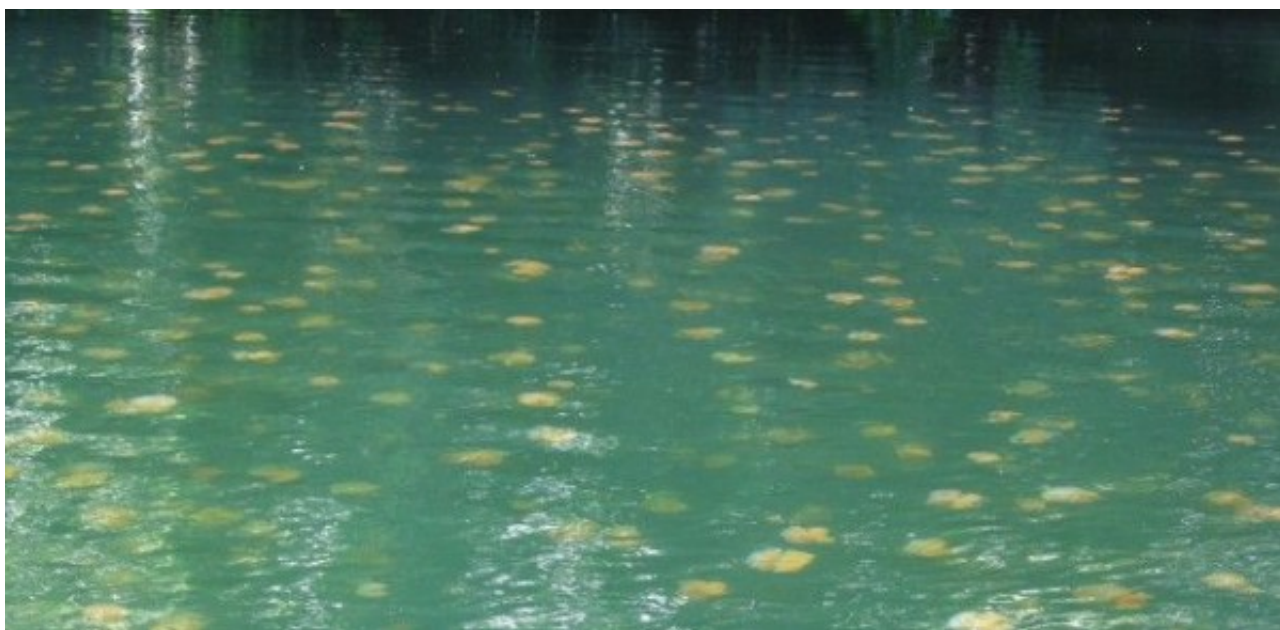
Без преувеличений: это экзотичное слово – девиз моей юности.
Автор аббревиатуры – поэт Леонид Лавров (1906–1943).
Я обожал его стихи.
Расшифровка – здесь.

*Я просыпаюсь, – сто тысяч
Лучей пролетело сквозь стены,
Воткнулось, вонзилось, вкололось
В мое одеяло и простынь.
Но доктор, что ему нужно?
Зачем он листает бумаги?*

Зачем он роняет с испуга
На пол своё полотенце?
– Адрес, – бормочет он, – адрес,
Я только хотел её адрес.
Где она, ваша невеста,
Что вы называли Нобуж? –
Солнце играет. Сто тысяч
Желтых безумных молекул
Бродят по телу подушки,
И я улыбаюсь. – О доктор,
О замечательный доктор,
НОБУЖ – это только Наука
Об Уплотнении Жизни.

Параллельно я читал В.И. Вернадского.

Он писал про лик Земли, увиденный из космоса.



Мне мнилось: это должно быть похоже на пастозную живопись.

Густо кладутся мазки!

Живой образ такого такого сгущения – *Озеро медуз* на архипелаге Палау.

Это Тихий океан, Филиппинское море.

Размеры такие: 460 x 160 м, площадь зеркала – 0,057 км², глубина – до 50 м. Озеру всего-навсего 12 000 лет. Рухнувшая известняковая скала отрезала его от океана.

Чудо изоляции!

Мы имеем возможность воочию наблюдать результат быстрой эволюции: не имея врагов, обитающие здесь медузы отказались от своего оружия – стрекательных клеток.

Они не жалят!

Среди них можно свободно плавать, не опасаясь жгучих ожогов.

Это ли не чудо?

Недоброе в природе – привнесённое, приобретённое: меняются условия – среда теряет агрессивность – и организмы охотно оставляют заботу о своей защите.

В озере обитают два вида медуз из группы *Scyphozoa* – *Mastigias papua* и *Aurelia sp.*

Подпитку они получают от водорослей-зооксантелл (*Symbiodinium*) – находятся в непосредственном симбиозе с ними.

Это значит, что фотосинтез осуществляется внутри медуз – их плоть прозрачна для солнечный лучей.



Обнадёживающий союз!

Вижу в нём намётку к осуществлению проекту В.И Вернадского: человечество может стать *автотрофным* – жить исключительно за счёт космической энергии.



Замечательный момент в поведении медуз: подплыв к поверхности, они совершают вращательные движения – строго *против часовой стрелки*.

Почему и зачем?

Для оптимизации внутреннего освещения – чтобы зооксантеллам было хорошо.

Это подзарядка.



Поплывать бы с аквалангом в Озере медуз!

Ощутить всем собой необыкновенное Уплотнение Жизни!

В малом объеме находится около 10 000 000 особей.

Sosel

LINNIK
Yury

PetrSU, yulinnik@yandex.ru

References