



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 2. № 1(5). Март, 2013

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. К. Зильбер
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
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
А. А. Кухарская
О. В. Обарчук
Н. Д. Чернышева
Т. В. Климюк
А. Б. Соболева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Содержание Т. 2. № 1. 2013.

От редакции

Только приятные новости 3 - 4

Аналитический обзор

Махров А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала 5 - 20

Оригинальные исследования

Антонова Е. П., Хижкин Е. А., Якимова А. Е., Илюха В. А. **АНТИОКСИДАНТНЫЕ ФЕРМЕНТЫ У ПРИРОДНО-АДАПТИРОВАННЫХ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА МЛЕКОПИТАЮЩИХ** 21 - 32

Бязров Л. Г. **Динамика видового разнообразия эпифитных лишенизированных грибов Южного округа Москвы** 33 - 50

Подгорная М. Н., Тарасова В. Н., Марковская Н. В., Марковская Е. Ф. **Ценные лесные территории Петрозаводского городского округа** 51 - 61

Методы экологических исследований

Сярки М. Т. **Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания** 62 - 68

Письма в редакцию

Зорина А. А. **Оценка флуктуирующей асимметрии на основе нормированного отклонения** 69 - 72

Коросов А. В. **Как нам организовать тематический том** 73 - 75

Синописис

Прохоров А. А. **Новый журнал «Botanica Pacifica»** 76 - 79



Только приятные новости

Уважаемые читатели, авторы, рецензенты!

Хочется начать новый номер с хороших известий.

Наш журнал («Principy Èkologii») включен в международную базу данных электронных журналов DOAJ (<http://www.doaj.org/>). В ближайшее время мы начнем отсылать туда информацию о статьях. Пользователям DOAJ будут доступны англоязычные аннотации (авторефераты); поэтому имеет смысл направлять нам статьи с обширными summary.

Мы уже оформили договор с elibrary.ru о включении нашего журнала в базу РИНЦ. Примерно в течение месяца на этом сайте появятся ссылки на «Принципы экологии» и на статьи. Для наших авторов это означает, что список их публикаций, учтенных в РИНЦ, пополнится.

Кроме этого, мы начали подготовку документов для регистрации в Перечне ВАК. Для этого есть все необходимое. Первый год работы прошел хоть и напряженно, но успешно. Мы подготовили требуемые четыре полноценных номера с широким спектром статей по экологической тематике.

Необходимо и приятно выразить признательность откликнувшимся на наш призыв поддержать новое издание авторам (из таких городов, как Вологда, Москва, Новосибирск, Петрозаводск, Тамбов, Тольятти, Томск, Уфа, Хельсинки) и рецензентам, ответственно и конструктивно работавшим над улучшением публикаций (Берген, Водопад Кивач, Костомукша, Москва, Нижний Новгород, Петрозаводск, Санкт-Петербург, Сыктывкар, Тольятти, Хельсинки). Наша география постоянно расширяется и уже вышла за границы России.

Растет и читательская аудитория журнала. За год количество еженедельных посетителей выросло на порядок (рис.). Число просмотров некоторых статей превысило 700 раз. Скоро на сайте появятся счетчики числа просмотров и скачиваний pdf-файлов размещенных статей.



Рис. Число еженедельных посетителей сайта ecorpi.ru по данным metrika.yandex.ru

Мы продолжаем апробацию разных форм научного общения. В этом номере впервые публикуются «Письма в редакцию», призванные стимулировать дискуссии на экологические темы и научную кооперацию в области подготовки коллективной монографии. Мы очень рассчитываем на

заинтересованный и конструктивный гносеологический мутуализм с нашими коллегами.
Уважаемые коллеги! Давайте чаще встречаться на страницах нашего журнала!

***С пожеланием сотрудничества,
редакция электронного журнала «Принципы экологии»***

«



УДК 597.552.511

Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала

МАХРОВ

Александр Анатольевич

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.
Северцова
Российской академии наук (ИПЭЭ РАН),
makhrov12@mail.ru

Ключевые слова:

лососевые
адаптация
периферические популяции
Арктика
конкуренция

Аннотация:

На северо-восточном краю ареала кумжа сохраняет высокий уровень экологической и морфологической пластичности, генетического разнообразия, имеет сложную структуру популяций. Расширению ареала кумжи препятствуют, по всей видимости, не биотические, а абиотические факторы – конкуренция с другими видами лососевых.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 28 марта 2013 года

Опубликована: 21 ноября 2013 года

Введение

Задачей данной работы будет обзор данных по биологии кумжи водоемов крайнего северо-востока Европы (эта территория административно относится к Архангельской области). К сожалению, в недавней зарубежной монографии (Jonsson, Jonsson, 2011) российские популяции кумжи не рассматриваются. Обзор (Махров, 1999) устарел, а разделы, посвященные кумже, в монографиях (Козьмин, 2011; Биологические ресурсы ..., 2012) очень кратки.

Между тем описываемые популяции находятся на краю ареала вида и имеют ряд особенностей. Как показывают исследования, выполненные на других видах, окраинные популяции могут в значительной степени отличаться от других популяций и становиться родоначальниками новых форм (обзоры: Kawecki, 2008; Hardie, Hutchings, 2010; Ивантер, 2012). Кроме того, популяции с окраины ареала интересны как потенциальный источник заселения новых территорий.

Аналитический обзор

Ареал кумжи

Ареал кумжи очень обширен. Она населяет практически всю зарубежную Европу, включая Британские острова и Исландию, бассейны Черного и Каспийского морей, Малую Азию, часть бассейна Аральского моря, ее популяции есть в горах Северной Африки. По европейскому Северу России проходит северо-восточная граница ареала этого вида (обзор: MacCrimmon, Marshall, 1968).

Кумжа встречается в низовьях реки Онеги (Якобсон, 1913; Кудерский, Мельникова, 1983) и ее притоке Коже (Новоселов, 2006). Она есть в реках Палой (Алеев, 1913), Тамце, Вейге, Лямце (Новоселов, 1992) на восточном побережье Онежского залива, по опросным данным обитает в ряде других рек и ручьев этого побережья, в частности в реке Котовой (рис. 1).

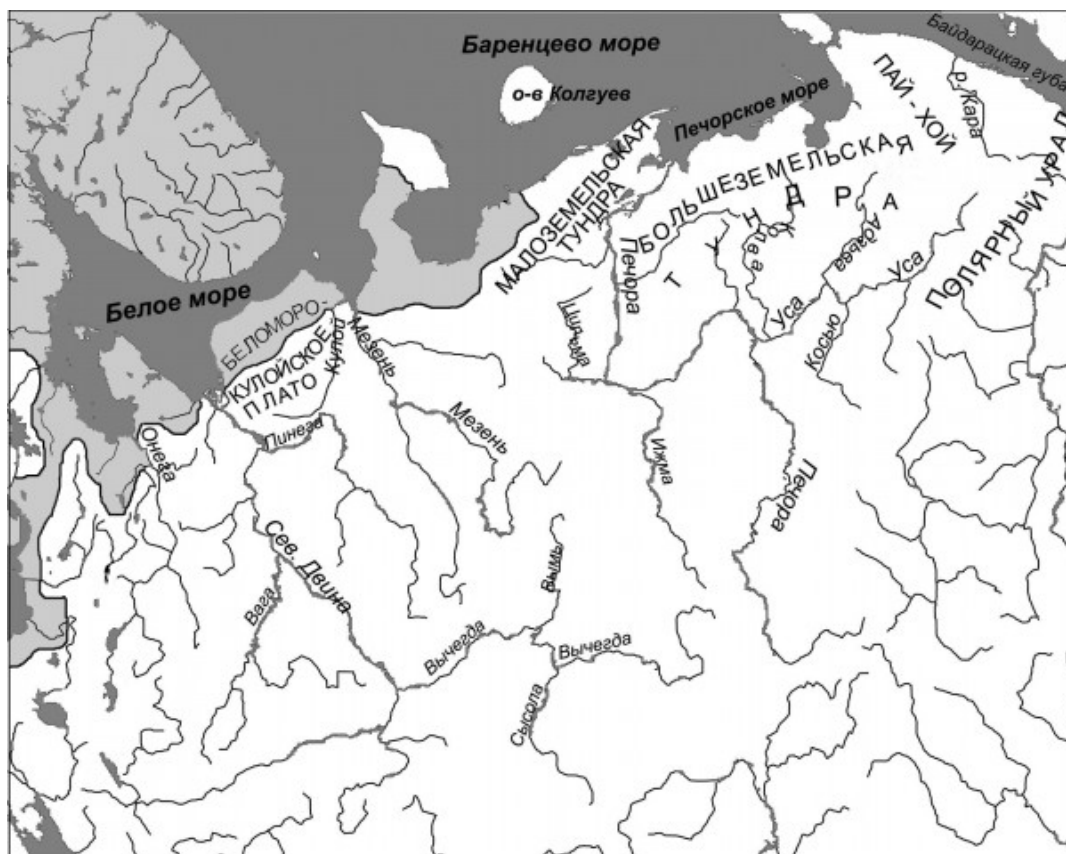


Рис. 1. Северо-восточная часть ареала кумжи
Fig. 1. Northeastern part of the area of brown trout

Встречается или встречалась кумжа и во многих водоемах Летнего берега Белого моря: реке Лопшеньге, ручьях Голодеиха 1-й и 2-й, речке Сярте, ручье Лавката, реках Яреньге, Большой и Малой Реже, Сюзьме; в последней реке к 1930 гг. исчезла (Плетцов, 1936). Кумжа есть и в нескольких реках, впадающих в Унскую губу, – Кумжевой, Вежме, Кинжуге, Луде, Бабьей (данные рыбнадзора Г. В. Севастьяновой).

Кумжа обитает в реках Мудьюге (Кулида, Тимофеев, 2005), Малой Торожме (Махров, Иешко, 2001), Зимней Золотице (Новоселов и др., 2001) и, по данным В. П. Дереча, в других реках и ручьях Зимнего берега Белого моря. Она есть и в реках Мезенского залива – Чиже, Мгле, встречается, хотя и редко, на западном побережье полуострова Канин – указана для реки Шойна (Житков, 1904; Андросова и др., 1934). На севере этого полуострова кумжа не обнаружена (Novikov et al., 2000), но есть восточнее – в реках Чешской губы Баренцева моря – Пеше, Прищатиннице, Волонге, Великой, Шубной, Черной и Индиге (Танфильев, 1896; Бурков, Гошева, 1968).

Восточную границу ареала кумжи определить сложно, поскольку ихтиофауна пресных водоемов восточного побережья Баренцева моря изучена недостаточно. Местное население часто называет кумжей арктического гольца, поэтому в данном случае опросные данные могут ввести в заблуждение (местные жители рассказывали мне о кумже в Коровинской губе в устье Печоры и даже на Таймыре).

Видимо, именно арктического гольца принимали за кумжу на Печоре (Якобсон, 1916; Кузнецов, 1951), Новой Земле (Вылко, 1981) и острове Колгуев (Путешествия ..., 1805; Максимов, 1890). Однако два независимых правильных описания кумжи рыбаками, имеющиеся для Югорского шара (Пробатов, 1934) и впадающей в него реки Ой-яга (Друккер, 1927) позволяют считать, что в этом регионе обитает или обитала популяция кумжи.

Кумжа отсутствует в бассейнах крупных рек северо-востока Европы – Северной Двины, Мезени, Печоры (Мартынов, 2007). Отдельные экземпляры кумжи отлавливались в низовьях Северной Двины и Печоры (Кучина, 1941; Новиков, 1964; Корнилова, 1970) – возможно, это особи, заходившие в реки на зимовку. Известен случай поимки кумжи в Печорском море (Семушин и др., 2011). Данные о кумже в притоке Северной Двины, Пинеге (Смирнов, 1935), видимо, ошибочны.

Есть сведения, хотя недостаточно четкие, о вселении кумжи в пресные воды Большого Соловецкого острова монахами (Гульельми, 1888; Анухина, 1972). Эти сведения подтверждаются тем,

что в обстоятельном описании островов, подготовленном в первой половине XIX века архимандритом Соловецкого монастыря Досифеем (1836), кумжа еще не упоминается. В XX и XXI веках кумжа на Соловках отмечена, хотя встречается она там редко (Захваткин, 1927; Анухина, 1972; Дворянкин, Новоселов, 2005; опросные данные 2012 года).

Систематическое положение и происхождение кумжи северо-восточного края ареала

Кумжа, живущая в море, и кумжа, живущая в реке (форель) настолько различаются по внешнему виду, что многие систематики, включая К. Линнея, рассматривали пресноводные формы кумжи как особые виды. Однако более 200 лет назад российский академик И. И. Лепехин, описывая кумжу Волонги, проницательно отметил (Путешествия ..., 1805, с. 121): «я особливою от форели породюю ее не считаю».

Многочисленные исследования, начало которым положила экспедиция И. И. Лепехина, полностью подтвердили его правоту. В частности, на водоемах Карельского берега Белого моря проведена серия работ К. В. Кузищина и Г. Г. Новикова. В ходе этих исследований отмечен совместный нерест жилых и проходных рыб (Кузищин, Новиков, 2001), прослежены изменения пластических признаков – размеров челюстей, головы, плавников, формы тела при смолтификации, то есть подготовке молоди к выходу в море (Кузищин, Новиков, 1994; Кузищин, 1997).

Кумжа образует целый ряд подвидов, популяции севера Европы объединяются в подвид *Salmo trutta trutta*. По ряду остеологических признаков кумжа бассейна Белого моря значительно отличается от балтийских популяций этого подвида и, возможно, заслуживает выделения в отдельный подвид (Salmanov, Dorofeyeva, 2001; Дорофеева, Салманов, 2007; Дорофеева, 2010).

Однако каких-либо качественных генетических отличий кумжи бассейна Белого моря от других северо-европейских популяций не отмечено, хотя популяции этого бассейна выделяются высоким уровнем разнообразия по генам, кодирующим белки (Осинов, 1984). Это позволило выдвинуть предположение, что регион заселялся кумжей по меньшей мере из двух ледниковых рефугиумов (Осинов, Берначе, 1996).

Поскольку в популяциях кумжи севера Европы обнаружены только гаплотипы митохондриальной ДНК (мтДНК), отсутствующие в популяциях бассейнов Черного и Каспийского морей (Bernatchez, Osinov, 1995; Осинов, Берначе, 1996; Bernatchez, 2001), очевидно, что оба рефугиума располагались севернее этих бассейнов.

Изучение распространения аллелей генов, кодирующих фермент аспаратаминотрансферазу (*sAAT-1,2**), в популяциях кумжи севера Европы, позволило предположить, что один из рефугиумов находился в бассейне Балтики, откуда кумжа проникла в южную часть бассейна Белого моря. Другой рефугиум находился на западе Европы (возможно, на Британских островах). Кумжа из этого рефугиума, расселяясь вдоль побережья современной Норвегии и Кольского полуострова, достигла северной части бассейна Белого моря (Махров, Иешко, 2001; Makhrov et al., 2002).

Расселение из Норвегии подтверждается значительным сходством вариантов внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) генов, кодирующих рибосомальную РНК, у кумжи популяций Норвегии, севера Кольского полуострова и Кандалакшского залива Белого моря (Presa et al., 2002).

Высказанным выше представлениям о расселении кумжи не противоречат и данные о разнообразии митохондриальной ДНК популяций бассейнов Белого и Баренцева морей (Bernatchez, Osinov, 1995; Bernatchez, 2001; Lumme et al., 2005). Однако распределение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях кумжи этого региона мозаично, что затрудняет использование этого маркера для изучения путей расселения.

Экологическая морфология кумжи

В литературе нет данных о морфологии кумжи рассматриваемого нами региона. В таблицах 1 и 2 мы приводим собственные данные по молоди кумжи рек Унской губы, выращиваемой на Онежском рыбноводном заводе (27 экз.). У этих рыб не определяли высоту спинного плавника и число лучей в этом плавнике, поскольку у многих особей он был поврежден из-за некроза. Кроме традиционных признаков (Правдин, 1966), измерялась толщина тела (хозяйственно-важный признак) и выемка хвостового плавника (признак, важный для систематики).

Как видно из табл. 2, форма тела молоди кумжи идеально соответствует ее образу жизни. Брусковатое, мощное тело с высоким хвостовым стеблем обеспечивает броски из убежища за добычей в быстрой воде (Никольский, 1891). Большие голова и рот позволяют захватывать относительно крупные

пищевые объекты. Малое число жаберных тычинок также связано с относительно большими размерами добычи.

Показательны результаты сравнения «заводской» молоди кумжи и дикой молоди кумжи рек и ручьев Карельского и Терского берегов Белого моря (Евсин, 1980; Салманов, 1991; Кузищин и др., 1998). Отличий по большинству признаков не выявлено, но кумжа с Онежского рыбоводного завода имела меньшие значения длины и высоты головы, высоты анального плавника, длин грудного и брюшного плавников, наибольшей высоты тела. Видимо, это связано не с межпопуляционными различиями, а с меньшей подвижностью «заводской» рыбы; аналогичные особенности отмечены у «заводской» молоди черноморской кумжи (Артамонова и др., 2006).

Кроме того, у кумжи Онежского рыбоводного завода больше размер глаз, чем у дикой кумжи; это связано, видимо, с постоянным затенением в цеху, где содержалась эта рыба. Разница в размерах верхней челюсти между сравниваемыми выборками объясняется разной методикой измерения.

Таблица 1. Длина тела, масса и меристические признаки молоди кумжи

Признак	Минимальное и максимальное значения	Среднее значение и ошибка средней
Длина всего тела (AB), мм	121–187	145.7±3.2
Длина тела до конца средних лучей хвостового плавника (AC), мм	119–184	143.0±3.1
Длина тела до конца чешуйного покрова (AD), мм	111–171	132.5±2.9
Длина тушки (OD), мм	84–136	103.2±2.5
Масса, г	15.6–52.9	28.4±1.8
Число пятен на жаберной крышке	2–5	3.2±0.1
Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге	13–19	15.9±0.3
Число мягких лучей в анальном плавнике	7–9	8.0±0.1
Число позвонков	58–61	59.1±0.1

Таблица 2. Пластические признаки молоди кумжи (в % длины AC)

Признак	Минимальное и максимальное значения	Среднее значение и ошибка средней
Антедорсальное расстояние	40.0–43.6	42.18±0.17
Постдорсальное расстояние	39.1–42.0	40.84±0.14
Антевентральное расстояние	40.8–51.2	48.89±0.50
Антеанальное расстояние	66.4–68.5	67.29±0.10
Пектровентральное расстояние	27.5–31.0	29.63±0.17
Вентроанальное расстояние	17.8–21.1	19.31±0.16
Длина хвостового стебля	17.0–19.6	18.53±0.13
Наибольшая высота тела	17.0–21.6	18.80±0.23
Наименьшая высота тела	7.7–10.9	8.70±0.15
Толщина тела	10.3–13.2	11.44±0.14
Длина головы	18.9–22.9	20.81±0.19
Длина основания спинного плавника	9.1–12.3	11.23±0.15
Длина основания анального плавника	7.1–9.4	7.87±0.11
Высота анального плавника	9.0–11.2	10.23±0.11
Длина грудного плавника	8.2–12.8	10.28±0.22
Длина брюшного плавника	8.0–10.9	9.79±0.14
Длина среднего луча хвостового плавника	6.9–8.8	7.79±0.09
Выемка хвостового плавника	1.1–2.3	1.64±0.06
Высота головы у затылка	12.0–15.2	13.67±0.15
Заглазничное расстояние	9.9–14.3	11.31±0.21
Длина рыла	5.4–6.9	6.07±0.07
Длина верхней челюсти	10.0–12.5	11.30±0.12
Длина нижней челюсти	11.7–14.0	13.15±0.11
Горизонтальный диаметр глаза	5.2–7.1	6.02±0.09

Молодь кумжи отличается поразительным разнообразием окраски. Изменяются сразу несколько элементов, составляющих этот признак. Для кумжи характерно наличие небольших черных пятен на всем теле, но их число может быть различным; иногда пятна окружены светлым ободком. У молодых особей и созревающих жилых самцов есть крупные, овальные, располагающиеся через одинаковые промежутки

по бокам тела темные пятна (так называемые «пестряточные»); эти пятна вытянуты сверху вниз и издали кажутся полосами. У диких особей часто имеются многочисленные мелкие красные пятна, но на рыбоводных заводах эти пятна почти всегда отсутствуют. В зависимости от освещенности и цвета дна фон окраски меняется от темного-коричневого до белого; наиболее обычны зеленоватый, стальной и оливковый фон.

В ходе смолтификации (то есть подготовки к выходу в море) кумжа приобретает серебристую окраску, более прогонистую форму тела и теряет «пестряточные» пятна и мелкие красные крапины. В дальнейшем, по мере роста, окраска меняется мало, но перед нерестом кожа производителей вновь темнеет, у крупных самцов на нижней челюсти появляется небольшой «крюк».

Ряд морфологических признаков отличает кумжу от близкого вида – семги, или атлантического лосося (*Salmo salar* L.). В частности, у кумжи больше темных пятен на жаберной крышке, выше хвостовой стебель, меньше выемка хвостового плавника (Jones, 1947). Однако все эти признаки достаточно пластичны, особенно у молоди. Например, у четырех изученных нами особей на жаберной крышке было два пятна, хотя обычно у кумжи три или более таких пятен. Видимо, этот признак в значительной степени зависит от условий среды обитания, как ранее показано для «заводской» молоди семги (Артамонова, Махров, 2000).

Структура популяций

Как упоминалось выше, кроме проходной (нагуливающейся в море) формы, кумжа образует эстуарную форму и ряд жилых (нагуливающих в пресной воде) форм, часто называемых «форели». Среди жилой формы преобладают самцы, среди проходной – самки (Кулида, Тимофеев, 2005; данные автора), то есть эти две формы в каждой реке входят в состав единой популяции.

Как ранее отмечено при сравнении кумжи разных морских бассейнов В. Н. Евсиным (1977), возраст ската в море растет с запада на восток, по мере ухудшения условий обитания. Возраст мигрантов на Карельском берегу – 2–4 года (Мурза, Христофоров, 1984; Кузищин, 1997), в Унской губе и на Терском берегу Кольского полуострова – обычно 3–5 (Суслова, 1969; Евсин, 1977; Мурза, Христофоров, 1981; Ершов, 1985; Кулида, Тимофеев, 2005; наши данные), в реке Поной (Кольский полуостров) – 4–7 (Христофоров, Мурза, 1988).

В реке Вежда скатывающая молодь кумжи имела среднюю длину 19.5 см (двухгодовики), 23.6 см (трехгодовики) и 29.6 см (четырёхгодовики). Средняя масса покотников разных возрастных групп была 72.5, 154.7 и 280 грамм, соответственно (Кулида, Тимофеев, 2005).

Особь проходной формы, идущие на нерест, в реке Волонге имеют длину 45–65 см и массу до 3 кг, особь, идущие на зимовку, – длину 30–35 см и массу 350–500 г (Даниленко, 1964). В Кумжевой длина идущих на зимовку самцов, прошедших 3 года в реке и одно лето в море, – 27.0–30.5 (в среднем 28.4) см, самок такого же возраста – 25.5–29.0 (в среднем 27.3) см. Старшие рыбы крупнее – длина двух самцов, живших 3 года в реке и два лета в море, – 38.5 и 40.0 см, двух самок, пробовавших 4 года в реке и одно лето в море, – 33.0 и 34.5 см (данные автора). В Вежде масса самок, мигрирующих на зимовку, в среднем 720 г, самцов – 680 г (Кулида, Тимофеев, 2005).

Максимальный возраст особей жилой формы из рек Зимнего берега (Мудьюги и Малой Торожмы) – 4+, в Мудьюге средняя длина рыб этой возрастной группы 31 см, масса – 272 г (Кулида, Тимофеев, 2005; данные автора). По нашим данным, полученным в 1990-е годы, жилые самцы кумжи в реках Малой Торожме и Кумжевой созревают в возрасте 4+.

В популяциях кумжи других участков побережья Белого моря жилые самцы созревают раньше, и возрастная структура упрощается. Так, в притоках Поной самцы созревают в возрасте 3+ (Христофоров, Мурза, 1990), в ручьях Карельского берега – в возрасте 2+ (как исключение – 1+) (Мурза, Христофоров, 1984; Пономарева и др., 2006). Это может свидетельствовать о большем воздействии вылова на эти популяции, чем на кумжу Архангельской области. Генетическая структура различается в популяциях кумжи, обитающих в разных частях побережья Белого моря, что указывает на существование у этой рыбы хоминга. Особенно выделяется популяция реки Кумжевой, впадающей в Унскую губу; возможно, это связано со значительной обособленностью Унской губы от основной акватории Белого моря (Махров, Иешко, 2001; Makhrov et al., 2002).

Жизненный цикл

Молодь кумжи обитает на местах с быстрым течением и наличием укрытий – камней, коряг, ям, упавших в воду деревьев. «Особенно любит места, где стрежень переходит в омут и образует

встречные течения», – очень точно написал Н. Плетцов (1936). Часть молоди остается на всю жизнь в реках и ручьях, пополняя жилую форму, а часть уходит в море. Скат молоди кумжи в море происходит в мае-июне (Кулида, Тимофеев, 2005).

Нагул происходит в морских губах и на мелководьях. Уже в сентябре-октябре кумжа возвращается в реки и ручьи на зимовку (Даниленко, 1964; Кулида, Тимофеев, 2005; наблюдения автора). Эти особи имеют светлую окраску (их народное название – «светлячок»). Зимовка лососевых рыб в море невозможна. Зарубежные эксперименты на кумже выявили, что при 2 °С способность кумжи адаптироваться к морской воде понижена (Thomsen et al., 2007). Отечественные опыты на семге показали, что смертность в соленой воде при температуре ниже 1 °С резко увеличивается, а при температуре близкой к 0 °С все опытные рыбы погибают (Лега и др., 1991).

Судя по наблюдениям на Вежме (Кулида, Тимофеев, 2005), и Кумжевой (наши данные) кумжа созревает не раньше, чем после двух лет нагула в море. В Волонгу созревающая кумжа начинает подниматься со второй половины июля (Даниленко, 1964), в Вежму – во второй половине августа (Кулида, Тимофеев, 2005). Нерест кумжи происходит в сентябре-октябре, ее плодовитость составляет 2–3 тысячи икринок (Кулида, Тимофеев, 2005).

Роль кумжи в экосистемах

Исследование популяции кумжи реки Мудьюги (Кулида, Тимофеев, 2005) показало, что площадь нерестово-выростных угодий кумжи в этой реке – 30 га, а на 100 м² приходится от 6 до 17 экземпляров молоди кумжи. Таким образом, в этой достаточно типичной для региона реке обитает 18–51 тысяч молодых рыб. К сожалению, это единственное подобное исследование, проведенное в Архангельской области.

Однако можно уверенно утверждать, что в целом ряде ручьев и небольших рек кумжа преобладает по численности и биомассе над другими видами рыб, то есть является «ключевым видом» их экосистем. Реки и ручьи, где доминирует кумжа, называют «кумжевными» или «форелевыми».

Данные о питании кумжи в водоемах региона в литературе не обнаружены. Судя по данным, полученным при изучении популяций беломорской Карелии и Кольского полуострова, пищевые объекты кумжи очень разнообразны. «В ее пищевой рацион входит практически все живое население водоема, за исключением растительности» (Муравейко и др., 2007, с. 125).

Молодь кумжи, живущая в реках и ручьях, питается в основном беспозвоночными: личинками ручейников, веснянок, мошек, личинками и куколками хирономид, нимфами поденок, клопами, тендипедидами, моллюсками, пиявками, а в летний период – попавшими в воду наземными насекомыми (Солдатов, 1908; З.Н. Маслова, по: Евсин, 1970; Киреева и др., 1986; Задорина, 1988; Лососевые реки ..., 1991; Аверинцев, Прищепа, 1999; Крылова, 2003). По нашим наблюдениям, насекомыми питается и молодь кумжи притока Зимней Золотицы, ручья Бобреха.

Кроме того, среди пищевых объектов молоди кумжи отмечен голян, *Phoxinus phoxinus* (Гринюк и др., 1977; Кузьмин, 1984). В небольшом ручье Черном на Карельском берегу пойман покатник кумжи, в желудке которого обнаружен сеголеток этого же вида (Кузищин, Махров, неопубл. данные). Разноразмерная кумжа может питаться икрой семги (Солдатов, 1908; Азбелев, 1960; Ксензов, 1969; Ершов, 1985). Очевидно, что это икра, которая не попала в нерестовые бугры и все равно обречена на гибель.

Крупная речная и озерно-речная кумжа в основном питается рыбой и может поэтому уничтожать молодь и смолтов семги (Бакштанский и др., 1980; Долотов, 1997; Кашин, 1997; Мартынов, 2007). Молодь семги отмечена в желудках рыб длиной более 16.5 см (Долотов, 1997). Кумжа может питаться молодь акклиматизированной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Бакштанский, 1964). Для кумжи Кольского полуострова отмечено питание мышевидными грызунами (Солдатов, 1908; Лососевые реки ..., 1991; Крылова, 2003; Аверинцев, 2005).

В эстуариях и в море кумжа питается бокоплавами, *Gammarus oceanicus*, молодь тресковых рыб, песчанки, *Ammodytes marinus*, трехиглой колюшки, *Gasterosteus aculeatus*, сельдью, *Clupea pallasii*, корюшкой, *Osmerus mordax* (Сент-Илер, 1913; Привольнев, 1934; Мельянцева, 1952; Кузьмин, 1984; Забрусов и др., 1990; Chernitsky et al., 1995). Рыбой питаются некоторые идущие на зимовку особи кумжи реки Кумжевой (данные автора).

Хищники, паразиты и конкуренты

Наблюдения на Кольском полуострове показывают, что злейший враг кумжи в северных водоемах – щука, *Esox lucius*. Она преследует даже крупных рыб: описан случай поедания щукой нерестовой

кумжи массой более 1 килограмма (Аверинцев, Прищепа, 1999). Антагонизм этих видов выявлен статистически – при анализе структуры ихтиофауны малых озер Карельского берега Белого моря показано, что коэффициент ассоциации у кумжи и щуки отрицательный (Иванова и др., 2007). По наблюдениям Н. Плетцова (1936), кумжа не встречается в населенных щукой реках Летнего берега Белого моря.

В море кумжей питаются морской заяц, или лахтак, *Erignathus barbatus* (Потелов, 1998; Светочева, 2002), морская свинка, *Phocaena phocaena*, белуха, *Delphinapterus leucas* и, возможно, гренландский тюлень, *Pagophilus groenlandicus* (Сурков, 1966). Однако в настоящее время лососи не указываются в числе пищевых объектов двух последних видов (Назаренко, 1984; Матишов, Огнетов, 2006); возможно, это связано с падением численности этих рыб.

Молодь кумжи, как и молодь семги, служит хозяином личинок моллюска европейской жемчужницы, *Margaritifera margaritifera*. Эти личинки проводят зиму на жабрах лососевых рыб, а потом переходят к самостоятельной жизни. Жемчужница – исчезающий вид, занесена в Красные книги всех уровней – от международного до регионального. Кумжа – единственный хозяин жемчужницы в ряде водоемов Онежского полуострова (Беспалая и др., 2012).

Следует с тревогой отметить, что в регионе совершенно не изучены другие паразиты кумжи, а также ее бактерии и вирусы. Отсутствие паразитологического и микробиологического мониторинга в сочетании с ростом аквакультуры лососевых на Русском Севере и в сопредельных странах обеспечивает все условия для возникновения вспышек опаснейших заболеваний у рыб.

Кроме того, в регионе не изучены конкурентные взаимоотношения кумжи с другими видами рыб, в том числе с чужеродными лососевыми – радужной форелью, *Parasalmo mykiss*, и горбушей. Между тем нерест кумжи происходит вскоре после нереста горбуши – как раз в период, когда на нерестилищах лежат разлагающиеся рыбины.

Наши наблюдения в бассейнах рек Керети, Рынды и Зимней Золотицы показывают, что молодь кумжи обитает в основном в небольших протоках и ручьях, а молодь семги – в основном русле реки (Махров и др., 2010). Аналогичные наблюдения проведены в бассейнах рек Варзуги и Качковки (Веселов, Калюжин, 2001; Кузищин и др., 2001). Конкуренция молоди двух видов продемонстрирована в ряде зарубежных работ (Kennedy, Strange, 1986; Bremset, Heggenes, 2001; Harwood et al., 2002); показано также, что при падении численности атлантического лосося в реке растет численность кумжи (Hesthagen, 1986).

Атлантический лосось и кумжа, хотя и сходны морфологически, хорошо различаются по ряду генетических маркеров. С применением этих маркеров обнаружены в природе гибриды этих видов. Они выявлены, в частности, в реках Кольского полуострова и северной Карелии, но не в Архангельской области (обзор: Makhrov, 2008).

Можно предположить, что именно конкурентные отношения с атлантическим лососем мешают кумже заселить бассейны крупных рек крайнего северо-востока Европы – Северной Двины, Мезени, Печоры. Отдельные особи, пытающиеся заселить мелкие реки этих бассейнов, не находят друг друга и гибридизируют с атлантическим лососем.

К сожалению, не изучены взаимоотношения кумжи с арктическим гольцом (*Salvelinus alpinus*), хотя в скандинавских работах есть сведения о конкурентных отношениях этих видов (Svärdson, 1949).

Между тем падение численности кумжи по мере продвижения на восток происходит параллельно с ростом численности арктического гольца, лучше адаптированного к условиям Арктики. Вполне вероятно, что именно конкуренция с арктическим гольцом ограничивает распространение кумжи в восточном направлении.

Хозяйственное значение

Большинство поселений на берегах Белого и Баренцева морей стоят в устьях семужьих рек. Однако популяции кумжи всегда были очень важны для небольших групп людей, временно или постоянно живущих вне сел: рыбаков, охотников, оленеводов, староверов, военных и геологов. Кумжа существенно пополняет их ограниченный рацион, а ловля ее удочкой разнообразит их суровую жизнь. Потребительский лов ведется до сих пор во всех населенных кумжей водоемах.

Промысел кумжи, видимо, никогда не был обильным. А. И. Фомин (1805) отмечает, что она привозится в Архангельск в небольшом количестве. Известно, что в 1909 г. в реке Палой было добыто с помощью забора 30 пудов, то есть около 491 кг кумжи (Алеев, 1913); в небольшом количестве кумжа добывалась и в Онеге (Яacobson, 1913, 1914); в 1910 году добыто 14 пудов, то есть 229 кг (Крысанов, 2000). В Чешской губе в этот период лов кумжи носил случайный характер, запасы ее

недоиспользовались (Бибииков, 1912), хотя в этом регионе «ставили кумжу, по вкусу, даже выше семги» (Танфильев, 1896).

В течение XX века промысел кумжи постепенно сокращался. Насколько можно судить, это было связано не столько с уменьшением численности кумжи (хотя случаи исчезновения популяций в результате перелова известны), сколько с малой доходностью этого промысла. Рыбака-промысловика на кумяжьих реках и ручьях сменил браконьер. Иногда кумжу просто истребляли, считая конкурентом семги. Так, кумжа полностью изымалась промыслом на Волонге (Даниленко, 1967).

Уже к середине XX века в Чешской губе добывали только 1–2 ц кумжи в год, как прилов при промысле семги (Бурков, Гошева, 1968). В последние годы в Мезенском заливе добывается 0,9 т кумжи, в Двинском заливе – не более 0,8 т, в Онежском заливе – не более 0,4 т (Кулида, Тимофеев, 2005). В реке Онеге кумжа не имеет промыслового значения (Кудерский, Мельникова, 1983). Кумжа – прекрасный объект спортивного рыболовства, но в регионе оно мало развито (Киселев, 1967).

Разработана биотехника разведения беломорской кумжи, в том числе режимы выдерживания производителей и инкубации икры, выращивания молоди, успешно проведены эксперименты по выращиванию кумжи в садках в солоноватой воде (Кулида, Тимофеев, 2005, 2007 и ссылки в этих работах). В настоящее время кумжа воспроизводится на Солзненском и Онежском рыбобродных заводах (личн. сообщ. А. В. Лаврова).

Заключение

Популяции северо-восточного края ареала кумжи отличаются значительным экологическим, морфоэкологическим и генетическим разнообразием. Более широкому распространению кумжи по бассейну Северного Ледовитого океана препятствует, видимо, не ограниченность эволюционного потенциала популяций этого вида, а конкуренция с другими видами лососевых. Можно предположить, что потепление климата приведет к росту численности кумжи побережья Баренцева моря и расширению ее ареала. В то же время, следует отметить, что ситуацию, описанную для края ареала кумжи, нельзя считать типичной: кумжа – инвазионный вид, заселивший целый ряд регионов вне естественного ареала (Lowe et al., 2004).

Библиография

Полный список литературы по кумже бассейнов Белого и Баренцева морей доступен на сайте лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Института проблем экологии и эволюции РАН: www.sevin.ru

Аверинцев В. Г. Лососевые речных систем // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. С. 47–122.

Аверинцев В. Г., Прищепа Б. Ф. Адаптивные особенности биологии кумжи, гольца и щуки в верховьях рек Восточная Лица и Варзина // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1999. С. 120–125.

Азбелев В. В. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Труды ПИНРО. 1960. Вып. 12. С. 5–70.

Алеев В. Поездка на Летний и Онежский берега Белого моря в 1910 году и описание морских рыболовных угодий // Материалы к познанию русск. рыболовства. 1913. Т. 2. Вып. 2. С. 79–135.

Андросова В. П., Кальянов В. П., Савватимский И. П. Географический очерк западного побережья п-ва Канина по работам экспедиции Госуд. океаногр. института 1930 г. // Труды Гос. океаногр. ин-та. 1934. Т. 4. Вып. 2. С. 3–37.

Анухина А. М. Ихтиофауна Соловецких озер // Труды СевНИОРХ. 1972. Т. 6. С. 94–110.

Артамонова В. С., Махров А. А. Корреляция числа пятен на жаберной крышке с заболеваемостью некрозом плавников и дефектами жаберной крышки у заводской молоди семги (*Salmo salar* L.) // Марикультура северо-запада России: Тез. докл. научно-практич. конф. 25–27 октября 2000. Мурманск, 2000. С. 14–15.

Артамонова В. С., Махров А. А., Холод О. Н., Пашков А. Н., Решетников С. И., Сумароков В. С., Зубарев А. Н., Ганченко М. В., Сушков В. А. Морфологическая пластичность благородных лососей (*Salmo*) и ее значение для систематики // Проблемы эволюционной морфологии животных: Тез. межд. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. Санкт-Петербург, 30 октября – 2 ноября 2006 г. СПб., 2006. С. 12–14.

Бакштанский Э. Л. Воздействие хищников на молодь горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в Белом и Баренцевом морях // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 1. С. 136–141.

Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д., Симуков Ю. А. О состоянии лососеводства в Мурманской и Архангельской областях // Лососевидные рыбы. Л. 1980. С. 192–206.

Беспалая Ю. В., Болотов И. Н., Махров А. А., Вихрев И. В. Историческая география промысла жемчуга в реках южного Беломорья (Архангельская область) // Известия РАН. Серия географическая. 2012. № 1. С. 96–105.

Бибиков С. Д. Архангельская губерния, ее богатства и нужды. Архангельск: Губернская типография, 1912. 199 с.

Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование (Исследования фауны морей. т. 69). СПб.: ЗИН РАН, 2012. 377 с.

Бурков А. И., Гошева Т. Д. Рыбы и морские млекопитающие Чешской губы и их промысел // Гидробиологические исследования в прибрежных районах Баренцева моря. Л.: Наука, 1968. С. 105–116.

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

Вылко И. К. Ненецкие географические названия на Новой Земле // Природа и хозяйство Севера. 1981. Вып. 8. С. 102–106.

Гринюк И. Н., Задорина В. М., Исаева С. А. Экология пестряток и покатинок семги реки Поноя // Труды ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 87–104.

Гульельми М. Озеро Гокча и производимое в нем рыболовство // Вестник рыбопром. 1888. № 4. С. 105–118.

Даниленко Л. А. Ихтиофауна р. Волонги Архангельской области // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 2. С. 382–384.

Даниленко Л. А. О повторном нересте семги в реке Волонге // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 70–78.

Дворянкин Г. А., Новоселов А. П. Современное состояние ихтиофауны и перспективы рыбохозяйственного использования озер Соловецкого архипелага // Рыбное хозяйство. 2005. № 2. С. 68–70.

Долотов С. И. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Стрельна. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. 39 с.

Дорофеева Е. А. Беломорские форели в системе полиморфного вида *Salmo trutta* Linnaeus // Проблемы изучения, рац. использования и охраны прир. ресурсов Белого моря. XI Всеросс. конф. с междунар. участием. 9–11 ноября 2010 г. СПб., 2010. С. 46–48.

Дорофеева Е. А., Салманов А. В. Сравнительная остеология форелей рода *Salmo* и их таксономический статус // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2007. Вып. 337. С. 386–396.

Досифей. Географическое, историческое и статистическое описание ставропигиального первоклассного Соловецкого монастыря. Ч. 1. М.: Унив. тип., 1836. 446 с.

Друккер Г. Ф. Рыбный промысел Большеземельской тундры // Труды Ин-та по изучению Севера. 1927. Вып. 38. С. 5–21.

Евсин В. Н. Морфологическая и биологическая характеристика кумжи *Salmo trutta* Linne реки Малой Кумжевой // Материалы рыбохоз. исследований Северного бассейна. Мурманск, 1970. Вып. 16. Ч. 2. С. 169–182.

Евсин В. Н. Осенняя кумжа реки Варзуги // Труды ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 51–58.

Евсин В. Н. Морфометрические особенности ручьевой форели *Salmo trutta* L. *morpha fario* L. реки Пулоньга // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 2. С. 211–219.

Ершов П. Н. К биологии кумжи рек Пила и Шогуй Кольского полуострова // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985. С. 94–119.

Житков Б. М. По Канинской тундре // Зап. Имп. Русск. геогр. об-ва по общей географии. 1904. Т. XLI. № 1. С. 1–170.

Забрусков Г. В., Забрускова М. М., Хлевная А. С., Черницкий А. Г., Шкурко Д. С. Кумжа эстуария р. Рында и условия ее существования // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. М., 1990. С. 110–118.

Задорина В. М. Значение взрослых насекомых в питании молоди лососевых рыб // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. Вып. 2. С. 259–265.

Захваткин А. А. Соловецкие озера. Краткий гидробиологический очерк. Соловки: Бюро печати УСЛОН, 1927. 142 с.

Иванова Т. С., Иванов А. А., Ларикова А. В., Шатских Е. В. О структуре ихтиоценозов малых озер Карельского берега Белого моря // Экологические исследования беломорских организмов. Матер. 2-й межд. конф. 18–22 июля 2007 г. СПб., 2007. С. 49–50.

Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. Т. 1. № 2. С. 71–75.

Кашин Е. С. Пищевые взаимоотношения молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. р. Стрельна (Кольский полуостров) // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. (Астрахань, сентябрь 1997 г.). М., 1997. С. 153.

Киреева Е. А., Саматова Д. С., Черницкий А. Г. Кумжа озерно-речных систем восточного Мурмана // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря (тез. докл. Всесоюз. конф.). Мурманск, июль 1986 г. С. 207–208.

Киселев Я. У самого Белого моря // Рыбоводство и рыболовство. 1967. № 2. С. 20.

Козьмин А. К. Рыбные ресурсы рек и озер Европейского Северо-Востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. 314 с.

Корнилова В. П. Ихтиофауна низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря // Мат. рыбохоз. исслед. Сев. бассейна. 1970. Вып. 13. С. 5–44.

Крылова С. С. Кумжа (*Salmo trutta* L.) Кольского полуострова: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 26 с.

Крысанов А. А. Поморские промыслы (Онежский уезд 1861-1916 гг.). Онега: Онежский историко-мемориальный музей, 2000. 106 с.

Ксензов Н. А. Некоторые данные по ихтиофауне бассейна р. Пурнач (приток Поноя) // Доклады отделений и комиссий Геогр. об-ва СССР. 1969. Вып. 9. С. 193-198.

Кудерский Л. А., Мельникова М. Н. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне реки Онеги // Современное состояние и качество вод реки Онеги и водоемов ее бассейна. Петрозаводск, 1983. С. 84-99.

Кузищин К. В. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1997. 17 с.

Кузищин К. В., Махров А. А., Новиков Г. Г. Морфологические особенности кумжи *Salmo trutta* L. из водоемов бассейна пролива Великая Салма (Карельский берег Белого моря) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск. 1998. С. 31-51.

Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и кумжи *S. trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 479-485.

Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Топография нерестилищ и экология нереста кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. VIII регион. научно-практ. конф., 16-18 апреля 2001 г., г. Беломорск, Республика Карелия. Архангельск, 2001. С. 146-148.

Кузнецов Н. М. Рыболовство в реках и озерах Архангельской области. [Архангельск]: Архангельск. обл. гос. изд-во, 1951. 167 с.

Кузьмин О. Г. Экологическая характеристика и репродуктивное значение малых лососевых рек Кольского полуострова // Экология биол. ресурсов северного бассейна и их пром. использование. Мурманск, 1984. С. 36-48.

Кулида С. В., Тимофеев В. И. Кумжа рек юго-восточной части Белого моря, перспективы ее искусственного разведения // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сборник материалов IV (XXVII) междунар. конф. 5-10 декабря 2005 г. Вологда, Россия. часть 1. Вологда. 2005. С. 233-235.

Кулида С. В., Тимофеев В. И. Опыт искусственного воспроизводства беломорской кумжи // Матер. отчетн. сессии Сев. фил. ПИНРО по итогам НИР 2003-2004 гг. Архангельск, 2007. С. 143-151.

Кучина Е. С. Изучение рыбных ресурсов р. Северной Двины // Отчет о научно-иссл. работах Северной базы АН СССР за 1939 год. Архангельск, 1941. С. 52-58.

Лега Ю. В., Черницкий А. Г., Белковский Н. М. Улучшение условий содержания лососей в морской воде в зимний период // Рыбное хозяйство. 1991. № 12. С. 21-23.

Лососевые реки Кольского полуострова. Р. Иоканьга. Мурманск: ПИНРО, 1991. 50 с.

Максимов С. В. Год на Севере. 4-е изд., доп. М.: Изд. П.К. Прянишникова, 1890. 698 с.

Мартынов В. Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 414 с.

Матишов Г. Г., Огнетов Г. Н. Белуха *Delphinapterus leucas* арктических морей России: биология, экология, охрана и использование ресурсов. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2006. 295 с.

Махров А. А. Кумжа *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция живого

населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 110–120.

Махров А. А., Артамонова В. С., Александров Д. И., Широков В. А., Щуров И. Л. Экология кумжи (*Salmo trutta* Linnaeus) побережий Белого и Баренцева морей // Проблемы изучения, рац. использования и охраны прир. ресурсов Белого моря. XI Всеросс. конф. с междунар. участием. 9–11 ноября 2010 г. СПб., 2010. С. 113–114.

Махров А. А., Иешко Е. П. Генетическая дифференциация и послеледниковое расселение кумжи (*Salmo trutta* L.) бассейна Белого моря // Биогеография Карелии. Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. 2001. Вып. 2. С. 175–178.

Мельянцев В. Г. Форели водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Госиздат КФССР, 1952. 88 с.

Муравейко В. М., Степанюк И. А., Емелина А. В. Биология и поведение лососевых рыб северной части Кольского полуострова // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты, 2007. С. 116–134.

Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Гаметогенез у кумжи *Salmo trutta m. lacustris* L. и *Salmo trutta trutta* L. некоторых водоемов Терского побережья Белого моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 174. С. 34–53.

Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Динамика полового созревания и некоторые закономерности формирования сложной структуры популяций кумжи *Salmo trutta* L. из водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1984. Вып. 220. С. 41–86.

Назаренко Ю. И. Биология и промысел беломорской популяции гренландского тюленя // Морские млекопитающие. М., 1984. С. 109–117.

Никольский А. М. О соотношении формы тела рыб с быстротой течения воды населяемого ими бассейна // Вестник естествознания. 1891. № 4. С. 137–139.

Новиков П. И. Рыбы водоемов Архангельской области и их промысловое значение. [Архангельск]: Сев-Зап. кн. изд-во, 1964. 144 с.

Новоселов А. П. Структура рыбного населения малых рек, впадающих в Онежский залив Белого моря в пределах Архангельской области // Проблемы изучения, рац. использования и охраны природных ресурсов Белого моря (тез. докл. V регион. конф.). Петрозаводск, сентябрь 1992 г. Петрозаводск., 1992. С. 192–194.

Новоселов А. П. Биологическое разнообразие рыб и мониторинг ихтиофауны водоемов // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск, 2006. С. 178–185.

Новоселов А. П., Студенов И. И., Дерез В. П. Состав ихтиофауны как показатель видового разнообразия рыб реки Зимняя Золотица (Зимний берег Белого моря) // Малые реки: Межд. научн. конф. Россия, г. Тольятти, 23–27 апреля 2001 г. Тольятти, 2001. С. 151.

Осинов А. Г. К вопросу о происхождении современного ареала кумжи *Salmo trutta* L. (Salmonidae): Данные по биохимическим маркерам генов // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 1. С. 11–24.

Осинов А. Г., Берначе Л. «Атлантическая» и «дунайская» филогенетические группы кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая дивергенция, эволюция, охрана // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. Вып. 6. С. 762–786.

Плетцов Н. Форелевые речки Летнего берега Белого моря // Архив областного краеведческого музея г. Архангельска. 1936. Т. 4. Оп. 51. л. 90–93.

- Пономарева М. В., Пономарева Е. В., Кузищин К. В. Экологические особенности полового созревания кумжи (*Salmo trutta* L.) // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. III междунар. конф. Оренбург. 25–27 мая 2006 г. Оренбург, 2006. С. 255–257.
- Потелов В. А. Отряд *Pinnipeda*, ластоногие // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2. ч. 2. СПб., 1998. С. 186–242.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. промышленность, 376 с.
- Привольнев Т. И. К биологии *Salmo trutta* // Труды Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1934. Т. 63. Вып. 3. С. 311–323.
- Пробатов А. Н. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары // Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. М., 1934. С. 1–140.
- Путешествия академика Ивана Лепехина. Ч. 4. СПб.: При Имп. АН, 1805. 457 с.
- Салманов А. В. Анализ изменчивости пластических признаков ручьевой форели (*Salmo trutta* L. *morpho fario* L.) р. Пулоньги // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 235. С. 122–141.
- Светочева О. Н. Питание нерпы (*Pusa hispida*) в Белом море с июня по ноябрь и пищевые взаимоотношения с другими настоящими тюленями // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 404–427.
- Семущин А. В., Шерстков В. С., Рухлова В. А. Видовой состав рыб траловых уловов в юго-восточной части Баренцева моря в 1980–2008 годах // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 749–769.
- [Сент-Илер К. К.] Ихтиологические наблюдения экскурсии студентов Императорского Юрьевского Университета, произведенные летом 1911 года в Ковденском заливе Белого моря // Вестник рыбопром. 1913. № 4–6. С. 97–133.
- Смирнов А. Г. Семга реки Пинеги, ее жизнь и промысел // Изв. ВНИОРХ. 1935. Т. 20. С. 231–263.
- Солдатов В. К. Отчет по исследованию семужьего промысла в 1903 и 1904 гг. // Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет о работах в 1904 г. СПб. 1908. С. 1–88.
- Сурков С. С. Морские млекопитающие, встречающиеся у берегов Кольского полуострова // Рыбы Мурманской области. Мурманск. 1966. С. 143–144.
- Суслова Г. Н. Наблюдения над кумжей некоторых рек бассейна Белого моря // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 65. С. 135–140.
- Танфильев Г. И. О рыбных и звериных промыслах в водах Мезенского и Печорского края // Вестник рыбопром. 1896. № 2–3. С. 53–64.
- Фомин А. И. Опыт исторический о морских зверях и рыбах, промысляемых Архангельской губернии жителями в Белом море, Северном и Ледовитом океане, с описанием образа тех промыслов // Путешествия академика Ивана Лепехина. ч. 4. В 1772 году. СПб.: При Имп. АН, 1805. С. 304–370.
- Христофоров О. Л., Мурза И. Г. Уровни эстрадиола и тестостерона в крови атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta trutta* L. в периоды осуществления смолтификации и некоторых этапов гаметогенеза // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 276. С. 54–72.
- Христофоров О. Л., Мурза И. Г. Половое созревание и структура популяции кумжи реки Поной // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Сыктывкар. 1990. С. 37.

Якобсон Р. П. Статистико-экономическое обследование морского побережья и рыболовных угодий на Онежской губе между г. Кемью и Онегой и Онежского заcola в 1911 г. // Матер. к познанию русск. рыболовства. 1913. Т. 2. Вып. 5. 60 с.

Якобсон Р. П. Отчет по обследованию Онежского бассейна и по поездке на Мурман и на Новую Землю в навигацию 1912 г. // Матер. к познанию русск. рыболовства. 1914. Т. 3. Вып. 11. 57 с.

Якобсон Р. П. Рыболовство Печорского бассейна в пределах Пермской и Вологодской губерний в 1914 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. 1916. Т. 5. Вып. 4. С. 1–44.

Bernatchez L. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation // *Evolution*. 2001. V. 55. P. 351–379.

Bernatchez L., Osinov A. Genetic diversity of trout (genus *Salmo*) from its most eastern native range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation // *Molecular Ecology*. 1995. V. 4. P. 285–297.

Bremset G., Heggenes J. Competitive interactions in young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in lotic environments // *Nordic J. Freshw. Res.* 2001. V. 75. P. 127–142.

Chernitsky A. G., Zabruskov G. V., Ermolaev V. V., Shkurko D. S. Life history of trout, *Salmo trutta* L., in the Varsina river estuary (the Barents Sea) // *Nordic J. Freshw. Res.* 1995. V. 71. P. 183–189.

Hardie D. C., Hutchings J. A. Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges // *Environ. Rev.* 2010. V. 18. P. 1–20.

Harwood A. J., Metcalfe N. B., Griffiths S.W., Armstrong J. D. Intra- and inter-specific competition for winter concealment habitat in juvenile salmonids // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 1515–1523.

Hesthagen T. Fish kills of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in an acidified river of SW Norway // *Water, Air, and Soil Pollution*. 1986. V. 30. P. 619–628.

Jones J. W. Salmon and trout hybrids // *Proc. Zool. Soc. London*. 1947. V. 117. P. 708–715.

Jonsson B., Jonsson N. Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout. Habitat as a Template for Life Histories. Dordrecht: Springer, 2011. 708 p.

Kawecki T. J. Adaptation to marginal habitats // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2008. V. 39. P. 321–342.

Kennedy G.J.A., Strange C.D. The effects of intra- and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream // *J. Fish. Biology*. 1986. V. 29. P. 199–214.

Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. Auckland: Invasive species specialist group, 2004. 12 p.

Lumme J., Asplund T., Kuusela J., Veselov A., Bakhmet I., Potutkin A., Primmer C. Endemic Karelian strains of brown trout, *Salmo trutta* L.: a preliminary analysis by mitochondrial DNA // *Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии*. Петрозаводск. 2005. С. 71–80. (www.krc.karelia.ru)

MacCrimmon H. R., Marshall T. L. World distribution of Brown Trout, *Salmo trutta* // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1968. V. 25. No. 12. P. 2527–2548.

Makhrov A. A. Hybridization of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) // *Zoosystematica Rossica*. 2008. V. 17. No. 2. P. 129–143.

Makhrov A. A., Skaala O., Altukhov Yu. P. Alleles of *sAAT-1,2** isoloci in brown trout (*Salmo trutta* L.): potential

diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // Journal of Fish Biology. 2002. V. 61. P. 842–846.

Novikov G. G., Politov D. V., Makhrov A. A., Malinina T. V., Afanasiev K. I., Fernholm B. Freshwater and estuarine fishes of the Russian Arctic coast (the Swedish-Russian Expedition 'Tundra Ecology - 94') // J. Fish Biology. 2000. V. 57. No. a. P. 158–162.

Presa P., Pardo B.G., Martinez P., Bernatchez L. Phylogeographic congruence between mtDNA and rDNA ITS markers in brown trout // Mol. Biol. Evol. 2002. V. 19. № 12. P. 2161–2175.

Salmanov A. V., Dorofeyeva E. A. Comparative osteology of river and lake trouts (genus *Salmo*) // Proc. Zool. Inst. 2001. V. 287. P. 149–195.

Svärdson G. Competition between trout and char (*Salmo trutta* and *S. alpinus*) // Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1949. No. 29. P. 107–111.

Thomsen D. S., Koed A., Nielsen C., Madsen S. S. Overwintering of sea trout (*Salmo trutta*) in freshwater: escaping salt and low temperature or an alternate life strategy? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2007. V. 64. P. 793–802.

Благодарности

Пользуюсь случаем выразить искреннюю благодарность коллегам, помогавшим мне в ходе полевых работ и снабжавшим литературой: В. С. Артамоновой, Ю. В. Беспалой, И. Н. Болотову, Н. П. Бушуевой, В. П. Дерезу, Г. Ю. Жаркову, В. М. Зеленкову, А. К. Козьмину, А. Кононову, К. В. Кузищину, С. В. Кулиде, Д. Л. Лайусу, В. Г. Мартынову, А. П. Новоселову, Г. В. Севастьяновой, И. И. Студенову, О. Тюкову, З. Н. Юдиной. Подготовка работы осуществлялась при финансовой поддержке грантов РФФИ № 11-04-00697-а и 11-04-98815-р_север_а, а также программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

The Brown Trout (*Salmo trutta* L.) at the Northeastern Border of the Species Area

**MAKHROV
Alexander**

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
makhrov12@mail.ru*

Keywords:

salmonids
adaptation
peripheral populations
Arctic
competition

Summary:

The level of ecological and morphological plasticity as well as genetic diversity of brown trout at the northeastern border of its species area are about as high as in the central part, and the population structure is equally complex. Apparently, abiotic factors (competition with other salmonids) rather than biotic ones prevent the brown trout area from expanding.



УДК 591.133.2:599

АНТИОКСИДАНТНЫЕ ФЕРМЕНТЫ У ПРИРОДНО-АДАПТИРОВАННЫХ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

АНТОНОВА
Екатерина Петровна

*Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Карельского
научного центра РАН, antoonkina@rambler.ru*

ХИЖКИН
Евгений Александрович

*Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Карельского
научного центра РАН, hizhkin84@mail.ru*

ЯКИМОВА
Алина Евгеньевна

*Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Карельского
научного центра РАН, angelina73@mail.ru*

ИЛЮХА
Виктор Александрович

*Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт биологии Карельского
научного центра РАН, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*

Ключевые слова:

антиоксидантные ферменты
насекомоядные
грызуны
гипоксия
реоксигенация
преадаптация

Аннотация:

Активность ключевых антиоксидантных ферментов (СОД и каталазы) исследована в печени, почках и сердце у 8 видов млекопитающих из 2 отрядов – Insectivora и Rodentia. Были обнаружены некоторые видовые особенности: состояние АОС существенно различалось даже у таксономически близких видов. Специфический профиль антиоксидантных ферментов у лесной мышовки связан с наличием у нее зимней спячки. У куторы водяной и полевки водяной, ведущих полуводный образ жизни, отмечено значительное увеличение активности каталазы в сердце. Активность СОД и каталазы в одном и том же органе может существенно различаться даже у таксономически близких видов изученных млекопитающих и определяется прежде всего их экологическими особенностями и адаптацией их к гипоксии.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 18 февраля 2013 года

Опубликована: 30 марта 2013 года

Введение

Высокая устойчивость к дефициту кислорода у генотипически адаптированных к гипоксии млекопитающих обусловлена рядом физиологических и биохимических механизмов. В настоящее время по данному вопросу накоплен большой теоретический, экспериментальный и клинический материал (Storey, 1996; Галанцев и др., 1999; Лощагин и др., 2002; Hochachka, Somero, 2002; Wilhelm Filho et al., 2002). Вместе с тем основное внимание уделяется морским млекопитающим, которые подвергаются периодической гипоксии-реоксигенации во время ныряния, в то время как обитающие на суше мелкие млекопитающие со сходной экологической специализацией практически не изучаются. Известно, что у мелких млекопитающих более интенсивный по сравнению с крупными удельный метаболизм

и увеличенное потребление кислорода, что влечет за собой повышение риска образования избытка активных форм кислорода (АФК). Вместе с тем аллометрические зависимости между удельным метаболизмом и размерами тела нарушаются у высокоспециализированных видов (McNab, 2008). Для понимания механизмов адаптации организма к гипоксии многое могут дать исследования природно-адаптированных к дефициту кислорода животных (Галанцев, Камардина, Коваленко, 1994; Hochachka, Somero, 2002). Удобной моделью для изучения этих процессов могут служить мелкие полуводные (Томилин, 1977) и зимоспящие млекопитающие. К усиленной генерации АФК, разбалансировке между продукцией кислородных радикалов и антиоксидантной системой может приводить как дефицит кислорода (Hindle et al., 2009), так и его повышенное потребление непосредственно после ныряния (кислородная задолженность) (Vazques-Medina, Zenteno-Savin, Elsner, 2006; Cantu-Medellin et al., 2011) и при выходе из спячки (Breukelen, Martin, 2002); а сами периоды гипоксии и реоксигенации – к нарушению клеточных структур, как прямо через оксидативные модификации, так и опосредованно, через активацию воспалительных и проапоптотических путей (Drew et al., 2004). Наряду с низкомолекулярными антиоксидантами в поддержании на стационарном уровне АФК участвуют антиоксидантные ферменты – супероксиддисмутаза (СОД) и каталаза.

В связи с этим целью нашего исследования явилось изучение состояния ферментативного звена антиоксидантной системы в печени, почках и сердце у мелких представителей двух отрядов млекопитающих – насекомоядных и грызунов, существенно различающихся по своим экологическим особенностям.

Материалы

Объектами исследования являлись представители отряда насекомоядных (*Insectivora*) и отряда грызунов (*Rodentia*). Материалами исследования служили образцы тканей печени, почек и сердца этих млекопитающих (табл. 1.). Крысы содержались в условиях вивария ПетрГУ, остальные животные отловлены в природе на Каскеснаволоцком стационаре Института биологии КарНЦ РАН в 2007–2011 гг.

Таблица 1. Характеристика экспериментальных животных

Table 1. Characteristic of the experimental animals

Отряд	Вид	Анализируемые органы		
		печень	почки	сердце
Грызуны (<i>Rodentia</i>)	крыса (<i>Rattus norvegicus</i> Berk.)	10	10	10
	полевка водяная (<i>Arvicola terrestris</i> L.)	20	20	20
	полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i> Pall.)	3	3	НО
	полевка рыжая (<i>Myodes glareolus</i> Schreb.)	4	11	НО
	мышовка лесная (<i>Sicista betulina</i> Pall.)	6	6	5
	крот обыкновенный (<i>Talpa europaea</i> L.)	4	4	4
Насекомоядные (<i>Insectivora</i>)	водяная кутора (<i>Neomys fodiens</i> Pennant.)	21	21	10
	бурозубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i> L.)	11	11	НО

* Примечание: НО – определение активности в данном органе не проводилось.

* Comment: NO – the activity of antioxidant enzyme in this organ was not measured.

Методы

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН. Гомогенаты органов и тканей готовили в 0.05 М фосфатном буфере (pH 7.0). После центрифугирования при 6000 g в течение 15 мин в супернатантах определяли активность ферментов и содержание белка. Активность ферментов определяли по оптической плотности раствора на спектрофотометре СФ-46: СОД – по модифицированной адренохромной методике (Misra, Fridovich, 1972), каталазы – по количеству разложенной перекиси водорода (Bears, Sizer, 1952) с учетом коэффициента молярной экстинкции – 43.6 (М/л). Активность каталазы выражали в мкМ перекиси водорода,

разложенной за 1 минуту. За 1 усл. ед. активности СОД принимали количество фермента, способное затормозить реакцию автоокисления адреналина на 50 %. Активность ферментов рассчитывали на 1 г сырой ткани и 1 мг белка (удельная активность). Содержание белка определяли по Лоури (Lowry et al., 1951) с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта. Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни и кластерного анализа с использованием компьютерной программы Statgrafics 2.0 (Коросов, Горбач, 2010).

Результаты

В рассматриваемой нами группе представлены млекопитающие, различающиеся как по систематической принадлежности, так и по особенностям экологических условий обитания. У изученных животных выявлены общие, свойственные и другим млекопитающим, закономерности распределения активности СОД и каталазы в органах (Marklund, Karlsson, 1990; Ilukha et al, 1998; Зенков, Ланкин, Меньщикова, 2001; Илюха, 2001): максимальная активность данных ферментов обнаружена, как правило, в печени, меньшая – в почках, и самая низкая – в сердце (рис. 1, 2). При исследовании представителей отрядов насекомоядных (*Insectivora*) и грызунов (*Rodentia*) выявлена высокая межвидовая вариабельность активности СОД в печени, почках и сердце (рис. 1А.). Активность СОД в печени была достоверно выше по сравнению с аналогичным показателем в почках и сердце у крысы и водяной полевки. У бурозубки обыкновенной и полевки рыжей максимальная активность данного фермента наблюдалась в почках, причем у последней она была достоверно выше, чем в печени.

Интересно, что у рыжей полевки активность других антиоксидантных ферментов, связанных с метаболизмом глутатиона (глутатионредуктазы, глутатионпероксидазы и глутатион-S-трансферазы), в печени более высокая, чем в почках (Swiergosz-Kowalewska, Bednarska, Kafel, 2006). При этом даже экспозиция к тяжелым металлам в естественной среде обитания не приводила к существенному изменению органоспецифичности распределения активности. По относительному весу почек рыжая полевка занимает в ряду изученных грызунов второе место (после лесной мышовки). Это характеризует рассматриваемый вид как один из наиболее подвижных, отличающихся высокой интенсивностью обменных процессов (Ивантер и др., 1985).

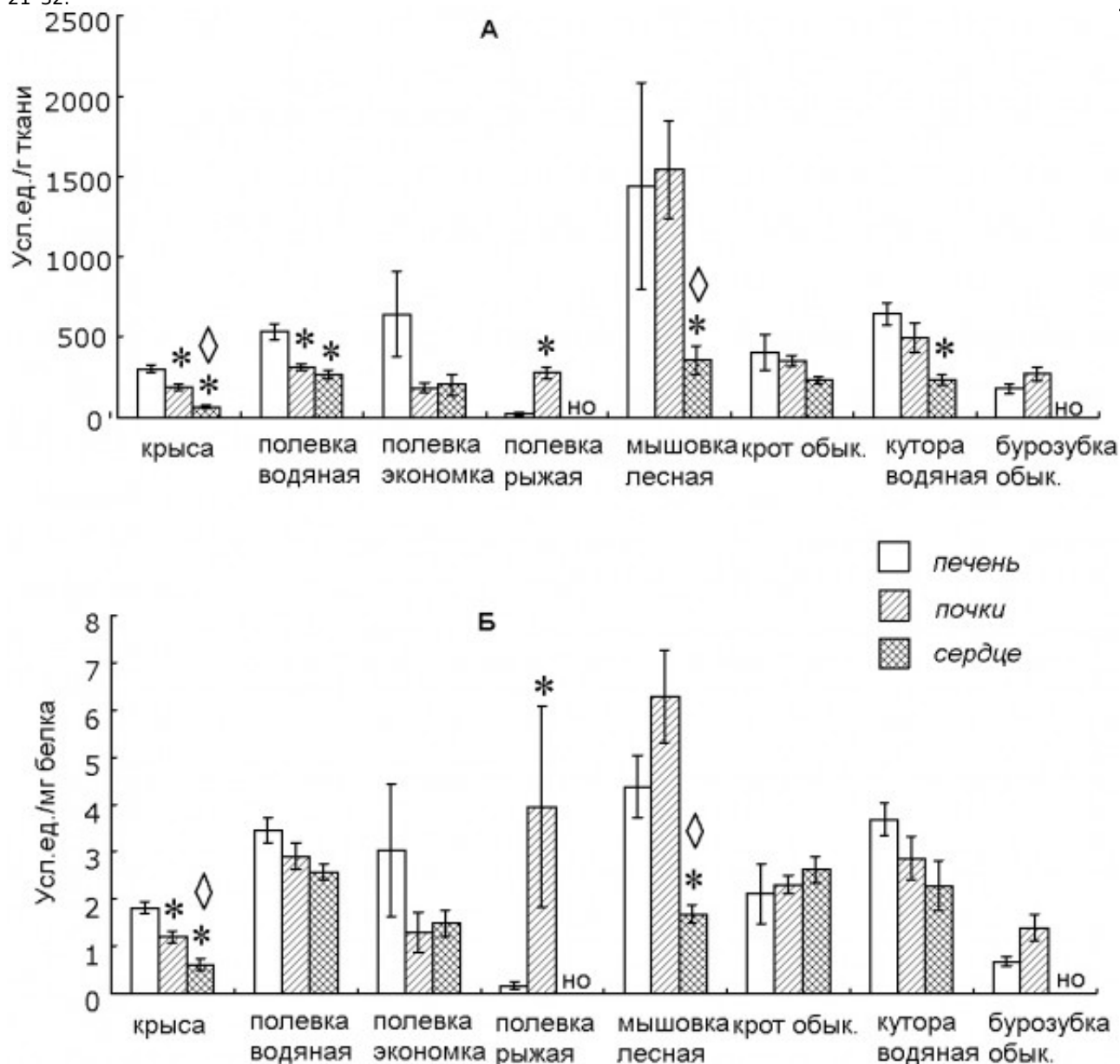


Рис. 1. Активность (А) и удельная активность (Б) СОД в печени, почках и сердце у млекопитающих: * – различия достоверны по сравнению с печенью; $\diamond$ – различия достоверны по сравнению с почками ($p < 0.05$, критерий Вилкоксона – Манна – Уитни); НО – определение активности в данном органе не проводилось

Fig. 1. The activity (A) and specific activity (Б) of SOD in mammal's liver, kidneys and heart: * – the differences are significant in comparison with the liver; $\diamond$ – the differences are significant in comparison with the kidneys ($p < 0.05$, U-test); NO – the activity of antioxidant enzyme in this organ was not measured

Наибольшая удельная активность СОД наблюдалась в почках у зимоспящего вида – мышовки лесной, причем была достоверно выше, чем в сердце (рис. 1Б). При изучении зависимости уровня метаболизма от массы тела у шести впадающих в спячку млекопитающих (орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius*), сони-полчка (*Glis glis*), суслика (*Spermophilus citellus*), хомяка (*Cricetus cricetus*), ежа (*Erinaceus europaeus*) и альпийского сурка (*Marmota marmota*)) было показано, что эта зависимость существует, но только до тех пор, пока животные находятся в активном состоянии (Singer et al, 1995). При гибернации уровень основного обмена у них одинаков и не зависит от массы тела. Перестройки, связанные с пробуждением, в наибольшей степени затрагивают более мелких животных, поскольку относительное увеличение метаболизма у них наиболее значительно (Singer et al, 1995). Показано, что

на ранних стадиях пробуждения хомячков отмечается существенное увеличение активности каталазы в сыворотке крови, что обеспечивает дополнительный цитопротекторный эффект для различных органов (Hitomi et al, 2006). При этом авторы не уточняют источник фермента в сыворотке.

В нашем исследовании установлено, что активность каталазы и удельная активность у всех исследуемых видов в печени была выше, чем в почках, причем для крысы, полевки водяной, полевки рыжей, мышовки лесной, крота обыкновенного, куторы водяной и бурозубки обыкновенной достоверно (рис. 2.).

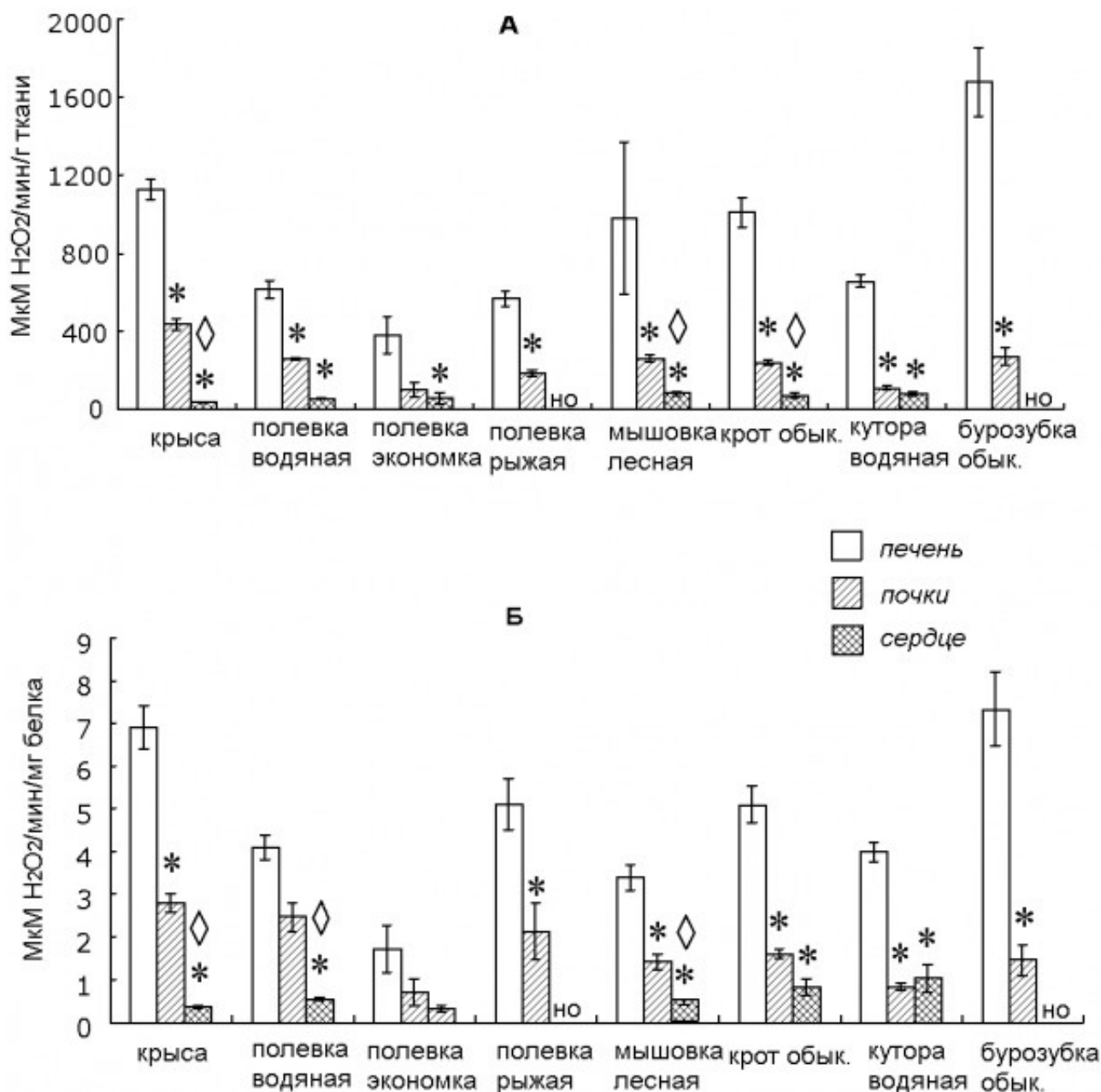


Рис. 2. Активность (А) и удельная активность (Б) каталазы в печени, почках и сердце у млекопитающих (условные обозначения – как на рис. 1)

Fig. 2. The activity (А) and specific activity (Б) of catalase in mammal's liver, kidneys and heart (all other shorthands as in Fig. 1)

Наибольшая активность каталазы среди всех исследуемых видов наблюдалась в печени у бурозубки обыкновенной, причем её абсолютные значения у этого вида были в 2 раза выше, чем у куторы водяной (рис. 2А). Возможно, это связано с тем, что у бурозубок уровень метаболизма в 2-3 раза

выше, чем у других млекопитающих того же размера (Nagel, 1985). Наименьшая активность каталазы наблюдалась в тканях сердца крысы, полевки-экономки и водяной полевки (рис. 2Б).

Среди изученных грызунов по относительной величине сердца и почек выделяется мышовка лесная, обладающая высокой двигательной активностью и общей сложностью движений (Маринина, 1976). Максимальная активность СОД наблюдалась у мышовки в почках, причем достоверно выше по сравнению с другими изученными видами (рис. 1А). Важной особенностью данного вида является то, что это единственный в таежной зоне представитель надсемейства тушканчиковообразных (*Dipodoidea*), обитающий значительно севернее своих сородичей. Специфику лесной мышовки, в сравнении с другими мелкими млекопитающими Карелии, составляет целый комплекс черт, в частности переживание неблагоприятного периода года в состоянии спячки и относительно низкие темпы размножения. Мелкие зимоспящие – это млекопитающие, уникальные в плане адаптации к функционированию при низких температурах тела. У них происходит резкое снижение температуры (до 0 °С) во время спячки и быстрое повышение ее в период пробуждения (до 37 °С). Какие физиолого-биохимические механизмы позволяют этим животным сохранять нормально функционирующее сердце, клеточную целостность и энергетический баланс со снижением температуры тела и избегать нарушений при отогревании, до сих пор не ясно (Dark, 2005; Epperson et al, 2011).

В природе животные сталкиваются не с одним, а с целым рядом воздействующих на них факторов (Шмидт-Ниельсен, 1982; Hochachka, Somero, 2002). В результате у животных формируются адаптации. В рассматриваемой нами группе представлены млекопитающие, различающиеся как по систематической принадлежности, так и по особенностям экологических условий обитания. Из исследуемых видов животных четыре можно отнести к тем, которые в той или иной степени испытывают выраженную гипоксию: околотовные млекопитающие – полевка водяная и кутора (испытывают функциональную нагрузку на организм, связанную с дефицитом кислорода при нырянии); ведущий подземно-роющий образ жизни крот обыкновенный и обладающая способностью впадать в зимнюю спячку мышовка лесная. Интересно изучение антиоксидантной системы у данных видов, так как эти животные подвергаются периодической гипоксии и реоксигенации, что приводит не только к анатомо-морфологическим и физиологическим, но и к биохимическим перестройкам.

Результаты кластерного анализа не выявили существенного влияния систематической принадлежности, массы тела и экологических особенностей на активность антиоксидантных ферментов в печени и почках у исследуемых животных (рис. 3). Так, наибольшим сходством по активности СОД и каталазы в данных органах обладали крот обыкновенный и лесная мышовка, что связано с экологическими особенностями этих животных, а именно – адаптацией к подземно-роющему образу жизни первого и способности впадать в зимнюю спячку второй. В то же время такие виды, как полевка водяная и кутора водяная, несмотря на их околотовный образ жизни, кластер не образовали (рис. 3А). Влияние систематической принадлежности на активность СОД и каталазы в печени и почках было незначительно. Так, в один кластер вошли крот обыкновенный, кутора водяная, бурозубка обыкновенная – представители насекомоядных (*Insectivora*), а также зимоспящий представитель отряда грызунов (*Rodentia*) – мышовка лесная (рис. 3В). Известно, что к периоду гибернации животные накапливают много ненасыщенных жиров. Увеличение количества ненасыщенных жирных кислот, наряду с усиленным потреблением кислорода при полном пробуждении от спячки и во время баутов, является одной из проблем, которую животные вынуждены решать на физиолого-биохимическом уровне (Dark, 2005). Перестройки метаболизма у зимоспящих затрагивают прежде всего сердце, в связи с переключением энергообеспечения с углеводов как основного источника энергии на жиры. Гликолиз приводит к накоплению лактата и к закислению среды, что может увеличивать и нагрузку на почки (Breukelen, Martin, 2002).

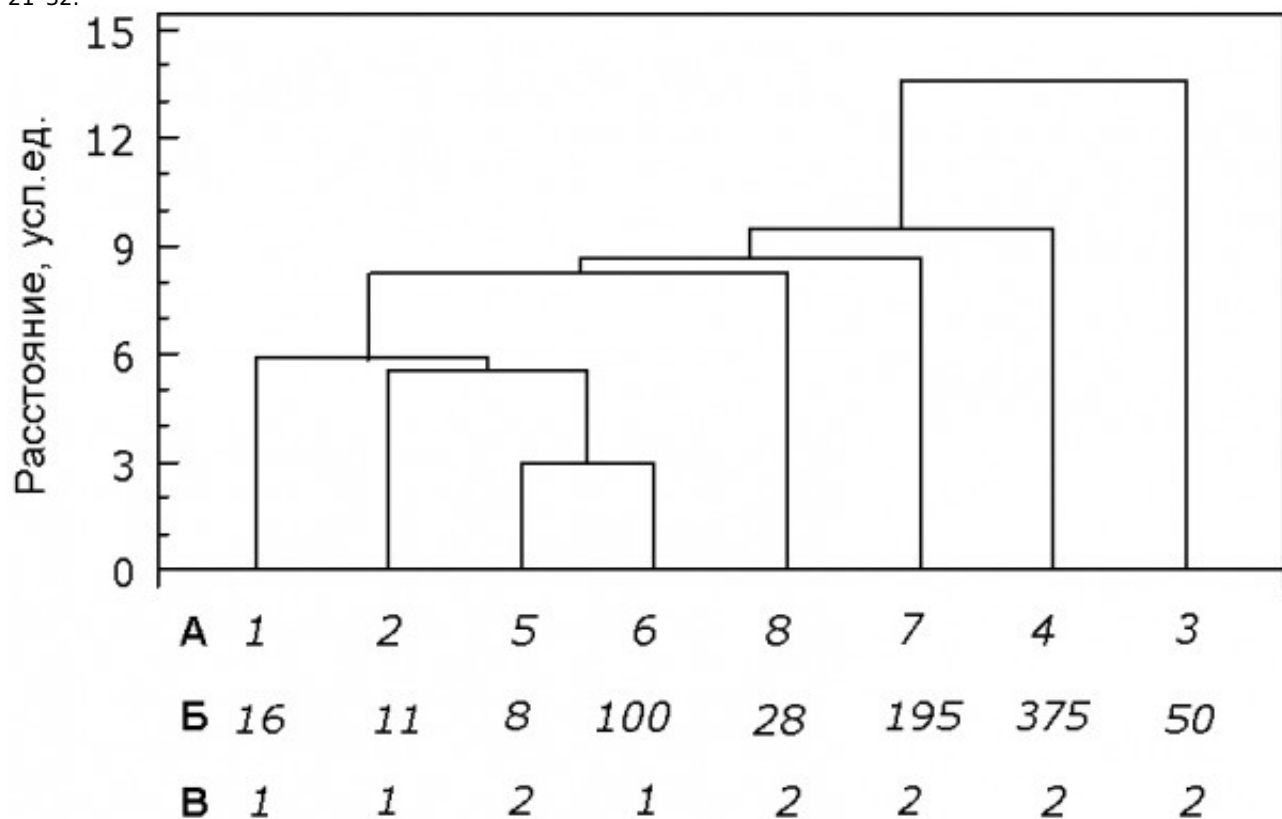


Рис. 3. Дендрограмма сходства изученных видов по показателям активности антиоксидантных ферментов в печени и почках:

в строке А : 1 – кутора водяная, 2 – бурозубка обыкновенная, 3 – полевка-экономка, 4 – крыса, 5 – мышовка лесная, 6 – крот обыкновенный, 7 – полевка водяная, 8 – полевка рыжая; в строке Б – средняя масса тела, г; в строке В: 1 – представители отряда насекомоядных, 2 – представители отряда грызунов

Fig. 3. The tree of species similarity based on the antioxidant enzymes activity in the liver and kidneys:
line A: 1 – Eurasian water shrew, 2 – Common shrew, 3 – Tundra vole, 4 – White rat, 5 – Northern Birch Mouse, 6 – European mole, 7 – European water vole, 8 – Bank vole; line Б – mean body mass; line В: 1 – *Insectivora*, 2 – *Rodentia*

Нами выявлено влияние экологических особенностей вида на активность СОД и каталазы в сердце. В результате анализа выделилось 2 группы, в одну из которых вошли виды, испытывающие гипоксию (кутора, полевка водяная, крот обыкновенный и мышовка лесная), в другую – крыса и полевка-экономка (рис. 4). Было отмечено, что наиболее высокая удельная активность СОД и каталазы в сердце наблюдалась у млекопитающих первой группы.

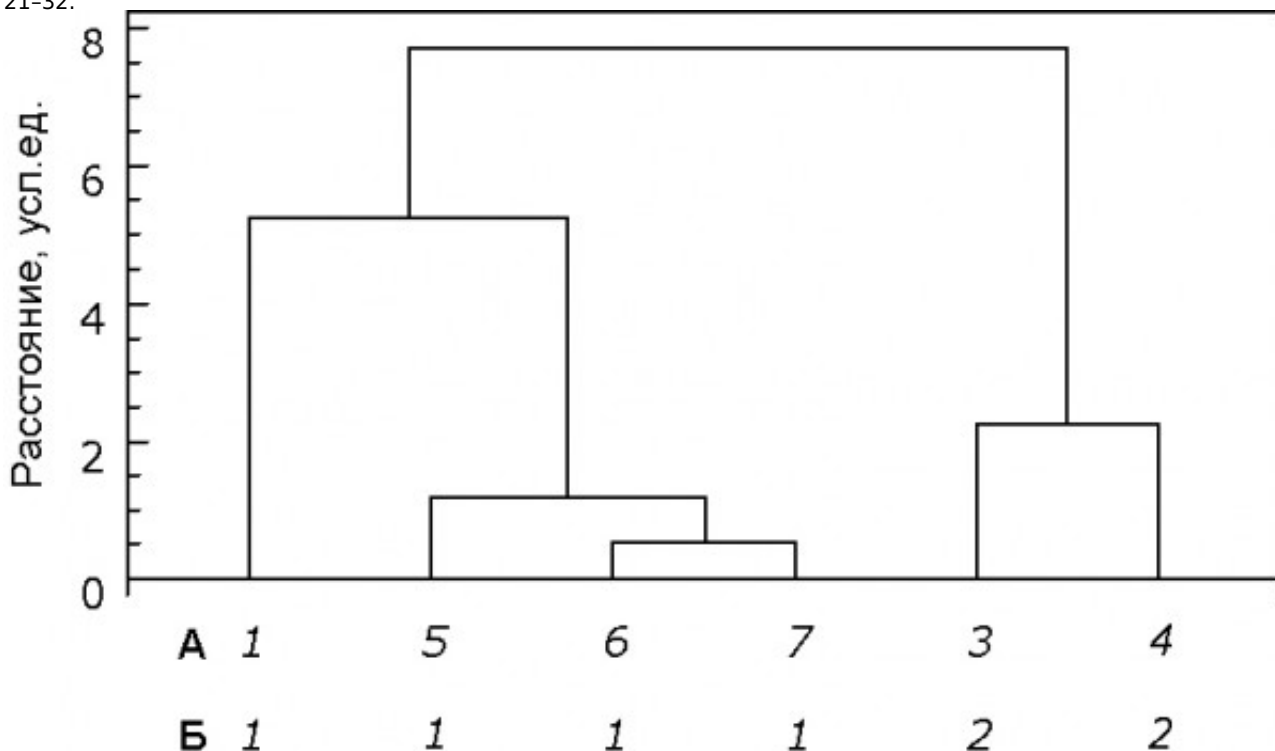


Рис. 4. Дендрограмма сходства изученных видов по показателям активности антиоксидантных ферментов в сердце:

в строке А: 1 – кутора водяная, 3 – полевка-экономка, 4 – крыса, 5 – мышовка лесная, 6 – крот обыкновенный, 7 – полевка водяная; в строке Б: 1 – виды, испытывающие гипоксию; 2 – виды, не испытывающие гипоксию

Fig. 4. The tree of species similarity based on the antioxidant enzymes activity in the heart:

line A: 1 – Eurasian water shrew, 3 – Tundra vole, 4 – White rat, 5 – Northern Birch Mouse, 6 – European mole, 7 – European water vole; line B: 1 – species naturally not experiencing hypoxia, 2 – species naturally not experiencing hypoxia

Обсуждение

Хорошо известно, что у морских животных, адаптированных к нырянию, происходят перестройки во всех органах, однако наиболее существенны они в сердце, легких и мозге, которые продолжают оставаться на аэробном режиме метаболизма даже в условиях анаэробноза (Шмидт-Ниельсен, 1982; Noshachka, Somero, 2002). В наших исследованиях именно в сердечной мышце у куторы отмечается более высокая удельная активность СОД и каталазы (рис. 1, 2). В большинстве случаев адаптация к полуводному образу жизни (нырянию) не ограничивается только морфологическими или физиологическими изменениями, а затрагивает в том числе и биохимический уровень (Галанцев, 1977; Noshachka, Somero, 2002). Для всех ныряющих животных характерно резкое замедление сердечной деятельности при погружении (Галанцев, 1977). К настоящему времени описана брадикардия при нырянии как у высокоспециализированных ныряющих животных, так и полуводных видов. Замедление сердечной деятельности приводит к уменьшению обеспечения большинства тканей кислородом, т. е. к гипоксии. Сама по себе гипоксия, также как и метаболические сдвиги, способна приводить к продукции избытка кислородных радикалов, превышающего возможности обычной антиоксидантной защиты (Elsner et al., 1998). Поток электронов через дыхательную цепь у ныряльщиков, возможно, более высоковариабелен, чем у сухопутных млекопитающих, так как ныряльщики функционируют и в условиях гипоксии. Влияние гипоксии на скелетную мышцу в этом плане не изучено, однако при исследовании эффекта на гепатоциты и кардиомиоциты *in vitro* показано, что существенно повышается уровень супероксидного радикала. Высокая активность АОФ у полуводных млекопитающих является не только приспособительной реакцией, обеспечивающей защиту органов и тканей при реоксигенации, связанной

с восстановлением после ныряния, но, очевидно, и необходимым условием для выработки дополнительного кислорода в результате разложения перекиси водорода. Авторами проверялась гипотеза о том, что для предотвращения отрицательных последствий усиленной генерации АФК и толерантности к повторяющимся циклам ишемии-реперфузии, связанной с нырянием, ткани кольчатой нерпы (*Phoca hispida*) должны обладать увеличенной активностью антиоксидантных ферментов. Сравнение проводили с теми же показателями у свиньи (*Sus scrofa*). Эффективная защита каждого из органов обеспечивалась за счет своего набора ферментов: сердца – СОД, глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы; печени – за счет каталазы; скелетной мускулатуры – глутатионпероксидазы; легких – СОД и глутатионпероксидазы (Vazquez-Medina, Zenteno-Savin, Elsner, 2006). Кроме этого, у ныряющих млекопитающих, по сравнению с сухопутными, отмечается значительное накопление гликогена в печени и других тканях, а также ряд биохимических адаптаций, связанных с процессами брожения (Шмидт-Ниельсен, 1982; Hochachka, Somero, 2002). Повышенное потребление кислорода непосредственно после ныряния (кислородная задолженность) у полевки водяной и кутуры, при пробуждении и выходе из спячки у мышовки лесной также может приводить к усиленной генерации АФК, для утилизации которых, очевидно, и необходима более высокая активность АОФ. При этом у животных, испытывающих состояние гипоксии-реоксигенации, поддерживается высокий базальный уровень активности этих ферментов (Hermes-Lima, Zenteno-Savin, 2002), что предотвращает нарушение клеточных структур – как прямо через оксидативные модификации, так и опосредованно, через активацию воспалительных и проапоптотических путей – и является своеобразной преадаптацией.

Заключение

В результате исследования была выявлена ткане- и видоспецифичность активности антиоксидантных ферментов в органах восьми изученных видов мелких млекопитающих. Несмотря на то, что исследуемые виды относились к различным отрядам и экологическим группам, межорганное распределение по активности СОД и каталазы было сходным: максимальная активность наблюдалась в печени, минимальная – в сердце. Аналогичное распределение активности антиоксидантных ферментов у млекопитающих отмечают и другие авторы (Marklund, Karlsson, 1990; Илюха, 2001; Зенков, Ланкин, Меньщикова, 2001). Нами не было отмечено связи между изученными биохимическими показателями (активность антиоксидантных ферментов) в печени и почках представителей отрядов насекомоядных и грызунов и их систематической принадлежностью, экологическими особенностями и массой тела. В целом проведенные сравнительные исследования показывают специфический профиль антиоксидантной системы в сердце (существенное увеличение активности каталазы) у подвергающихся периодической гипоксии-реоксигенации видов (кутора, полевка водяная, крот обыкновенный и мышовка лесная), что может быть связано и с важной сигнальной ролью перекиси водорода в кровеносной системе (Droge, 2002).

Библиография

Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. [Evolution of diving animals adaptations. Ecological and morphological aspects] Л.: Наука, 1977. 191 с.

Галанцев В. П., Камардина Т. А., Коваленко Р. И. Реакции сердечно-сосудистой системы и биоэнергетический метаболизм в связи с адаптацией к апноэ [Cardiovascular system reactions and bioenergetics' metabolism in connection with adaptation to apnea] // Физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 1994. Т. 80, № 9. С. 117-123.

Галанцев В. П., Коваленко Р. И., Криворучко Б. И. и др. К вопросу об особенностях толерантности к дефициту кислорода у неадаптированных и адаптированных к водному образу жизни грызунов [To a question about the features of tolerance to oxygen deficiency in rodents un-adapted and adapted to aquatic life] // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1999. Т. 35, №1. С. 43-47.

Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс: Биохимический и патофизиологический аспекты. [Oxidative stress: biochemical and pathophysiological aspects] М.: Наука/Интерпериодика, 2001. 343 с.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: эколого-морфологические и физиологические аспекты. [Adaptive characteristics of small mammals:

Антонова Е. П., Хижкин Е. А., Якимова А. Е., Илюха В. А. АНТИОКСИДАНТНЫЕ ФЕРМЕНТЫ У ПРИРОДНО-АДАПТИРОВАННЫХ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА МЛЕКОПИТАЮЩИХ // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 21-32.

ecological, morphological and physiological aspects] Л.: Наука. 1985. 318 с.

Илюха В. А. Супероксиддисмутаза и каталаза в органах млекопитающих различного экогенеза [Superoxide dismutase and catalase in the organs of mammals of various ecogenesis] // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2001. Т. 37, № 3. С. 183-186.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. [Computer analysis of biological data] Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 84 с.

Лощагин О. В., Коваленко Р. И., Ноздрачев А. Д. и др. Возможная роль каталазы в адаптации к нырянию полуводных грызунов (*Ondatra Zibethica*) [The possible role of catalase in the adaptation to diving of semiaquatic rodent (*Ondatra Zibethica*)] // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2002. Т. 38, №1. С. 71-75.

Маринина Л. С. Зависимость между размерами тела и относительным весом сердца у хомякообразных и тушканчиков. [Relationship between body size and the relative heart weight in Cricetidae and jerboas] // Экология. 1976, №6. С. 91-92.

Томилин А. Г. Снова в воду: биологический очерк об околотоводных, полуводных и водных млекопитающих. [Again into the water: biological article about periaquatic, semiaquatic and aquatic mammals] М.: Знание, 1977. 144 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. [Physiology of animals. Adaptation and environment]: Пер. с англ. / Под ред. Е.М. Крепса. М.: Мир, 1982. Кн. 1. 414 с.

Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195. P. 133-140.

Breukelen F., Martin S. L. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? // J. Appl. Physiol. 2002. Vol. 92. P. 2640-2647.

Cantu-Medellin N., Byrd B., Hohn A., Vazquez-Medina J. P., Zenteno-Savin T. Differential antioxidant protection in tissues from marine mammals with distinct diving capacities. Shallow/short vs. deep/long divers. // Comparative Biochemistry and Physiology. 2011. Vol. 158. P. 438-443.

Dark J. Annual lipid cycles in hibernators // Ann. Rev. Nutr. 2005. Vol. 25. P. 469-97.

Drew K. L., Harris M. B., Lamanna J. C. et al. Hypoxia tolerance in mammalian heterotherms // Am. J. Exp. Biol. 2004. Vol. 207. P. 3155-3162.

Droge W. Free Radicals in the Physiological Control of Cell Function // Physiol. Rev. 2002. Vol. 82. P. 47-95.

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals // Comp. Biochem. Physiol. 1998. Vol. 119A, № 4. P. 975-980.

Epperson M. E., Karimpour-Fard A., Hunter L. E. and Sandra L. Metabolic cycles in a circannual hibernator // Physiol. Genomics. 2011. Vol. 43. P. 799-807.

Hermes-Lima M., Zenteno-Savin T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133. P. 537-556.

Hindle A. G., Lawler J. M., Campbell K. L., Horning M. Muscle aging and oxidative stress in wild-caught shrews // Comparative Biochemistry and Physiology. 2009. Vol. 155. 427-434.

Hitomi O., Okamoto I., Hanaya T., Arai S., Ohta T., Fukuda S. Enhanced antioxidant defense due to extracellular catalase activity in Syrian hamster during arousal from hibernation // Comparative Biochemistry and Physiology. 2006. Vol. 143. P. 484-491.

Антонова Е. П. , Хижкин Е. А. , Якимова А. Е. , Илюха В. А. АНТИОКСИДАНТНЫЕ ФЕРМЕНТЫ У ПРИРОДНО-АДАПТИРОВАННЫХ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА МЛЕКОПИТАЮЩИХ // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 21-32.

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N. Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Ilukha V. A., Kozhevnikova L. K., Tyutyumik N. N., Unzhakov A. R., Meldo H. I. Activity of antioxidant enzyme and the LDH isoenzyme spectrum in organs of mink with Aleutian disease // Scientifur. 1998. Vol. 22, № 4. P. 309-314.

Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randan R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. P. 265-275.

Marklund S. L., Karlsson K. Extracellular-superoxide dismutase, distribution in the body and therapeutic implications // Antioxidants in Therapy and Preventive Medicine. N. Y.: Plenum Press. 1990. P. 1-4.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comp. Biochem. Physiol. 2008. Vol. 151. P. 5-28.

Misra H. P., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247. P. 3170-3175.

Nagel A. Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz bei europäischen Spitzmäusen (*Soricidae*) // Z. Saugetierkunde. 1985. Vol. 50. P. 249-266.

Storey K. B. Oxidative stress: animal adaptations in nature // Braz. J. Med. Biol. Res. 1996. V. 29. P. 1715-1733.

Singer D., Schunck O., Bach F. and Kuhn H. J. Size effects on metabolic rate in cell, tissue, and body calorimetry. // Thermochim. Acta. 1995. Vol. 251. P. 227-240.

Swiergosz-Kowalewska R., Bednarska A., Kafel A. Glutathione levels and enzyme activity in the tissues of bank vole *Clethrionomys glareolus* chronically exposed to a mixture of metal contaminants // Chemosphere. 2006. Vol. 65. P. 963-974.

Vazquez-Medina J. P., Zenteno-Savin T., Elsner R. Antioxidant enzymes in ringed seal tissues: Potential protection against dive-associated ischemia/reperfusion // Comparative Biochemistry and Physiology. 2006. Vol. 142. P. 198-204.

Wilhelm Filho W. D., Sell F., Ribeiro L., Ghislandi M., Carrasquedo F., Fraga C.G., Wallauer J. P., Simões-Lopes P. C., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133, № 3. P. 885-892.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента НШ-1642.2012.4 и ФЦП ГК № 02.740.11.0700.

ANTIOXIDANT ENZYMES IN MAMMALS NATURALLY ADAPTED TO OXYGEN DEFICIENCY

**ANTONOVA
Ekaterina**

Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, antoonkina@rambler.ru

**KHIZHKIN
Evgeniy**

Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, hizhkin84@mail.ru

**YAKIMOVA
Alina**

Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, angelina73@mail.ru

**ILYUKHA
Viktor**

Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ilyukha@bio.krc.karelia.ru

Keywords:

antioxidant enzymes
insectivorous
rodents
hypoxia
reoxygenation
preadaptation

Summary:

The activity of the key antioxidant enzymes, superoxide dismutase (SOD) and catalase, were studied in the liver, kidneys and heart of 8 mammalian species from 2 Orders – Insectivora and Rodentia. Some species-specific differences were found – the activities of the enzymes in the organs considerably differed even in the taxonomically close species. The specific profile of antioxidant enzymes in the organism of birch mouse appears to be due to the occurrence of hibernation in this animal. In the heart of semi-aquatic Eurasian water shrew and European water vole, an increase of the catalase activity was noted. The activity of SOD and catalase in the same organ can differ significantly even in taxonomically close species of studied mammals, and it was caused, first of all, by the specificity of their ecological features and adaptation to hypoxia.



УДК 582.29; 504.73; 504.5:574.3

Динамика видового разнообразия эпифитных лишенизированных грибов Южного округа Москвы

БЯЗРОВ
Лев Георгиевич

*Институт проблем экологии и эволюции РАН,
lev.biazrov@rambler.ru*

Ключевые слова:

эпифитные лишайники
разнообразие
мониторинг
Москва
нитрофиты
эвтрофикация
нитрофикация

Аннотация:

"Целью исследования, проведенного летом и осенью 2006–2007 гг. на территории Южного административного округа г. Москвы в пределах Московской кольцевой автодороги, был сбор данных о видовом составе эпифитных лишайников для сравнения с аналогичными материалами, полученными на той же территории в 1987–1991 гг. На стволах деревьев и кустарников до высоты 2.5 м в начале 1990-х на обследованной территории были обнаружены представители 26 видов. В 2006–2007 гг. на той же территории были встречены представители 54 видов эпифитных лишайников. Основной причиной установленных изменений состава лишенобиоты на изученной территории является эвтрофикация главным образом нитрофикация местообитаний лишайников в г. Москве."

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 15 января 2013 года

Опубликована: 08 мая 2013 года

Введение

Целью проведенного в 2006–2007 гг. исследования был сбор данных о видовом составе эпифитных (растущих на коре деревьев и кустарников) лишайников территорий ряда административных округов Москвы в пределах Московской кольцевой автодороги (МКАД), для сравнения их с аналогичными материалами, полученными на тех же территориях в 1987–1991 гг. (Бязров, 1994, 1996). В Москве, как и во всей стране, в течение 1990-х произошло драматическое изменение структуры промышленности, в несколько раз возросло число автомобилей. Предполагалось, что эти изменения сказались и на видовом составе эпифитных лишайников, признанных индикаторов качества воздушной среды. В данной работе сообщаются результаты обработки материалов, собранных в Южном административном округе (ЮАО).

Материалы

Обследованная территория ЮАО на юге ограничена МКАД (рис. 1), на востоке, от МКАД до Нагатинского затона, осью русла реки Москвы, далее от реки осями 2-го Южнопортового проезда, Южнопортовой, Шарикоподшипниковской улиц, на севере осями улицы 2-я Машиностроения, Волгоградского проспекта, улиц Мельникова, 1-й Дубровской, 3-го Крутицкого переулка, улиц Симоновский вал, Арбатецкой, осями русла реки Москвы и Новоспасского моста, Кожевнической, Летниковской улиц, Жукова проезда, Дубининской улицы, 4-го и 1-го Щипковских переулков, улиц Павла Андреева, Хавской, Шухова, Шаболовки, Академика Петровского, на западе осью Ленинского проспекта до дома №12, далее юго-восточной и южной границами территории Нескучного сада, далее северо-восточным границам полос отвода Малого кольца Московской железной дороги (МЖД) и III транспортного кольца, осями полосы отвода Малого кольца МЖД, долиной реки Котловка и восточной границей Битцевского леса (Закон...). Округ включает 16 муниципальных районов: Бирюлево Восточное,

Бирюлево Западное, Братеево, Даниловский, Донской, Зябликово, Москворечье-Сабурово, Нагатинский Затон, Нагорный, Орехово-Борисово Северное, Орехово-Борисово Южное, Царицыно, Чертаново Северное, Чертаново Центральное, Чертаново Южное.

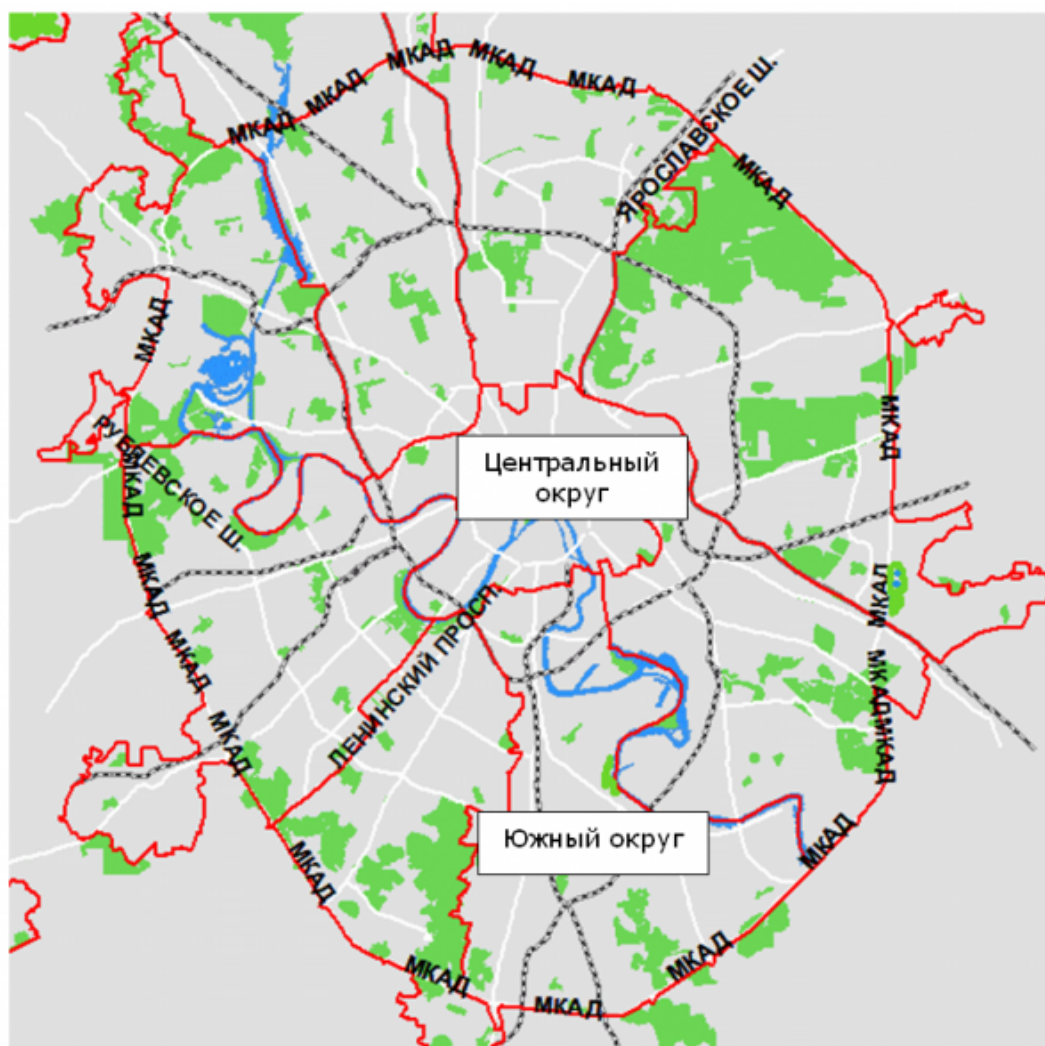


Рис. 1. Положение ЮАО на схематической карте Москвы в пределах МКАД

Fig. 1. The position of the Southern administrative district on the sketchy map of Moscow city within the ambit of Moscow ring road.

Площадь округа около 130 км², что составляет 12 % территории Москвы в пределах МКАД. В округе проживает более 1.5 млн человек (Портал...).

Наряду с районами весьма плотной застройки в северной части округа по обоим берегам реки Москвы, на юге территории округа нередко можно встретить пустыри, овраги, долины небольших рек, таких как Чертановка, Горобня и др., пруды. Зеленые насаждения в ЮАО занимают 17.5 % его территории. На каждого жителя округа приходится лишь 7.2 м² зеленых насаждений (по Москве в пределах МКАД в среднем 16 м²/человека) [Доклад..., 2000–2001]. Основными зелеными массивами на территории округа являются как земли лесного фонда – Бирюлевский лесопарк, небольшая часть природного парка «Битцевский лес» и 2 квартала Видновского лесопарка, так и 40 городских парков и садов, в том числе природно-исторический парк «Царицыно» с прудами, а также музей-заповедник «Коломенское». Деревья и кустарники – субстрат эпифитных лишайников – встречаются и по берегам водостоков и водоемов, на склонах оврагов, на кладбищах, на территориях лечебных учреждений, стадионов, остатках промышленного сада совхоза им. Ленина. Породный состав деревьев и кустарников округа включает несколько десятков видов, но чаще встречаются тополя, липа, клены, вязы, березы, дуб, сосна, ольха, ивы, рябина, лещина, черемуха, боярышник, яблони.

Генеральным планом развития Москвы, принятым в 1971 г., обозначено наличие и развитие в Москве (в пределах МКАД) более 60 промышленных зон (ПЗ), к которым относятся части городской

территории, предназначенные для размещения промышленных и автотранспортных предприятий, научно-исследовательских учреждений, коммунально-складских и других объектов (Бязров и др., 1997; Битюкова, Слободской, 2002а). Значительная их часть сосредоточена в ЮАО. По степени экологической опасности имеющиеся ПЗ города были ранжированы на несколько категорий (Битюкова, Слободской, 2002б; Битюкова, 2003). К ПЗ с высоким и исключительно высоким уровнем опасности в ЮАО отнесены «ЗИЛ», «Бирюлево», к ПЗ с повышенным уровнем экологической опасности – «Южный порт», «Варшавское шоссе» и др., к ПЗ со средним уровнем экологической опасности – «Котляково», «Нагатино», «Верхние Котлы» и др., к ПЗ со слабым уровнем экологической опасности – «Каширское шоссе», «Царицыно» и др.

Методы

Для выявления особенностей распределения эпифитных лишайников в качестве картографической основы была использована карта Москвы масштаба 1:38 000. В 1987–1991 г. территория города (в пределах МКАД) на этой карте была поделена на квадраты 1х1 км. На долю ЮАО приходится 127 таких квадратов. В каждом квадрате было осмотрено от 100 до 400 стволов деревьев и кустарников. Деревья обследовались от основания до высоты 2.5 м, как пряморастущие, так и искривленные и наклоненные. Наличие лишайников фиксировалось на всей видимой поверхности ствола. Идентификация лишайников проведена в Лаборатории радиоэкологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции РАН. Номенклатура видов в тексте в основном соответствует обобщению Г. П. Урбанавичюса (2010).

Наряду с разнообразием видов на основе уже имеющихся обобщений (Инсарова, Инсаров, 1989; Wirth, 1991, 2010) и личного опыта (Бязров, 1994, 2002, 2009) по пятибалльной шкале были оценены экологические характеристики видов: отношение вида к освещенности местообитания – С; отношение вида к величине рН субстрата – К; отношение вида к богатству субстрата элементами питания – Э; отношение вида к степени загрязнения воздушной среды территории – токсифобность (Тф); отношение вида к степени окультуренности, или гемеробность (Гм) местообитания. Гемеробность оценена на основе модифицированной мною шкалы Х. Х. Трасса (Trass, 1973) с использованием сведений В. Litterski (1999). При этом следует помнить, что виды, принадлежащие к последующей группе названной шкалы, могут встречаться в местообитаниях, характерных для предшествующих групп. Фактически это шкала перехода от стенофитных к эврифитным видам по градиенту степени освоения местообитания человеком.

Результаты

Всего в 2006–2007 гг. на территории ЮАО на стволах деревьев и кустарников до высоты 2.5 м были обнаружены представители 54 видов лишайников (табл. 1). Из перечисленных в таблице 1 видов только *Evernia prunastri*, слоевища которого встречены на территории Покровского кладбища, включен в Красную книгу Москвы (2011). В начале 1990-х в обследованных 127 квадратах на деревьях и кустарниках были обнаружены представители 26 видов лишайников, причем 35 % квадратов территории ЮАО тогда формировали «лишайниковую пустыню», то есть эпифитные лишайники в них не встретил (Бязров, 2002). Результаты учетов 2006–2007 гг. показали, что в принятом масштабе учетной единицы (1 x 1 км) в ЮАО «лишайниковая пустыня» отсутствует. Число видов эпифитных лишайников с начала 1990-х на территории округа возросло в 2 раза, а в квадрате варьирует от 3 до 24 (участок леса между Гурьевским проездом и МКАД). Но четыре вида [*Arthonia atra* (Pers.) A. Schneid. = (*Opegrapha atra* Pers.), *Cladonia caespitica* (Pers.) Flörke, *C. ochrochlora* Flörke, *Lecidea erythrophaea* Sommerf.], зафиксированные в конце 1980-х – начале 1990-х, при учете в 2006–2007 гг. я не обнаружил. Не встретил я и представителей *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, ранее указанных А. В. Пчелкиным для долины р. Котловки (Лишайники..., 2012). Два вида (*Phaeophyscia orbicularis* и *Xanthoria parietina*) при последнем учете встречены во всех квадратах (прежде 36 и 4 % соответственно). Более чем в 60 % квадратов представлены *Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Scoliosporium chlorococcum*. Практически все эти часто встречающиеся и нередко обильные виды считаются нитрофитами (Wirth, 1991, 2010; Davies, 2007). У 8 видов в 2006–2007 гг. встречаемость была от 10 до 60 %. Почти треть видов в 2006–2007 гг. были встречены всего в 1–2 квадратах. Эти участки, возможно, при благоприятных условиях станут для них отправными точками для освоения новых территорий. По

данным учетов 1987–1991 гг. только у *Physcia stellaris* величина встречаемости на той же территории превышала 50 %. В целом же в оба срока более половины видов относились к классу встречаемости ≤ 5%

Таблица 1. Встречаемость (% от общего числа квадратов) эпифитных лишайников в пределах ЮАО Москвы в 1987–1991 гг. (1990) и в 2006–2007 гг. (2007) и экологическая характеристика видов

Вид	Срок		Экологическая характеристика вида*				
	1990	2007	С	К	Э	Тф	Гм
	-	1	C4	K3	Э3	Тф2	плгм
<i>punctata</i>							
<i>Arthonia atra</i>	6	-	C2	K3	Э3	Тф4	эвгм
	-	11	C4	K3	Э3	Тф3	эвгм
<i>Biatora helvola</i>	-	2	C2	K3	Э1	Тф4	мзгм
<i>Caloplaca cerina</i>	1	81	C4	K4	Э3	Тф2	мзгм
<i>C. citrina</i>	1	-	C4	K4	Э4	Тф2	эвгм
<i>C. holocarpa</i>	-	62	C4	K5	Э3	Тф3	плгм
	3	75	C4	K3	Э3	Тф2	плгм
<i>C. xanthostigma</i>	-	8	C4	K3	Э3	Тф3	плгм
<i>Cetraria sepincola</i>	1	1	C4	K2	Э2	Тф4	мзгм
<i>Chrysothrix candelaris</i>	-	19	C2	K2	Э2	Тф4	эвгм
<i>Cladonia caespitica</i>	1	-	C3	K3	Э2	Тф4	эвгм
<i>C.</i>	1	3	C3	K2	Э2	Тф4	эвгм
<i>C. coniocraea</i>	7	13	C3	K2	Э2	Тф2	эвгм
<i>C. fimbriata</i>	3	5	C4	K2	Э1	Тф3	эвгм
<i>C. ochrochlora</i>	3	-	C3	K1	Э2	Тф4	мзгм
<i>C. parasitica</i>	-	1	C3	K2	Э1	Тф4	мзгм
<i>C. ramulosa</i>	-	1	C4	K1	Э2	Тф4	мзгм
<i>C. squamosa</i>	-	1	C3	K1	Э2	Тф3	эвгм
<i>Evernia prunastri</i>	-	1	C4	K2	Э3	Тф4	плгм
	-	4	C3	K1	Э2	Тф3	плгм
	11	21	C4	K2	Э2	Тф3	плгм
<i>Lecania naegellii</i>	-	3	C3	K3	Э3	Тф3	плгм
<i>Lecanora</i>	-	5	C4	K1	Э2	Тф3	плгм

<i>albellula</i>							
<i>L.</i>	-	5	C3	K3	Э2	Тф4	плгм
<i>argentata</i>							
<i>L. hagenii</i>	9	72	C3	K5	Э4	Тф1	плгм
<i>L.</i>	-	2	C4	K2	Э2	Тф2	плгм
<i>populicola</i>							
<i>L. pulicaris</i>	-	2	C4	K1	Э2	Тф3	мзгм
<i>L.</i>	-	2	C4	K3	Э3	Тф4	мзгм
<i>symmicta</i>							
<i>L. varia</i>	9	44	C4	K2	Э2	Тф2	плгм
<i>Lecidea erythrophaea</i>	3	-	C4	K3	Э1	Тф4	мзгм
<i>Lepraria</i>	-	2	C2	K2	Э2	Тф4	мзгм
<i>L. incana</i>	6	6	C2	K2	Э2	Тф1	плгм
<i>L. lobificans</i>	-	2	C2	K2	Э2	Тф4	эвгм
<i>Melanelia exasperatula</i>	1	3	C4	K3	Э3	Тф3	плгм
<i>M. olivacea</i>	-	1	C4	K1	Э2	Тф3	плгм
<i>M. subargentifera</i>	-	1	C4	K4	Э4	Тф4	эвгм
<i>Micarea lignaria</i>	-	2	C3	K2	Э2	Тф2	эвгм
<i>Parmelia sulcata</i>	22	68	C4	K3	Э3	Тф2	плгм
	2	72	C4	K5	Э4	Тф2	мтгм
	36	100	C4	K4	Э4	Тф1	мтгм
<i>P. sciastra</i>	-	10	C4	K5	Э4	Тф2	плгм
<i>Physcia adscendens</i>	-	86	C4	K4	Э4	Тф2	плгм
<i>P. dubia</i>	-	7	C4	K3	Э3	Тф2	плгм
<i>P. stellaris</i>	53	96	C4	K3	Э3	Тф1	эвгм
<i>P. tenella</i>	-	17	C4	K3	Э4	Тф2	плгм
<i>P. tribacia</i>	1	11	C4	K3	Э3	Тф2	плгм
<i>?P. vitii</i>	-	1	C3	K3	Э3	Тф3	плгм
<i>Physconia detersa</i>	-	4	C4	K4	Э4	Тф3	плгм
<i>P. distorta</i>	-	11	C4	K4	Э4	Тф3	плгм
<i>P. grisea</i>	1	1	C4	K4	Э4	Тф2	плгм
<i>Rinodina archaea</i>	-	1	C4	K4	Э3	Тф3	плгм
<i>R. pyrina</i>	-	6	C4	K4	Э3	Тф3	плгм
	35	98	C3	K2	Э3	Тф1	плгм
	-	2	C4	K2	Э3	Тф1	плгм
	-	1	C4	K2	Э2	Тф1	эвгм

<i>Vulpicida pinastri</i>	2	-	C3	K1	Э1	Тф3	эвгм
<i>Xanthoria candelaria</i>	-	7	C4	K3	Э4	Тф3	плгм
<i>X. parietina</i>	4	100	C4	K4	Э4	Тф1	плгм
<i>X. polycarpa</i>	1	25	C4	K2	Э4	Тф2	плгм
	65	100					
Число видов	26	54					

*- пояснение обозначений для табл. 1–5: С – отношение вида к освещённости местообитания (С2 – затененные местообитания, освещённость 5–10 %; С3 – полузатененные местообитания, освещённость 10–20 %; С4 – полуосвещённые и освещённые местообитания, освещённость до 40 %); К – отношение вида к величине pH субстрата (К1 – субстрат экстремально кислый и очень кислый, pH6.5); Э – отношение вида к богатству субстрата элементами питания (Э1 – очень бедная минеральными элементами (Mg, Ca, K, Na, N) кора деревьев как у ели, лиственницы, березы; Э2 – умеренно богатая минеральными элементами кора деревьев с очень малой эвтрофикацией; Э3 – кора богата минеральными элементами или умеренно покрыта пылью; Э4 – богатая минеральными элементами кора, часто покрыта густым слоем пыли); Тф – отношение вида к степени загрязнения воздушной среды территории – токсифобность (Тф1 – наиболее устойчивые к загрязнению воздуха виды, Тф5 – наиболее чувствительные к загрязнению виды); Гм (гемеробность местообитания) – отношение вида к степени окультуренности (мезогемеротоп (мзгм) – вид, встречающийся на естественных субстратах также и в экосистемах, незначительно измененных человеком; эвгемеротоп (эвгм) – вид, встречающийся на естественных субстратах также и в экосистемах с умеренным или периодическим воздействием человека; полигемеротоп (плгм) – вид, встречающийся на естественных и искусственных субстратах также и в экосистемах со значительным воздействием человека; метагемеротоп (мтгм) – вид, также встречающийся на субстратах и в экосистемах, полностью созданных человеком).

Среди видов, встреченных на территории округа в оба сравниваемых срока, количественно преобладают лишайники, предпочитающие полуосвещённые и освещённые местообитания (табл. 2), а также предпочитающие довольно кислый (pH 4.1–4.8) и умеренно кислый (pH 4.9–5.6) субстрат (табл. 3).

Однако виды, имеющие высокие показатели встречаемости (*Candelariella vitellina*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina*), чаще предпочитают полунейтральный или нейтральный субстраты.

Таблица 2. Распределение числа видов (%) эпифитных лишайников ЮАО по отношению к освещённости местообитания в 1987–1991 (1990) и 2006–2007 (2007) гг.

Срок	Класс величины освещённости местообитания (С)		
	C2	C3	C4
1990	7	30	63
2007	9	22	69

Таблица 3. Распределение числа видов (%) эпифитных лишайников ЮАО по отношению к величине pH субстрата в 1987–1991 (1990) и 2006–2007 (2007) гг.

Срок	Класс величины pH субстрата (К)				
	K1	K2	K3	K4	K5
1990	7	33	30	19	11
2007	11	33	30	19	7

Среди эпифитных лишайников округа по числу видов преобладают такие, которые селятся на умеренно богатой минеральными элементами коре деревьев с очень малой эвтрофикацией или коре, богатой минеральными элементами или умеренно покрытой пылью (табл. 4). Однако виды с высокой частотой встречаемости, такие как *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia nigricans*, *P. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *Xanthoria parietina* характеризуют как предпочитающие богатые элементами питания субстраты (Wirth, 1991, 2010).

Таблица 4. Распределение числа видов (%) эпифитных лишайников ЮАО по отношению к богатству субстрата элементами питания в 1987–1991 (1990) и 2006–2007 (2007) гг.

Срок	Класс богатства субстрата (Э)			
	Э1	Э2	Э3	Э4
1990	11	29	30	30
2007	6	35	35	24

Сравнение видов по степени устойчивости к загрязнению (табл. 5) показывает, что за период с 1987–1991 гг. по 2006–2007 гг. произошло заметное увеличение доли видов, относительно более чувствительных к загрязнению воздуха (класс Тф3) и уменьшение доли относительно устойчивых и толерантных к загрязнению видов (классы Тф1 и Тф2).

Таблица 5. Распределение числа видов (%) эпифитных лишайников ЮАО по классам токсифобности (Тф) в 1987–1991 (1990) и 2006–2007 (2007) гг.

Срок	Класс токсифобности (Тф)			
	Тф1	Тф2	Тф3	Тф4
1990	26	37	15	22
2007	15	30	33	22

Ранее по результатам учета особенностей распределения эпифитных лишайников в 1987–1991 гг. по числу видов в квадрате было проведено ранжирование территории города по степени загрязнения атмосферного воздуха. Это ранжирование опубликовано (Бязров, 1996, 2002). Аналогичный способ (по числу видов в квадрате) был применен для графического показа результатов, полученных в 2006–2007 гг. на территории ЮАО. Группирование квадратов было аналогично тому, которое было использовано в начале 1990-х. Прежним был и подход к заливке квадратов – от темного цвета к светлому, что соответствовало переходу от неблагоприятных условий жизни для лишайников к более благоприятным. Сравнение с вырезкой тех же участков из соответствующей картосхемы начала 1990-х (Бязров, 1996) показывает, что на территории округа в 2006–2007 гг. ситуация для лишайников кардинально улучшилась (рис. 2).

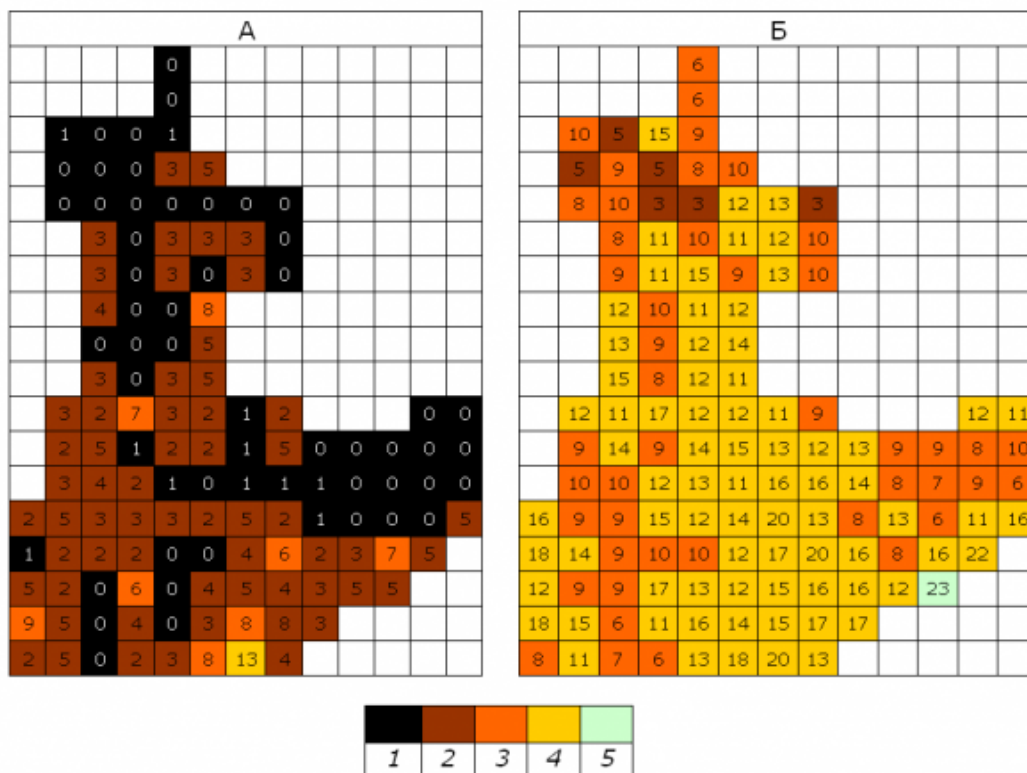


Рис. 2. Ранжирование территории ЮАО по числу видов лишайников в квадрате 1x1 км в 1987–1991 гг. (А) и в 2006–2007 гг. (Б). 1 – 0–1 видов в квадрате, 2 – 2–5 видов в квадрате, 3 – 6–10 видов в квадрате, 4 – 11–20 видов в квадрате, 5 – более 20 видов в квадрате

Fig. 2. Ranking the territory of Southern administrative district on the number of lichen species in a square 1x1 km in 1987–1991 yy (A) and in 2006–2007 yy (Б). 1 – 0–1 species in a square, 2 – 2–5 species in a square, 3 – 6–10 species in a square, 4 – 11–20 species in a square, 5 – more than 20 species in a square

Таблица 6. Количественные показатели выделов легенд картосхем для обследованной в 1987–1991 гг. (1990) и в 2006–2007 гг. (2007) территории ЮАО

Выдел легенды по числу видов в квадрате	1990		2007	
	Число квадратов	%	Число квадратов	%
0–1	57	45	0	0
2–5	61	48	6	5
6–10	8	6	44	34
11–20	1	1	76	60
>20	0	0	1	1
Итого	127	100	127	100

Исчез выдел легенды «лишайниковая пустыня», но появился выдел «>20 видов». На порядок уменьшилась доля выдела «2–5 видов», более чем в 5 раз увеличилась доля выдела «6–10 видов» и многократно – доля выдела «11–20 видов» (табл. 6). К 2006–2007 гг. число видов эпифитных лишайников увеличилось во всех обследованных квадратах как ближе к центральной части города, так и в периферийных частях округа. Это позволяет сделать вывод, что в сравнении с началом 1990-х условия для жизнедеятельности ряда видов лишайников улучшились. Это выражается не только в увеличении числа видов на единицу площади, но и в повышении частоты встречаемости на учетных площадях представителей *Caloplaca cerina*, *Candelariella vitellina*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina* и некоторых других видов, причем слоевища *Phaeophyscia orbicularis* нередко покрывали значительные поверхности стволов деревьев.

Обсуждение

Установленные изменения видового состава лишайников и формируемых ими группировок, произошедшие за известный промежуток времени, несомненно, являются следствием как природных сукцессий, так и экзогенных смен (Работнов, 1983). И надо четко осознавать, что наблюдения за динамикой видового состава лишайников при мониторинге среды обеспечивают скорее корреляции, чем доказательства причинных связей, за исключением случаев, когда эти наблюдения являются частью контролируемых воспроизводимых экспериментов, при которых воссоздают те или иные параметры качества воздуха. Но опытов таких немного, и мы вынуждены делать выводы, основываясь на опубликованных сведениях о реакции разных видов лишайников на загрязнители воздуха и собственном опыте. Эти выводы должны помочь изолировать из общей суммы выявленных изменений те, которые связаны с действием загрязнителей. Арсенал способов такой изоляции невелик, и они основаны главным образом на знаниях экологии видов лишайников. Так, известно, что со временем происходит изменение свойств субстрата, например коры липы, в молодом возрасте гладкой, и бороздчатой – в зрелом. Соответственно, со временем меняется и состав лишайников, обитающих на этой породе.

Следует также учитывать, что городская среда в значительной степени естественной не является, она изменена, а во многих случаях создана человеком, особенно в мегаполисах, к которым принадлежит и Москва. Здесь зачастую трудно отделить природное от антропогенного. Например, деревья, используемые для озеленения. С одной стороны, это представители естественных видов древесных пород. С другой – во многих случаях их выращивали в питомниках, а затем высаживали в городе.

За промежуток времени между двумя сроками наблюдения молодые деревца, главным образом липы и клены, высаженные в конце 1980-х в только что застроенных жилых массивах на периферии города, превратились в деревья. Кора в нижних частях стволов на них из гладкой стала трещиновато-бороздчатой. Соответственно, вероятность закрепления на таком субстрате попадающих сюда диаспор лишайников увеличилась. И если в 1987–1991 гг. на ряде учетных площадей 1 x 1 км в этих районах лишайники отсутствовали или были представлены лишь одним видом, хотя здесь не было крупных источников загрязнения, то в 2006–2007 гг. в этих районах на тех же деревьях лишайники встречались нередко. Чаще других отмечали наличие слоевищ *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*. Бедность лишенобиоты недавно застроенных городских территорий наблюдали и в других городах, например в Петербурге (Малышева, 2006).

В июне 2001 г. в результате шквалистых ветров на территории Москвы погибло несколько

десятков тысяч деревьев, а значительно большее их число пострадало от ветролома. В основном это были 40–50-летние тополя, березы, клены. Вместе с ними могли исчезнуть и представители видов лишайников, некогда поселившихся на их стволах, такие как *Cladonia caespitica*, *Phaeophyscia ciliata*, которые не были встречены в 2006–2007 гг. (табл. 1). С другой стороны, в сомкнутых лесных массивах в результате этого урагана образовались обширные участки с разреженным древостоем, что привело к изменению светового режима и появлению слоевищ фотофильных видов лишайников на сохранившихся в таких местах деревьях. Или же виды, предпочитающие более светлые местообитания, стали встречаться здесь чаще. Это представители родов *Caloplaca*, *Candelariella*, *Melanelia*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physconia*, *Xanthoria* и др. Стволы некоторых деревьев в результате урагана изменили вертикальное положение на наклонное. Это привело к появлению на них слоевищ видов рода *Cladonia* и некоторых других.

Однако наиболее значительное влияние на современный видовой состав лишенобиоты в Москве оказали социально-экономические факторы. Результаты обследования лишайников, проведенного в конце 1980-х, отражают состояние лишенобиоты перед катастрофическим экономическим спадом начала 1990-х годов. Многие промышленные предприятия, относившиеся к категории стационарных источников загрязнения воздушного бассейна города, в середине 1990-х либо прекратили свою деятельность, либо значительно снизили объемы производства. Уже к 1993 г., в сравнении с 1990 г., объем валовых выбросов в Москве сократился на 4 %, в т. ч. твердых взвешенных веществ – на 19 %, а оксида углерода – на 10 % (Резер, Упелли, 1995). В течение 1990-х годов ряд предприятий был выведен за черту города, а на объектах теплоэнергетики структура используемого топлива изменилась в пользу природного газа, что привело к значительному снижению объема выбросов от стационарных источников – со 177 тыс. т в 1996 г. до 93.1 тыс. т в 2002 г. (Битюкова, Слободской, 2002а, 2002б; Василенко и др., 2004). В результате спада активности промышленных предприятий города и соседних регионов, а также улучшения качества воздуха в странах Западной Европы, откуда в основном поступают к нам воздушные массы вследствие трансграничного переноса, в Москве кислотность дождевой воды уменьшилась – если в 1987 г. среднегодовая величина pH осадков была 4.2, то в 2002 г. – 6.25, самая высокая за весь период измерения кислотности осадков (1980–2002 гг.) на Метеорологической обсерватории МГУ (Еремина, 2004). Более того, в 2002 г. кислые дожди (pH до 1991–1992 гг. минерализация осадков возрастала, и в 1991 г. среднегодовая величина была 27.0 мг/л, а концентрация сульфатов в них – 10.9 мг/л. В 2000–2001 гг. среднее значение минерализации осадков составило 11.8 мг/л, а сульфатов – 2.6 мг/л (Еремина, 2004).

Одновременно в городе стало увеличиваться число автомобилей и в настоящее время оно превышает 3 млн. Соответственно, значительно изменилось соотношение между количеством выбросов от стационарных и передвижных источников загрязнения – доля первых неуклонно снижалась с 41% в 1986 г. до 6–8 % в 2001–2004 гг. (Москва в цифрах, 1987; Государственный доклад..., 2004). Изменилась и структура выбрасываемых загрязняющих веществ. Если в 1980-х среди загрязнителей преобладали окиси углерода (60 % от суммарных выбросов), оксиды азота (14%), углеводороды (13 %), двуокись серы (9 %), то в настоящее время атмосферный воздух города наиболее загрязнен оксидами азота, бенз(а)пиреном, аммиаком, формальдегидом. Средняя за год концентрация диоксида азота в целом по городу в 2003 г. составляла 1.6 ПДК, бенз(а)пирена – 2.8 ПДК, фенола – 1.3 ПДК, формальдегида – 2.3 ПДК (Государственный доклад..., 2004). Годовой ход примесей в воздухе характеризуется летним максимумом аммиака и формальдегида и весенне-осенним максимумом диоксида и оксида азота, при этом концентрация азота составляет 2.8–3.5 ПДК, а концентрация оксида углерода ПДК не превышает. Отмечена тенденция к заметному росту концентраций углеводородов, диоксида и оксида азота, аммиака и хлористого водорода. Рост концентраций по первым трем показателям связан с выбросами от автотранспорта. Таким образом, среди загрязнителей уменьшилось количество двуокиси серы, но значительно увеличилось количество выбрасываемых в атмосферу города соединений азота в форме аммиака и оксидов азота. Однако обсуждать азот и его соединения как загрязнители среды очень трудно, поскольку этот элемент является главным компонентом атмосферы (более ¾ ее объема). Он входит в состав всех органических веществ, участвует во всех жизненно важных процессах. Молекулярный азот атмосферы способен фиксировать и превращать его в форму, пригодную для использования, лишь лишайники, фотобиотом которых является цианобактерия. Такие виды на деревьях в Москве пока не зафиксированы. Однако известно, что оптимум фиксации азота у этих видов наблюдается при величине pH > 5, т. е. в нейтральной или щелочной среде (Шапино, 1986, 1996). Один из источников азота аммоний NH_4^+ поглощается лишайниками пассивно (Dahlman et al., 2004), но в относительно больших количествах, поскольку этот катион притягивается отрицательно заряженными

стенками клеток (Brown et al., 1994). Однако высокие концентрации аммония могут и подавлять развитие даже нитрофитов. Так, эксперимент с *Xanthoria parietina*, обычным в Москве нитрофитным лишайником, показал, что длительная обработка слоевищ этого вида хлористым аммонием NH_4Cl в концентрации 0.69M приводила к необратимым отрицательным изменениям как микобионта, так и фотобионта. При концентрации 0.35M NH_4Cl сначала происходило подавление активности обоих компонентов, но затем наблюдали восстановление до прежнего уровня деятельности как гриба, так и зеленой водоросли, причем восстановление активности водоросли происходило быстрее. Это дало основание авторам исследования сделать вывод, что фотобионт этого лишайника лучше адаптирован к высоким уровням азота в среде (Gaio-Oliveira et al., 2004).

Как производные азота в качестве первичных загрязнителей в первую очередь считают аммиак и окись азота. Аммиак нейтрализует SO_2 в форме SO_4^{2-} частично в NH_4HSO_4 или полностью в $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, а окись азота легко окисляется озоном в NO_2 (Крупа, 2003). Далее из продуктов окисления оксидов азота (NO_x) атмосферы образуются вторичные загрязнители и химические соединения, в газообразном или аэрозольном состоянии. Аммиак NH_3 образуется вследствие естественных процессов распада останков растений и животных, продуктов их жизнедеятельности. Его обмен с атмосферой аналогичен обмену углекислого газа CO_2 , в котором точка компенсации определяет концентрацию, при которой чистый обмен не происходит. Эта точка компенсации в условиях современного земледелия и животноводства превышена, и аммиак осаждается и накапливается (Крупа, 2003). Поскольку проводятся мероприятия по снижению выбросов SO_2 и NO_x в атмосферу, аммиак NH_3 становится важным агентом эвтрофикации среды, а в действительности её гипертрофикации (Paoli et al., 2010). В настоящее время именно последний термин более адекватно описывает процессы обогащения местообитаний лишайников элементами питания (Seaward, 2004; Nauck, 2011). В Великобритании наблюдали, что величины покрытия субстрата нитрофитными видами положительно коррелируют с величинами концентрации NO_2 в воздухе, тогда как корреляция между величинами покрытия всех видов с величинами концентрации NO_2 в воздухе отрицательная, что свидетельствует о наличии в составе лишайниковых группировок нитрофобных видов (Gadsdon et al., 2010).

Увеличение трофности местообитаний лишайников в Москве происходит за счет местных источников (выбросы автотранспорта, дорожная и строительная пыль и др.). Так, двигатели современных автомобилей выбрасывают много органических соединений, таких как бензол, толуол, фенол. О локальности источников эвтрофикации среды свидетельствуют и данные об уменьшении таких концентраций соединений азота как аммоний NH_4^+ или нитрат NO_3^- в дождевых осадках. Например, в 1992 г. концентрация аммония в осадках была 1.69 мг/л, а в 2001 г. – 0.45 мг/л (Еремина, 2004). В результате снижения порогового значения кислого загрязнения местообитаний и увеличения доли щелочного на территории города восстановились представители сравнительно большого числа видов, приспособленных к умеренно кислому субстрату, а также произошла экспансия по всей территории нитрофитных видов

(*Caloplaca cerina*, *C. holocarpa*, *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Xanthoria parietina* и др.). Экспансия отмечена и у *Scoliciosporum chlorococcum*, вида, считавшегося токситолерантным ацидофитом (Ahti, Vitikainen, 1974; Wirth, 1991), который и ранее встречался в городе нередко. Возможно, следует пересмотреть восприятие этого вида как ацидофитного, поскольку и в Великобритании его уже относят к нитрофитным (Wolseley, James, 2002; Davies et al., 2007). Увеличилась встречаемость и видов *Hypogymnia physodes* (K2), *Lecanora varia* (K2), *Lepraria incana* (K2) и др., обычных для довольно кислого субстрата. Вероятно, для этих видов ранее существовал пороговый уровень кислого загрязнения, который понизился, что и позволило им появиться в ряде ранее не заселенных ими участков города.

Выявленные в ЮАО изменения соответствуют тенденции поведения лишайников на всей территории города в пределах МКАД. Это показало как выборочное обследование с использованием нескольких трансект шириной 2 км, пересекающих город с севера на юг и с востока на запад (Бязров, 2009), так и обследование аналогичным с ЮАО методом всей территории Северного округа Москвы (Biazrov, 2010). Подобное наблюдается и в крупных городах стран Западной Европы с конца 1970-х – начала 1980-х (Kandler, Poelt, 1984; Hawksworth, McManus, 1989). Увеличение числа видов лишайников в мегаполисах ряда стран Европы стало следствием принятых в этих государствах в 1960-е годы законов о чистоте воздуха. Наблюдалось возвращение в состав местных лишенобиот некоторых чувствительных к диоксиду серы видов в связи с уменьшением загрязнения атмосферы этим соединением. Позднее обнаружили, что значительную роль в составе образующихся биот, причем не только городских, стали играть нитрофитные виды лишайников (van Dobben, 1993; van Herk, 1999; Purvis et al., 2003; Wolseley et

al., 2006; Davies et al., 2007; Isocrono et al., 2007). Экспансию нитрофитных видов эпифитных лишайников связывают с уменьшением уровней двуокиси серы в приземном слое воздуха и с высокими значениями pH коры деревьев из-за загрязнения пылью различного происхождения (придорожная, строительная, угольная), золой и сажеей, аммиаком, оксидами азота (van Dobben, de Bakker, 1996; van Herk et al., 2003; Larsen et al., 2007). Например, в двух городах земли Гессен (Германия) с 1985 по 2005 г. концентрация двуокиси серы в воздухе снизилась почти на порядок, а величина pH коры липы увеличилась с 2.9–3.1 в 1985 г. до 5.9–6.3 в 2005 г., у тополя – с 4.6–3.8 до 5.6–5.7. Число видов эпифитных лишайников в этих городах за тот же период увеличилось с 11–21 до 49–52 (Kirschbaum et al., 2006). В Лондоне (Великобритания) в 1960-х на всех деревьях было зафиксировано 32 вида лишайников, тогда как в 2002–2003 гг. только на ясене (*Fraxinus excelsior*) обнаружили представителей 74 видов (Davies et al., 2007). Широкое распространение и обилие лишайников-нитрофитов объясняют и глобальным потеплением (van Herk et al., 2002).

Экспансию ряда нитрофитных видов (*Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens* и др.) можно объяснить и тем, что у этих видов превалирует вегетативное размножение. Наиболее часто встречающийся вид *Phaeophyscia orbicularis*, индикатор гипертрофикации среды в Западной Европе (Seaward, 2004), образует огромное число соредий, иногда покрывающих всю поверхность слоевища. Эти вегетативные пропагулы легко отделяются от слоевища и разносятся ветром или стекающей по стволу водой осадков. Попадая в неровности коры или приклеиваясь к слою пыли, они быстро превращаются в талломы. Нередко на одном стволе дерева можно насчитать десятки и сотни слоевищ этого вида. Часто они срстаются, и тогда практически невозможно отделить одно слоевище от другого. В начале 1990-х годов этот вид также показывал относительно высокую встречаемость на территории округа (36 %), что свидетельствовало о высокой трофности местообитаний. Но в те годы в пределах этих квадратов его слоевища встречались много реже, и покрытие ими стволов деревьев было небольшим. В 2006–2007 гг. встречаемость вида на учетной площади была высокой, а покрытие стволов деревьев до высоты 2 м иногда достигало 30 %. Увеличилось присутствие в городе и *Parmelia sulcata*, вида, отличающегося широкой экологической амплитудой, но также распространяющегося соредиями. Однако повысилась частота встречаемости и видов, у которых соредий и изидий нет, а распространяются они спорами. Это представители *Caloplaca*, *Candelariella*, *Lecanora*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina* и др. Возможно, это связано с тем, что их микобионты могут образовать слоевище с представителями разных видов зеленых водорослей. Например, гриб *Xanthoria parietina* для формирования слоевища использует представителей трех видов зеленой водоросли *Trebouxia* – *T. arboricola*, *T. decolorans*, *T. irregularis* (Голубкова, 1993). Также установлено, что этот вид адаптирован как к высоким, так и низким концентрациям соединений азота. В Португалии концентрация азота в слоевищах этого вида, собранных в 13 различных местообитаниях, варьировала от 11 до 43 мг/г сухого веса талломов (Gaio-Oliveira et al., 2005), тогда как обычно у лишайников с фотобионтной зеленой водорослью этот показатель составляет *Caloplaca*, *Xanthoria* содержат пигмент париедин, наличием которого объясняют яркий желто-оранжевый цвет их слоевищ. Однако это сложное соединение включает в себя антраквиноны, активные антиокислители, нейтрализующие свободные радикалы, образующиеся в слоевище при воздействии загрязнителей (Silberstein et al., 1996; Sochting, Lutzoni, 2003). Таким образом, в Москве наличие у лишайников пропагул для вегетативного размножения не дает особого преимущества для заселения новых участков над видами, у которых такие приспособления отсутствуют. Это наблюдали и в Лондоне (Larsen et al., 2007). Однако первые, как правило, в пределах учетных площадей встречаются чаще и покрывают более значительные поверхности субстрата. Возможно, это связано с особенностями распространения и закрепления диаспор лишайников. Они зависят как от количества и качества продуцируемых пропагул, так и пригодности для закрепления мест, куда эти пропагулы попадают. Для эпифитного вида *Lobaria pulmonaria* с вегетативными пропагулами (соредии) в лесах Швеции было установлено, что для его распространения на большие расстояния (до 75 м) имеет значение количество продуцируемых диаспор, а для закрепления вблизи материнского слоевища важно наличие подходящих условий на субстрате, куда они попали (Öckinger et al., 2005). Проецируя эти данные на результаты, полученные в Москве, можно предполагать, что повсеместное и нередко обильное присутствие слоевищ *Phaeophyscia orbicularis* на деревьях города связано с тем, что этот вид продуцирует громадное количество вегетативных пропагул, разносимых ветром и водой на многие десятки метров. Слоевища *Xanthoria parietina*, как правило, фертильные, т. е. с апотециями, из которых время от времени выбрасываются споры. Но их число значительно уступает количеству диаспор *P. orbicularis*. Кроме того, в местообитаниях, куда эти споры попали, должны находиться подходящие виды зеленой водоросли, чтобы сформировалось слоевище.

Поэтому обилие *X. parietina* в Москве сравнительно невелико.

Ранее отмечалось увеличение встречаемости в городе за сравниваемый период представителей высокоустойчивого к загрязнению вида, считавшегося ацидофитом, *Scoliciosporum chlorococcum* – в 2006–2007 гг. он был отмечен практически во всех обследованных в округе квадратах 1 x 1 км (встречаемость 98 %), тогда как в 1987–1991 гг. встречаемость этого вида на той же территории была 35 % (табл. 1). В городах Западной Европы с уменьшением уровней кислого загрязнения и увеличением щелочного у аналогичного по устойчивости к загрязнению ацидофитного вида *Lecanora conizaeoides* отмечали его отступление (Bates et al., 2001; Purvis et al., 2003; Kirschbaum et al., 2006). В ЮАО, как и в Москве, *Scoliciosporum chlorococcum* значительно расширил свое присутствие, что ставит под сомнение принадлежность его к группе ацидофитов. Но, возможно, объемы кислого загрязнения все-таки ещё велики, да и прошло не так много времени, чтобы нитрофитные виды вытеснили этот лишайник.

Задают вопрос, могут ли лишайники в новых условиях выступать в качестве надежных индикаторов загрязнения атмосферы? Или по ним можно будет определять степень трофности местообитаний? Современные и будущие исследования (Hauck, 2010; Davies et al., 2011; Grandin, 2011; Pinho et al., 2011; Stevens et al., 2012 и др.), возможно, дадут ответы на эти вопросы. Автор в своих предшествующих публикациях (Бязров, 1996, 2002, 2005, 2009) призывал не переоценивать роль лишайников как биоиндикаторов состояния среды. Эмпирически установленные индексы и корреляции с концентрациями ряда ксенобиотиков имеют локальное значение, и закономерности, установленные в Англии или Альпах, не всегда можно экстраполировать на европейскую часть России. Мало еще известно о действии одних фитотоксикантов при наличии в среде других или о трансформации токсикантов под воздействием факторов среды. Например, выбрасываемые органические соединения могут образовать 16–20 продуктов трансформации, среди которых могут быть более токсичные и опасные, чем исходное вещество (Малышева, 1997). Скажем, двигатели современных автомобилей выбрасывают много органических соединений, таких как бензол, толуол, фенол, которые в результате активных химических взаимодействий могут быстро превратиться в вещества, более токсичные, чем исходные. Поэтому результаты экспериментов в контролируемых условиях лабораторий не всегда отражают процессы, происходящие в конкретных местообитаниях лишайников. В общем, при планировании, проведении и обобщении материалов по использованию лишайников как биоиндикаторов уместен умеренный скептицизм и реальная оценка их качеств

Заключение

Предшествующий период использования лишайников как индикаторов загрязнения воздуха в городах и промышленных областях проходил в условиях кислого загрязнения среды, главным образом двуокисью серы, на которую лишайники реагировали довольно чутко. Ныне доля SO₂ в загрязнении снизилась. И результаты проведенного мною в разные годы на территории ЮАО сравнительного учёта видового состава эпифитных лишайников подтвердили значение лишайников как относительно чутких индикаторов загрязнения воздушного бассейна, ибо уменьшение доли кислого загрязнения привело к значительному увеличению как видового разнообразия эпифитов, так и частоты встречаемости ряда видов, в особенности нитрофитов. Последнее свидетельствует об увеличении количества поступающих в окружающую среду соединений азота, что и привело к существенным изменениям видового разнообразия и структуры лишайниковых группировок как в локальном или региональном, так и в глобальном масштабах (Bobbinik et al., 2010; Bell et al., 2011; De Schrijver, 2011; Pardo et al., 2011; Phoenix et al., 2012). Судя по результатам проведенного на территории ЮАО, а ранее и Северного округа (Biazrov, 2010), исследования, в Москве пока происходит как увеличение числа видов эпифитных лишайников, так и разрастание нескольких нитрофитных видов. Можно предполагать, что при наблюдаемых ныне в городе темпах и характере загрязнения воздушного бассейна, ведущего к гиперэвтрофикации местообитаний, через некоторый промежуток времени (5–10 лет) процесс увеличения числа видов эпифитных лишайников замедлится и прекратится, а затем начнется снижение числа видов из-за разрастания нескольких нитрофитных видов, главным образом размножающихся вегетативными пропадаулами представителей семейства *Physciaceae*.

Библиография

Битюкова В. Р. Экологическая ситуация в Москве в конце XX в. [Ecological situation in Moscow city at the end of the XX century// Изв. Академии Наук. Сер. географическая . 2003. № 1. С. 80–89

Бязров Л. Г. Динамика видового разнообразия эпифитных лишенизированных грибов Южного округа Москвы // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 33–50.

Битюкова В. Р., Слободской Д. И. Промышленные зоны Москвы. Часть 1. Территориально-структурные изменения промышленного загрязнения. [Industrial zones of Moscow city. Part 1. Territorial-structural changes of industrial pollution // Экология и промышленность России. 2002а. № 10. С. 23–29.

Битюкова В. Р., Слободской Д. И. Промышленные зоны Москвы. Часть 2. Комплексная оценка степени экологической опасности промзон Москвы. [Industrial zones of Moscow city. Part 2. Complex estimation of a degree of ecological danger of industrial zones of Moscow city] // Экология и промышленность России. 2002б. № 11. С. 29–34.

Бязров Л. Г. Видовой состав и распределение эпифитных лишайников в лесных насаждениях Москвы. [Species composition and distribution of epiphytic lichens in forest stands of Moscow] // Лесоведение. 1994. № 1. С. 45–54.

Бязров Л. Г. Исчезновение лишайников – сигнал опасности. [Disappearance of lichens is signal of danger] // Наука в России. 1996. № 4. С. 64–68.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. [Lichens in ecological monitoring]. М.: Научный мир, 2002. 336 с.

Бязров Л. Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. [Lichens as indicators of radioactive contamination]. М.: КМК, 2005. 476 с.

Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. [Epiphytic lichens of Moscow city: recent changes of species diversity]. М.: КМК, 2009. 146 с.

Бязров Л. Г., Максимова В. Ф., Рухадзе Е. В. Использование эпифитных лишайников для индикации степени загрязнения воздушной среды Москвы. [Use of epiphytic lichens for indications of a degree of air pollution in Moscow] // Вестн. Московского университета. Сер. 5. География. 1997. № 4. С. 32–36

Василенко В. Е., Попов А. А., Пушкарев В. Ю. Ранжирование областей Центрального федерального округа по видам выбросов стационарных источников загрязнения. [Division of Central federal district regions on sorts of emissions of stationary sources of pollution] // Экология и промышленность России. 2004. № 8. С. 4–7.

Голубкова Н. С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Новости систематики низших растений. [Ad cognitionem originis et evolutionis symbiosis lichenicae] СПб.: Наука. 1993. Т. 29. С. 84–104.

Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды в Российской Федерации в 2005 году». [The state report "About a condition and about protection of an environment in Russian Federations in 2005"] М.: Мин.природн. ресурсов РФ. 2006. 499 с.

Доклад «о состоянии окружающей среды в г. Москве в 2000–2001 гг». [The report "about a condition of an environment in Moscow city in 2000–2001 гг"] // Сайт ГПБУ «Мосэкомониторинг URL: www.mosecom.ru/reports/ (дата обращения 15.09.2012).

Еремина И. Д. Многолетние наблюдения за химическим составом атмосферных осадков. [Long-term observations of the chemical composition of atmospheric precipitation in Moscow] // Вестник Моск. университета. Сер. 5, География. 2004. № 2. С. 21–26.

«Закон о территориальном делении города Москвы (Редакция на 22.06.2005)». [“The law on territorial division of Moscow city (Edition on 22.06.2005)”] // Сайт «Референт-информер». URL: <http://www.referent.ru/3/43748> (дата обращения 12.08.2012).

Инсарова И. Д., Инсаров Г. Э. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха. [Comparative assessments of epiphytic lichen sensitivity to air

Бязров Л. Г. Динамика видового разнообразия эпифитных лишенизированных грибов Южного округа Москвы // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 33–50.

pollution] // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1989. Т. 12. С. 113–175.

Красная книга города Москвы. [Red book of Moscow city]. М., 2011. 928 с.

Лишайники природной территории по р. Котловке (между Нахимовским проспектом и ул. Ремизова). [Lichens of natural territory on p. Kotlovka river (between Nakhimov prospect and Remizov street)] // Лихенологический сайт Алексея Пчёлкина URL: <http://www.lichenhouse.narod.ru> (дата обращения 10.12.2012).

Малышева А. Г. Закономерности трансформации органических соединений в окружающей среде. [The regularities of transformation of organic compounds in environment] // Гигиена и санитария. 1997. № 3. С. 5–10.

Малышева Н. В. О субурбановых лишайников городов. [On suburban lichen flora of towns] // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды международного совещания, посвященного 120-летию со дня рождения Всеволода Павловича Савича. Санкт-Петербург, 24–27 октября 2006. СПб: БИН РАН, 2006. С. 147–148.

Москва в цифрах. 1987: Статистический ежегодник. Мосгостат. [Moscow in figures: 1987. A statistical year-book of Moscow statistical dep.] М.: Финансы и статистика., 1987. 208 с.

Портал префектуры ЮАО. [Portal of Southern administrative district prefecture]. URL: <http://www.uao.mos.ru> (дата обращения 10.10.2012).

Пчёлкин А. В. Лишайники природной территории по р. Котловке (между Нахимовским проспектом и ул. Ремизова). [Lichens of natural territory on p. Kotlovka river (between Nakhimov prospect and Remizov street)] // Лихенологический сайт Алексея Пчёлкина URL: <http://www.lichenhouse.narod.ru> (дата обращения 10.12.2012).

Работнов Т. А. Фитоценология. [Phytocenology]. М.: МГУ. 1983. 296 с.

Резер С., Упелли Л. Московские проблемы экологической безопасности и энергетики. [The problems of ecological safety and power in Moscow city] // Проблемы безопасности при чрезвычайных ситуациях. 1995. Вып. 7. С. 62–70.

Список лишенофлоры России / сост. Г. П. Урбанавичюс. [A checklist of the lichen flora of Russia]. СПб: Наука. 2010. 194 с.

Шапиро И. А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция. [Nitrogen metabolism in lichens and its regulation] // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 841–850.

Шапиро И. А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения. [Physiological-biochemical changes at lichens under effect of air pollution] // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. № 2. С. 158–171.

Ahti T., Vitikainen O. *Bacidia chlorococca*, a common toxitolerant lichen in Finland // *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*. 1974. V. 49. P. 95–100.

Bates J. W., Bell J. N. B., Massara A. C. Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in SE England over 21 years with declining SO₂ concentrations // *Atmospheric Environment*. 2001. V. 35. P. 2557–2568.

Bell J. N. B., Power S. A., Jarraud N., Agrawal M., Davies C. The effects of air pollution on urban ecosystems and agriculture // *Int. J. Sustainable Development & Word Ecology*. 2011. V. 18. Sp. Iss. SI. P. 226–235.

Biazrov L. G. Die Dynamik der Artendiversität epiphytischer Flechten im Nordbezirk von Moskau (Russland) // Archive for lichenology. 2010. V. 6. P. 1–8.

Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., de Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis // Ecological Applications. 2010. V. 20. P. 30–59.

Brown D. H., Avalos A., Miller J. E., Bargagli R. Interactions of lichens with their mineral environment // Cryptogamic Botany. 1994. V. 4. P. 135–142.

Dahlman L., Persson J., Palmqvist K., Nasholm T. Organic and inorganic nitrogen uptake in lichens // Planta. 2004. V. 219. P. 459–467.

Davies L., Bates J. W., Bell J. N. B., James P. W., Purvis O. W. Diversity and sensitivity of epiphytes to oxides of nitrogen in London // Environmental Pollution. 2007. V. 146. P. 299–310.

Davies L., Bell J. N. B., Bone J., Head M., Hill L., Howard C., Hobbs S. J., Jones D. T., Power S. A., Rose N., Ryder C., Seed L., Stevens G., Toumi R., Voulvoulis N., White P. C. L. Open Air Laboratories (OPAL): a community-driven research programme // Environmental Pollution. 2011. V. 159. P. 2203–2210.

De Schrijver A., De Frenne P., Ampoorter E., van Nevel L., Demey A., Wuyts K., Verheyen K. Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems // Global Ecology & Biogeography. 2011. V. 20. P. 803–816.

van Dobben H. F. Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity [Vegetatie als monitor voor depositie van stikstof en zuur]. Rijksuniversiteit te Utrecht, Utrecht., 1993. 214 p.

van Dobben H. F., de Bakker A. J. Re-mapping epiphytic lichen biodiversity in the Netherlands – effects of decreasing SO₂ and increasing NH₃ // Acta Botanica Neerlandica. 1996. V. 45. P. 55–71.

Gadson S. R., Dagley J. R., Wolseley P. A., Power S. A. Relationships between lichen community composition and concentrations of NO₂ and NH₃ // Environmental Pollution. 2010. V. 158. P. 2553–2560.

Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Ammonium uptake in the nitrophytic lichen *Xanthoria parietina* and its effects on vitality and balance between symbionts // Lichenologist. 2004. V. 36. P. 75–86.

Gaio-Oliveira G., Dahlman L., Palmqvist K., Maguas C. Responses of the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. to varying thallus nitrogen concentrations // Lichenologist. 2005. V. 37. P. 171–179.

Grandin U. Epiphytic algae and lichen cover in boreal forests—a long-term study along a N and S deposition gradient in Sweden // AMBIO. 2011. V. 40. P. 857–866.

Hauck M. Ammonium and nitrate tolerance in lichens // Environmental Pollution. 2010. V. 158. P. 1127–1133.

Hauck M. Eutrophication threatens the biochemical diversity in lichens // Lichenologist. 2011. V. 43. P. 147–154.

Hawksworth D. L., Mc Manus P. M. Lichen recolonization in London under conditions of rapidly falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping // Bot. J. Linnean Soc. 1989. V. 100. P. 99–109.

van Herk C. M. Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands // Lichenologist. 1999. V. 31. P. 9–20.

van Herk C. M., Aptroot A., van Dobben H. F. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming // Lichenologist. 2002. V. 34. P. 141–154.

van Herk C. M., Mathijssen-Spiekman E. A. M., de Zwart D. Long distance nitrogen air pollution effects on lichens

in Europe // *Lichenologist*. 2003. V 35. P. 347–359.

Isocrono D., Matteucci E., Ferrarese A., Pensi E., Piervittori R. Lichen colonization in the city of Turin (N Italy) based on current and historical data // *Environmental Pollution*. 2007. V. 145. P. 258–265.

Kandler O., Poelt J. Wiederbesiedlung der Innenstadt von München durch Flechten // *Naturwissensch. Rundschau*. 1984. Bd. 37. S. 90–95.

Kirschbaum U., Windisch U., Vorbeck A., Hanewald K. Mapping lichen diversity in Wetzlar and Giessen as an indicator of air quality - Comparison between the surveys of 1970, 1985, 1995 and 2005 // *Gefahrstoffe Reinhaltung der Luft*. 2006. Bd. 66. S. 272–280.

Krupa S. V. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review // *Environmental Pollution*. 2003. V. 124. P. 179–221.

Larsen R. S., Bell J. N. B., James P. W., Chimonides P. J., Rumsey F. J., Tremper A., Purvis O. W. Lichen and bryophyte distribution on oak in London in relation to air pollution and bark acidity // *Environmental Pollution*. 2007. V. 146. P. 332–340.

Öckinger E., Niklasson M., Nilsson S. G. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? // *Biodiversity & Conservation*. 2005. V. 14. P. 759–773.

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. V. 133. P. 295–306.

Paoli L., Pirintsos S.A., Kotzabasis K., Pisani T., Navakoudis E., Loppi S., Effects of ammonia from livestock farming on lichen photosynthesis // *Environmental Pollution*. 2010. V. 158. P. 2258–2265.

Pardo L. H., Fenn M. E., Goodale C. L., Geiser L. H., Driscoll C. T., Allen E. B., Baron J. S., Bobbink R., Bowman W. D., Clark C. M., Emmett B., Gilliam F. S., Greaver T. L., Hall S. J., Lilleskov E. A., Liu L. L., Lynch J. A., Nadelhoffer K. J., Perakis S. S., Bobin-Abbott M. J., Stoddard J. L., Weathers K. C., Dennis R. L. Effects of nitrogen deposition and empirical nitrogen critical loads for ecoregions of the United States // *Ecological Applications*. 2011. V. 21. P. 3049–3082.

Phoenix G. K., Emmett B. A., Britton A., Caporn S. J. M., Dise N. B., Helliwell R., Jones L., Leake J. R., Leith I. D., Sheppard L. J., Sowerby A., Pilkington M. G., Rowe E. C., Ashmorek M. R., Power S. A. Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments // *Global Change Biology*. 2012. V. 18. P. 1197–1215.

Purvis O. W., Chimonides J., Din V., Erotokritou L., Jeffries T., Jones G. C., Louwhoff S., Read H., Spiro B. Which factors are responsible for the changing lichen floras of London? // *Sci. Total Environ*. 2003. V. 310. P. 179–189.

Seaward M. R. D. Lichens and hypertrophication // *Lichens in a changing pollution environment* / Eds. Lambley P., Wolseley P. English Nature Research Reports, English Nature, 2004. P. 9–12.

Silberstein L., Siegel B. Z., Siegel S. M., Mukhtar A., Galun M. Comparative studies on *Xanthoria parietina*, a pollution-resistant lichen, and *Ramalina duriaei*, a sensitive species. 2. Evaluation of possible air pollution-protection mechanisms // *Lichenologist*. 1996. V. 28. P. 367–383.

Sochting U., Lutzoni F. Molecular phylogenetic study at the generic boundary between the lichen-forming fungi *Caloplaca* and *Xanthoria* (Ascomycota, Teloschistaceae) // *Mycological Research*. 2003. V. 107. P. 1266–1276.

Stevens C. J., Smart S. M., Henrys P. A., Maskell L. C., Crowe A., Simkin J., Cheffings C. M., Whitfield C., Gowing D. J. G., Rowe E. C., Dore A. J., Emmett B. A. Terricolous lichens as indicators of nitrogen deposition: evidence from national records // *Ecological Indicators*. 2012. V. 20. P. 196–203.

Wirth V. Zeigewerte von Flechten // Scripta Geobotanica. 1991. Bd. 18. S. 215–237.

Wirth V. Ökologische Zeigerwerte von Flechten – erweiterte und aktualisierte Fassung.// Herzogia. 2010. Bd. 23. S. 229–248.

Wolseley P., James P. Assessing the role of biological monitoring using lichens to map excessive ammonia (NH₃) deposition in the UK // Effects of NO_x and NH₃ on lichen communities and urban ecosystems. A Pilot Study: A report produced by Imperial College & The Natural History Museum, 2002. P. 68–87.

Wolseley P. A., James P. W., Theobald M. R., Sutton M. A. Detecting changes in epiphytic lichen communities at sites affected by atmospheric ammonia from agricultural sources // Lichenologist. 2006. V. 38. P. 161–176.

Благодарности

Работа выполнена по плану НИР Лаборатории радиозэкологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции РАН и частично финансировалась программой фундаментальных исследований президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Dynamics of species diversity of epiphytic lichenized fungi in the southern district of Moscow city

**BIAZROV
Lev**

*Institute of ecology & evolution RAS,
lev.biazrov@rambler.ru*

Keywords:

epiphytic lichens
species diversity
monitoring
Moscow city
nitrophytes

Summary:

"The research was carried out in summer and autumn of 2006–2007 on the territory of the Southern district of Moscow city within the ambit of the Moscow ring road to collect the data about epiphytic lichen species composition and to compare them with the similar ones received in the same range in 1987–1991. On the trunks of the trees and on bushes with the height up to 2.5 m the representatives of 26 lichen species were found on at the beginning of 1990s. In 2006–2007 on the same territory the representatives of 54 epiphytic lichen species were found. The basic reason of the changes in the composition of lichen biota revealed on the studied urban territory is eutrophication mainly nitrophication of lichen habitats in Moscow city."



УДК 504.61

Ценные лесные территории Петрозаводского городского округа

ПОДГОРНАЯ
Марина Николаевна

*Петрозаводский государственный университет,
marishka89.11@list.ru*

ТАРАСОВА
Виктория Николаевна

*Петрозаводский государственный университет,
vika18@sampo.ru*

МАРКОВСКАЯ
Наталья Викторовна

РОО "СПОК", nmarkovskaya@gmail.com

МАРКОВСКАЯ
Евгения Федоровна

*Петрозаводский государственный университет,
volev@sampo.ru*

Ключевые слова:

городские леса
Петрозаводск
ценные лесные территории
антропогенное нарушение
рациональное планирование

Аннотация:

На основе 182 геоботанических описаний естественных лесных сообществ, с использованием методов ГИС-технологий и компонентного анализа дана оценка ценности растительных сообществ в микрорайонах Кукковка и Древлянка Петрозаводского городского округа. Выделены 3 группы типов сообществ: минимально, средне и сильно нарушенные. Показано, что вклад минимально нарушенных сообществ в растительный покров города Петрозаводска составляет от 5 до 13 %. Предлагается использовать полученные данные для планирования развития городской территории и создания экологического каркаса города.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 15 февраля 2013 года

Опубликована: 11 мая 2013 года

Введение

Город Петрозаводск окружен обширными массивами естественных лесных сообществ среднетаежного типа. Общая площадь лесных внутригородских территорий и массивов, непосредственно примыкающих к застройке и включенных в черту города, составляет около 6 тыс. га (Генеральный план г. Петрозаводска, 2007; Правила землепользования и застройки ..., 2010). Эти лесные территории в большей степени обеспечивают устойчивость городских экосистем, нивелируют негативное воздействие города на окружающую среду близлежащих территорий и выполняют большую рекреационную функцию.

В настоящее время активно разрабатываются планы развития территорий городских и сельских поселений, и для рационального планирования необходимо знание о биологической ценности окружающих природных территорий.

Целью работы являлось выявление наиболее ценных территорий: наименее нарушенных, сохранивших высокий уровень биоразнообразия и способных к длительному автономному существованию лесных массивов Петрозаводского городского округа (ПетрГО).

Методы

Исследования проводились в зеленых насаждениях естественного происхождения, расположенных в границах ПетрГО – в лесных массивах микрорайонов Кукковка и Древлянка, в течение полевых сезонов в 2010–2011 гг. На основании космоснимков в среде Arc GIS были определены границы естественных лесных территорий ПетрГО. На картах насаждений были намечены гомогенные контуры потенциально различающихся по ценности лесных участков. Полевые исследования выполнены маршрутным методом по модифицированной методике («Выявление и обследование...», 2009). Маршруты намечались таким образом, чтобы максимально охватить все видимые на карте неоднородности и гомогенные контуры растительности.

Внутри каждого контура в пределах поля видимости (в радиусе ~ 25 м) проводилось экспресс-описание лесного фитоценоза по специально разработанному бланку, с фиксацией местонахождения точки описания с помощью спутникового навигатора. В описании регистрировали следующие характеристики: тип леса (на основе монографии А. Д. Волкова «Типы леса Карелии», 2008); влажность (в условных баллах, 1–3); сумму сечений стволов деревьев ($\text{м}^2/\text{га}$, полнотомером Биттерлиха); формулу древостоя (рассчитывали на основе суммы сечений стволов деревьев); параметры древостоя (у 1–3 самых крупных и типичных деревьев): вид, возраст (возрастным буравом), высота (эклиметром), окружность ствола на высоте 130 см (портняжным метром); наличие подлеска и подроста; параметры напочвенного покрова (виды-доминанты и общее покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов); присутствие краснокнижных видов; а также такие показатели, как наличие валежа, сухостоя и степень антропогенного влияния (наличие следов рубок, пожаров, близость к городской застройке и транспортным магистралям, наличие сети троп и лесных дорог, свалок, мусора), которые оценивались в условных баллах.

Всего было выполнено 182 описания растительных сообществ. На основе полученных данных были выявлены группы лесных сообществ, различающихся степенью нарушенности. Обработка данных выполнена на основе компонентного анализа.

В работе была использована шкала желательности Е. Харрингтона (метод иерархии) (Коросов, 2007), позволяющая переводить изучаемые признаки лесных сообществ в безразмерную шкалу относительно непрерывного показателя, принимающего значения от 0 до 1 (табл. 1). На основе данной шкалы каждый признак подразделялся на 4–5 интервалов (диапазонов) варьирования, которые учитывались при разработке бланков полевых описаний. Каждому диапазону варьирования была присвоена отдельная отметка, соответствующая уровню желательности (благоприятности) признака. Значения этих отметок были использованы в качестве показателей в компонентном анализе.

Таблица 1. Стандартные отметки на шкале желательности

Желательность	Диапазон	Отметки
Очень хорошо	1.0–0.80	0.80
Хорошо	0.80–0.63	0.63
Удовлетворительно	0.63–0.37	0.37
Плохо	0.37–0.20	0.20
Очень плохо	0.20–0.00	

По шкале желательности Е. Харрингтона в работе было проанализировано 11 групп признаков: следы рубок (рубки); другие следы антропогенной деятельности (замусоренность территории, наличие троп, дорог в лесу, ЛЭП, лесные жилища, кострища) (антропоген); особенности возрастной структуры древостоя (возраст); наличие старых деревьев (стардр); валежа; сухостоя; характеристики, прямо или косвенно отражающие биоразнообразие (обгорелые пни, пожарные шрамы на деревьях, возобновление хвойных пород на упавших стволах деревьев, дупла, остолопы, ветровально-почвенные комплексы, краснокнижные виды) (БР); проективное покрытие травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайникового ярусов (МЛЯ); влажность; сумма сечений стволов деревьев (полнота).

Для каждой группы признаков выделяли характеристики, максимально присущие малонарушенным лесным сообществам (например, следы рубок отсутствуют, разновозрастный древостой, много мертвой древесины и старых деревьев и т. д.) и минимально присущие им (например, присутствуют пни после свежей рубки, молодой древостой, отсутствие мертвой древесины и т. д.). Примеры градаций и соответствующие им оценки как для естественных, так и для антропогенных групп

признаков представлены в таблице 2.

На основе обработки данных были выделены 3 группы насаждений, различающихся степенью нарушения. На карту при помощи ГИС-технологий была нанесена информация о принадлежности каждого выделенного контура растительности к одной из трех групп в соответствии с его ценностью. На заключительном этапе работы были получены карты о местоположении, площади и размерах лесных территорий, отличающихся степенью антропогенного нарушения.

Таблица 2. Градации и соответствующие им оценки для групп признаков «Особенности возрастной структуры древостоя» и «Следы рубок»

Признак	Диапазон	Оценка
1. Группа признаков «Особенности возрастной структуры древостоя»		
Древостой из абсолютно разновозрастной ели, может присутствовать старое поколение лиственных пород деревьев	1–0.75	Очень хорошо
Древостой из условно разновозрастной ели (2–3 поколения), или Древостой из 2–3 поколений сосны, или Старое пионерное поколение березы или осины с признаками распада	0.75–0.5	Хорошо
Древостой из одновозрастной ели, или Древостой из одного поколения сосны, или Пионерное поколение березы или осины среднего возраста без признаков распада	0.5–0.25	Удовлетворительно
Молодое пионерное поколение березы или осины	0.25–0	Плохо
2. Группа признаков «Следы рубок»		
Следы рубок отсутствуют	1–0.75	Очень хорошо
Следы рубок отсутствуют, но к фитоценозу примыкают границы выруб (> 30 лет и (или) 40–50 лет) выборочной рубки	0.75–0.5	Хорошо
Пни после старой (> 40–50 лет) выборочной рубки и (или) к фитоценозу примыкают границы выруб (> 30 лет и (или) < 30 лет) или В фитоценозе присутствуют пни после свежей (40–50 лет) рубки	0.5–0.25	Удовлетворительно
Пни после свежей (40–50 лет) рубки и (или) к фитоценозу примыкают границы выруб (> 30 лет и (или) < 30 лет)	0.25–0	Плохо

Результаты

В пределах района исследования было выявлено 18 типов леса: сосняки (5), ельники (5), березняки (5), осинники (2) и ольшаники (1). В хвойной формации преобладают ельники черничные свежие, в лиственной – осинники разнотравно-черничные. Возраст деревьев в лиственных древостоях варьирует от 45 до 135 лет, в хвойных – от 50 до 160 лет.

На первом этапе обработки данных были рассмотрены парные корреляции между изученными признаками растительных сообществ (табл. 3). В результате исследований было установлено, что друг с другом взаимосвязаны такие признаки, как «другие следы антропогенной деятельности» и «следы рубок» ($r = 0.37$), вследствие того, что проведение рубок в городских лесах, как правило, сопровождается другими видами антропогенного влияния (увеличение количества дорог, троп и т. д.). Взаимосвязанными оказались признаки «наличие сухостоя» и «возраст древостоя» ($r = 0.21$), так как вероятность появления сухостойных деревьев с увеличением возраста древостоя повышается. Отмечена связь таких признаков, как «сумма площадей сечения древостоя» и «наличие старых деревьев» ($r = 0.23$), «влажность» и «проективное покрытие мохово-лишайникового яруса» ($r = 0.46$). Также взаимосвязаны признаки «характеристики, отражающие биоразнообразие» и «наличие валежа и сухостоя», вероятно потому, что упавшие деревья на разных стадиях разложения и сухостой создают множество различных микроместообитаний для разнообразных видов организмов.

Таблица 3. Значение коэффициентов корреляции между группами признаков лесных сообществ Петрозаводского городского округа

Группы		Сухост										БР	ТКЯ		МЛЯ											
Рубки	1.00																									
	0.37	1.00																								
		0.13	0.09	1.00																						
		-0.02	0.05	-0.07	1.00																					
		-0.10	0.08	0.05	0.15	1.00																				
		-0.01	0.09	0.21	0.26	0.32	1.00																			
БР	-0.06	0.11	0.12	0.12	0.42	0.30	1.00																			
ТКЯ	-0.17	-0.16	0.02	0.18	-0.04	-0.12	0.15	1.00																		
МЛЯ	0.10	0.16	-0.14	0.15	0.07	0.15	-0.01	-0.33	1.00																	
	0.10	0.31	-0.11	0.04	-0.10	0.04	-0.05	-0.17	0.46	1.00																
		-0.18	-0.04	0.06	0.23	0.29	0.32	0.19	-0.08	0.06	-0.14	1.00														

Примечание. Выделенные показатели значимы при $p = 0.05$ (где p – вероятность).

На втором этапе обработки полученных данных, при помощи компонентного анализа, который позволяет количественно оценить большое число свойств исследуемых объектов, а также помогает сформировать наглядное обобщенное представление обо всем полученном массиве информации, все парные зависимости были сведены к векторам факторных нагрузок. Считается, что значения больше 0.7 являются значимыми и равны 1.

Факторные нагрузки отдельных признаков в составе главных компонент представлены в таблице 4.

Таблица 4. Значения факторных нагрузок групп признаков в составе ведущих компонент

Группы признаков	Первая компонента	Вторая компонента
Следы рубок	-0.12	0.72
Другие следы антропогенной деятельности	0.28	0.83
Возраст древостоя	0.29	-0.12
Наличие старых деревьев	0.64	-0.02
Наличие валежа	0.96	-0.17
Наличие сухостоя	1.00	0.09
Характеристики, отражающие биоразнообразие	0.87	-0.25
Проективное покрытие	-0.09	-0.78

травяно-кустарничкового яруса		
Проективное покрытие	0.33	0.95
мохово-лишайникового яруса, %		
Влажность	0.02	1.00
Сумма площадей сечения	0.84	-0.27
древостоя		
Дисперсия, ед.	2.149	1.981
Дисперсия, %	19	18

Компонентный анализ позволил выделить два ведущих фактора – главные компоненты, которые выступают характеристиками причин варьирования сразу нескольких признаков (Коросов, 2007).

В первую компоненту с высоким уровнем нагрузки вошли следующие показатели: «наличие старых деревьев», «наличие валежа», «наличие сухостоя», «характеристики, отражающие биоразнообразие» и «сумма площадей сечения древостоя». Сочетание данных показателей позволило назвать выделившуюся компоненту – «малонарушенность сообщества».

Во вторую компоненту с высоким уровнем нагрузки вошли такие признаки, как «следы рубок», «другие следы антропогенной деятельности» и «влажность». Сочетание данных признаков позволило назвать вторую компоненту – «антропогенное воздействие».

Величина дисперсии отражает информативность каждого признака, которая содержится в различиях между объектами. Первые две компоненты накапливают в себе основную содержательную информацию об отличиях объектов. Дисперсия первой главной компоненты равна 19 %, второй – 18 %. Общая их дисперсия составляет около 40 %.

Таким образом, на лесные сообщества в районах Кукковка и Древлянка влияют два основных обобщенных ведущих фактора – малонарушенность сообщества и антропогенное воздействие. Все изученные сообщества были размещены в пространстве двух ведущих факторов (рис. 1).

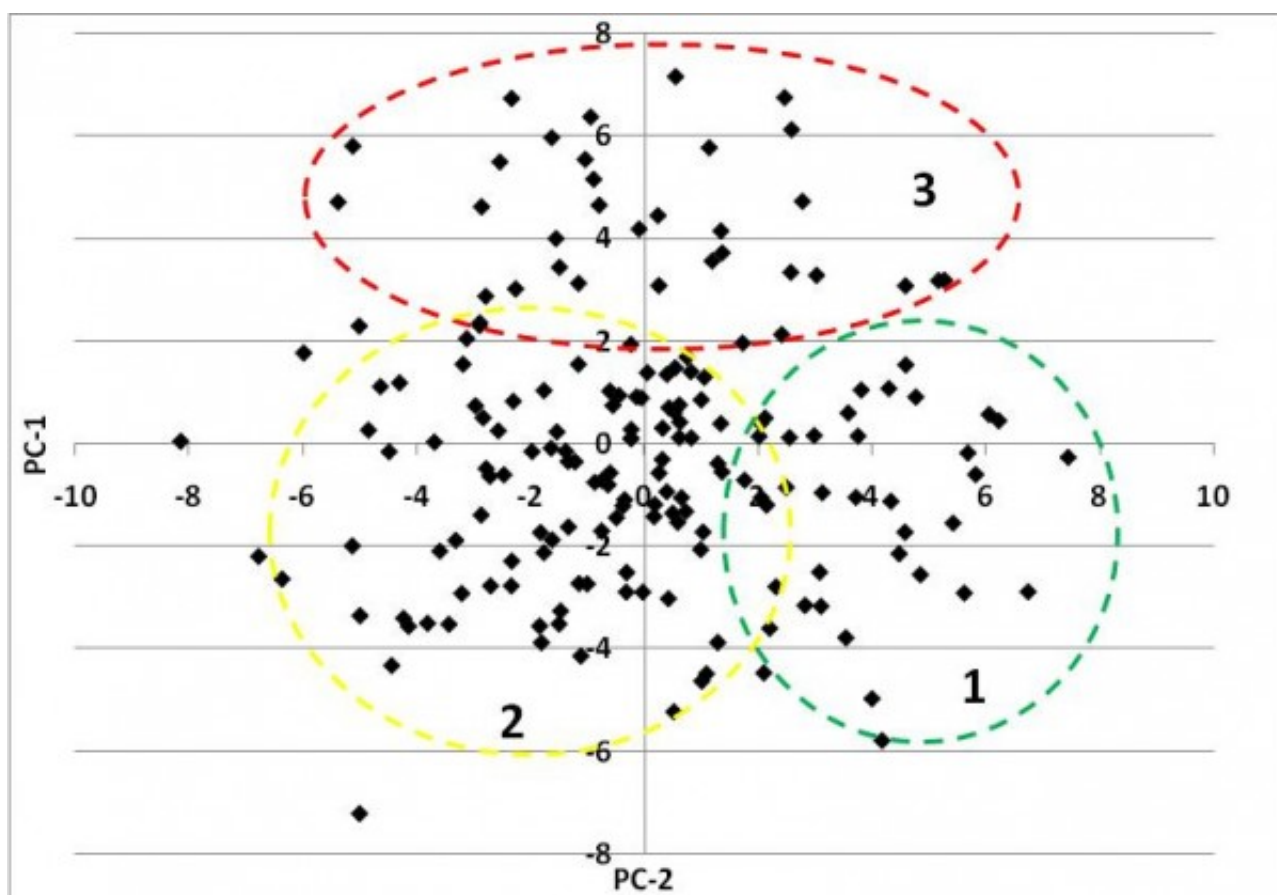


Рис. 1. Положение точек описаний лесных сообществ на плоскости двух первых компонент.

Эллипсоидами обозначены: 1- зеленый курсив – группа минимально нарушенных лесов; 2 – желтый курсив – группа средне нарушенных лесов; 3 – красный курсив – группа сильно нарушенных

лесов

Fig. 1. The position of the descriptions of forest associations on the plane of the first two components. Ellipsoids: 1 – green italics – the group of minimally disturbed forests; 2 – yellow italics – the group of moderately disturbed forest; 3 – red italics – the group of strongly disturbed forests

На графике четко вырисовывается скученность точек в середине. Высокая частота точек говорит о большом сходстве лесных сообществ. Учитывая диапазон распределения точек по первой компоненте (от -6 до 2) и по второй компоненте (от -6 до 2), можно утверждать, что данная группа лесных сообществ по степени нарушенности является средней. Однако имеется группа точек с низкими значениями по второй компоненте (от -6 до 2) и с высокими по первой компоненте (от 2 до 8), что говорит об определенной степени малонарушенности леса. По второй компоненте (от 2 до 8) выделяются средневозрастные сообщества с антропогенными нарушениями.

Таким образом, на основе полученных данных можно выделить три группы лесных сообществ, отличающихся степенью нарушения: минимально-, средне- и сильно нарушенные.

В районе Кукковка (обследованная площадь составляет 1034 га) большинство лесных сообществ относятся к группе средне нарушенных лесов – 719 га (69.4 %), имеются участки с сильно нарушенными лесными сообществами – 183 га (17.7 %), а группа минимально нарушенных лесных участков занимает небольшую площадь – всего 133 га (12.9 %) (рис. 2).

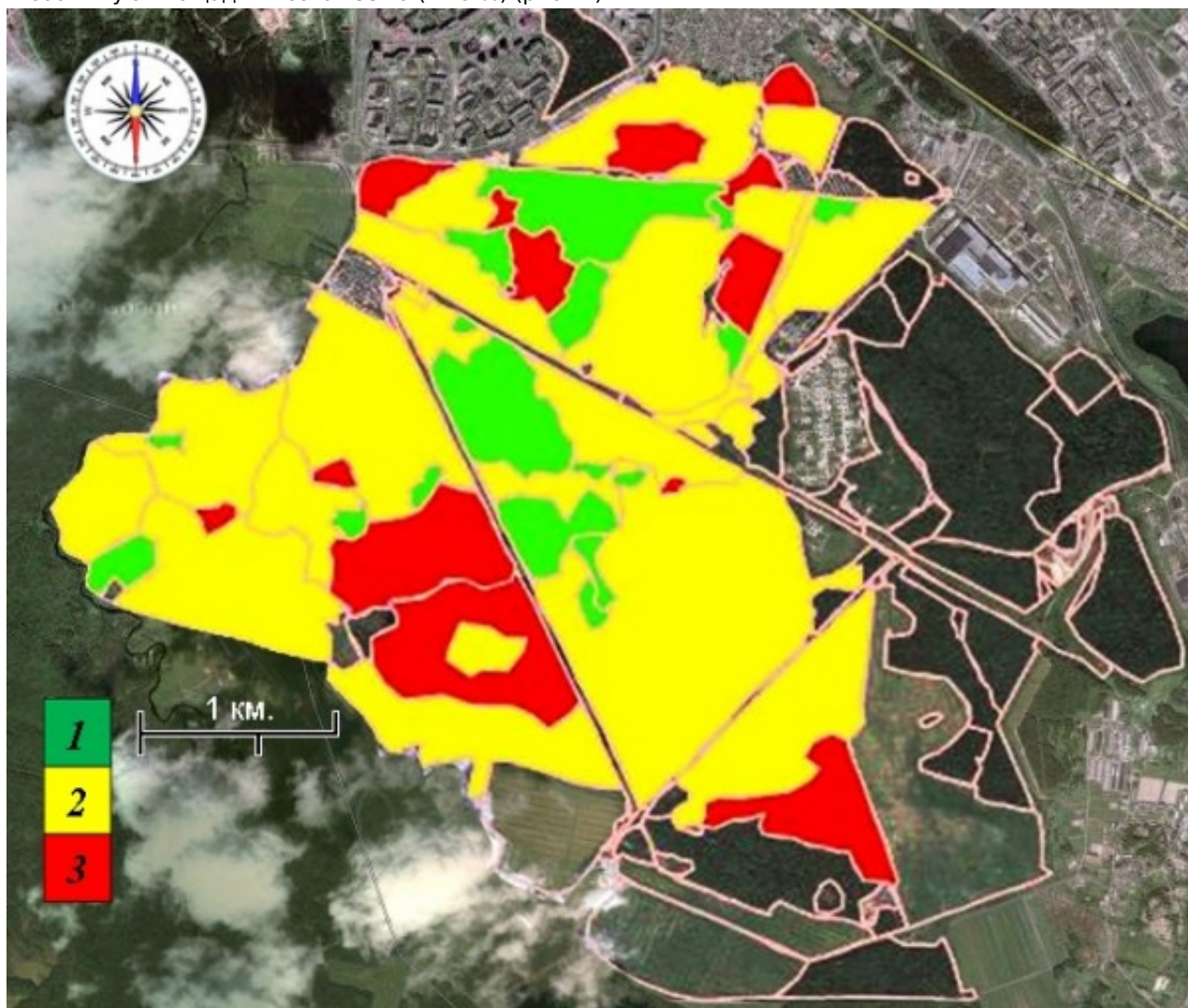


Рис. 2. Контуры лесных участков в районе Кукковка, различающиеся степенью нарушения: 1– минимально нарушенные лесные сообщества, 2 – средне нарушенные лесные сообщества, 3 – сильно нарушенные лесные сообщества

Fig. 2. The contours of forest areas in the region of Kukkovka that differ from each other by the degree of

disturbance: 1 – minimally disturbed forests, 2 – moderately disturbed forests, 3 – strongly disturbed forests

В районе Древлянка (обследованная площадь составляет 1368 га) большинство лесных сообществ также относятся к группе средне нарушенных лесов – 939 га (68.6 %), почти треть обследованных лесов относятся к группе сильно нарушенных – 365 га (26 %), группа минимально нарушенных лесов представлена небольшой площадью – 73 га (5.4 %) (рис. 3).

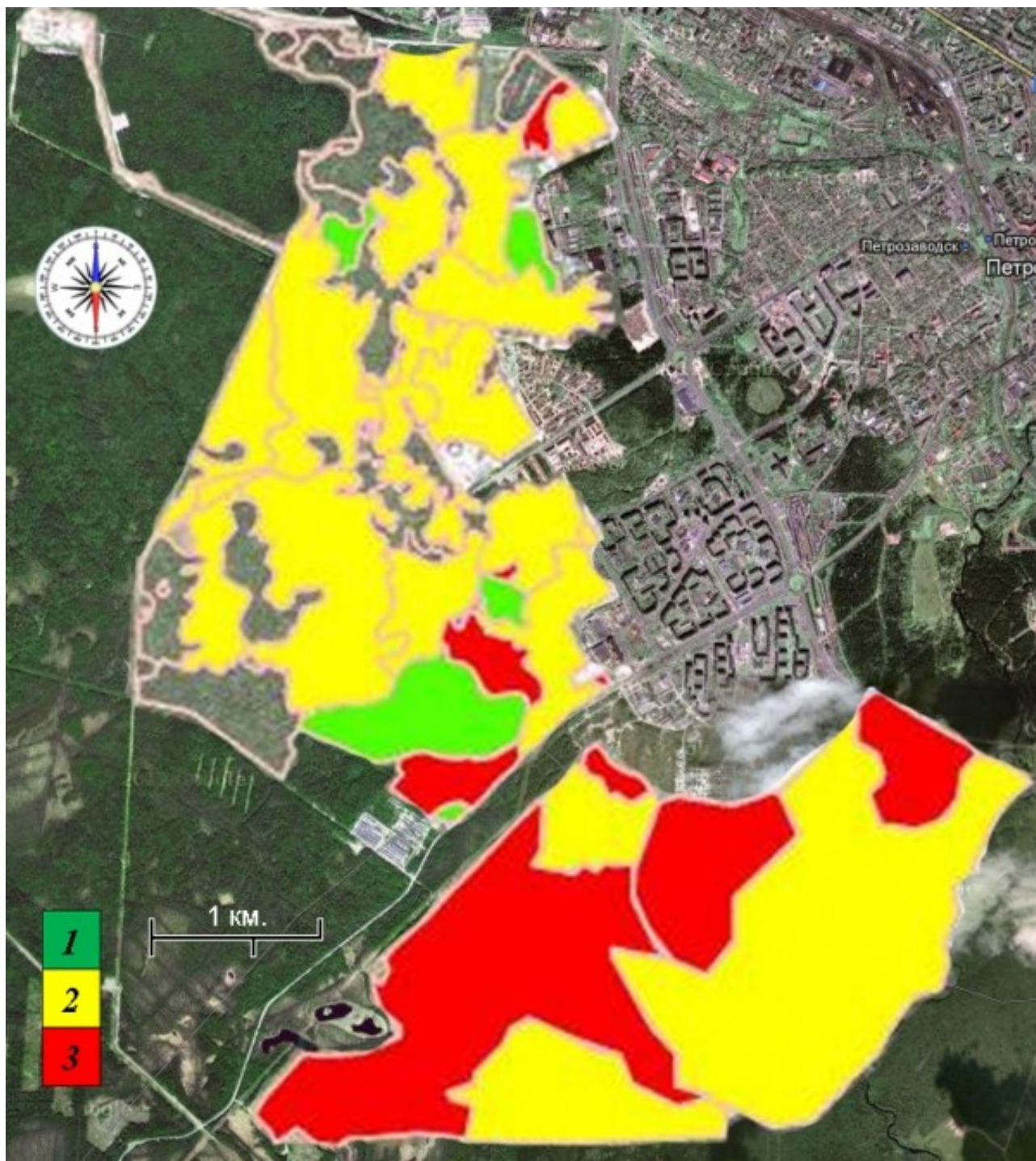


Рис. 3. Контуры лесных участков в районе Древлянка, различающиеся степенью нарушения: 1 – минимально нарушенные лесные сообщества, 2 – средне нарушенные лесные сообщества, 3 – сильно нарушенные лесные сообщества

Fig. 3. The contours of forest areas in the region of Drevlyanka that differ from each other by the degree of disturbance: 1 – minimally disturbed forests, 2 – moderately disturbed forest, 3 – strongly disturbed forests

Группа минимально нарушенных лесов в основном представлена ельниками черничными свежими, ельниками кисличными и ельниками черничными влажными, также среди них встречаются ельники логовые, осинники разнотравно-черничные и березняки логовые. Влажность в данных лесных сообществах чаще всего средняя, но встречаются сообщества с избыточной проточной влажностью. Сумма площадей сечений древостоя варьирует от 23 до 38 м²/га. Как правило, имеется возобновление ели. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 60–80 %, мохово-лишайникового – 40–60 %. Возраст ели варьирует от 80 до 160 лет. В данных сообществах присутствуют старые деревья хвойных и лиственных пород, есть валёж крупных деревьев на разных стадиях разложения, присутствует сухостой старых деревьев. В данных сообществах отсутствуют или минимальны следы антропогенной деятельности.

Группа средне нарушенных лесных сообществ представлена разнообразными типами леса – березняками злаково-черничными и разнотравно-черничными; осинниками разнотравно-черничными; ельниками черничными влажными, черничными свежими, кисличными и другими. Сумма площадей сечений древостоя составляет 17–35 м²/га. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 60–80 %, мохово-лишайникового – 40–80 %. Возраст древостоя варьирует от 60 до 90 у березы, от 50 до 100 у осины, от 70 до 110 у ели. В этих сообществах присутствуют старые деревья лиственных пород, много валежа и сухостоя, нет следов рубок, но к ним примыкают границы вырубок или присутствуют пни после старой выборочной рубки. Замусоренность территории невысокая или отсутствует.

Группа сильно нарушенных лесов представлена в основном березняками осоковыми сфагновыми и сосняками черничными влажными, также среди них встречаются березняки разнотравно-черничные и сосняки кустарничковые сфагновые. Сумма площадей сечений древостоя варьирует от 12 до 27 м²/га. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 30–70 %, мохово-лишайникового – 70–100 %. Возраст древостоя в среднем составляет 50–70 лет у березы, 70–100 лет у сосны. В данных сообществах практически нет старых деревьев, мало валежа и сухостоя или он отсутствует; присутствуют пни после свежей рубки; отмечается средняя или высокая степень замусоренности и наличие постоянных троп и дорог.

В исследованном массиве городских лесов были обнаружены редкие виды грибов, лишайников и мхов, занесенных в Красные книги Республики Карелии (ККРК) и Российской Федерации (ККРФ): Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) (ККРФ, ККРК), Анаптихия реснитчатая (*Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.) (ККРК), Бриория Надворника (*Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D.Hawksw.) (ККРК), Склерофора темноконусная (*Sclerophora coniophaea* (Norman) J. Mattsson & Middelb.) (ККРК), Неккера перистая (*Neckera pennata* Hedw.) (ККРК). Практически все точки местонахождений редких видов на данной территории приурочены к лесным участкам средней степени нарушенности, что указывает на достаточно хорошее качество этих лесных сообществ с точки зрения биологической ценности. Более подробные исследования общего биологического разнообразия с выявлением редких видов организмов на всей лесной территории Петрозаводского городского округа позволят дополнительно подтвердить их биологическую ценность, а также выявить более локальные участки биологически ценных лесов.

Обсуждение

Как показало исследование, на территории Петрозаводского городского округа массивы естественных лесных сообществ распределены очень неравномерно. Внутренние районы (зона основной застройки) практически полностью лишены лесной растительности. Однако такие микрорайоны города, как Кукковка и Древлянка в этом отношении можно назвать оптимальными, так как на окраине этих районов расположены достаточно крупные лесные территории.

Полученные данные о местоположении лесных сообществ, различающихся степенью нарушения, позволяют использовать эти материалы для дальнейшего планирования развития городских территорий. В связи с этой целью можно выделить следующие группы лесных сообществ.

1. Группа минимально нарушенных сообществ при планировании развития города должна быть сохранена в качестве ядер экологического каркаса города.

2. Группа средне нарушенных сообществ рекомендуется к сохранению и может выступать в качестве буферных зон и экологических коридоров. В некоторых случаях, для уменьшения фрагментирования минимально нарушенных лесов, средне нарушенные лесные территории могут быть включены в ядровые зоны.

3. Группа сильно нарушенных сообществ, в зависимости от расположения, может быть использована для развития городской застройки и инфраструктуры, а также выступать в качестве коридоров экологического каркаса.

Полученные данные можно использовать для прогноза обоснования устойчивого развития Петрозаводского городского округа на основе создания его экологического каркаса в соответствии с моделью И. Хански (Хански, 2010). Предполагается, что такой экологический каркас должен состоять из ядер, охранных зон ядер, ключевых территорий, экологических коридоров и буферных зон. На данном этапе развития города все эти структуры имеются. Ядра экологического каркаса – это особо ценные природные комплексы (как уже имеющие статус особо охраняемых природных территорий, так и проектируемые), играющие главную роль в обеспечении экологического баланса и сохранении биологического и ландшафтного разнообразия (Шрейбер, 2005). Ключевые природные территории включают местообитания или ландшафты высокой природоохранной значимости (территории, выполняющие средообразующие, водорегулирующие, водоаккумулирующие функции). Охранными зонами ядер являются участки территории (как правило, сравнительно небольшие по площади), окружающие ООПТ, на которые распространяются ограничения хозяйственного использования, обеспечивающие нормальное функционирование охраняемых объектов. Экологические коридоры представляют собой участки, связывающие ядра и ключевые участки каркаса в единое природное пространство. К ним относятся природные, природно-антропогенные и подлежащие экологической реабилитации антропогенные территории, необходимые для обеспечения непрерывности. Экологические коридоры выполняют преимущественно транзитные функции (миграции животных, обеспечение связи природных компонентов внутри экосистем и между экосистемами различного уровня). К буферным зонам экологического каркаса относятся все остальные участки, занятые природными или природно-антропогенными комплексами. Как правило, это территории, непосредственно прилегающие к зонам урбанизации (пригородные парки, участки леса среди плотной коттеджной застройки и т. д.). Они выполняют преимущественно санитарно-гигиенические функции, поддерживая здоровую среду обитания для человека (создание благоприятного микроклимата, защита от выбросов вредных веществ и т. д.) (Шрейбер, 2005).

Заключение

В результате проведенных исследований нами получены исходные данные о степени нарушенности лесных сообществ в районах Кукковка и Древлянка и подготовлены карты-схемы с выделением контуров лесов с разной степенью ценности, что свидетельствует о возможности создания проекта устойчивого развития этой территории. Показано, что 12.9 % лесных сообществ в районе Кукковка и 5.4 % в районе Древлянка на территории Петрозаводского городского округа обладают достаточно высокой ценностью.

Необходимо отметить, что в данной работе нами не рассматривался рекреационный компонент, который является очень значимым для принятия решений по планированию. Полученные данные могут быть в дальнейшем проанализированы на предмет рекреационной ценности лесных территорий. Совместное рассмотрение двух этих компонентов (природная и рекреационная ценность) позволит получить наиболее целостную картину – основу для принятия управленческих решений по развитию городских территорий.

Библиография

- Волков А. Д. Типы леса Карелии. [The types of Karelian forests] Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 180 с.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России [Identification and screening of biologically important forests in the Northwest of the European Russia] // Ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова: В 2 т. СПб, 2009.
- Генеральный план города Петрозаводска в границах территории Петрозаводского городского округа. [The general plan of Petrozavodsk city in the borders of the Petrozavodsk city district.] СПб., 2007. 104 с.
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии. [Special methods of biometrics] Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.
- Красная книга Республики Карелия [Red Data Book of Republic Karelia]. Петрозаводск, 2007. 286 с.

Подгорная М. Н. , Тарасова В. Н. , Марковская Н. В. , Марковская Е. Ф. Ценные лесные территории Петрозаводского городского округа // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 51–61.

Лантратова А. С., Ициксон Е. Е., Марковская Е. Ф., Куспак Н. В. Сады и парки в истории Петрозаводска. [Gardens and parks in the history of Petrozavodsk.] Петрозаводск, 2003. 160 с.

Марковский А. В., Ильина О. В., Зорина А. А. Полевой определитель ключевых биотопов Средней Карелии. [The field definition of key habitats of Medium Karelia] М.: Наука, 2007. 40 с.

Правила землепользования и застройки города Петрозаводска в границах территории Петрозаводского городского округа. [The rules of land use and development of land of Petrozavodsk city in the borders of the Petrozavodsk city district.] Утверждены Решением сессии Петрозаводского городского совета от 11.03.2010 № 26/38-771.

Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. [The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss] . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 340 с.

Шрейбер А. А. Планировка, застройка и реконструкция городов. [Planning, building and reconstruction of towns.] М.: МИКХиС, 2005. 45–47 с.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность А. В. Коросову за консультации и ценные советы при статистической обработке материала, а также А. А. Зориной, А. В. Лычагиной и студентам эколого-биологического факультета за помощь в сборе материала.

Valuable forest territories of Petrozavodsk municipal district

PODGORNAYA
Marina

PetrSU, marishka89.11@list.ru

TARASOVA
Viktoria

PetrSU, vika18@sampo.ru

MARKOVSKAYA
Natalia

ROO SPOK, nmarkovskaya@gmail.com

MARKOVSKAYA
Evgenia

PetrSU, volev@sampo.ru

Keywords:

urban forests
Petrozavodsk
valuable forest territories
anthropogenic violation
rational planning

Summary:

The value of plant associations , which is based on 182 geobotanical descriptions of natural forest associations was estimated in Petrozavodsk municipal district using the methods of GIS-technology and component analysis. 3 types of associations were defined: minimally , moderately and strongly disturbed ones. It was shown that the contribution of the remaining intact plant associations into the plant covering of Petrozavodsk is from 5 to 13 %. It is suggested using these data for the planning of urban area development and for the ecological framework of the city.



УДК 574.583

Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания

СЯРКИ
Мария Тагевна

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
MSyarki@yandex.ru*

Ключевые слова:

метод скользящих средних
зоопланктон
сезонная динамика
Онежское озеро

Аннотация:

Для исследования сезонных процессов в зоопланктоне Онежского озера и изменения его величин был проведен анализ данных методом двойного сглаживания. Серия сглаженных кривых описывает траектории изменения численности и биомассы зоопланктона и его основных групп в течение вегетационного периода (с мая по октябрь). Они отражают основные закономерности динамики сообщества, форму траекторий сезонной динамики, фенологию или даты важных явлений, периоды и скорости роста и снижения количества планктеров, сезонные изменения в структуре сообщества.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 30 марта 2013 года

Введение

Сезонная динамика экосистем является одним из самых заметных явлений в озерах средних и северных широт. Ежегодные колебания факторов среды (освещенности, температуры и др.) определяют сезонную цикличность водных сообществ, особенно значимую для пелагического планктона. Для познания процессов функционирования экосистемы необходима формализация или построение модели сезонной цикличности планктона. Первым шагом на пути динамического описания процессов является определение траектории сезонной динамики, которая зависит от основных закономерностей сезонного цикла (периода и величин максимального развития, периодов роста и снижения количества планктона, синхронности с гидрологическими и термическими явлениями и т. д.). Форма сезонной динамики планктона может отражать трофический статус объекта (Андроникова, 1996). Кроме того, траектория сезонной динамики величин зависит от биологии доминирующих видов, их жизненных циклов и многих других причин, что делает ее специфичной для каждой планктонной группы. Если для хорошо изученных процессов возможно построение аппроксимационной модели (Сярки, Теканова, 2008; Сярки, Чистяков, 2013), то для рекогносцировочных исследований необходим простой и удобный метод. Таким, по нашему мнению, может стать метод двойного сглаживания. Сезонные изменения в зоопланктоне Онежского озера были неоднократно описаны в литературе (Николаев, 1972; Куликова и др., 1997; Сярки, 2008), в тоже время какой-либо формализации сезонных процессов в годовом цикле сделано не было.

Цель нашего сообщения - описать метод определения траектории сезонной динамики характеристик планктона (на примере Онежского озера) с использованием метода двойного сглаживания.

Материалы

Онежское озеро является уникальным объектом, одним из великих озер Европы. Площадь

поверхности составляет 9890 км², средняя глубина – 30 м, максимальная глубина – 120 м, период водообмена – 12 лет. Озеро характеризуется высокой инертностью, центральный и глубоководные районы озера сохранили свой естественный олиготрофный статус (Онежское озеро, 2010; Ladoga and Onego, 2010).

Для анализа использовалась информация из базы данных «Зоопланктон Онежского озера» (Сярки, Куликова, 2012). Основу работы составили результаты комплексных гидробиологических съемок Института водных проблем Севера КарНЦ РАН на Онежском озере в безледный период (май–октябрь) с 1988 по 2010 гг. Зоопланктон отбирался сетным методом и обрабатывался по стандартной методике. Определялась численность и биомасса зоопланктона в целом и его основных групп в столбе воды и по слоям в центральном и глубоководном районе озера на 6 станциях. В каждом отдельном году проводилось от 1 до 5 съемок, и даты отбора в разные годы часто не совпадали. Всего в анализ включены данные для 56 станций наблюдения.

Традиционные методы исследований

Метод скользящего среднего является широко распространенным методом сглаживания временных рядов данных и выявления трендов на фоне высокой изменчивости (Пузаченко, 2004; Шитиков и др., 2005). В гидробиологии этот метод обычно применяется для сглаживания многолетних рядов (Розенберг и др., 1994; Лазарева, 2010).

В большей части работ, посвященных исследованию озерного планктона так или иначе упоминается его сезонная динамика. Но, к сожалению, это либо вербальные описания сезонных изменений, либо ряды скалярных величин. Достаточно часто приводятся величины, осредненные по месяцам или сезонам, которые теряют динамическую информацию о процессах. Устойчивое словосочетание «сезонная динамика» для таких материалов утрачивает свой «динамический» смысл.

Оригинальные методы исследований

В основе предлагаемого метода лежит гипотеза о том, что среднесезонная траектория сезонной динамики характеристик зоопланктона является плавной кривой, отражающей основные сезонные закономерности годового цикла в планктоне.

Для построения этой кривой были использованы все имеющиеся данные, из которых были составлены два ряда значений, связанных попарно. Одно из значений – это численность зоопланктона в конкретной пробе, другое – показатель сезонности, представленный как число дней, прошедших с начала года. Все значения в общем ряду ранжировали по показателю сезонности. Данные для разных лет, близкие по времени отбора, в общем ряду расположились по соседству. Полученный ряд оказался нерегулярными – временные интервалы между отдельными его членами сильно различались. Например, фрагмент ряда за июнь–июль содержит разрывы от 2 до 6 дней (табл.).

Таблица. Фрагмент ряда исходных значений численности (экз/м³) и сглаженных по тройкам значений (')

Дата	27.06.94	27.06.94	28.06.94	29.06.89	29.06.94	05.07.94
Показатель сезонности	178	179	185	188	190	190
Численность	6769	484	6283	11151	7465	3432
Показатель сезонности'		181	184	188	189	
Численность'		4512	5973	8300	7349	

В этих условиях практически невозможно было выполнять сглаживание изучаемой переменной (численности) простым методом скользящей средней: разрывы в данных делают результирующую кривую сильно изломанной.

Было решено проводить осреднение как собственно анализируемой величины, так и показателя сезонности (в сутках с начала года) (табл.). В примере сглаживание данных «по тройкам» для конца июня дает следующие величины: $(185 + 188 + 190) / 3 = 188$ (дней) и $(6283 + 11151 + 7465) / 3 = 8300$ (экз.). Таким образом, каждое сглаженное среднее значение численности относится к определенному сглаженному показателю сезонности.

Двойное сглаживание значительно увеличило плавность кривой динамики численности. Кроме того, совершенно исчезли сдвиги, обычные для метода скользящей средней, это позволило выполнять повторное сглаживание сглаженных рядов.

Шаг осреднения подбирался эмпирическим путем из вариантов 3, 5, 7, 15. Для определения траектории изменения величин было проведено двойное сглаживание рядов с шагом в 7 элементов ряда.

На диаграмме приведен пример сезонного изменения численности рачков-циклопид и сглаженной траектории сезонной динамики (рис. 1).

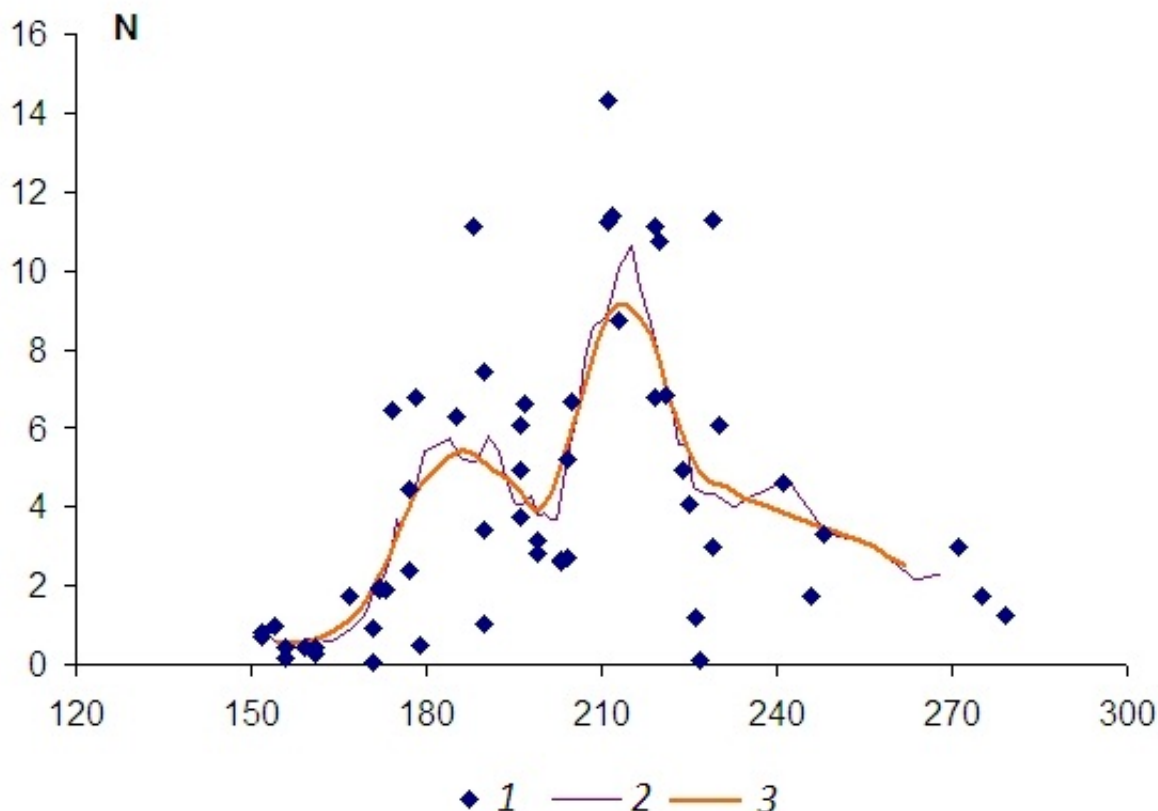


Рис. 1. Распределение численности рачков-циклопид (N , тыс. экз/м³) по сезонам и сглаженная траектория ее сезонной динамики ($n = 56$): 1 – эмпирические данные, 2 – сглаживание с шагом 7, 3 – двойное сглаживание с шагом 7

Fig. 1. Distribution of cyclopoid density (N , th. ind/m³) and the smoothed trajectory of its seasonality: 1 – empirical data, 2 – smoothing with step 7, 3 – double smoothing with step 7

Для создания модели, описывающей сезонные состояния пелагического зоопланктона, разрывы в сглаженных рядах дополнялись недостающими значениями с помощью метода линейной интерполяции. В результате была получена серия функций, заданных таблицами, где аргументом служит показатель сезонности, а зависимыми величинами – среднегодовые значения численности и биомассы зоопланктона и его основных групп за каждые сутки вегетационного периода (рис. 2.). Траектории сезонного изменения величин отразили основные закономерности динамики сообщества, форму траекторий сезонной динамики, даты важных явлений, периоды роста и снижения количества планктеров, изменение структуры сообщества, синхронность событий и т. д.

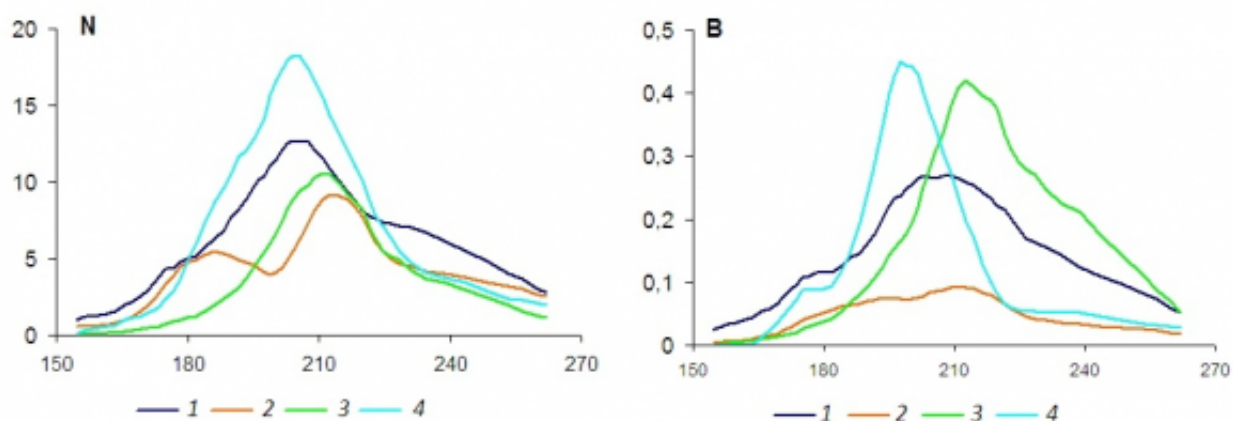


Рис. 2. Сглаженные траектории сезонного изменения численности (N, тыс. экз/куб. м) и биомассы (B, г/куб. м) основных групп зоопланктона в слое 0–5 м: 1 – calanoida, 2 – cyclopoida, 3 – cladocera, 4 – rotatoria

Fig. 2. Smoothed trajectory of seasonal changes in the number (N, th. ind. /cub. m) and biomass (B, g/cub. m) in the main groups of zooplankton in the layer 0–5 m: 1 – calanoida, 2 – cyclopoida, 3 – cladocera, 4 – rotatoria

Согласно экспертным оценкам полученные кривые соответствуют сезонным изменениям в зоопланктоне, но значительно детализируют и уточняют известную ранее информацию (Куликова и др., 1997; Сярки, 2008). Так, анализ данных о численности циклопид и их сглаживание позволили проследить в сезонном цикле волны двух генераций размножения малых циклопов (*Mesocyclops leuckarti* Claus и *Thermocyclops oithonoides* Sars) (рис.1). Обращает на себя внимание факт, что среднееголетние максимумы численности и биомассы различных групп не синхронизированы друг с другом и отмечаются в разное время. Так, максимумы биомассы коловраток (198 суток) и кладоцер (212 суток) различаются на две недели.

Важным результатом сезонной модели является также возможность расчета абсолютных и относительных суточных изменений численности и биомассы. Эти параметры являются экологически значимыми величинами, характеризующими суточные скорости прироста численности и биомассы сообществ планктона в естественных условиях Онежского озера.

В слое воды 0–5 м, где наблюдаются активные процессы развития планктона, абсолютные приросты численности достигали максимума (1,5 тыс. экз/куб. м • сутки) в третьей декаде июля (200-е сутки), биомассы (0,05 г/куб. м • сутки) – несколько раньше, в первой декаде июля (190-е сутки). Относительные скорости прироста численности и биомассы достигали максимальных значений раньше, в третьей декаде июня (0,10 и 0,12 соответственно). Интересно, что эти скорости соответствуют значениям, определенным весовым способом для массовых видов при подробных наблюдениях (Иванова, 1985; Андроникова, 1996).

Обсуждение

Работа с данными меньших временных масштабов обычно затруднена из-за нерегулярности сезонных рядов. Недостаточность наших сезонных данных (1 съемка в год) была скомпенсирована уникальными свойствами Онежского озера. Оно отличается большими размерами, его высокая инертность сглаживает межгодовую изменчивость как температурного режима, так и содержания биогенов (Онежское озеро : атлас, 2010). Все это определяет высокую функциональную и динамическую устойчивость планктонных систем. Межгодовая изменчивость, отражающая особенности конкретных лет, методические погрешности, спорадические антропогенные воздействия и, наконец, собственную стохастичность живых планктонных систем, не превышает сезонную. В предыдущих исследованиях было показано, что от 50 до 80 % общей изменчивости величин планктона в Онежском озере приходится именно на сезонную составляющую (Теканова, Сярки, 2008; Сярки, 2011). Таким образом, траектории, полученные методом двойного сглаживания, можно считать среднееголетними в сезонном цикле планктона, они могут быть информационной основой для моделирования экосистемы озера (Ladoga and Onego ... , 2010).

Кроме того, модель позволяет определять фенологию явлений в озере и временные сдвиги для данных конкретных лет, характеризующихся различными термическими особенностями, что поможет изучить реакцию водных сообществ на изменение климата.

Заключение или выводы

Определение среднемноголетних траекторий сезонного изменения величин позволяет перейти к динамическому описанию сезонных процессов в пелагическом планктоне Онежского озера.

Предлагаемый нами метод двойного сглаживания дает возможность корректно описать форму траектории сезонного изменения величин планктона в условиях нерегулярности рядов и малочисленности данных.

Библиография

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. [Structural and functional organization of the lake ecosystems zooplankton] СПб.: Наука, 1996. 190 с.

Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. [Production of plankton crustacean in fresh waters] Л.: ЗИН АН СССР. 1985. 222 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir] М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.

Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. [Zooplankton as a component of Lake Onego ecosystem] Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. 1997. 111 с.

Николаев И. И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера [Comparative and limnological characteristics of Onega Lake zooplankton] // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 283–304.

Онежское озеро: атлас / отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2010. 151 с.

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

Розенберг Г. С., Шитиков В. К., Брусиловский П. М. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). [Ecological Forecasting (Time series functional predictors)]. Тольятти, 1994. 182 с.

Сярки М. Т. Зоопланктон // Биол. ресурсы Онеж. озера. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2008. С. 54–67.

Сярки М. Т. Влияние сезонной цикличности на информативность показателей планктона в системе мониторинга Онежского озера // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем II: Сб. материалов междунар. конф. СПб.: Любавич, 2011. С. 194–199.

Сярки М. Т., Куликова Т. П. Зоопланктон Онежского озера: база данных. – Петрозаводск, 2012. – Рег. номер 2012621150 (9/11/2012); правообладатель Федер. гос. бюджет. учр-ние науки Ин-т вод. проблем Севера Карел. науч. центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU).

Сярки М. Т., Теканова Е. В. Сезонный цикл первичной продукции в Онежском озере [Seasonal primary production cycle in Lake Onego] // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2008. № 5. С. 621–625.

Сярки М. Т., Чистяков С. П. О применении метода ортогональных расстояний для моделирования сезонной динамики планктона Онежского озера [On application of the orthogonal distance method to Onego Lake plankton seasonal cycling modelling] // Экология. 2013. № 2. С. 1–3 (в печати).

Сярки М. Т. Изучение траекторий сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1. С. 62-68.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология. Методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.

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

The study of seasonal dynamics of plankton trajectories using the duple-smoothing method

**SYARKI
Maria**

*Institute of Northern water problems of KRC RAS,
MSyarki@yandex.ru*

Keywords:

Moving average method
zooplankton
seasonal dynamics
Onego Lake

Summary:

To study the seasonal processes in zooplankton of Lake Onega and to determine the changes in the trajectory its values were analyzed by the method of double smoothing. A series of smooth curves describes the trajectories of the changes of the number and biomass of zooplankton and its major groups during the growing season (May to October). They reflect the basic laws of community dynamics, the shape of the trajectories of seasonal dynamics, phenology, or the dates of important events, the periods and the increasing and decreasing rate of plankton amount, the seasonal changes in the community structure.



УДК 574

Оценка флуктуирующей асимметрии на основе нормированного отклонения

ЗОРИНА

Анастасия

Александровна
Ключевые слова:

флуктуирующая асимметрия
показатели и индексы
нормированное отклонение

Петрозаводский государственный университет,
zor-nastya@yandex.ru

Аннотация:

Обсуждается вопрос по практическому применению недавно введенного показателя и интегрального индекса флуктуирующей асимметрии на основе нормированного отклонения. Подробно рассматривается механизм вычисления предложенной оценки.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 02 апреля 2013 года

Опубликована: 13 апреля 2013 года

Материалы

Интерес к проблеме выбора подходящего способа оценки флуктуирующей асимметрии не ослабевает. Возможно, совместная дискуссия и активный обмен мнениями поможет точнее наметить пути решения данного вопроса.

Предлагая в свое время «нормированный показатель асимметрии» (Зорина, Коросов, 2007; Зорина, Коросов, 2009), мы указывали на его положительные стороны, видимо, недостаточно ясно. Прозвучавшая в печати критика данного показателя (Трубянов, 2010) позволяет вернуться к этой теме и более детально остановиться на его свойствах, вытекающих из техники расчета: «... в работах А. А. Зориной (2009) и А. А. Зориной и А. В. Коросова (2009) предложена еще одна метрика. Остановимся на ней подробнее. Для случая одного признака показатель выглядит следующим образом: $fa_{ij} = (t(L_{ij}) - t(R_{ij}))$, где $t(L_{ij}) = (L_{ij} - M)/S$, $t(R_{ij}) = (R_{ij} - M)/S$... Что такое M

и что такое S , автор этого показателя не оговаривает. Остается лишь догадываться... утверждение автора о том, что распределение данного показателя имеет нормированное нормальное распределение неверно...» (Трубянов, 2010).

Методику расчетов рассмотрим в среде Excel, где наглядно можно проследить последовательность вычислений показателя хотя бы для одной выборки (рис. 1).

Исходные данные										Показатель асимметрии одной особи по одному признаку, fa_{ij}										Показатель асимметрии одной особи по всем признакам, fa_i	
N _i	j=2		j=3		j=4		N _i	$t(R_2)$		$t(L_2)$		$t(R_3)$		$t(L_3)$		$t(R_4)$		$t(L_4)$		fa_i	
	R ₂	L ₂	R ₃	L ₃	R ₄	L ₄		$t(R_2)$	$t(L_2)$	$t(R_2)-t(L_2)$	$t(R_3)$	$t(L_3)$	$t(R_3)-t(L_3)$	$t(R_4)$	$t(L_4)$	$t(R_4)-t(L_4)$					
1	35,44	41,37	39,77	42,99	37,05	37,48	1	1,23	2,40	-1,17	1,94	2,66	-0,72	2,64	2,75	-0,11				-0,67	
2	41,23	40,77	44,95	41,78	37,71	38,06	2	2,37	2,28	0,09	3,10	2,38	0,71	2,81	3,15	-0,35				0,15	
3	31,00	29,81	31,90	31,87	26,88	27,47	3	0,35	0,12	0,23	0,18	0,18	0,01	0,03	0,18	-0,15				0,03	
93	28,33	26,93	27,57	25,88	21,84	19,10	90	-0,17	-0,45	0,28	-0,79	-1,16	0,38	-1,26	-1,96	0,70				0,45	
94	38,67	38,61	38,53	38,22	28,18	30,78	91	1,87	1,85	0,01	1,87	1,80	0,07	0,37	1,03	-0,67				-0,19	
95	36,64	35,72	35,27	36,46	31,15	30,66	92	1,47	1,28	0,19	0,94	1,26	-0,27	1,13	1,00	0,13				0,01	
96	33,60	36,73	36,75	36,37	29,58	31,47	93	0,87	1,48	-0,62	1,27	1,18	0,09	0,73	1,21	-0,48				-0,34	
97	31,95	32,77	33,96	35,28	29,16	29,97	94	0,54	0,70	-0,16	0,64	0,94	-0,30	0,62	0,83	-0,21				-0,22	
98	31,12	30,57	30,43	27,03	23,69	21,63	95	0,38	0,27	0,11	-0,14	-0,91	0,77	-0,73	-1,31	0,58				0,49	
99	34,87	32,33	35,83	34,44	27,68	27,84	96	1,12	0,62	0,50	1,06	0,75	0,31	0,24	0,28	-0,04				0,26	
100	29,75	29,22	30,69	29,60	26,82	26,86	97	0,11	0,00	0,10	-0,09	-0,33	0,24	0,02	-0,23	0,26				0,20	
101	22,34	21,21	25,36	25,02	21,44	21,69	98	-1,35	-1,58	0,22	-1,28	-1,36	0,08	-1,36	-1,24	-0,12				0,06	
102	25,71	25,97	24,39	28,86	23,18	21,61	99	-0,89	-0,64	-0,65	-1,52	-0,61	-0,91	-0,82	-1,32	0,40				-0,19	
103	31,57	32,27	31,18	31,08	29,67	27,64	100	0,47	0,60	-0,14	0,02	-0,01	0,03	0,75	0,23	0,52				0,14	
Показатель асимметрии выборки по одному признаку, fa_j							Интегральный индекс, F_A														
$fa_j = S^2(fa_{ij})$																					
0,19							0,14										0,23				
0,08																					

Рис. 1. Механизм расчета показателя и индекса флуктуирующей асимметрии, основанных на нормированном отклонении: в качестве исходных данных взяты промеры признаков на левой (R) и правой (L) сторонах листовой пластинки (i) березы повислой; j = 2, 3, 4 – длина второй, третьей и четвертой жилок второго порядка (Зорина, Коросов, 2009)

Fig. 1. Calculation mechanism of indicator and index of fluctuating asymmetry, based on standard deviation: measurements of signs on the left (R) and right (L) sides of the blade (i) of silver birch are taken as input data; j = 2, 3, 4 – the length of the second, third and fourth veins of the second order (Zorina, Korosov, 2009)

Для расчета оценок асимметрии предлагается использовать базовый способ унификации статистических данных с помощью нормированного отклонения $t = (x - M) / S$ (Hoel, 1947). При нормировании промеров листьев используются одни и те же значения средней величины конкретного признака (M_j) и стандартного отклонения (S_j), рассчитанные по данным промеров обеих сторон. Так, значение в ячейке «K98» = $(31,12 - 29,21) / 5,07 = 0,38$, при этом ячейка «C105» = СРЗНАЧ(C4:D103), а «C106» = СТАНДОТКЛОН(C4:D103) (рис. 1, А). Прием, основанный на использовании постоянных значений M и S при нормировании промеров, позволяет сохранить исходную градацию величины признаков в сравниваемых группах. Вместо значений общих (рассчитанных по нескольким сравниваемым выборкам) средней и стандартного отклонения можно брать значения, рассчитанные только для одного дерева или даже для отдельной части его кроны.

После нормирования лево- и правосторонних промеров для каждой i-й особи по каждому j-му признаку вычисляется показатель асимметрии $fa_{ij} = (t(L_{ij}) - t(R_{ij}))$ (рис. 1, Б). Вычисляя дисперсию fa_{ij} для всех объектов выборки (в столбце данные по 100 листовым пластинкам) по каждому признаку получаем значения показателей асимметрии выборки по трем (в данном случае) отдельным признакам $fa_j = S^2(fa_{ij})$ (рис. 1, В). Безразмерным показателем асимметрии выборки объектов выступает дисперсия разности нормированных отклонений билатеральных промеров. В данном случае процедура нормирования позволяет нивелировать значимость величины самого признака, ведь как точно заметил А. Б. Трубянов (2010): «**флуктуирующей асимметрией ...то есть независимым и ненаправленным и случайными отклонениями**». Иными словами, среднее значение разности сторон достоверно от нуля не отличается, и использование нормированного отклонения оказывается более чем оправданным. Предложенная унификация сохраняет различия в проявлении признака на левой и правой сторонах: для «симметричных» объектов (листьев) разница нормированных промеров будет близка к нулю, для «асимметричных» отличия нормированных промеров останутся большими. Поскольку обобщенная характеристика различия между сторонами определяется как дисперсия, для выборки «более

асимметричных» особей (с широким размахом варьирования) получим большее значение дисперсии, нежели для выборки «более симметричных» объектов. Поэтому утверждение: **«...непонятен смысл этого показателя, ведь, как было показано выше, дисперсия этого показателя есть константа»** (Трубянов, 2010), скорее всего, обусловлено сложностью практического применения показателя асимметрии.

Для вычисления $\bar{fa}_i$, усредняем отдельные значения асимметрии нормированных признаков, и для каждой листовой пластинки (если нет онтогенетически эквивалентных органов или метамеров, то данная оценка будет характеризовать целую особь) получаем интегральную оценку асимметрии по всем трем признакам: $\bar{fa}_i = 1/m \cdot \sum_{j=1 \rightarrow m} (fa_{ij})$ (рис. 1, Г). Процедура усреднения может вызывать сомнения: **«... но ведь у одного объекта по каким-то признакам может преобладать левая сторона, а по каким-то признакам - правая, так как мы имеем дело с флуктуирующей асимметрией ... вследствие этого, отклонения с разными знаками будут «гасить» друг друга и становится непонятен смысл данного показателя...»** (Трубянов, 2010).

Однако процедура «гашения» на практике не реализуется. Чем больше признаков объекта исследования «показывают» повышение уровня асимметрии (то есть чем шире основания распределения fa_{ij} для каждого исследуемого признака), тем больше будет размах колебаний интегрального показателя $\bar{fa}_i$. Иными словами, показатель, основанный на нормированном отклонении, учитывает массовые проявления флуктуирующей асимметрии у объекта изучения по нескольким признакам. Более того, процедура нормирования приводит все признаки к одинаковому диапазону изменчивости (примерно ± 3) и позволяет выполнять их суммирование с признанием равной информационной значимости.

Интегральный индекс асимметрии FA получается за счет вычисления дисперсии индивидуальных показателей fa_i по всей выборке (по столбцу): $FA = S^2(fa_i)$ (рис. 1, Д). Завершающее утверждение оппонента также не соответствует действительности: **«С учетом введенной автором нормировки ... это значение зависит от количества выбранных признаков и не имеет отношения к оценке флуктуирующей асимметрии»** (Трубянов, 2010). Итоговая величина асимметрии FA , рассчитанная по введенному показателю, не зависит от количества признаков, а характеризует качество целой выборки.

Благодарим Алексея Борисовича Трубянова за проявленный интерес к нашей работе и высказанные замечания, которые позволили объяснить последовательность применения предложенного нами показателя и индекса флуктуирующей асимметрии.

Библиография

Зорина А. А., Коросов А. В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* (Betulaceae) // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. №8. С. 1172–1192.

Зорина А. А., Коросов А. В. Оценка флуктуирующей асимметрии // Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск, 2007. С. 79–88.

Трубянов А. Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 23 с.

Hoel P. G. Introduction to mathematical statistics. London. 1947. 258 p.

Assessment of fluctuating asymmetry on the basis of standard deviation

**ZORINA
Anastasia**

Petrozavodsk State University, zor-nastya@yandex.ru

Keywords:

fluctuating asymmetry
indicators and indexes
standard deviation

Summary:

The practical application of newly introduced indicator and integrated index of fluctuating asymmetry, based on standard deviation, is discussed. The calculating mechanism of proposed assessment is discussed in detail.



УДК 574

Как нам организовать тематический том

КОРОСОВ
Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

мечение
повторный отлов
животные

Аннотация:

Редакция журнала «Принципы экологии» предлагает издать отдельный том, посвященный одной теме, например экологическому методу повторного отлова меченых животных.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 13 апреля 2013 года

Опубликована: 18 апреля 2013 года

Материалы

Журнал «Принципы экологии» в состоянии выпустить отдельный том научных статей, посвященный одной теме. В прошлом номере предлагался первый вариант – «Изучение экологии животных методом мечения». Такой том должен объединять серию статей, имеющих общую структуру, но посвященных разным вопросам экологии и группам животных. На наш взгляд, имеет смысл сгруппировать статьи по экологическому, а не систематическому принципу, т. е. отражать проблемы экологии животных. Ниже приведен примерный список экологических тем.

Тема	Содержание
Абсолютная численность	Моментальная локальная оценка числа животных и площади для экстраполяции этой оценки
Смертность	Оценка скорости снижения числа меченых животных в популяции как характеристики удельной смертности особей данной группы
Динамика численности	Серия оценок абсолютной численности животных на локальной территории как производная процессов пополнения (размножение, иммиграция) и элиминации (гибель, эмиграция)
Продолжительность жизни	Экстремальные и статистически обоснованные оценки продолжительности жизни отдельных меченых особей
Половая структура	Соотношение оценок абсолютной численности самок и самцов в популяции и динамика (многолетняя) этого соотношения в одной генерации
Размещение	Характеристика пространственного размещения особей в зависимости от факторов окружающей среды и внутривидовой структуры; индивидуальные участки; расселение молодняка
Перемещения	Характеристика индивидуальных перемещений особей в течение суток, сезона, всей жизни; индивидуальный участок; расселение молодняка
Миграции	Описание сезонных перемещений животных; сезонные скопления на местах миграций, на местах репродукции
Динамика массы	Индивидуальные и популяционные характеристики изменения массы тела в течение жизни особи
Индивидуальный рост	Индивидуальные и популяционные характеристики изменения размеров (и строения) тела (органов) в течение жизни особи
...	...

Модульная структура тома предполагает, что в пределах каждой статьи должна быть полноценно описана методическая компонента – независимо от того, что аналогичные описания могут быть представлены в другой статье (другого автора). Такой подход оправдан тем, что специфика исследования определенного экологического вопроса может наложить существенный отпечаток на стандартную (принятую) методику мечения и положительно сказаться на репрезентативности собранного материала. Предлагаем следующую структуру статьи, занимающую промежуточное положение между структурами материалов из рубрик «Оригинальные исследования» и «Методика исследований».

Рубрика	Содержание
Заголовок	Состоит из названия вопроса и группы животных
Введение	Проблема; объект; история; изученность; актуальность; цель; задачи
Материалы	Где, когда, что, сколько, какими усилиями, единицы, строение баз данных
Методы отлова	Объект, сезон, орудия, приемы, передержка, содержание
Методы мечения	Орган, инструмент, процедура, эффективность, распознаваемость, период сохранения
Методы обработки данных	Процедуры, показатели (индексы...), типы моделей, методы оценки адекватности модели и значимости параметров модели, электронная среда (Excel...)
Результаты	Итоги исследования, оценка статистической значимости полученных характеристик; выводы по результатам; подтверждение выводов по мечению данными, полученными другими методами
Обсуждение	Характеристика области распространения полученных выводов (на другие территории, периоды, группы животных, явления). Сравнение собственных результатов с материалами других авторов. Оценка значения полученных данных
Заключение	Главное достижение, обнаруженная закономерность (числа – только константы в формулах)
Библиография	...
Благодарности	...

В свете объявленной политики журнал «Принципы экологии» стремится публиковать не фактические данные, но сообщения об обнаруженных закономерностях. В отношении предлагаемой тематики это означает, что в статьях следует особое внимание уделить теоретической и методической компонентам обсуждаемого метода. Сами же результаты являются в определенной мере вторичными, хотя и должны иметь ясное научное значение. Вместе с тем предлагаемый том – не учебник, но очередное обобщение накопленного опыта, поэтому ожидается, что материалы будут по возможности оригинальными.

Объем тома не ограничен.

Тема открыта для обсуждения.

Журнал «Принципы экологии» ждет своих авторов!

How can we organize a thematic issue

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Keywords:

tagging
recapture
animals

Summary:

The editorial board of the "Principles of Ecology" suggest to publish a separate volume devoted to a single topic, such as environmental practices of recapture of tagged animals.



Новый журнал «Botanica Pacifica»

ПРОХОРОВ

Алексей Анатольевич

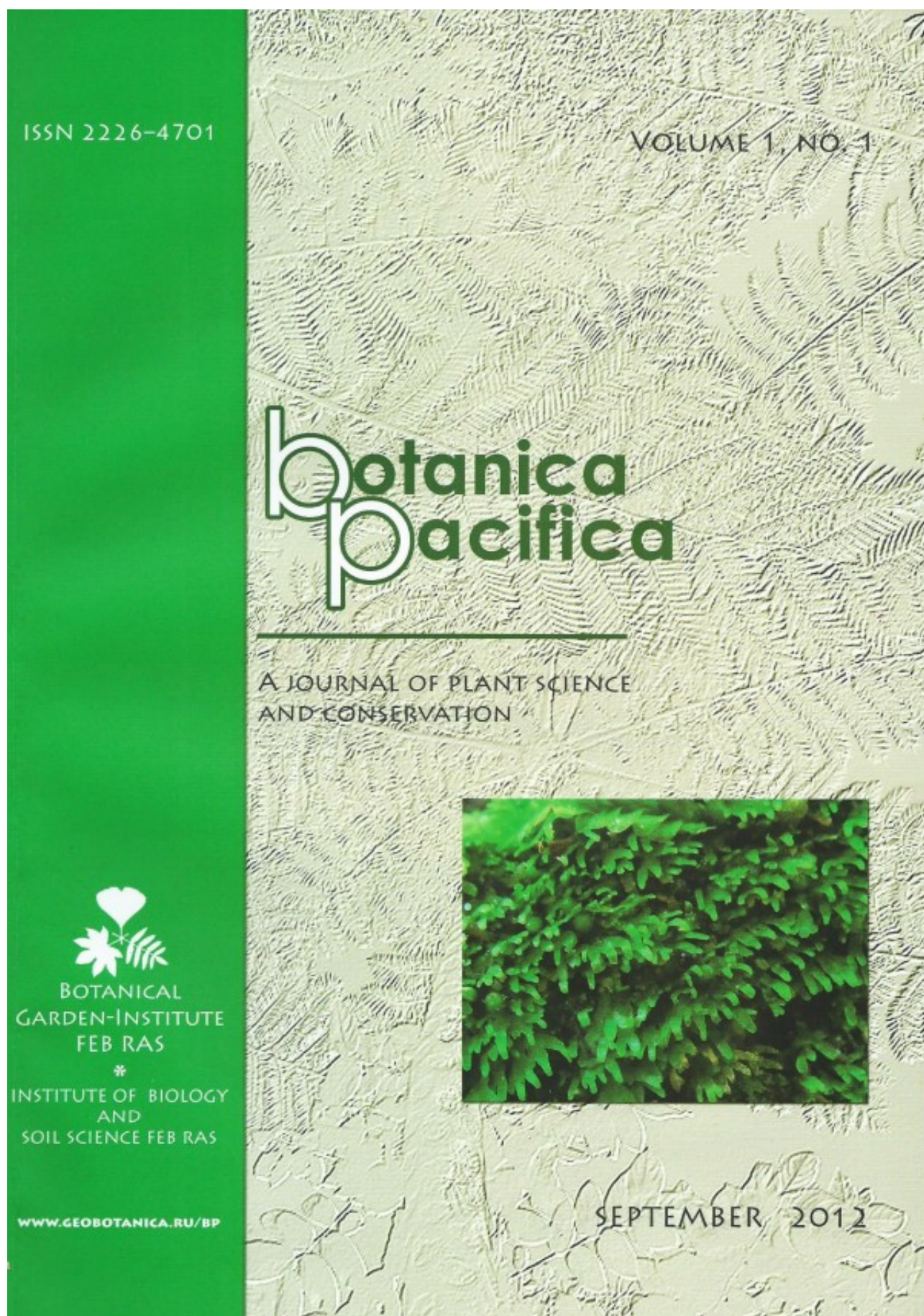
*Петрозаводский государственный университет,
alpro@onego.ru*

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 26 марта 2013 года

Опубликована: 03 апреля 2013 года

Одной из важнейших радостей в жизни ученого является возможность ознакомить коллег с результатами своих научных трудов и размышлений путем публикации статей. В конце 2012 года эти возможности для ботаников увеличились. В сентябре вышел в свет первый выпуск первого тома журнала «Botanica Pacifica» (ISSN 2226-4701), издаваемого Ботаническим садом-институтом и Институтом биологии и почвоведения Дальневосточного отделения РАН.



Редакционная коллегия (Krestov et al., 2012) позиционирует «Botanica Pacifica» как журнал,

публикующий результаты исследований, прошедших независимую экспертизу и представляющих значительный интерес для широкого круга ботаников во всех областях науки о растениях (структура, функции, развитие, разнообразие, генетика, эволюция и систематика), на всех уровнях организации живого (от молекулярного до экосистемного), по всем группам растений и родственным организмам (цианобактерии, грибы и лишайники). Судя по редакционной статье, журнал ориентирован на международное тихоокеанское ботаническое сообщество, но территориальных ограничений для тематики публикаций не установлено. В первом выпуске журнала 8 статей, посвященных различным вопросам ботаники. Из 17 авторов публикаций 11 – российские ученые.

У «Botanica Pacifica» несколько главных редакторов: П. В. Крестов, д. б. н., директор Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН; П. Г. Горовой, академик, директор Тихоокеанского института биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН и В. А. Бакалин, д. б. н., научный сотрудник Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН и выпускник эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного университета.

Издание отечественного журнала исключительно на английском языке для широкого обнародования достижений русской ботаники и привлечения исследователей из тихоокеанских стран вызвало особое внимание редактора молодого электронного журнала «Hortus botanicus», пишущего в юный электронный журнал «Принципы экологии» о новорожденном журнале «Botanica Pacifica».

Для журнала важны количество авторов и качество их публикаций. Каждый журнал, в соответствии со своей редакционной политикой, изначально ограничивает число своих авторов разнообразными условиями. В данном случае лимитирующими факторами являются: территория исследований и язык публикаций. В базе данных Русского ботанического общества (База данных РБО, 2012) зафиксировано 2635 человек, из них в Приморском, Хабаровском и Амурском отделении РБО – 200 человек – потенциальные авторы журнала. Среди этой категории большинство владеет языком достаточно для свободного чтения специальной литературы и общения с зарубежными коллегами. Однако этого уровня недостаточно для качественного написания статей. Следовательно – вся надежда на редакционную подготовку материала и на зарубежных авторов из англоязычных стран.

Несколько слов о тенденциях развития научного информационного пространства. Журналам, намеревающимся сохранить перспективы развития, необходимо интегрироваться в социальные сети в форме групп по интересам – формировать свои экологические ниши. Сейчас ученых еще привлекает повышение индекса цитируемости за счет публикации в престижных изданиях. Однако с развитием открытого общества и социальных сетей сохранение журналов, даже электронных, не говоря уже о бумажных изданиях, будет определяться услугами продвижения публикаций, которые они могут предоставить автору. Без таких услуг автору нет особой нужды публиковаться в определенном издании, достаточно правильно подобрать ключевые слова и иные тэги, положить публикацию на свой сайт, загрузить на arXiv.org (arXiv.org, 2012) или в аналогичные ресурсы для других дисциплин, проинформировать коллег через социальные сети о новой публикации. Уже сейчас открытые поисковые системы, подобные «Академия Google» (Академия Google, 2012), позволяют расширить диапазон анализируемых видов научных публикаций, что в свою очередь позволит информировать читателей и осуществлять оценку труда ученых более эффективно.

Библиография

Krestov P. V., Gillison A. N., Box E. O., Bakalin V. A. Exploring the Ways of the Plant // Botanica Pacifica, V.1, No.1, 2012. URL: <http://geobotanica.ru/bp/>

База данных Русского ботанического общества. URL: <http://www.binran.ru/rbo/db/id/index> (дата обращения: 26.03.2013).

arXiv.org. URL: <http://arxiv.org/> (дата обращения: 26.03.2013).

Академия Google. URL: <http://scholar.google.com> (дата обращения: 26.03.2013).

"Botanica Pacifica" - new scientific journal

PROKHOROV
Alexey

Petrozavodsk state university, alpro@onego.ru