



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (50). Декабрь, 2023

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



<http://ecopri.ru><http://petsu.ru>

Содержание № 4. 2023

От редакции

Традиционные итоги 3

Оригинальные исследования

- Дзуев Р. И.,
Шарибова А. Х.,
Канукова В. Н.,
Хуламханова М. М.,
Чепракова А. А. *Некоторые данные о различных путях приспособления
грызунов к изменению среды обитания в горных условиях* 4 – 10
- Исакова К. В.,
Калинкина Н. М. *Изучение пространственной и временной динамики тем-
пературы поверхности воды Онежского озера методами
дистанционного зондирования* 11 – 26
- Климов К. С.,
Москаев А. В.,
Гордеев М. И. *Видовой состав и биотопическое распределение личинок
комаров рода Anopheles (Diptera: Culicidae) верхневолж-
ской низменности* 27 – 38
- Коновалов Д. С.,
Назукова Ю. О. *Опыт использования индекса Вудивисса и показателей
таксономического богатства бентоса для оценки эколо-
гического состояния водных объектов в г. Петрозаводске* 39 – 49
- Сидорова Н. А.,
Кучко А. А. *Особенности ассоциативного симбиоза на примере инте-
стинальной бактериофлоры радужной форели (Parasalmo
tykiss walbaum)* 50 – 60
- Сонина А. В.,
Петров Р. С.,
Шахнович М. М. *К анализу ценопопуляций эпилитного лишайни-
ка Rhizocarpon geographicum на территории Северо-
западного Беломорья* 61 – 72

Мнения

- Сапунов В. Б.,
Коннов Д. В. *Экологический мониторинг водоемов в условиях дефици-
та информации* 73 – 80

Письма в редакцию

- Теребова Е. Н.,
Сергиенко Л. А.,
Павлова М. А. *Разработка рейтинговой системы оценивания результа-
тов обучения студентов экологических направлений под-
готовки* 81 – 84

Синописис

- Макаров А. М. *Apis mellifera* 85 – 87
- Розенберг Г. С. *Календарь экологии* 88 – 89



Выпуск № 4

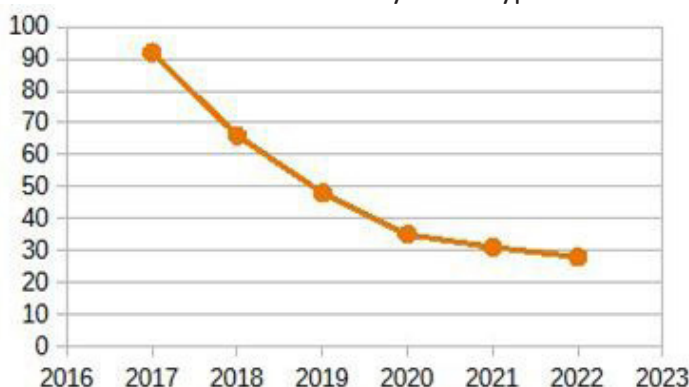
От редакции

Традиционные итоги

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

По итогам 2024 г. журнал сохраняется в Перечне ВАК (К2). Мы по-прежнему много работаем с молодыми авторами. Некоторые статьи могут производить впечатление не вполне завершенных и требующих той или иной доработки. Однако в каждом случае это был результат совместной работы авторов, рецензентов и редакции, который мы коллегиально посчитали хотя и не идеальным, но достойным публикации. Стоит отметить, что в этом году в трех рукописях обнаружился явный плагиат, и нам непонятна такая позиция авторов. Эти тексты были отбракованы, но у нас остался вопрос, стоит ли о таких фактах сообщать руководству учреждений, откуда статьи подавались?

Рейтинг журнала в очередной раз поднялся (см. рисунок) (https://elibrary.ru/title_profile.asp?id=37825) – он занял 1088-е место из 3955 научных журналов РФ.



Процентиль в рейтинге SCIENCE INDEX за 2022 г.

В этом году география авторов оставалась достаточно широкой: Ашхабад (Туркменистан), Вятка, Красноярск, Москва, Нальчик, Омск, Орел, Петрозаводск, Сыктывкар, Тольятти, Чита, Ялта.

Для оценки их работы мы приглашали специалистов, работающих в научных учреждениях российских и зарубежных городов: Барнаул, п. Борок (Ярославская обл.), Владивосток, Вологда, Воронеж, Вятка, Гомель (Беларусь), Екатеринбург, Казань, Красноярск, Курск, Магас, Махачкала, Москва, Мурманск, Оренбург, п. Орловский (Ростовская обл.), Пермь, Петрозаводск, Самара, Санкт-Петербург, Саратов, Симферополь, ст. Нерусса (Брянская обл.), Сыктывкар, Тюмень, Успенское (Московская обл.), Уфа, Чита, Bergen (Норвегия).

Мы искренне признательны нашими рецензентам за огромный объем работы, добровольно выполненной ими, который, в конечном итоге, и определяет растущий рейтинг нашего журнала. В этом году нам помогали следующие специалисты (кроме членов редколлегии): Баканев С.В., Барышев И.А., Батхиев А.М., Белова Ю.Н., Бобырев А. Е., Богатов В.В., Бугмырин С.В., Бучкина Н.П., Вершинина З.Р., Гапонов С.П., Голубев Е.В., Горбач В.В., Гордеев М.И., Гулий О.И., Евстигнеев О.И., Есюнин С.Л., Зарубина Е.Ю., Захаренко Г.С., Зобков М.Б., Казанцева Т.И., Казьмин В.Д., Коросов А.А., Кравченко А.В., Кузнецова Н.А., Кулагина В.И., Кутявина Т.И., Литвинова Н.А., Любин П. А., Марковский А.В., Микряков Д.В., Мучник Е.Э., Немцева Н.В., Омаров К.З., Панченко Д.В., Позднякова Н.Н., Полевой А.В., Полюдова Т.В., Поляк Ю.М., Проскурина О.В., Сигарева Л.Е., Сидорова Н.А., Скрипальщикова Л.Н., Смирнов Н.Г., Сониная А.В., Теканова Е.В., Филист С.А., Халин А.В., Холопов Ю.А., Цуриков А.Г., Цыбекмитова Г.Ц., Юшкова Е.А.

Всех авторов и рецензентов мы поздравляем с Новым годом и желаем добиваться новых научных достижений, в том числе с помощью нашего журнала!

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



УДК 599.323:574.24

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАЗЛИЧНЫХ ПУТЯХ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ К ИЗМЕНЕНИЮ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ

ДЗУЕВ

Руслан Исмагилович

доктор биологических наук, профессор, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова, Нальчик, ул. Чернышевского, 173, bioekol@mail.ru

ШАРИБОВА

Асят Хамишевна

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова, Нальчик, ул. Чернышевского, 173, sharasiat@gmail.com

КАНУКОВА

Валентина Николаевна

кандидат биологических наук, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова, Нальчик, ул. Чернышевского, 173, vkanukova10@gmail.com

ХУЛАМХАНОВА

Марина Магомедовна

кандидат биологических наук, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова, Нальчик, ул. Чернышевского, 173, xulamxanova76@mail.ru

ЧЕПРАКОВА

Анна Александровна

кандидат биологических наук, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова, Нальчик, ул. Чернышевского, 173, Cheprakovaanna07@gmail.com

Ключевые слова:

Центральный Кавказ
грызуны
высотный градиент
экологическая пластичность
адаптация
масса тела
индекс сердца

Аннотация: В статье рассмотрены отличия массы тела и индекса сердца у самцов избранных видов Muridae и Microtinae в условиях высотно-поясной структуры горных ландшафтов Кавказа. Обнаружено, что у широко распространенных видов (*Apodemus uralensis* и *Mus musculus*) трансформация индекса сердца при освоении высокогорья характеризуется разнонаправленными механизмами. У первого вида он фактически не изменяется с ростом высоты местности, тогда как у второго достоверно увеличивается. *Apodemus uralensis* проявляет черты эврибионта, *Mus musculus* демонстрирует изменение пропорций организма, характерное для широко распространенных видов при освоении высокогорья. Полевая мышь (*Apodemus agrarius*) проявляет низкую экологическую валентность. В среднегорье соотношение массы тела и массы сердца уменьшается по сравнению с равниной, что, видимо, является одним из механизмов, ограничивающих распространение вида на Кавказе равнинно-предгорной территорией. Индекс сердца у изученных видов Microtinae (*Microtus arvalis macrocranius*, *Microtus socialis*, *Chionomys roberti*) достоверно меньше такового у Muridae (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius* и *Mus musculus*). На наш взгляд, это обусловлено особенностями их питания и различной двигательной активностью. Эта закономерность сохраняется и в условиях гор.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: К. З. Омаров

Получена: 14 декабря 2023 года

Подписана к печати: 13 января 2023 года

Введение

Пропорции тела млекопитающих длительное время находятся в поле зрения биологов, экологов. Это обусловлено тем положением, что в изменении этих пропорций заложен глубокий адаптивный смысл. Данное представление легло в основу метода изучения приспособительных особенностей мелких млекопитающих в разных условиях существования, разработанного академиком С. С. Шварцем и его школой (1959, 1960, 1964, 1968).

В целом ряде работ (Большаков, 1972, 2019; Большаков, Ковальчук, 1982; Большаков и др., 1995; Боттаева, Берескова, 2019; Василенко, 2000; Дзуев, 1989; Дзуев и др., 2011; Ивантер и др., 1985; Пантелеев и др., 1990; Соколов, Темботов, 1989; Хатухов, 1982) было показано, что адаптация к условиям высокогорья у представителей широко распространенных видов проявляется в количественных изменениях ряда внутренних органов, чем достигается интенсификация их функций. У специализированных горных видов наблюдаются качественные изменения структуры и функционирования, прежде всего обеспечения организма кислородом.

Развитие исследований в этом направлении на протяжении нескольких десятков лет позволило нам высказать некоторые соображения, касающиеся адаптации микромаммалия к условиям существования в горах Кавказа.

Материалы

Материалом для данной работы послужили сборы авторов, проведенные совместно с сотрудниками кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем в условиях северного макросклона Центрального Кавказа в 1989–2017 гг. Для изучения степени приспособленности видов к обитанию на больших высотах мы проанализировали трансформацию индекса сердца у 205 половозрелых (adults) самцов избранных видов млекопитающих, относящихся к семейству Muridae (*Apodemus uralensis*, *Mus musculus*, *Apodemus agrarius*) и подсемейству Microtinae (*Microtus arvalis macrocranius*, *Microtus socialis*, *Microtus daghestanicus*, *Chionomys roberti*, *Chionomys gud*). Зверьки добывались в один и тот же сезон (лето) с помощью живоловушек.

Методы

Для точного определения принадлежности к тому или иному виду животных подвергли кариологическому анализу (Дзуев, 1998). Всех отловленных зверьков взвешивали и исследовали по стандартной методике с привлечением метода морфофизиологических индикаторов, предложенного С. С. Шварцем и соавторами (1968). Весь цифровой материал был обработан статистически (Ивантер, Коросов, 1992, 2011).

Результаты

В настоящей статье мы приводим материал, характеризующий трансформацию размеров сердца млекопитающих при подъеме в горы. Предметом для сравнения явились избранные виды семейства *Muridae* и подсемейства *Microtinae*, в разной степени приспособленные к обитанию на больших высотах, т. е. с учетом высоты местности.

Сравнение массы тела *A. uralensis*, обитающей на разных высотах, в пределах Северного Кавказа показало, что этот параметр достоверно больше у зверьков в условиях степной зоны по сравнению с таковыми в лесостепном поясе (500–600 метров н.у.м.) и в высокогорье (2000 метров н.у.м.). Однако сравнение этого параметра у зверьков из лесостепья и высокогорья не выявило существенных различий ($M = 19.25$ и 19.50 соответственно), т. е. подъем в горы с перепадом высот 1500 метров не сказался на массе тела *A. uralensis*. Вместе с тем ряд авторов считает, что этот жизненно важный показатель обладает высокой отзывчивостью на изменения условий обитания зверьков и может быть использован для оценки стабильности состояния популяций (Шварц, 1968; Омаров, Магомедов, 2006). Исследования динамики индекса сердца *A. uralensis* в зависимости от высоты местности показало, что этот параметр при освоении зверьками высокогорья имеет тенденцию к увеличению (табл. 1). Достоверность различий между всеми изученными выборками меньше 2.

Полученный материал свидетельствует о высоком адаптивном потенциале *A. uralensis* и ее эврибионтности, а также видовой специфике приспособления к высокогорью как вида, имеющего широкое распространение. Ранее в ряде исследований было показано, что у большого числа видов млекопитающих в горах Кавказа относительная масса сердца

Таблица 1. Средние значения индекса сердца (‰) и массы тела (грамм) представителей семейства *Muridae*, исследованных в условиях Центрального Кавказа

Место добычи	<i>A. uralensis</i>		<i>M. musculus</i>		<i>A. agrarius</i>	
	масса тела	индекс сердца	масса тела	индекс сердца	масса тела	индекс сердца
Степная зона (1)	21.11 ± 0.47	7.46 ± 0.31	13.80 ± 0.34	7.65 ± 0.29	25.45 ± 1.82	7.56 ± 0.37
Лесостепье (2)	19.25 ± 0.44	7.76 ± 0.22	13.60 ± 0.28	7.74 ± 0.14	26.70 ± 0.72	6.99 ± 0.21
Высокогорье (3)	19.50 ± 0.59	7.92 ± 0.21	–	8.59 ± 0.18*	–	–

Примечание. * – данные, полученные в условиях среднегорья (высота около 1000 метров н. у. м.).

оказывается заметно выше, чем у родственных равнинных форм сопоставимых размеров. У типично горных видов млекопитающих (полевки гудаурская, дагестанская и прометеева) индекс сердца лишь незначительно превышает соответствующие показатели равнинных и среднегорных форм. Горные по своему происхождению виды имеют комплекс тканевых адаптаций, позволяющий без изменения пропорций тела, что сопряжено с большими энергетическими затратами, приспосабливаться к жизни в условиях гипоксии. Это было показано на группе видов *Microtus*, *Citellus* и др. (Григорьева и др., 1975).

M. musculus, являясь синантропным видом, демонстрирует зависимость индекса сердца от высоты местообитания, как и все широко распространенные виды – обитание на высоте около 1000 метров н. у. м. требует значительной интенсификации функций сердца, что сопровождается достоверным ростом индекса этого органа с 7.65 ‰ в степном и 7.74 ‰ в лесостепном до 8.59 ‰ в среднегорном районах ($t = 2.8$ и 3.7 соответственно). С. С. Шварц с соавторами (1968) в своей работе приводят низкие показатели индекса сердца (5.3 ‰) для *Mus musculus* в условиях степной зоны Зауралья и связывают это не с уменьшением активности данного вида, а прежде всего с более мягкими условиями обитания (жилье человека). Более высокий индекс сердца у *M. musculus*, обитающего в условиях северного макросклона Центрального Кавказа (степи и лесостепи), на наш взгляд, можно объяснить тем, что мышь домовая отлавливалась нами не в жилище человека, а в природных биотопах.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что популяции широко распространенных видов могут иметь разные пути адаптации к условиям высокогорья. Возможно, эта специфика лежит в основе скорости видообразования в пределах различных групп микромаммалия.

A. agrarius – вид, распространение которого в условиях Кавказа ограничено равнинно-

предгорной территорией, демонстрирует недостоверное увеличение массы тела с 25.45 г в степной зоне до 26.70 г в лесостепье; индекс сердца демонстрирует обратную зависимость – несколько уменьшается с 7.56 до 6.99 ‰ соответственно.

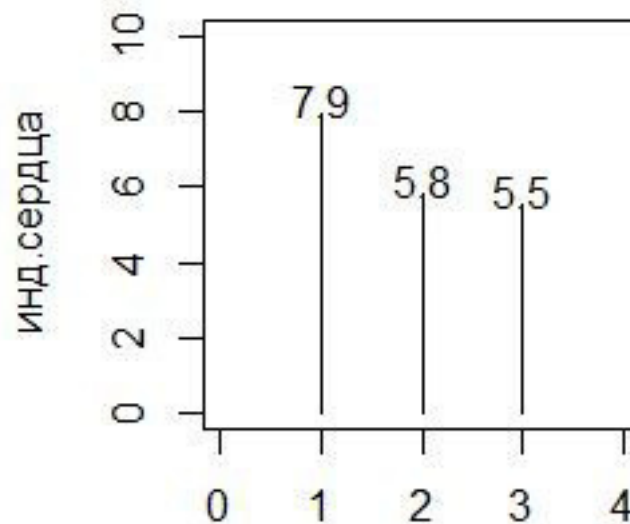
Межвидовые сравнения индексов сердца показали, что их средние значения сопоставимы у всех трех видов в степной зоне: *A. uralensis* – 7.46 ‰, *M. musculus* – 7.65 ‰, *A. agrarius* – 7.56 ‰. В условиях лесостепья у *A. agrarius* индекс сердца достоверно ниже ($M = 6.99\%$), чем у *A. uralensis* ($M = 7.76\%$, $t = 2.57$) и *M. musculus* ($M = 7.74\%$, $t = 3.0$), что, видимо, и является одной из причин, ограничивающих распространение этого вида равнинно-предгорной частью Северного Кавказа. По *A. uralensis* и *M. musculus* мы не располагаем сравнимым материалом, но можно говорить о том, что у первого вида на высоте 2000 метров н. у. м. он значительно ниже ($M = 7.92\%$), чем у *M. musculus* в среднегорье на высоте около 1000 метров н. у. м. ($M = 8.59\%$).

Полевочки характеризуются иным соотношением массы тела и массы сердца, чем изученные нами виды мышинных. Как видно из табл. 2, индекс сердца у *Muridae* значительно превосходит таковой у *Microtinae*, обитающих на одних и тех же высотах. Несомненно, что специфика условий существования в каждом конкретном случае вносит вклад в этот параметр, но в целом тенденция выражена достаточно отчетливо. Возможно, это обусловлено спецификой питания этих групп видов и связанной с ней подвижностью, т. к. мышинные – это в основном зернояды, тогда как полевочки – зеленояды.

Сравнение индексов сердца у зверьков трех видов, обитающих в субальпийском поясе Приэльбрусья, показало, что индекс сердца *A. uralensis* достоверно превосходит таковой у *M. daghestanicus* и *Ch. gud*, тогда как у обоих видов *Microtinae* он сопоставим (рисунок).

Таблица 2. Средние значения индекса сердца (‰) и массы тела (грамм) некоторых представителей Microtinae

Вид	<i>M. arvalis macrocranius</i>	<i>M. socialis</i>	<i>Ch. roberti</i>
Место добычи	окрестности г. о. Нальчик (500–600 метров н. у. м)	окрестности Тбилисского моря (800 метров н. у. м)	окрестности пос. Никель, широколиственный лес (500 метров н. у. м)
Масса тела	30.91 ± 1.52	22.54 ± 0.55	64.48 ± 1.31
Индекс сердца	4.70 ± 0.40	5.93 ± 0.28	4.60 ± 0.30



Индекс сердца (‰) микромаммалия в условиях субальпийского пояса Приэльбрусья (1 – *A. uralensis*, 2 – *M. daghestanicus*, 3 – *Ch. gud*)

Heart index (‰) of micromammalia in the subalpine belt of the Elbrus region (1 – *A. uralensis*, 2 – *M. daghestanicus*, 3 – *Ch. gud*)

Заключение

Полученные нами данные позволяют сделать ряд выводов:

1. Широко распространенные виды *A. uralensis* и *M. musculus* характеризуются разнонаправленными механизмами изменения индекса сердца при освоении высокогорья. У *A. uralensis* он практически не изменяется в связи с подъемом в горы, тогда как у *M. musculus* он значительно увеличивается.

2. *A. agrarius*, распространение которого ограничено равнинно-предгорной частью Предкавказья, характеризуется уменьшением индекса сердца на высоте 500–600 метров н.у.м. по сравнению с таковым в условиях равнины (100–150 метров н.у.м.).

3. Индекс сердца у изученных видов Microtinae достоверно меньше такового Muridae, что, на наш взгляд, обусловлено разной двигательной активностью представителей этих групп, связанной со спецификой их питания, а также образом жизни.

Библиография

- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям . М.: Наука, 1972. 199 с.
- Большаков В. Н. «Экологическое правило Шварца» – взгляд через десятилетия // Принципы экологии. 2019. № 3. С. 4–11.
- Большаков В. Н., Ковальчук Л. А. Энергетика сердца и печени горных полевок группы *Microtus Juldaschi – carruthersi (mammalia)* // Доклады биологических наук. 1982. Т. 266, № 1–6. С. 504–507.
- Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Шарова Л. П. Изучение фауны и экологии мелких млекопитающих Уральских гор // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга: Науч.-практ. конф.: Тез. докл. Ульяновск, 1995. С. 175–177.
- Боттаева З. Х., Берескова З. А. Эритропоэтическая активность костного мозга двух типично горных видов полевок на Центральном Кавказе // Известия научного Уфимского центра РАН. 2019. № 1. С. 19–24.
- Василенко В. Н. Закономерности внутривидовой изменчивости и распространение белогрудого ежа (*Erinaceus concolor Martin, 1838*) на Кавказе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 18 с.
- Григорьева Г. И., Темботов А. К., Хатухов А. М. Электрофоретическое изучение гемоглобина у некоторых грызунов Северного Кавказа // Бюллетень МОИП. 1975. С. 16–21.
- Дзуев Р. И. Закономерности географической изменчивости млекопитающих в горах Кавказа . Нальчик: КБГУ, 1989. 104 с.
- Дзуев Р. И. Хромосомный набор млекопитающих Кавказа . Нальчик: Эльбрус, 1998. 256 с.
- Дзуев Р. И., Хуламханова М. М., Сижажева А. М. Молекулярная систематика и эколого-биологические особенности гудаурской полевки (*Chionomys gud Satunin, 1909*) . Махачкала: Эко-пресс, 2011. 208 с.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты . Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1992. 168 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Омаров К. З., Магомедов М.-Р. Д. Принципы функционирования и устойчивости популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Вестник Дагестанского научного центра. 2006. № 26. С. 30–35.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные . М.: Наука, 1989. 547с.
- Хатухов А. М. Кустарниковые полевки Кавказа : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 24 с.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно micromammalia) к условиям существования в Субарктике // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959. С. 177–219.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных // Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск, 1960. С. 113–177.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. Вып. 4. С. 483–487.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных . Свердловск, 1968. 387 с.

SOME DATA ON DIFFERENT WAYS OF ADAPTATION OF RODENTS TO CHANGES IN THE HABITAT IN MOUNTAIN CONDITIONS

DZUEV
Ruslan Ismagilovich

D.Sc., Kh.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, 173, Chernyshevsky st., Nalchik, Kabardino-Balkarian Republic, Russia, bioekol@mail.ru

SHARIBOVA
Asiat Khamishevna

Kh.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, 173, Chernyshevsky st., Nalchik, Kabardino-Balkarian republic, Russia, sharasiat@gmail.com

KANUKOVA
Valentina Nikolaevna

Ph.D., Kh.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, 173, Chernyshevsky st., Nalchik, Kabardino-Balkarian Republic, Russia, vkanukova10@gmail.com

KHULAMKHAANOVA
Marina Magomedovna

Ph.D., Kh.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, 173, Chernyshevsky st., Nalchik, Kabardino-Balkarian republic, Russia, xulamxanova76@mail.ru

CHEPRAKOVA
Anna Alexandrovna

Ph.D., Kh.M. Berbekov Kabardino-Balkarian State University, 173, Chernyshevsky st., Nalchik, Kabardino-Balkarian republic, Russia, Cheprakovaanna07@gmail.com

Keywords:

Central Caucasus
rodents
altitude gradient
ecological plasticity
adaptation
body weight
heart index

Summary: The article considers the differences in body weight and heart index in males of selected species of Muridae and Microtinae in the conditions of the altitude-belt structure of the mountain landscapes of the Caucasus. It was found that in widespread species (*Apodemus uralensis* and *Mus musculus*), the transformation of the heart index during the development of high altitude is characterized by multidirectional mechanisms. In the first species it actually does not change with increasing terrain elevation, whereas in the second species it increases significantly. While *Apodemus uralensis* exhibits features of eurybiont, *Mus musculus* demonstrates a change in the proportions of the organism characteristic of widespread species during the development of the high altitude. The field mouse (*Apodemus agrarius*) shows low ecological valence. In the middle mountains, the ratio of body weight to heart weight decreases compared to the plain, which is probably one of the mechanisms limiting the distribution of the species in the Caucasus to the plain-piedmont area. The heart index of the studied species of Microtinae (*Microtus arvalis macrocranius*, *Microtus socialis*, *Chionomys roberti*) is significantly lower than that of Muridae (*Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius* and *Mus musculus*). In our opinion, this is due to the peculiarities of their nutrition and various motor activities. This pattern persists in mountain conditions.

Reviewer: K. Z. Omarov

Received on: 14 December 2023

Published on: 13 January 2023

References

- Bol'shakov V. N. Berdyugin K. I. Sharova L. P. Study of fauna and ecology of small mammals in the Ural Mountains, Regional'nye ekologo-faunisticheskie issledovaniya kak nauchnaya osnova faunisticheskogo monitoringa: Nauch, prakt. konf.: Tez. dokl. Ul'yanovsk, 1995. P. 175–177.
- Bol'shakov V. N. Koval'chuk L. A. Energy of the heart and liver of mountain voles of the *Microtus Juldaschi* – carruthersi group (mammalia), Doklady biologicheskikh nauk. 1982. T. 266, No. 1–6. P. 504–507.
- Bol'shakov V. N. «Shvartz ecological rule» – a look through decades, Principy ekologii. 2019. No. 3. P. 4–11.
- Bol'shakov V. N. Ways of adaptation of small mammals to mountain conditions. M.: Nauka, 1972. 199 p.
- Bottaeva Z. H. Bereskova Z. A. Erythropoietic activity of the bone marrow in two typically mountain

- species of voles in the Central Caucasus, Izvestiya nauchnogo Ufimskogo centra RAN. 2019. No. 1. P. 19–24.
- Dzuev R. I. Hulamhanova M. M. Sizhazheva A. M. Molecular systematics and ecological and biological features of the Gudaurian vole (*Chionomys gud* Satunin, 1909). Mahachkala: Eko-press, 2011. 208 p.
- Dzuev R. I. Patterns of geographic variability of mammals in the Caucasus mountains. Nał'chik: KBGU, 1989. 104 p.
- Dzuev R. I. The chromosome set of mammals of the Caucasus. Nał'chik: El'brus, 1998. 256 p.
- Grigor'eva G. I. Tembotov A. K. Hatuhov A. M. Electrophoretic study of hemoglobin in some rodents of the North Caucasus, Byulleten' MOIP. 1975. P. 16–21.
- Hatuhov A. M. Bush voles of the Caucasus: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Sverdlovsk, 1982. 24 p.
- Ivanter E. V. Ivanter T. V. Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals: Ecological, morphological and physiological aspects. L.: Nauka, 1985. 318 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics. Introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1992. 168 p.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2011. 302 p.
- Omarov K. Z. Magomedov M. Principles of functioning and sustainability of hemigrophil populations and communities in conditions of mountain agriculture in the Eastern Caucasus. Populations, Vestnik Dagestanskogo nauchnogo centra. 2006. No. 26. P. 30–35.
- Shvarc S. S. Bol'shakov V. N. Pyastolova O. A. New data on various ways of adaptation of animals to habitat changes, Zoologicheskij zhurnal. 1964. T. 43. Vyp. 4. P. 483–487.
- Shvarc S. S. Smirnov V. S. Dobrinskiy L. N. The method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk, 1968. 387 p.
- Shvarc S. S. On some ways of adaptation of mammals (mainly micromammalia) to living conditions in the Subarctic, Materialy po faune Priobskogo Severa i ee ispol'zovaniyu. Tyumen', 1959. P. 177–219.
- Shvarc S. S. Some patterns of ecological conditioning of interior features of terrestrial vertebrates, Problemy flory i fauny Urala. Sverdlovsk, 1960. P. 113–177.
- Sokolov V. E. Tembotov A. K. Vertebrates of the Caucasus. Mammals. Insectivores. M.: Nauka, 1989. 547p.
- Vasilenko V. N. Patterns of intraspecific variability and distribution of white-breasted hedgehog (*Erinaceus concolor* Martin, 1838) in the Caucasus: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 2000. 18 p.



УДК 57.042

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ВОДЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА МЕТОДАМИ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ

ИСАКОВА
Ксения Валерьевна

*Институт водных проблем Севера – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра «Карельский научный
центр Российской академии наук» (ИВПС КарНЦ РАН),
ksusha_isakova@mail.ru*

КАЛИНКИНА
Наталья Михайловна

*доктор биологических наук, Институт водных проблем Севера –
обособленное подразделение Федерального государственного бюд-
жетного учреждения науки Федерального исследовательского
центра «Карельский научный центр Российской академии наук»
(ИВПС КарНЦ РАН), cerioda@mail.ru*

Ключевые слова:

Онежское озеро
температура поверхности
воды
многолетние тренды
сезонные тренды

Аннотация: Проанализированы материалы по температуре поверхности воды Онежского озера за период 35 лет (с 1985 по 2020 г.). Используются данные дистанционного зондирования из двух интернет-источников со свободным доступом. Выполнена верификация данных относительно натуральных измерений температуры, сделанных с борта судна. Составлена база данных по температуре поверхности воды для 142 ячеек акватории озера размером 8*8 км. Рассчитаны уравнения линейных многолетних трендов в увеличении среднемесячных показателей температуры поверхности воды. Оценки, полученные методами дистанционного зондирования за изученный период для Онежского озера, оказались близки к результатам натуральных наблюдений. Построены картограммы, демонстрирующие выраженность указанных трендов в разных районах акватории Онежского озера. Наиболее существенные изменения коснулись Повенецкого залива и центрального плеса. Здесь озерные воды стали быстрее нагреваться ранним летом и дольше остывать осенью.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 23 декабря 2023 года

Введение

Важнейший из экологических факторов – температурный – определяет уровень метаболизма у гидробионтов и общий ход фенологических процессов. Особенностью глубоководного Онежского озера оказывается неравномерность прогревания огромной водной массы. В межсезонье это приводит к формированию термического бара, верти-

кального слоя воды с температурой наибольшей плотности (+4 °С), разделяющего озеро на прибрежную теплоактивную и глубоководную теплоинертную зоны. В лимнически разных районах развиваются своеобразные сообщества гидробионтов, различающиеся как по структурным, так и по динамическим характеристикам и обеспечивающие разные скорости и пути трансформации автохтонно-

го органического вещества. Пространственное распределение вод с разной температурой во многом определяет продуктивность экосистемы глубокого озера в целом.

Температурный режим Онежского озера зависит от климата Земли, для которого отмечается «потепление». В северном полушарии рост температуры воздуха происходит в два раза быстрее, чем в мире в целом (Второй оценочный доклад..., 2014). Например, в Швеции в 1991–2000 гг. по сравнению с предыдущим 30-летним периодом среднегодовая температура воздуха возросла на 0.8 °С, зимняя температура – почти на 2 °С (Räisänen, Alexandersson, 2003). За последние 150 лет в Финляндии температура воздуха возросла на 1 °С, при этом скорости увеличения температуры зимой и весной были выше, чем летом и осенью (Monni, 2013). В Карелии начиная с 1989 г. среднегодовая температура воздуха превышала климатическую норму 1960–1990 гг. на 0.9–1.2 °С, в зимний период – на 1.7–3.0 °С (Filatov et al., 2019; Назарова, 2014, 2022). Как показали натурные измерения, температура поверхности воды в Онежском озере в теплый период в прибрежной зоне Петрозаводской губы в новом веке возросла более чем на 2 °С по сравнению с прошлым (Ефремова, Пальшин, 2015).

Кроме натуральных наблюдений, для оценки температуры поверхности воды водных объектов актуальными становятся методы дистанционного зондирования с использованием спутниковых данных. Специальный поиск в Интернете показал, что разные космические агентства располагают данными дистанционного зондирования акватории Онежского озера за период с 1985 по 2020 г. и материалы по температуре доступны для анализа.

Цель настоящей работы состоит в оценке степени изменения температуры поверхности воды в разных частях Онежского озера, измеряемой из космоса в течение последних 35 лет. Поставлены следующие задачи: 1) выявить многолетние тренды изменения температуры поверхности воды в целом и в разных частях акватории озера, 2) районировать акваторию Онежского озера по выраженности трендов изменения температуры поверхности воды.

Материалы

В работе использованы данные SST (Sea Surface Temperature), полученные в резуль-

тате обработки показаний инфракрасных датчиков, помещенных на спутники, которые регистрируют радиояркостную температуру поверхности воды. Информация находится в открытом доступе на двух сайтах. Источник 1: NASA: MODIS-Aqua Ocean Color Data: (<https://modis.gsfc.nasa.gov/data/dataproduct/mod28.php>), (URL: <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov:443/opendap>) (NASA..., 2014). Эти данные получены инфракрасным датчиком MODIS (22 и 23 каналы при 3.959 и 4.050 мкм). Источник 2: National Centers for Environmental Information: AVHRR Pathfinder SST) (<https://www.ncei.noaa.gov/products/avhrr-pathfinder-sst>), (URL: <https://www.ncei.noaa.gov/thredds-ocean/catalog/pathfinder/Version5.3/catalog.html>) (Kilpatrick et al., 2001). Эти данные получены (дважды в сутки – днем и ночью) с помощью AVHRR – радиометра с высоким разрешением, размещенного на борту полярно-орбитальных спутников NOAA.

Данные дистанционного зондирования прошли ряд этапов преобразования в числовой формат, пригодный для разных видов количественного анализа. Для чтения и предварительного анализа данных использовался пакет Python (Rossum, 1995).

Вначале с представленных выше сайтов были скачаны растровые изображения, охватывающие окрестности Онежского озера за все годы наблюдений. Исходные геоизображения, помимо данных для Онежского озера, несут оценки температуры поверхности воды окрестных озер. Для ликвидации избыточной информации был построен векторный полигон, совпадающий с контурами Онежского озера, который использовали в качестве маски для извлечения данных только по Онежскому озеру.

Указанные сайты дали разные объемы данных. Источник 1 содержит 29052 геоизображения за период с августа 1981 г. по август 2015 г. Источник 2 – 6992 геоизображения с июля 2002 г. по август 2021 г. При создании единого временного ряда необходимо было убедиться в отсутствии систематических смещений. С этой целью были рассчитаны отличия между оценками температуры, полученными из разных источников для периода наложения данных – с 2002 по 2015 г. Результаты сравнений для разных областей озера давали примерно одинаковые результаты – практически все отклонения укладывались в диапазон ± 1 °С без смещения (рис. 1).

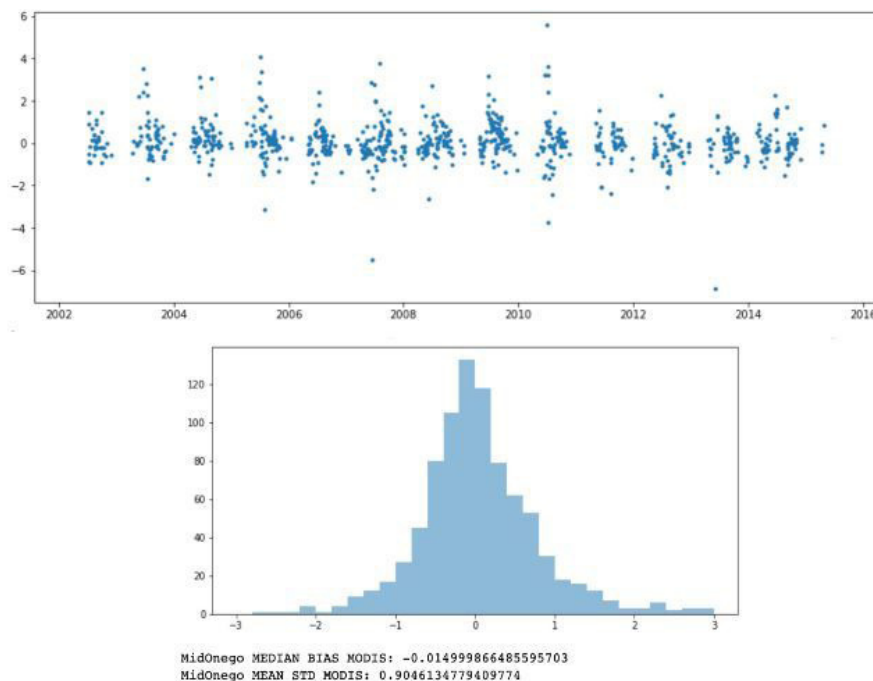


Рис. 1. Отличие значений температуры поверхности воды центрального плеса Онежского озера, полученные из разных источников: верхний рисунок – разница по месяцам; нижний рисунок – общее распределение различий

Fig. 1. The difference in the values of the water surface temperature of the central part of Lake Onego, obtained from different sources: the top picture – the difference by month; the bottom picture – the general distribution of differences

Этот анализ показывает простую стахостичность отличий между сравниваемыми рядами и позволяет совместить ряды. Данные до 2002 г. взяты из первого источника, данные после 2002 г. – из второго. Предварительный анализ показал, что достаточно плотный слой данных по температуре имеется только начиная с 1985 г., отсутствуют данные за август – октябрь 2021 г. По этой причине ниже проанализированы данные за 1985–2020 гг.

Для валидации данных дистанционного зондирования использовались полевые замеры температуры воды, выполненные в ИВПС КарНЦ РАН с мая по октябрь 1988–2020 гг. (Свидетельство о регистрации базы..., 2023). Температура воды измерялась на глубине до 0.5–1 м в 41 точке акватории Онежского озера. Из 60000 натурных замеров было отобрано 327 измерений, совпадающих с дистанционными оценками по дате и месту проведения замеров, и построена диаграмма их соотношений (рис. 2). Сравнение показывает хорошее соответствие этих выборок, коэффициент детерминации составил 0.98, стандартное значение для остатков – 1.2 °С. Таким образом, в целом дистанционные замеры с высокой точностью соответствуют натурным, что позволяет проводить анализ в соответствии с заявленными целями.

На оригинальных снимках размер пикселя составляет 2*2 км. Из-за характерной для Карелии облачной погоды сканер не может определить интенсивность излучения во всех точка акватории, поэтому каждый суточный снимок обычно нес только небольшое число пикселей. С целью заполнения пустот и повышения репрезентативности данных исходные геоизображения были обобщены по времени и пространству. Площадь пикселей была увеличена до размера 8*8 км (включает 16 исходных пикселей), а период сбора информации – до декады (по 10 дней для мая – июля) и до месяца (по 30 дней для мая – октября). Таким образом, в качестве географических единиц были приняты 142 пикселя (ячеек) акватории Онежского озера (рис. 3), и каждая ячейка получила обобщенное описание по 480 (16*30) значениям для месяца и по 160 (16*10) значениям для декады. Вследствие встречающихся пробелов на геоизображениях фактические объемы данных для одной ячейки оказались ниже, для XX в. – на 40–50 %, для XXI века – на 10–30 %. В качестве статистических показателей были использованы средняя арифметическая, медиана, стандартное отклонение, число непустых исходных пикселей.

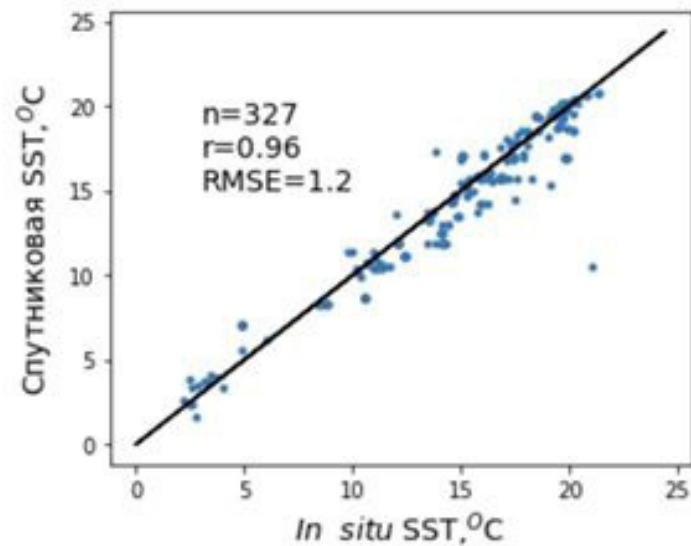


Рис. 2. Соотношение значений температуры воды, полученных в экспедиционных исследованиях и со спутника

Fig. 2. The ratio of water surface temperature values obtained in expeditionary research and from the satellite

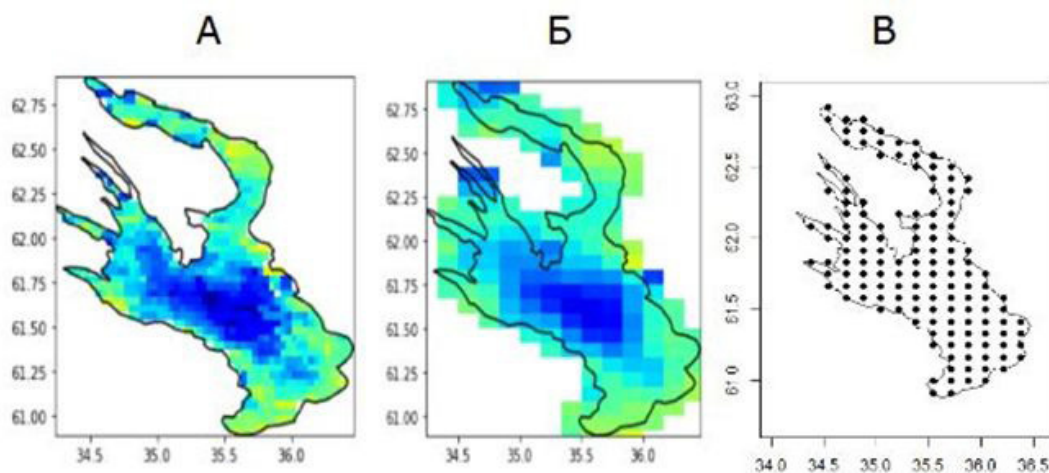


Рис. 3. Размеры пикселей на исходном (А) и обобщенном (Б) геоизображениях (отображены значения температуры поверхности воды с мая по октябрь), координаты центров пикселей в базе данных (В)

Fig. 3. Pixel sizes on the original (A) and generalized (B) geo-images (water surface temperatures from May to October are shown), coordinates of pixel centers in the database (B)

Число дат сбора данных по месяцам составляет 240 (40 лет * 6 месяцев) отсчетов, по декадам – 240 (40 лет * 6 декад). Эта информация была переведена в формат базы данных с полями: *n* (номер п/п), *lon* (долгота), *lat* (широта), *po* (номер точки), *ye* (год), *mo* (месяц) или *de* (декада), *tmd* (медиана), *tav* (средняя), *tsd* (стандартное отклонение), *tcp* (объем выборки). Размеры баз данных, обобщенных по месяцам и декадам, составили соответственно 34080 (142 точки * 240 дат) и 34080 (142 точки * 240 дат) записей. Базы данных сформированы в среде MS

Excel и импортированы в формат CSV для обработки в среде R (R..., 2012).

Полученные полные таблицы с данными служили для формирования выборок, предназначенных для отдельных видов анализа. При расчете средних оценок для всей акватории озера использовали ключевое поле *ye* (год), для отдельных месяцев и лет – поля *ye* (год), *mo* (месяц), для идентификации отдельных точек акватории – поле *po* (номер точки), поле *de* (декада). В расчетах использовали усредненные *tav* (средняя) и медианные *tmd* (медиана) оценки температуры.

Методы

Работа с ГИС

ГИС была организована в среде QGIS (<https://qgis.org/ru/site/>). В данной работе ее основное предназначение состояло в позиционировании точек, т. е. в построении иллюстрации результатов расчетов в форме картограмм. С этой целью использовали поля координат – *lon* (долгота), *lat* (широта).

Обобщения и статистические расчеты

Для формирования выборок, обобщения характеристик и статистических расчетов (расчет средних, линейной регрессии) были составлены программы в среде R (R..., 2012).

При построении трендов в изменении температуры использовалась линейная регрессия:

$$t_i = a_i * y + b_i,$$

где $y = 1985, 1986 \dots 2020$ – год,

a_i – показатель скорости изменения температуры для i -го объекта,

$i = 1, 2, \dots, 142$ – номер объекта.

Для выражения тренда относительно разных объектов строилось разное число уравнений. Были рассчитаны общий многолетний тренд для всей акватории, тренды по все акватории для шести разных месяцев года: $i = 5, 6, \dots 10$, а также многолетние температурные тренды в каждой из 142 ячеек акватории: $i = 1, 2, \dots, 142$ – номер точки. В каждом случае коэффициент a_i выражает величину ежегодного прироста температуры указанного объекта ($^{\circ}\text{C} / \text{в год}$).

Результаты

Многолетние изменения температуры поверхности воды Онежского озера в 1985–2020 гг. (оцененные по спутниковым данным) рассмотрены в нескольких аспектах. Ниже дана характеристика общего уровня температуры воды, определены общие тренды для всей акватории, выявлена пространственная неоднородность трендов.

Пространственное распределение значений температуры

Медианное многолетнее значение температуры поверхности воды Онежского озера с мая по октябрь составило 12.3°C . В разных частях акватории Онежского озера медианные значения температуры поверхно-

сти воды за май – октябрь существенно различаются, что связано с разной скоростью нагревания (весной) и охлаждения (осенью) прибрежных и открытых частей акватории. В период летней плотностной стратификации температура поверхности воды в озере относительно однородна (Петров, 1990; Ефремова, 2010). По данным космического зондирования, наименьшие средние значения температуры поверхности воды за май – октябрь имеет центральная часть озера, наибольшие характерны для южной части (Южное Онего, Свирское Онего) и северных заливов (Петрозаводская, Кондопожская, Лижемская губы) (рис. 4). Температура в Повенецком заливе неоднородна, поскольку в его центральной части расположено множество островов, вдаются полуострова Клим, Сухой Нос и др. Глубины здесь небольшие, а показания температуры воды частично искажаются значениями температуры на суше островов.

Для отдельных месяцев характер пространственного распределения температуры поверхности воды озера меняется (рис. 5). Однородность медианных значений для всей акватории мая (лед только что сошел) сменяется резким контрастом значений для прибрежной и открытой части Онежского озера в июне, когда проходит термобар. Термобар существует в Онежском озере до 15–25 июня (Петров, 1990; Ефремова, 2010). В июне вода в заливах и у берегов уже успевает прогреться, а в центральной части – еще нет. Летом (в июле – августе) температура поверхности воды находится на уровне $15–17^{\circ}\text{C}$; к осени озеро постепенно остывает. Таким образом, отличия медианных значений температуры поверхности воды в весенние и раннелетние месяцы в разных частях акватории связаны в основном со сроками прохождения термобара, которые, в свою очередь, зависят от расстояния точки наблюдения до берега и от глубины.

Общий тренд

Общий межгодовой тренд (рис. 6) выражается уравнением регрессии, в котором все коэффициенты значимы при $p < 0.05$:

$$t = 0.046 * ye - 79.1.$$

Общий прирост медианной температуры поверхности воды с мая по октябрь составил $0.046^{\circ}\text{C}/\text{год}$ за период 1985–2020 гг.

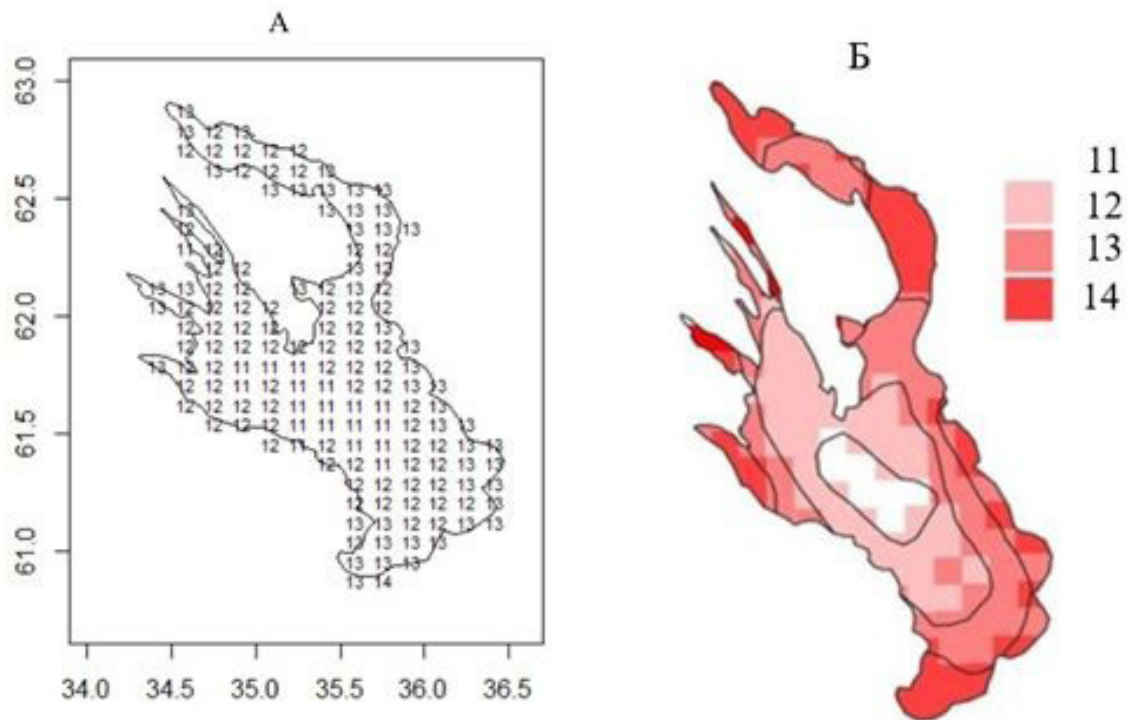


Рис. 4. Распределение медианных значений температуры поверхности воды за май – октябрь на акватории Онежского озера: А – общие медианные значения по сетке точек 8*8 км (пропорции искажены для лучшего отображения чисел), Б – картограмма для медианных значений и зоны акватории с относительно однородными температурами (11, 12, 13, 14 – обозначения зон с соответствующей температурой поверхности воды, °С) (пропорции озера искажены для лучшего отображения численных значений)

Fig. 4. Distribution of median water surface temperature values for May – October in Lake Onega water area: А – the total median values on a grid of points 8*8 km (the proportions are distorted for a better display of numbers), Б – cartogram for median values and the zones of the water area with relatively uniform water surface temperatures (11, 12, 13, 14 – designations of zones with the appropriate water surface temperature, °С) (the proportions of the lake are distorted for a better display of numerical values)

Для разных сезонов года тренды изменения температуры различаются как по уровню температур, так и по интенсивности роста (рис. 7). Для всех месяцев коэффициенты линейной регрессии оказались значимыми при уровне значимости менее 0.05.

Пространственное распределение трендов межгодовой динамики температур

Используя все данные ячеек, рассчитали одну карту медианных скоростей прироста температуры за весь период наблюдений (рис. 9). Расчеты по месяцам (май – октябрь) раздельно позволили получить шесть карт пространственного распределения скоростей роста температуры для каждого месяца (рис. 10). Смысл такого анализа состоит, во-первых, в том, чтобы оценить роль теплово-

го фактора для разных фенологических фаз жизни гидробионтов. Во-вторых, так можно подойти к возможному районированию акватории озера на относительно однородные области по данному фактору, что может служить основанием для выявления отдельных биогеоценозов.

Общее распределение (см. рис. 9Б) в первую очередь указывает на модальный класс скорости прироста температуры – 0.04–0.05 °С/год, что соответствует общему тренду, оцененному выше. Кроме этого, заметно широкое варьирование скоростей прироста температуры. За весь период исследования наибольшие скорости (выше 0.1 °С/год) характерны для некоторых прибрежных относительно мелководных зон; глубоководные и центральные части акватории имеют меньшие значения.

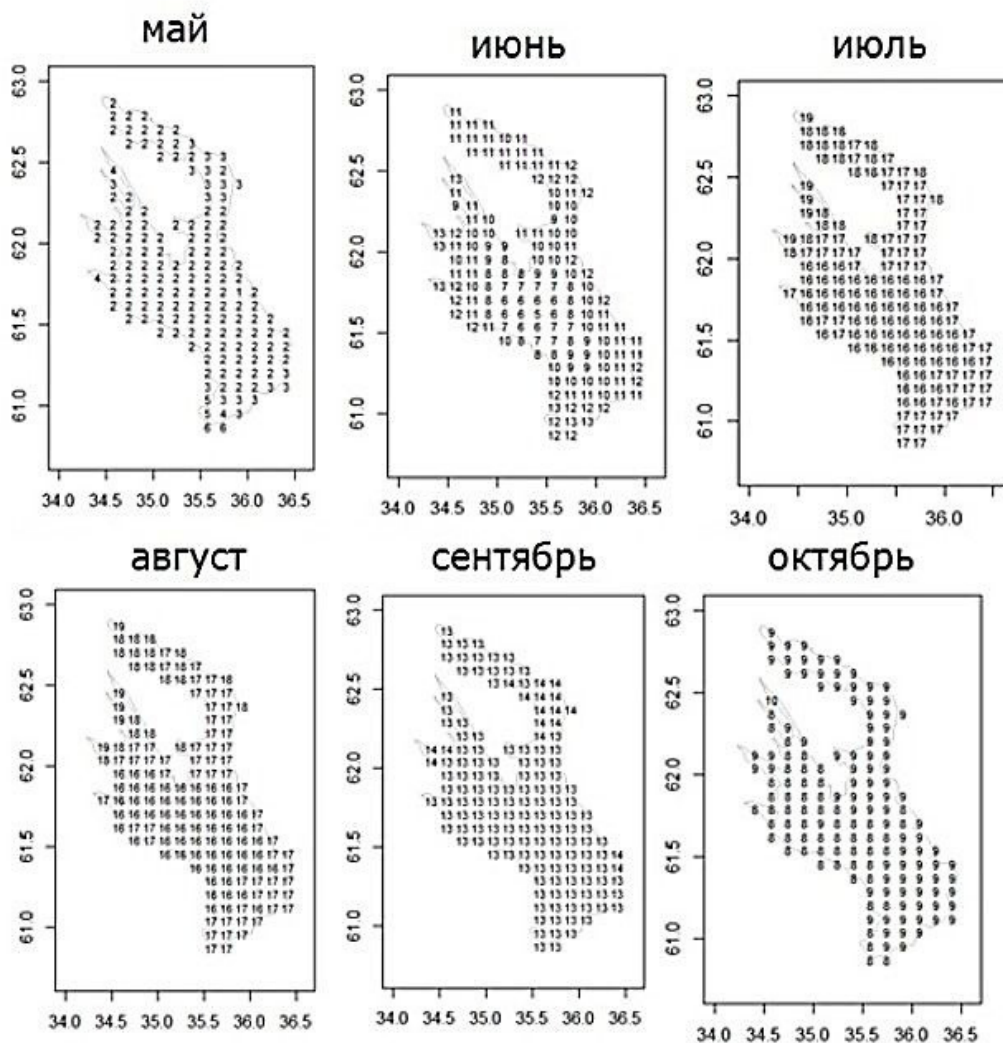


Рис. 5. Распределение по акватории Онежского озера значений медианы температуры поверхности воды (для всех лет) в разные месяцы

Fig. 5. Distribution of median water surface temperature values for all years in Lake Onego water area in different months

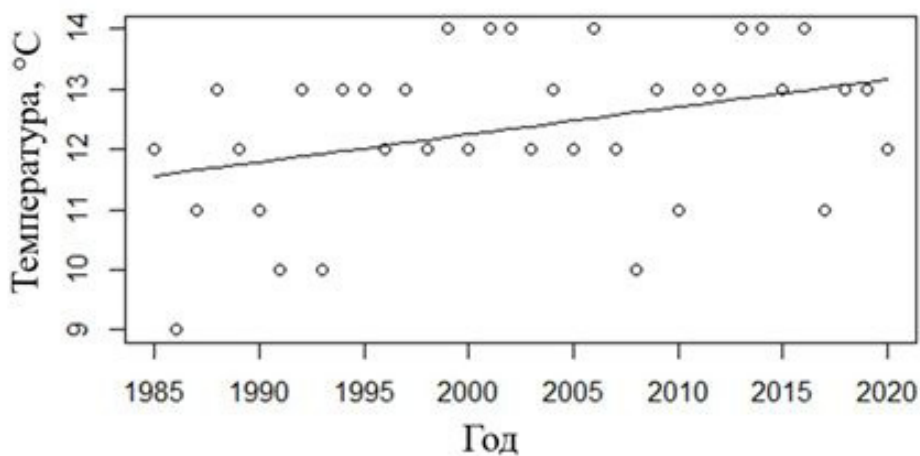


Рис. 6. Общий тренд изменения температуры поверхности воды Онежского озера за период 1985–2020 годов

Fig. 6. The general trend of changes in the water surface temperature of Lake Onego for the period 1985–2020

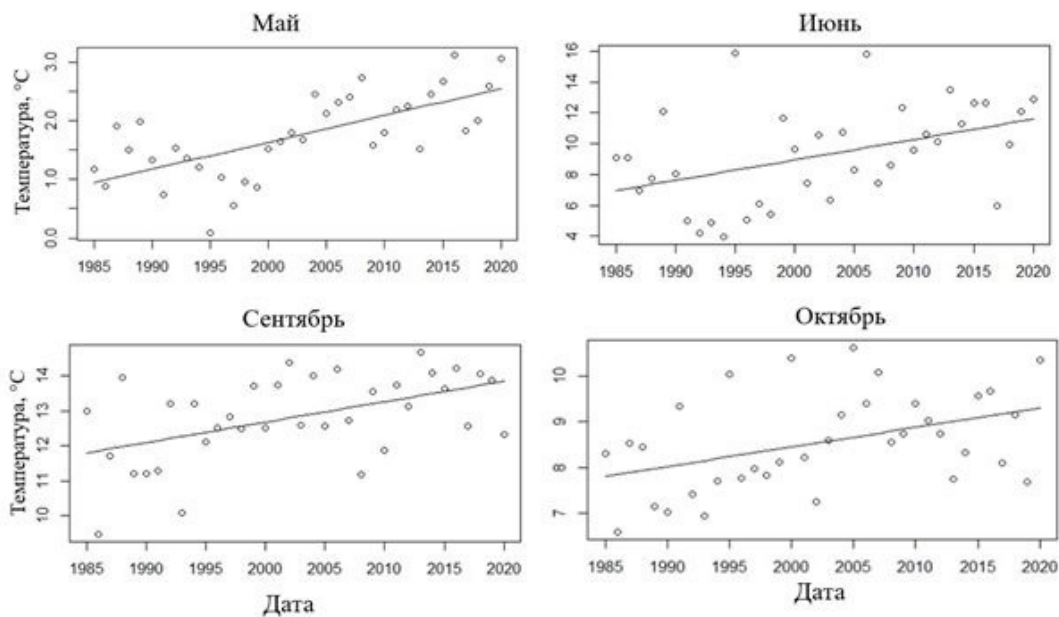


Рис. 7. Многолетние (1985–2020 гг.) тренды изменения медианных значений температуры поверхности воды Онежского озера в разные месяцы

Fig. 7. Long-term (1985–2020) trends in changes in the median monthly water surface temperature of Lake Onega

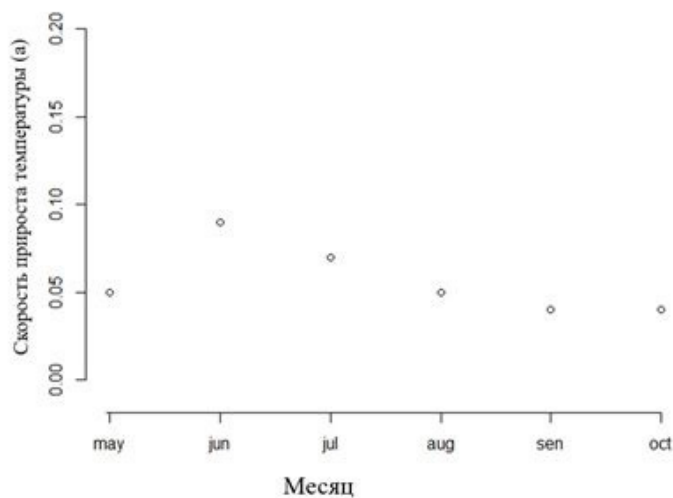


Рис. 8. Средние скорости прироста температуры поверхности воды Онежского озера (а) в разные месяцы года за период 1985–2020 гг.

Fig. 8. Average rates of increase in water surface temperature of Lake Onega (a) in different months of the year for the period 1985–2020

Детализация картины с использованием распределения данных по месяцам (см. рис. 10) выявляет сезоны и зоны, определяющие неравномерность скоростей прироста температуры на акватории Онежского озера. Для мая почти во всех частях акватории виден небольшой ежегодный прирост, очевидно, вследствие все более раннего схода ледяного покрова, в Свирской губе этот прирост наиболее заметен. В июне выделяется зона центрального плеса с очень высокими скоростями ежегодного прироста

(до $a = 0.16$), видимо, вследствие наступления все более ранних сроков прохождения термобара и более раннего начала прогревания вод. Эти выводы хорошо согласуются с результатами анализа спутниковых данных за 1991–2011 гг. о потеплении поверхностных вод 19 глубоких озер, расположенных в Северном полушарии (Woolway, Merchant, 2018). Согласно этим исследованиям, в крупных озерах, в т. ч. в Онежском и Ладожском, более быстрое повышение температуры поверхностных вод в летний

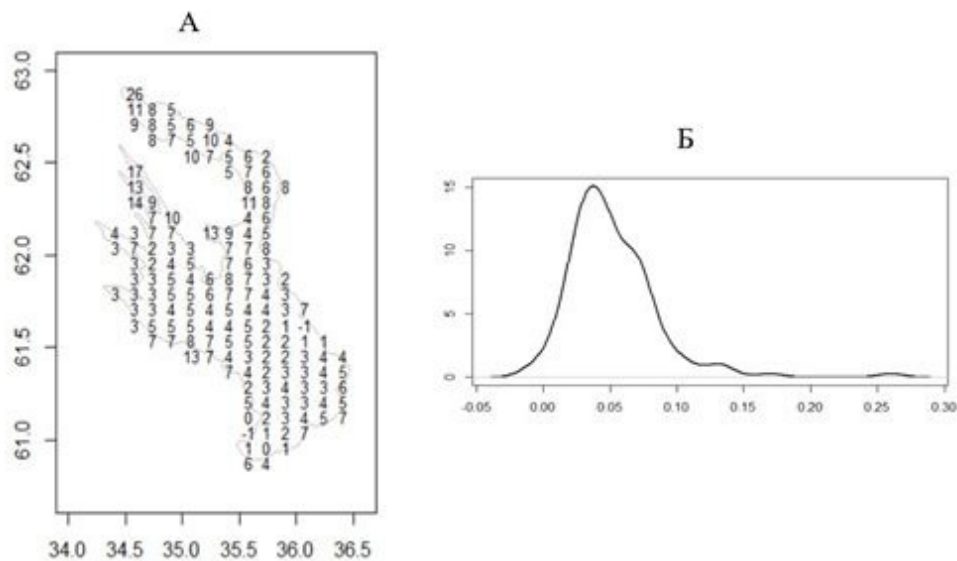


Рис. 9. Коэффициенты скорости возрастания медианной температуры поверхности воды (a) по всем данным: А – распространение по акватории (приведены значения $a*100$), Б – сглаженное частотное распределение коэффициентов a

Fig. 9. Coefficients of the rate of increase of the median water surface temperature (a) according to all data: А – distribution over the water area (values $a*100$ are given), Б – smoothed frequency distribution of coefficients a

период (июль – сентябрь) отмечается в глубоководных участках по сравнению с более мелкими прибрежными водами. В целом в летний период более выраженные тренды увеличения температуры поверхности воды из-за потепления климата характерны именно для глубоких озер (Woolway, Merchant, 2017). Осенние тренды свидетельствуют о том, что осеннее остывание более нагретого Онежского озера в последние годы происходит медленнее.

Ориентируясь на разнообразие коэффициентов a в виде частотных распределений и доли значимых коэффициентов (рис. 11), можно отметить, что наибольшие изменения на всей акватории происходят в мае, июне и июле. В остальные сезоны изменения также отмечаются, но носят менее выраженный характер.

Обсуждение

Полученное в ходе исследований значение скорости увеличения температуры поверхности воды Онежского озера в период с мая по октябрь в целом составило $0.046\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ за последние 35 лет. При этом для Петрозаводской губы была получена величина $0.03\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ (см. рис. 9). Порядок данных значений близок к результатам натуральных

наблюдений на Онежском и Ладожском озерах. Так, с 1959 по 2014 г. в период открытой воды получены значения скорости увеличения температуры поверхности воды в прибрежной зоне $0.04\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ для Онежского озера (Петрозаводская губа) и $0.046\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ для Ладожского озера (около о. Валаам) (Филатов и др., 2020).

В то же время наши оценки ($0.046\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$) за 35 лет (1985–2020) за период май – октябрь оказались ниже скоростей увеличения летней температуры воды, полученной для Великих американских озер (Austin, Colman, 2007) за 27 лет наблюдений (1979–2006 гг.): скорость увеличения летней температуры воды (в июле – сентябре) для оз. Верхнее составила $0.11\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$, оз. Мичиган – $0.065\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$, оз. Гурон – на $0.086\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$. Более низкие скорости роста температуры поверхности воды, полученные для Онежского озера, объясняются тем, что исходный массив включал весенние и раннелетние сезоны, в то время как для изучения Великих американских озер использовались данные только по летнему сезону.

Помимо факта роста межгодовой температуры поверхности воды, спутниковые данные, полученные в режиме круглогодич-

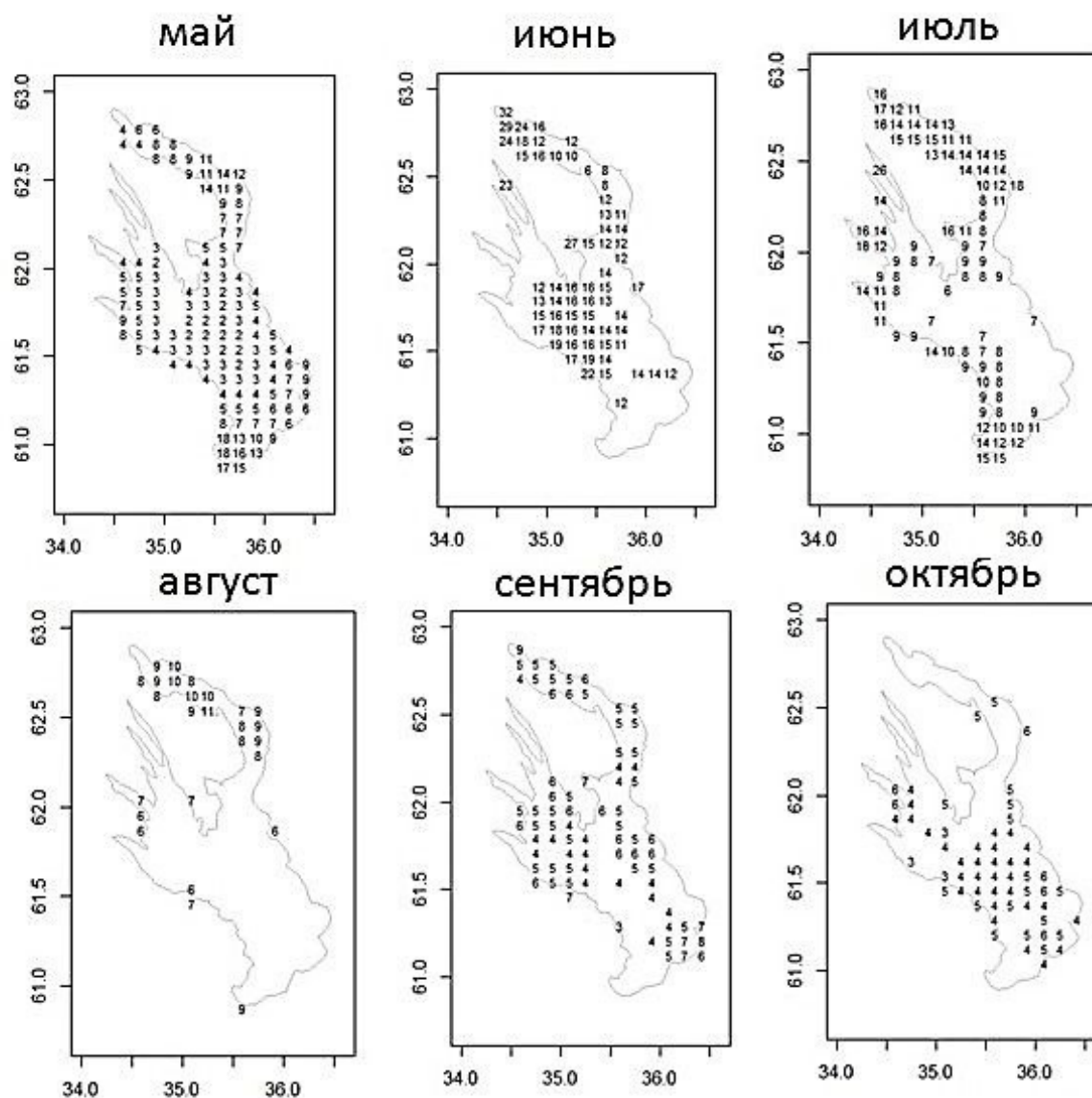


Рис. 10. Распространение только значимых скоростей прироста температуры поверхности воды (a , $p < 0.05$) с мая по октябрь (приведены значения $a * 100$)

Fig. 10. Distribution of only significant growth rates of water surface temperature (a , $p < 0.05$) from May to October (values $a * 100$ are given)

ного непрерывного наблюдения, позволяют рассчитать и интерпретировать скорости изменения температуры в разные сезоны. Различия в скоростях нарастания температуры в разные месяцы имеет отчетливый смысл. В мае наблюдается значимый многолетний прирост температуры поверхности воды, во-первых, вследствие все более раннего освобождения озера из-под льда. О смещении сроков окончания ледостава в Петрозаводской губе Онежского озера на 7 суток за 64-летний период (1950–2014 гг.) указывается в работе Н. Н. Филатова и соавторов (2020). Во-вторых, возрастание температуры поверхности воды в весенний период связа-

но с многолетним увеличением температуры воздуха. Обнаруженная для Онежского озера высокая чувствительность сроков начала стратификации воды к потеплению воздуха хорошо согласуется с литературными данными (Austin, Colman, 2007; Zhong et al., 2016).

Для июля выявлен многолетний тренд повышения средней температуры воздуха в регионе (Назарова, 2015), что влечет и рост температуры поверхности воды Онежского озера в летний период. В августе этот эффект менее выражен и отражает типичную однородность прогревности воды на исходе лета в каждый год наблюдений. Осенью на-

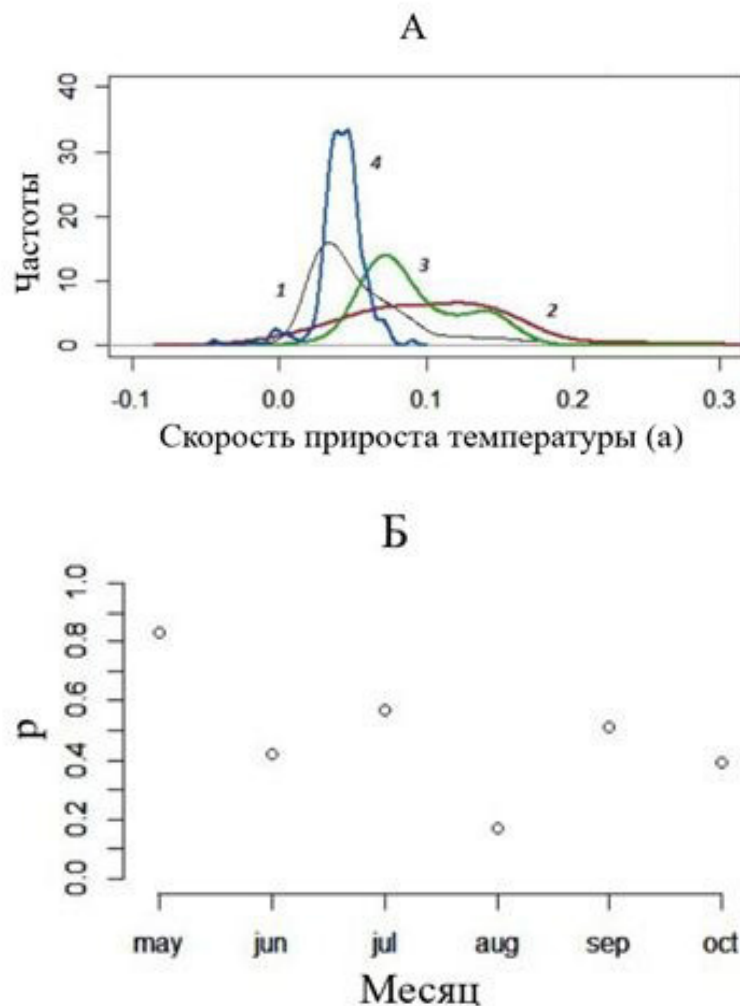


Рис. 11. Статистическая характеристика коэффициентов (a) линейного тренда изменения температуры поверхности воды Онежского озера; А – распределения коэффициентов a линейного тренда изменения температуры поверхности воды для разных месяцев (1 – май, 2 – июнь, 3 – июль, 4 – сентябрь); Б – доля (p) значимых коэффициентов

Fig. 11. Statistical characteristics of coefficients (a) of the linear trend of changes in the water surface temperature of Lake Onega; A – distributions of coefficients a of the linear trend of changes in water surface temperature for different months (1 – May, 2 – June, 3 – July, 4 – September); Б – the proportion (p) of significant coefficients

блюдается хоть и небольшой, но значимый тренд повышения температуры поверхности воды. Более позднее остывание озера определяет смещение сроков становления ледяного покрова (Ефремова, Пальшин, 2015). В аномально теплую зиму 2019/2020 г. впервые наблюдалось полное отсутствие льда в центральной части озера (Калинкина и др., 2021). Таким образом, дистанционные методы позволили подтвердить и количественно выразить все климатические сдвиги, отмеченные при натурных исследованиях.

Очевидным преимуществом дистанционных методов оказывается возможность

получить температурные характеристики озера, распределенные в пространстве, и проанализировать особенности процессов теплообеспечения разных частей акватории. Для этого построен рис. 12, на котором отображено количество месяцев, когда наблюдался значимый прирост температуры в каждой ячейке акватории. Основой послужила картограмма на рис. 9, из которой видно, что, например, для Петрозаводской губы из 6 месяцев наблюдений значимый прирост температуры отмечен только для одного месяца, июля, соответственно, на рис. 12 эта ячейка получила значение 1.

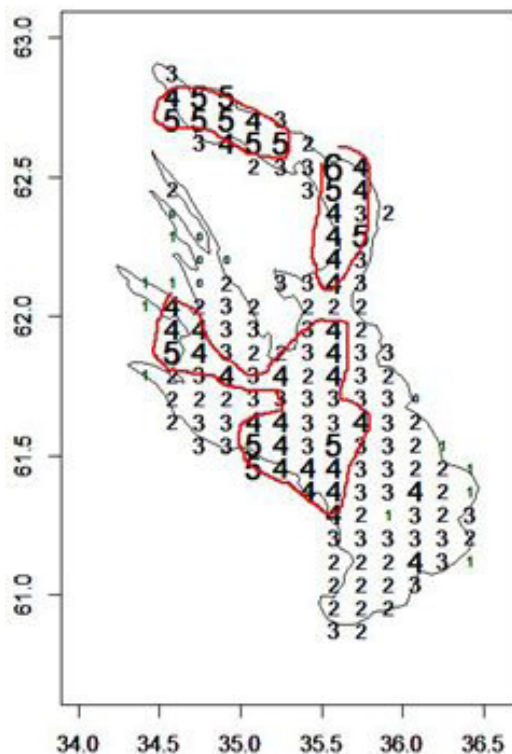


Рис. 12. Количество месяцев, для которых наблюдались значимые тренды прироста температуры в каждой точке акватории Онежского озера

Fig. 12. The number of months for which significant trends in the increase of water surface temperature were observed at each point of the Lake Onega water area

Картограмма отображает сезонное постоянство трендов повышения температуры. Оказалось, что в наибольшей степени повышение температуры поверхности воды характерно для центральных частей Онежского озера и для северной части – Повенецкого залива. Эти области акватории в последнее время стали как быстрее нагреваться, так и медленнее остывать. Это позволяет выполнить предварительное районирование акватории Онежского озера с точки зрения скорости многолетнего изменения температуры поверхности воды. Вполне отчетливо выделяются три зоны (см. рис. 12):

1) Повенецкий залив. Характеризуется высокими скоростями увеличения температуры поверхности воды с мая по октябрь.

2) Глубоководная часть центрального плеса. Здесь найдено существенное увеличение медианной температуры в июне и эффект длительного остывания осенью: в последние годы глубокие воды, аккумулируя летом тепло, все дольше остаются прогретыми.

3) Прибрежные области акватории как в северной, так и в южной частях озера. В этой зоне описанные тренды не сохраняют однородность, они менее выражены и разнонаправленны. Вероятной причиной является большое число дополнительных факторов, влияющих на теплообеспечение этих акваторий, а именно – рельеф дна, глубина, близость к берегу и островам, нагонные эффекты, объемы речных стоков, цветность вод.

Заключение

Полученные методами дистанционного зондирования данные показывают, что в период наблюдений (1985–2020 гг.) на фоне широкой изменчивости прослеживается значимый тренд к возрастанию значений температуры поверхности воды Онежского озера. Наиболее существенные сдвиги наблюдаются для Повенецкого залива и центрального плеса Онежского озера. Изменение температурного фона, важнейшего экологического фактора, не может не сказаться на водных сообществах Онежского озера.

Библиография

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме . М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
- Ефремова Т. В. Термический режим // Онежское озеро: Атлас / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 55–66.
- Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Многолетняя изменчивость температуры воды и ледовая фенология // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменение экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 38–44.
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И., Назарова Л. Е., Баклагин В. Н., Здорвеннов Р. Э., Смирнова В. С. Реакция экосистемы Онежского озера в весенне-летний период на аномально высокую температуру воздуха зимы 2019/2020 годов // Известия РАН. Серия географическая. 2021. Т. 85, № 6. С. 888–899. DOI: 10.31857/S2587556621060078
- Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сярки М. Т., Георгиев А. П., Исакова К. В., Толстикова А. В., Здорвеннов Р. Э., Смирнова В. С. Лимнологические показатели состояния Онежского озера и Выгозерского водохранилища: температура воды, концентрация хлорофилла а, продукция фитопланктона : Свидетельство о регистрации базы данных № 2023621189, Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (RU). Дата регистрации в реестре баз данных 12.04.2023.
- Назарова Л. Е. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии // Известия РГО. 2014. Т. 146. Вып. 4. С. 27–33.
- Назарова Л. Е. Современное состояние и изменчивость климата на водосборах Онежского озера и Выгозерско-Ондского водохранилища // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменение экосистем при климатических и антропогенных воздействиях. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 10–20.
- Назарова Л. Е., Исакова К. В., Калинкина Н. М., Балаганский А. Ф. Влияние потепления климата на зимний сток реки Шуя и последствия для зообентоса Онежского озера // Известия РГО. 2022. Т. 154, № 1. С. 28–36. DOI: 10.31857/S0869607122010086
- Петров М. П. Термический режим // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Карельский филиал АН СССР, 1990. С. 32–37.
- Филатов Н. Н., Баклагин В. Н., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Изменчивость температуры воды и характеристик ледяного покрова Ладожского и Онежского озера // Диагноз и прогноз термогидродинамики и экосистем великих озер России / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2020. С. 53–67.
- Austin J. A., Colman S. M. Lake Superior summer water temperatures are increasing more rapidly than regional air temperatures: A positive ice-albedo feedback // Geophysical research letters. 2007. Vol. 34, No 6. P. 1–5. DOI: 10.1029/2006GL029021
- Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data // Inland Waters. 2019. Vol. 9. P. 130–141. DOI: 10.1080/20442041.2018.1533355
- Finland's Sixth National Communication under the United Nations Framework Convention on Climate Change. Ministry of the Environment and Statistics / Ed. Monni S. Finland, Helsinki: Statistics Finland, 2013. 314 p. URL: https://unfccc.int/files/national_reports/annex_i_natcom/submitted_natcom/application/pdf/fi_nc6%5B1%5D.pdf
- Kilpatrick K. A., Podestá G. P., Evans R. H. Overview of the NOAA/NASA advanced very high resolution radiometer Pathfinder algorithm for sea surface temperature and associated matchup database // Journal of Geophysical Research. 2001. Vol. 106, No C5. P. 9179–9197. DOI: 10.1029/1999JC000065
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group: MODIS-Aqua Ocean Color Data; NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. URL: http://dx.doi.org/10.5067/AQUA/MODIS_OC.2014.0
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna: Austria, 2012. URL: <http://www.r-project.org/>
- Räisänen J., Alexandersson H. A probabilistic view on recent and near future climate change in Sweden // Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography. 2003. P. 113–125. DOI: 10.3402/tellusa.v55i2.12089
- Rossum G. van. Python tutorial Technical Report. Amsterdam: Centrum voor Wiskunde en Informatica, 1995. 65 p. URL: <http://ir.cwi.nl/pub/5007/05007D.pdf>
- Woolway R. I., Merchant C. J. Amplified surface temperature response of cold, deep lakes to inter-annual air temperature variability // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. No 1. P. 4130. DOI: 10.1038/s41598-

017-04058-0

Woolway R. I., Merchant C. J. Intralake heterogeneity of thermal responses to climate change: A study of large Northern Hemisphere lakes // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2018. Vol. 123. P. 3087–3098. DOI: 10.1002/2017JD027661

Zhong Y., Notaro M., Vavrus S. J., Foster M. J. Recent accelerated warming of the Laurentian Great Lakes: physical drivers // *Limnol. Oceanogr.* 2016. Vol. 61. P. 1762–1786. DOI: 10.1002/lno.10331

STUDYING THE SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF WATER SURFACE TEMPERATURE OF LAKE ONEGA BY REMOTE SENSING METHODS

ISAKOVA *Northern Water Problems Institute, KRC RAN (50, Aleksander Nevsky st., 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia Russia), ksusha_isakova@mail.ru*
Ksenia Valeryevna

KALINKINA *DSc, Northern Water Problems Institute, KRC RAN (50, Aleksander Nevsky st., 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia Russia), cerioda@mail.ru*
Natalia Mikhailovna

Keywords:
lake Onega
water surface
temperature
long-term trends
seasonal trends

Summary: The materials on the water surface temperature of Lake Onega for a period of 35 years (from 1985 to 2020) were analyzed. Remote sensing data from two Internet sources with free access were used. Verification of data on full-scale water surface temperature measurements carried out from the ship was performed. A database on water surface temperature was compiled for 142 cells of the lake's water area measuring 8*8 km. The equations of linear long-term trends in increasing the average monthly water surface temperature were calculated. The estimates obtained by remote sensing methods for the studied period for Lake Onega turned out to be close to the results of field observations. Cartograms were constructed demonstrating the severity of these trends in different parts of the Lake Onega water area. The most significant changes affected the Povenetsky Bay and the central part of Lake Onega. In these areas, lake waters began to heat up faster in early summer and cool down longer in autumn.

Published on: 23 December 2023

References

- Austin J. A., Colman S. M. Lake Superior summer water temperatures are increasing more rapidly than regional air temperatures: A positive ice-albedo feedback, *Geophysical research letters*. 2007. Vol. 34, No 6. P. 1–5. DOI: 10.1029/2006GL029021
- Efremova T. V. Pal'shin N. I. Long-term variability of water temperature and ice phenology, *Krupneyshie ozera-vodohranilisha Severo-Papada evropeyskoy territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmenenie ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyakh*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 38–44.
- Efremova T. V. Thermal regime, Onezhskoe ozero: Atlas, Pod red. N. N. Filatova. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. P. 55–66.
- Filatov N. N. Baklagin V. N. Efremova T. V. Pal'shin N. I. Variability of water temperature and characteristics of the ice cover of Lake Ladoga and Lake Onega, *Diagnoz i prognoz termogidrodinamiki i ekosistem velikih ozer Rossii*, Pod red. N. N. Filatova. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2020. P. 53–67.
- Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data, *Inland Waters*. 2019. Vol. 9. P. 130–141. DOI: 10.1080/20442041.2018.1533355
- Finland's Sixth National Communication under the United Nations Framework Convention on Climate Change. Ministry of the Environment and Statistics, Ed. Monni S. Finland, Helsinki: Statistics Finland, 2013. 314 p. URL: https://unfccc.int/files/national_reports/annex_i_natcom/submitted_natcom/application/pdf/fin_nc6%5B1%5D.pdf
- Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Efremova T. V. Pal'shin N. I. Nazarova L. E. Baklagin V. N. Zdrovennov R. E. Smirnova V. S. Response of Lake Onega ecosystem in the spring – summer period to abnormally high air temperature in winter 2019/2020, *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*. 2021. T. 85, No. 6. P. 888–899. DOI: 10.31857/S2587556621060078
- Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Syarki M. T. Georgiev A. P. Isakova K. V. Tolstikov A. V. Zdrovennov R. E. Smirnova V. S. Limnological indicators of the state of Lake Onega and the Vygotsky reservoir: water temperature, chlorophyll a concentration, phytoplankton production: *Svidetel'stvo*

- o registracii bazy dannyh No. 2023621189, Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki Federal'nyy issledovatel'skiy centr «Karel'skiy nauchnyy centr Rossiyskoy akademii nauk» (RU). Data registracii v reestre baz dannyh 12.04.2023.
- Kilpatrick K. A., Podestá G. P., Evans R. H. Overview of the NOAA/NASA advanced very high resolution radiometer Pathfinder algorithm for sea surface temperature and associated matchup database, *Journal of Geophysical Research*. 2001. Vol. 106, No C5. P. 9179–9197. DOI: 10.1029/1999JC000065
- NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group: MODIS-Aqua Ocean Color Data; NASA Goddard Space Flight Center, Ocean Ecology Laboratory, Ocean Biology Processing Group. URL: http://dx.doi.org/10.5067/AQUA/MODIS_OC.2014.0
- Nazarova L. E. Isakova K. V. Kalinkina N. M. Balaganskiy A. F. The effect of climate warming on the winter flow of the Shuya River and the consequences for the zoobenthos of Lake Onega, *Izvestiya RGO*. 2022. T. 154, No. 1. P. 28–36. DOI: 10.31857/S0869607122010086
- Nazarova L. E. The current state and variability of climate in the catchments of Lake Onega and the Vygozersko-Onda reservoir, *Krupneyshie ozero-vodohranilisha Severo-Zapada evropeyskoy territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmenenie ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyah*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 10–20.
- Nazarova L. E. Variability of average long-term air temperature values in Karelia, *Izvestiya RGO*. 2014. T. 146. Vyp. 4. P. 27–33.
- Petrov M. P. Thermal regime, Ekosistema Onezhskogo ozera i tendencii ee izmeneniya. L.: Karel'skiy filial AN SSSR, 1990. P. 32–37.
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna: Austria, 2012. URL: <http://www.r-project.org/>
- Räisänen J., Alexandersson H. A probabilistic view on recent and near future climate change in Sweden, *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*. 2003. P. 113–125. DOI: 10.3402/tellusa.v55i2.12089
- Rossum G. van. Python tutorial Technical Report. Amsterdam: Centrum voor Wiskunde en Informatica, 1995. 65 p. URL: <http://ir.cwi.nl/pub/5007/05007D.pdf>
- The second evaluation report of Roshydromet on climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation. General summary. M.: Rosgidromet, 2014. 58 p.
- Woolway R. I., Merchant C. J. Amplified surface temperature response of cold, deep lakes to inter-annual air temperature variability, *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. No 1. P. 4130. DOI: 10.1038/s41598-017-04058-0
- Woolway R. I., Merchant C. J. Intralake heterogeneity of thermal responses to climate change: A study of large Northern Hemisphere lakes, *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2018. Vol. 123. P. 3087–3098. DOI: 10.1002/2017JD027661
- Zhong Y., Notaro M., Vavrus S. J., Foster M. J. Recent accelerated warming of the Laurentian Great Lakes: physical drivers, *Limnol. Oceanogr.* 2016. Vol. 61. P. 1762–1786. DOI: 10.1002/lno.10331



УДК УДК 576.895.77

ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК КОМАРОВ РОДА *ANOPHELES* (DIPTERA: CULICIDAE) ВЕРХНЕВОЛЖСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

КЛИМОВ
Кирилл Сергеевич

Филиал ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в городе Москве» в ТуНАО города Москвы, 119571, г. Москва, ул. 26-ти Бакинских Комиссаров, д. 11, ksklimov@ya.ru

МОСКАЕВ
Антон Вячеславович

кандидат биологических наук, ФГАОУ ВО «Государственный университет просвещения», 141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24, anton-moskaev@yandex.ru

ГОРДЕЕВ
Михаил Иванович

доктор биологических наук, профессор, ФГАОУ ВО «Государственный университет просвещения», 141014, Московская область, г. Мытищи, ул. Веры Волошиной, д. 24, gordeev_mikhail@mail.ru

Ключевые слова:
кровососущие комары
биотопическое
распределение
личинки
Верхневолжская
низменность
Culicidae
Anopheles

Аннотация: Цель работы – изучение видового состава, относительной численности и биотопического распределения личинок малярийных комаров в местообитаниях Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях. Определение видов проводили по морфологическим признакам и структуре политенных хромосом. Установлено, что на изучаемой территории обитают пять видов комаров рода *Anopheles*: *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s., *An. maculipennis* s. s. Комары *An. claviger* были найдены только в водоеме родникового типа. Виды *An. beklemishevi* и *An. maculipennis* являются редкими в местообитаниях Верхневолжской низменности. Личинки *An. beklemishevi* предпочитают затененные водоемы, их доля среди других личинок малярийных комаров составляла 0.7–2.6 %. Комары *An. maculipennis* найдены с повышенной частотой на грядах, окружающих Верхневолжскую низменность. Комары *An. messeae* s. l. преобладали во всех биотопах и были представлены двумя криптическими видами – *An. daciae* и *An. messeae*. Доля личинок *An. messeae* повсеместно превышала долю *An. daciae*. Установлено, что Верхневолжская низменность является зоной межвидовой гибридизации *An. daciae* и *An. messeae*. Межвидовые гибриды были найдены в большинстве изученных мест выплода малярийных комаров с частотой 0.4–7.8 %.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Халин

Получена: 18 ноября 2023 года

Подписана к печати: 10 января 2023 года

Введение

Изучение видового состава и биотопического распределения малярийных комаров Верхневолжской низменности представляет большой теоретический и практический интерес, учитывая эпидемиологическое значение комаров рода *Anopheles* как переносчиков трансмиссивных заболеваний человека и животных. Исследования прошлых лет в обширном регионе Верхневолжья проводили в период борьбы с малярией в 30–50-е гг. XX в. (Егоров, 2011). Полученные в эти годы сведения по фауне и экологии малярийных комаров нуждаются в пересмотре в связи с описанием ряда новых видов-двойников комплекса *Maculipennis*. Современный список видов фауны комаров Верхневолжья включает только два вида *Anopheles*: *Anopheles messeae* Fal, 1926; *Anopheles claviger* Meig., 1804 (Смирнов и др., 2006; Егоров, 2011). Отсутствуют данные о других видах-двойниках комплекса *Maculipennis*, помимо *An. messeae*. Это обусловлено необходимостью применения современных цитогенетических или молекулярно-генетических методов диагностики видов. Наше исследование малярийных комаров Верхневолжской низменности призвано восполнить этот пробел.

Верхневолжская зандрово-аллювиальная низменность находится в подтаежной природной зоне. В этой зоне перекрываются ареалы ряда интерзональных видов малярийных комаров. Верхневолжская низменность простирается в центральной части Восточно-Европейской равнины и расположена на территории Московской, Тверской и Ярославской областей. Рельеф низменности сформирован московским оледенением, плоский, с отдельными холмами и заболоченными впадинами. Территорию Верхневолжской низменности окаймляет группа холмов и гряд высотой более 200 м: Клинско-Дмитровская гряда, Лихославльская гряда, Бежецкий верх, Тверская гряда (Вагнер, Манучарянц, 2003; Национальный атлас..., 2004). Низинно-болотный гидроландшафт обуславливает большое разнообразие мест выплода комаров. Особый интерес представляет биотопическое распределение близкородственных видов *Anopheles*, обитающих в условиях симпатрии и имеющих перекрывающиеся экологические ниши. В первую очередь это относится к видам-двойникам малярийных комаров комплекса *Maculipennis*. Виды этой группы способны

развиваться в одних личиночных биотопах, а изменение относительной численности комаров в пространстве и во времени может служить показателем экологической специализации этих близкородственных видов. Целью данной работы было определение видового состава, относительной численности и биотопического распределения личинок малярийных комаров в местообитаниях Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях.

Материалы

Личинки 4-го возраста *Anopheles* были собраны в 2013–2021 гг. в 13 местообитаниях на территории Верхневолжской низменности и в 6 местообитаниях на сопредельных возвышенностях и грядах. На территории Московской области сбор материала проводили в Сергиево-Посадском городском округе: в п. Скоропусковский (56.371336, 38.142528); в Талдомском городском округе, в биотопах заказника «Журавлиная Родина» – д. Костенево (56.725472, 37.770389), д. Кунилово (56.730528, 37.757917), д. Айбутово (56.732556, 37.801722), д. Дмитровка (56.750167, 37.753944), д. Костолыгино (56.722417, 37.866972), а также в двух биотопах пгт. Вербилки (56.540160, 37.585839; 56.540042, 37.588119). На территории Тверской области выборки малярийных комаров взяты в Ржевском муниципальном округе, в д. Горки сельского поселения Итомля (56.455049, 33.891225); в г. Твери (56.797623, 36.043067); в Калининском муниципальном округе – в п. Чуприяновка (56.751500, 36.041028), в д. Старое Брянцево (56.898383, 35.796668); в Конаковском муниципальном округе – в пгт. Редкино (56.638194, 36.294667); в Лихославльском муниципальном округе – в д. Барановка (57.202067, 35.340563), в п. Приозерный (57.130333, 35.495694); в Спировском муниципальном округе – в д. Спиново (57.433425, 34.983388); в г. Кашине (57.358139, 37.595000); в Калязинском муниципальном округе – в д. Чигирёво (57.262528, 37.911056); в г. Бежецке (57.753194, 36.697861); в Сонковском муниципальном округе – в д. Новые Горницы (57.770806, 37.200167). Личинок собирали медицинской кюветой с поверхности воды в постоянных водоемах с обильной прибрежной водной растительностью.

Методы

Отловленных личинок фиксировали в спирт-уксусной смеси, приготовленной в

соотношении 3:1. Видовую принадлежность малярийных комаров устанавливали по морфологическим признакам (Гуцевич и др., 1970; Званцов и др., 2003) и по рисунку дисков политенных хромосом. Парные слюнные железы извлекали под стереоскопическим микроскопом МБС-10. Из выделенных слюнных желез комаров получали временные препараты политенных хромосом. Хромосомы окрашивали 2%-ным лактоацеторсеином по стандартной методике (Перевозкин, 2007). Видовой состав малярийных комаров определяли с помощью сравнения политенных хромосом личинок с фотокартами кариотипов палеарктических видов *Anopheles* (Стегний, Кабанова, 1978; Artemov et al., 2018, 2021). Малярийные комары *An. messeae* s. l. включают два криптических вида: *An. daciae* Linton, Nicolescu & Harbach, 2004 и *An. messeae* Fall., 1926. В кариотипах личинок *An. messeae* s. l. регистрировали гомо- и гетерозиготные хромосомные перестройки, специфичные для этих видов (Naumenko et al., 2020; Brusentsov et al., 2023). Гомо-гетерозиготы с инверсией половой хромосомы XL_0 встречаются исключительно у *An. daciae*, альтернативная инверсия XL_1 имеется у обоих видов. Гомо-гетерозиготы с аутосомной инверсией $2R_1$ присутствуют в популяциях *An. messeae* s. s. Гомозиготы $2R_{00}$ представлены у обоих видов. Межвидовых гибридов *An. daciae* × *An. messeae* выявляли по одновременному наличию в кариотипах гетерозигот по обеим инверсиям XL_0 и $2R_1$. Ранее было показано, что частоты гомо- и гетерозигот по инверсиям в популяциях *An. daciae* и *An. messeae*, за отдельными исключениями, значимо не отклоняются от ожидаемых согласно уравнению Харди – Вайнберга (Brusentsov et al., 2023). Для разделения видов число особей *An. messeae* с гомозиготами $2R_{00}$ оценивали на основании уравнения Харди – Вайнберга по формуле:

$$c = \frac{b^2}{4a}$$

где c – число гомозигот $2R_{00}$ (соответствует частоте $p^2 \cdot N$); b – число гетерозигот $2R_{01}$ (соответствует частоте $2pq \cdot N$); a – число гомозигот $2R_{11}$ (соответствует частоте $q^2 \cdot N$); p и q – частоты инверсий $2R_0$ и $2R_1$; N – общее число особей в выборке.

Оценочную частоту комаров *An. messeae* s. s. определяли как отношение суммы особей с этими генотипами ($a + b + c$) к общему числу всех особей *An. messeae* s. l. в выборке. В отдельных выборках в случае

избытка гетерозигот в локальных популяциях оценочная величина (c) может быть завышена. Учитывали, что расчетное количество всех особей *An. messeae* s. s. вместе с *An. daciae* и межвидовыми гибридами в таких популяциях не может превышать число всех особей в выборке. Кариотипы были определены у 3211 личинок.

Результаты

Результаты цитогенетического анализа выборок малярийных комаров показали, что на территории Верхневолжской низменности обитают все известные виды фауны *Anopheles* северной части Русской равнины: *An. messeae* Fall., 1926; *An. maculipennis* Meig., 1818; *An. beklemishevi* Stegn. et Kabanova, 1976; *An. claviger* Meig., 1804 (табл. 1). Во всех изученных местах выплода доминировали личинки *An. messeae* s. l., за исключением одного биотопа, где выявлен только *An. claviger* (выборка №22). Данный биотоп отличается от типичных мест выплода комаров комплекса *Maculipennis*. Личинки были отловлены в двух канавках (шириной 20–30 см, глубиной 5–12 см, длиной до 20 м) с проточной родниковой водой.

An. beklemishevi был встречен в южной части Верхневолжской низменности – в двух биотопах заказника «Журавлиная родина»; в биотопе, расположенном в пгт. Вербилки, а также в двух местообитаниях на сопредельных территориях Валдайской возвышенности и Лихославльской гряды (рис. 1). Доля *An. beklemishevi* среди других личинок в этих биотопах составляла 0.7–2.6 %.

Комары *An. maculipennis* были обнаружены в 12 местообитаниях как на территории Верхневолжской низменности, так и, в особенности, на сопредельных возвышенностях и грядах (рис. 1). Личинки данного вида развивались вместе с комарами *An. messeae* s. l. Доля особей *An. maculipennis* в постоянных личиночных биотопах варьировала от 1 до 37 %. Максимальные индексы доминирования этого вида отмечены в биотопах Клиско-Дмитровской гряды (37.0 ± 5.4 %; выборка № 1), а также в районе Лихославльской гряды (28.7 ± 5.3 % и 24.2 ± 5.4 %; выборки № 27 и 29 соответственно).

В изученных нами местах выплода малярийных комаров на территории Верхневолжской низменности и окружающих возвышенностей доминировали личинки *An. messeae* s. l. Доля *An. messeae* s. l. варьировала от 63 до 100 %.

Наличие преимагинальных стадий ко-

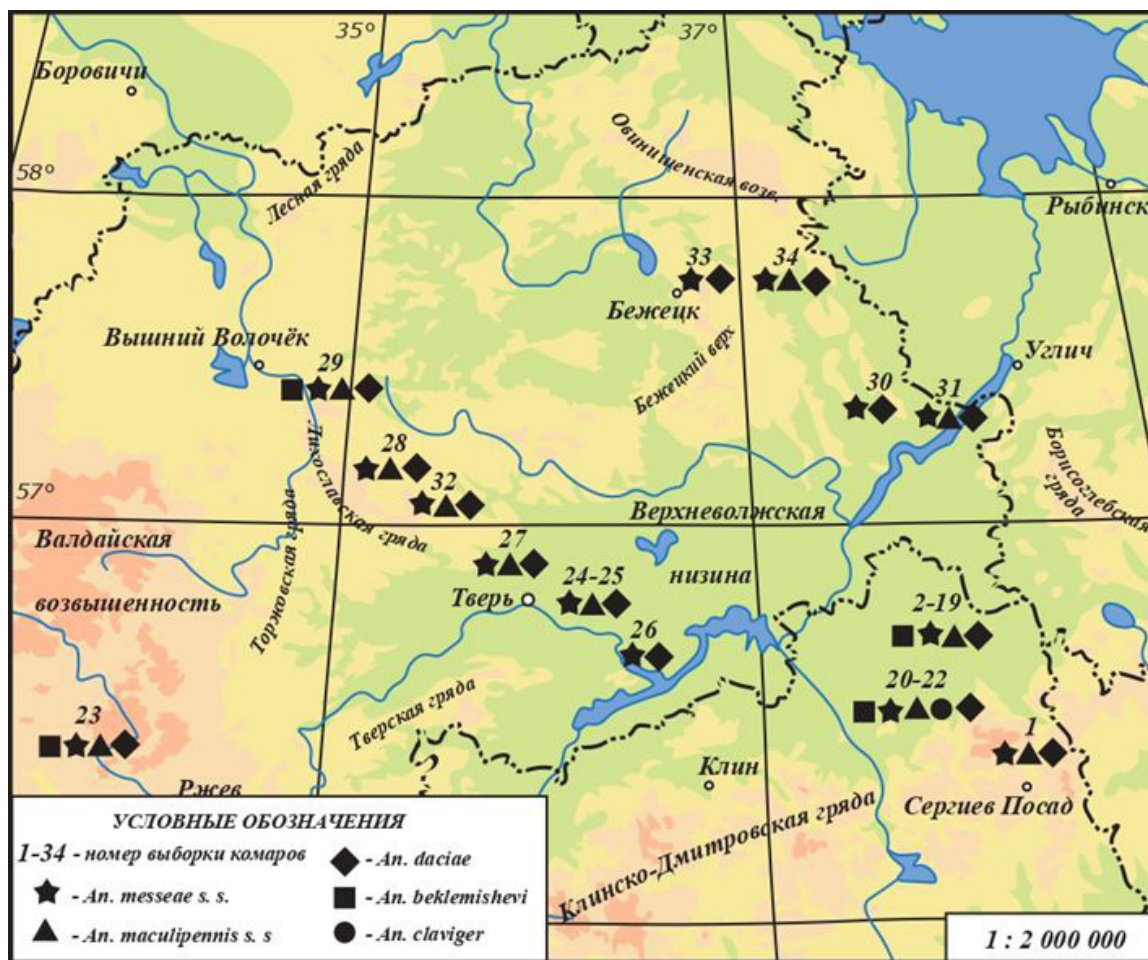


Рис. 1. Видовой состав малярийных комаров в местах сбора личинок на территории Верхневолжской низменности и на сопредельных возвышенностях

Fig. 1. Species composition of malaria mosquitoes in larval collection sites on the territory of the Upper Volga lowland and adjacent uplands

маров *An. messeae* s. l. обусловлено определенными экологическими параметрами мест выплода. Для постоянных водоемов, в которых найдены комары *An. messeae* s. l., характерен следующий диапазон экологических характеристик. Водородный показатель колеблется в диапазоне от нейтрального до слабощелочного – 7.22–8.85. Показатели электропроводимости микросименс на сантиметр (μS) и общей доли минералов и солей в воде (ppm) варьировали в диапазоне 156–550 и 78–275 соответственно. Все водоемы, в которых были найдены личинки *An. messeae* s. l., характеризуются сходным составом водной растительности. В этих водоемах произрастали: роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.), рогоз широколистный (*Typha latifolia* L.), рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), хвощ топяной (*Equisetum fluviatile* L.), сит-

няг болотный (*Eleocharis palustris* L.), водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), ряска (*Lemna* sp. L.), омежник водный (*Oenanthe aquatica* L.), камыш озерный (*Schoenoplectus lacustris* L.), подмаренник болотный (*Galium palustre* L.). Высокая плотность личинок выявлена в скоплениях нитчатых водорослей рода Спирогира (*Spirogyra*). В течение сезона размножения стабильность экологических характеристик водоемов может нарушаться под влиянием как эндогенных причин, так и антропогенных факторов. Наиболее весомую роль в изменении пригодности водоемов для проживания личинок оказывает трансформация водной и околотовной растительности. Снижение плотности личинок *Anopheles* неоднократно наблюдалось при активном повышении в водоемах численности свободноплавающих растений (*Lemna* ssp., *Cladophora* ssp. и др.) и резком уменьшении свободной от растений водной поверхности. В одном из контрольных водоемов заказника «Журавлиная

Таблица 1. Видовой состав малярийных комаров в изученных биотопах Верхневолжской низменности и сопредельных территориях

Биотоп	Дата сбора	Видовой состав (число особей)			
		<i>An. messeae</i> s. l.	<i>An. maculipennis</i> s. s.	<i>An. beklemishevi</i>	<i>An. claviger</i>
Московская обл.					
п. Скоропусков-ский, пруд	21.07.2016	51	30	0	0
д. Костенево, пруд	11.06.2019 -04.07.2020	275	0	0	0
д. Кунилово, пруд	12.06.2019 -30.07.2019	265	0	0	0
д. Айбутово, пруд	13.06.2019 -31.07.2020	452	0	0	0
д. Дмитровка, пруд	26.06.2019	128	0	1	0
д. Костолыгино, пруд	31.07.2019 -23.05.2021	487	2	5	0
пгт. Вербилки, карьер	05.08.2020 -03.08.2021	251	1	1	0
пгт. Вербилки, родник	03.08.2021	0	0	0	130
Тверская обл.					
д. Горки, заводь р. Волги	05.08.2013	119	2	1	0
г. Тверь, пруд	21.08.2016	120	1	0	0
п. Чуприяновка, пруд	21.06.2020	98	2	0	0
пгт. Редкино, пруд	22.06.2020	51	0	0	0
д. Старое Брянцево, пруд	22.06.2020	77	31	0	0
д. Барановка, пруд	02.07.2021	80	15	0	0
д. Спирово, пруд	03.07.2021	46	15	1	0
г. Кашин, пруд	31.07.2021	101	0	0	0
д. Чигирёво, пруд	30.07.2021	97	7	0	0
п. Приозерный, озеро	04.07.2021	101	4	0	0
г. Бежецк, пруд	13.08.2021	65	0	0	0
д. Новые Горлицы, пруд	14.08.2021	94	4	0	0

родина» мы наблюдали исчезновение личинок *An. messeae* s. l. после того, как берега подверглись выкашиванию, в результате чего исчезли практически все представители свободноплавающих и укореняющихся растений.

На основании цитогенетического анализа нами было установлено, что в изученных местообитаниях комары *An. messeae* s. l. представлены двумя видами-двойниками: *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Расчетная доля личинок *An. messeae* s. s. во всех биотопах

варьирует в диапазоне 57.5–96.9 %, что свидетельствует о доминировании комаров этого вида.

Изучение хромосомного состава личинок позволило определить уровень межвидовой гибридизации между *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Межвидовые гибриды *An. daciae* × *An. messeae* были найдены в 16 из 19 изученных личиночных биотопов. Доля межвидовых гибридов в биотопах варьировала от 0.4 до 7.8 % (табл. 2).

Таблица 2. Доля комаров *An. daciae*, *An. messeae* s. s. и их гибридов среди личинок *An. messeae* s. l. в местообитаниях Верхневолжской низменности и сопредельных возвышенностей

Местообитание (номера выборов)	Число особей	Расчетные частоты видов и их гибридов, $f \pm S_f$ (%)		
		<i>An. daciae</i>	<i>An. messeae</i> s. s.	Гибриды
Скоропусковский (№ 1)	51	13.7 ± 4.8	82.3 ± 5.3	4.0 ± 2.7
Костенево (№ 2–4)	275	16.4 ± 2.2	83.6 ± 2.2	0
Кунилово (№ 5–7)	265	16.6 ± 2.3	82.6 ± 2.3	0.8 ± 0.5
Айбутово (№ 8–13)	452	19.2 ± 1.9	78.8 ± 1.9	2.0 ± 0.7
Дмитровка (№ 14)	128	18.7 ± 3.5	80.5 ± 3.5	0.8 ± 0.8
Костолыгино (№ 15–19)	487	15.4 ± 2.7	82.5 ± 1.7	2.1 ± 0.6
Вербилки (№ 20–21)	251	31.9 ± 2.9	66.9 ± 3.0	1.2 ± 0.7
Горки (№ 23)	119	17.6 ± 3.5	79.0 ± 3.7	3.4 ± 1.7
Тверь (№ 24)	120	25.0 ± 4.0	70.8 ± 4.2	4.2 ± 1.8
Чуприяновка (№ 25)	98	3.1 ± 1.8	96.9 ± 1.8	0
Редкино (№ 26)	51	21.5 ± 5.8	70.7 ± 6.4	7.8 ± 3.8
Старое Брянцево (№ 27)	77	26.0 ± 5.0	72.7 ± 5.1	1.3 ± 1.3
Барановка (№ 28)	80	33.8 ± 5.3	59.9 ± 5.5	6.3 ± 2.7
Спирово (№ 29)	46	13.0 ± 5.0	87.0 ± 5.0	0
Кашин (№ 30)	101	14.8 ± 3.5	81.2 ± 3.9	4.0 ± 1.9
Чигирево (№ 31)	97	10.3 ± 3.1	85.6 ± 3.6	4.1 ± 2.0
Приозерный (№ 32)	101	28.7 ± 4.5	68.3 ± 4.6	3.0 ± 1.7
Бежецк (№ 33)	65	12.3 ± 4.1	86.2 ± 4.3	1.5 ± 1.5
Новые Го-рицы (№ 34)	94	18.0 ± 4.0	80.9 ± 4.1	1.1 ± 1.1

Обсуждение

Полученные нами данные позволяют уточнить видовой состав малярийных комаров, обитающих на территории Верхневолжской низменности. Виды *An. beklemishevi*, *An. daciae* и *An. maculipennis* не входили в имеющийся список видов Верхневолжья (Егоров, 2011). Впервые установлены места выплода комаров этих видов. Показано, что развитие личинок видов-двойников комплекса *Maculipennis* на изучаемой территории происходит в одних и тех же водоемах. Вместе с тем выявлены особенности биотопического распределения различных видов малярийных комаров.

An. claviger был найден в месте выхода грунтовых вод в окрестностях пгт. Вербилки

(Талдомский городской округ Московской области). Поскольку данный вид предпочитает холодные пресные водоемы с проточной водой, совместное обитание *An. claviger* с видами комплекса *Maculipennis* наблюдается крайне редко.

An. beklemishevi является самым северным видом среди малярийных комаров. Этот вид обитает на заболоченных территориях в зоне хвойных и смешанных лесов (Novikov, 2016; Соболева и др., 2020). Самые южные местообитания данного вида были найдены на территории Мещерской низменности (Лопатин и др., 2020). *An. beklemishevi* приурочен к специфическим местообитаниям, его ареал не является сплошным. Биотопы, в которых был обнаружен *An. beklemishevi*,

характеризуются повышенной затененностью и относительно низкой плотностью личинок малярийных комаров. Например, водоем в д. Дмитровка (выборка № 14) окружен сплошным кольцом из древесно-кустарниковой растительности. Берег водоема в д. Костолыгино (выборки № 17–18), в котором проводился сбор личинок, также затенен ивовыми кустарниками *Salix* spp. и рогозом широколистным *Typha latifolia* L., 1753, произрастающим в большом количестве вдоль береговой линии. Ранее экологические предпочтения совместно обитающих комаров *An. beklemishevi* и *An. messeae* s. l. исследовали в различных личиночных биотопах в пойме р. Чулым на юге Западной Сибири (Перевозкин и др., 2009). Личинки *An. beklemishevi* были обнаружены с повышенной частотой в мелководном затененном водоеме. В открытых прогреваемых водоемах доминировали комары *An. messeae* s. l. Имеющиеся данные о географическом распространении *An. beklemishevi* свидетельствуют о том, что южная часть ареала этого вида в подтаежной зоне Русской равнины имеет фрагментарный характер, краевые популяции малочисленны и частично изолированы друг от друга.

Малярийный комар *An. maculipennis* с высокой частотой встречается в местообитаниях в центре и на юге Русской равнины (Стегний, 1991). По-видимому, распространению этого вида на север таежной зоны препятствуют низкие температуры зимовки в сочетании с коротким репродуктивным сезоном. В настоящее время в условиях потепления климата происходит расширение ареала этого вида на север и на восток, на Средний и Южный Урал (Novikov, Vaulin, 2014). Согласно нашим данным, в Карелии вид продвинулся до 64 параллели. Самая северная популяция этого вида найдена в окрестностях г. Кемь (Перевозкин и др., 2012). Кроме совокупности абиотических факторов, продвижение *An. maculipennis* на север и восток Палеарктики может сдерживать конкуренция с комарами *An. messeae* s. l. Комары *An. messeae* s. l. относятся к полизональным видам и широко распространены в различных ландшафтно-климатических зонах Евразии. Не случайно у комаров *An. messeae* s. l. выявлен самый высокий уровень хромосомного полиморфизма по сравнению с другими представителями группы *Maculipennis* (Стегний и др., 2016).

Результаты выполненного нами цитогенетического анализа показали, что комары

An. messeae s. l. представлены двумя видами-двойниками с неполной репродуктивной изоляцией – *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Ареалы этих видов-двойников перекрываются в центре Русской равнины (Naumenko et al., 2020). Нами установлено, что оба вида встречаются во всех биотопах Верхневолжской низменности и сопредельных территорий, где происходит массовый выплод малярийных комаров (см. табл. 2). Точные данные о соотношении двух видов в совместно заселенных биотопах дает только молекулярно-генетический анализ. Главным таксономическим признаком служит нуклеотидный состав второго внутреннего транскрибируемого спейсера ITS2 кластера рибосомной ДНК: найдено 5 позиций, по которым имеются отличия у двух видов (Nicolescu et al., 2004; Naumenko et al., 2020). Молекулярно-генетическую диагностику усложняет полиморфизм по 3 из этих позиций, обнаруженный у *An. daciae* (Brusentsov et al., 2023). По нашему мнению, для определения географического распространения видов-двойников *An. daciae* и *An. messeae* s. s. можно использовать результаты анализа хромосомной изменчивости. Сопоставление данных молекулярно-генетического и цитогенетического анализа показало, что оба вида являются хромосомно полиморфными (Brusentsov et al., 2023). В популяциях обоих видов имеются общие и видоспецифические инверсии. Инверсия XL_0 встречается с высокой частотой у *An. daciae*, но практически отсутствует у *An. messeae* s. s. С другой стороны, аутомная инверсия $2R_1$ широко представлена в популяциях *An. messeae* s. s. на севере и в центре видового ареала, но крайне редко встречается в популяциях *An. daciae* (по-видимому, только в гетерозиготах у межвидовых гибридов). Наличие гомо- и гетерозигот по инверсиям XL_0 и $2R_1$ доказывает, что оба вида присутствуют во всех водоемах, где есть личинки *An. messeae* s. l. Высокая частота гомо- и гетерозигот $2R_{11}$ и $2R_{01}$ (выше 50 % во всех биотопах, кроме Барановки и отдельных выборок в Вербилках и Костенево) свидетельствует о доминировании *An. messeae* s. s. над *An. daciae*. Среди гомозигот с инверсиями XL_1 и $2R_0$ часть комаров относится к *An. messeae* s. s., а часть – к *An. daciae*. Определить видовой статус этих личинок возможно только молекулярно-генетическими методами. Но можно рассчитать долю гомозигот $2R_{00}$ *An. messeae* s. s., используя уравнение Харди – Вайнберга, которое является

отправной точкой для анализа генетической структуры популяций (Животовский, 2021). Ранее было показано, что в большинстве популяций *An. messeae* s. s., обитающих в условиях симпатрии с *An. daciae*, отсутствуют значимые отклонения частот инверсионных генотипов от соотношения Харди – Вайнберга (Brusentsov et al., 2023). Зная число гетерозигот $2R_{01}$ и гомозигот $2R_{11}$, можно дать вероятностную оценку числа гомозигот $2R_{00}$ у *An. messeae* s. s. по приведенной выше формуле. Рассчитанные нами частоты гомозигот $2R_{00}$ позволили определить соотношение *An. messeae* s. s. и *An. daciae* в личиночных биотопах (см. табл. 2). Следует заметить, что в некоторых выборках оценочное число гомозигот $2R_{00}$ оказалось завышенным, поскольку сумма особей обоих видов превышает объем выборки. В этих случаях количество гомозигот $2R_{00}$ ограничили так, чтобы суммарная частота особей *An. messeae* s. s., *An. daciae* и их гибридов не превышала 100 %. Некоторое превышение оценочного числа гомозигот $2R_{00}$ у *An. messeae* s. s. может быть обусловлено ошибкой выборки либо эксцессом гетерозигот под воздействием факторов популяционной динамики (например, эффектом сверхдоминирования в локальных популяциях).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в большинстве местообитаний Верхневолжской низменности происходит межвидовая гибридизация, что подтверждает вывод об их неполной репродуктивной изоляции *An. daciae* и *An. messeae* и наличии генетической интрогрессии у этих видов-двойников (Brusentsov et al., 2023). Результаты полногеномного секвенирования *An. daciae* и *An. messeae* s. s. показали, что до 20 % особей обоих видов в зонах симпатрии имеют гибридное происхождение. В то же время сравнение геномов свидетельствует о глубо-

ких различиях нуклеотидного состава половых хромосом *An. daciae* и *An. messeae* s. s., что обеспечивает обособленность их генофондов (Naumenko et al., 2020).

Заключение

В результате проведенных исследований нами установлен видовой состав малярийных комаров в биотопах Верхневолжской низменности и окружающих ее гряд и возвышенностей. Фауна малярийных комаров представлена пятью видами: *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. maculipennis* s. s., *An. messeae* s. s. Комар *An. claviger* является узкоспециализированным видом, обитает в водоемах родникового типа и экологически изолирован от других малярийных комаров. Четыре криптических вида комплекса *Maculipennis* развиваются совместно в личиночных биотопах. Популяции *An. beklemishevi* имеют очаговое пространственное распределение. Комары этого вида характеризуются низкой относительной численностью в личиночных биотопах и предпочитают затененные места выплода. *An. maculipennis* s. s. является субдоминантным видом и с наибольшей частотой встречается на возвышенностях. Виды-двойники *An. messeae* s. s. и *An. daciae* распространены повсеместно. Во всех совместно эксплуатируемых биотопах доминирует *An. messeae* s. s. Отсутствие биотопической подразделенности свидетельствует о значительном перекрывании экологических ниш у *An. daciae* и *An. messeae* s. s. Очевидно, что эти недавно разделившиеся виды находятся на раннем этапе экологической диверсификации. Об этом же свидетельствует неполная репродуктивная изоляция этих видов. Фактически вся территория Верхневолжской низменности является зоной межвидовой гибридизации между *An. daciae* и *An. messeae* s. s.

Библиография

- Артемьев М. М., Баранова А. М., Ганушкина Л. А., Горностаева Р. М., Дарченкова Н. Н., Дремова В. Г., Ермишев Ю. В., Маркович Н. Я., Сергиев В. П. Малярийные комары и борьба с ними на территории Российской Федерации: Методические указания. М.: Федеральный центр госназнадзора Минздрава России, 2000. 56 с.
- Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. М.: Медгиз, 1944. 299 с.
- Гуцевич А. М., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука, 1970. Т. 3. Вып. 4. 384 с.
- Вагнер Б. Б., Манучарянц Б. О. Геология, рельеф и полезные ископаемые Московского региона. М.: МГПУ, 2003. 81 с.
- Животовский Л. А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2021. 600 с.
- Званцов А. Б., Ежов М. Н., Артемьев М. М. Переносчики малярии (Diptera, Culicidae, *Anopheles*) Содружества Независимых Государств (СНГ). Копенгаген: ВОЗ, 2003. 312 с.
- Егоров С. В. Видовой состав и структура фауны кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) в Верхневолжье и факторы, определяющие ее динамику // Российский паразитологический журнал. 2011. № 1. С. 15–17.
- Лопатин А. А., Панов В. И., Москаев А. В., Гордеев М. И. Изучение видового и хромосомного состава популяций малярийных комаров Рязанской Мещеры // Материалы Международной научной онлайн-конференции молодых ученых «Наука на благо человечества – 2020» (Москва, 20–24 апреля 2020 г.). М.: МГОУ, 2020. С. 251–256.
- Национальный атлас России: В 4 т. Т. 1. Общая характеристика территории / Отв. ред.: Г. В. Поздняк, Н. Н. Полункина, Н. В. Смурова; Редкол. В. Ф. Хабаров и др. М.: Роскартография, 2004. 496 с.
- Обзор погодных условий в Европейском регионе за 8–11 мая 2021 г. // Росгидромет. URL: https://www.meteorf.gov.ru/press/news/24534/?sphrase_id=791819 (дата обращения: 14.11.2023).
- Перевозкин В. П. Адаптивный полиморфизм малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* // Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика). Томск: Изд-во Томского ун-та, 2007. С. 105–145.
- Перевозкин В. П., Гордеев М. И., Бондарчук С. С. Хромосомный полиморфизм и закономерности формирования субпопуляционной организации малярийных комаров *Anopheles* (Diptera, Culicidae) в местообитаниях Томской области // Генетика. 2009. Т. 45, № 4. С. 478–487. DOI: 10.1134/S102279540904005X
- Перевозкин В. П., Гордеев М. И., Москаев А. В., Ахметова Н. М., Бондарчук С. С. Распространение и инверсионный полиморфизм малярийных комаров Карелии // Генетика. 2012. Т. 48, № 7. С. 806–806.
- Смирнов А. Л., Егоров С. В., Абарыкова О. Л., Петров Ю. Ф. Фауна комаров (Diptera, Culicidae) Восточного Верхневолжья Российской Федерации // Аграрный вестник Урала. Серия «Биология». 2006. № 2 (32). С. 54–56.
- Соболева Е. С., Фёдорова В. С., Бурлак В. А., Шарахова М. В., Артемов Г. Н. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova в Западной Сибири // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: Сборник статей V Международной конференции, 26–28 октября 2020 г., г. Томск, Россия. Томск, 2020. С. 140–144.
- Стегний В. Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1991. 136 с.
- Стегний В. Н., Кабанова В. М. Хромосомный анализ малярийных комаров *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae) // Зоологический журнал. 1978. Т. 57, № 4. С. 613–619.
- Стегний В. Н., Пищелко А. О., Сибатаев А. К., Абылкасымова Г. М. Пространственно-временные изменения частот хромосомных инверсий по ареалу малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) за 40-летний период мониторинга // Генетика. 2016. Т. 52, № 6. С. 664–664. DOI: 10.7868/S0016675816060138
- Artemov G. N., Fedorova V. S., Karagodin D. A., Brusentsov I. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. New Cytogenetic Photomap and Molecular Diagnostics for the Cryptic Species of the Malaria Mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia // Insects. 2021. № 12(9):835. P. 1–16. DOI: 10.3390/insects12090835
- Artemov G. N., Gordeev M. I., Kokhanenko A. A., Moskaev A. V., Velichevskaya A. I., Stegny V. N., Sharakhov I. V., Sharakhova M. V. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi* // Parasites and Vectors. 2018. № 11(1):211. P. 1–9. DOI: 10.1186/s13071-018-2657-3
- Brusentsov I. I., Gordeev M. I., Yurchenko A. A., Karagodin D. A., Moskaev A. V., Hodge J. M., Burlak V. A., Artemov G. N., Sibataev A. K., Becker N., Sharakhov I. V., Baricheva E. M., Sharakhova M. V. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species

Anopheles messeae and *Anopheles daciae* in Eurasia // Mol Ecology. 2023. Sep 13. DOI: 10.1111/mec.17127

Naumenko A. N., Karagodin D. A., Yurchenko A. A., Moskaev A. V., Martin O. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* // Genes. 2020. № 11(2):165. P. 1–22. DOI: 10.3390/genes11020165

Nicolescu G., Linton Y. M., Vladimirescu A., Howard T. M., Harbach R. E. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence // Bull. Entomol. Res. 2004. № 94. P. 525–535. DOI: 10.1079/ber2004330

Novikov Y. M. On the ecology and range of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) with reference to the taxonomy of *An. lewisi* // Journal of Vector Ecology. 2016. T. 41, № 2. P. 204–214. DOI: 10.1111/jvec.12215

Novikov Y., Vaulin O. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences // Parasites & vectors. 2014. Vol. 7 (389). P. 1–10. DOI: 10.1186/1756-3305-7-389

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта РФФИ № 22-24-00183 «Хромосомный полиморфизм в популяциях видов-двойников малярийных комаров таежной зоны Евразии», <https://rscf.ru/project/22-24-00183/>.

SPECIES COMPOSITION AND BIOTOPIC DISTRIBUTION OF MOSQUITO LARVAE OF THE GENUS *ANOPHELES* (DIPTERA: CULICIDAE) IN THE UPPER VOLGA LOWLAND

KLIMOV
Kirill Sergeevich

Branch of the Federal Budget Health Care Institution “Center for hygiene and epidemiology in Moscow” in the Troitsk and Novomoskovsk administrative districts of Moscow (26 Bakinskikh Komissarov Street, 11, Moscow, 119571), ksklimov@ya.ru

MOSKAEV
Anton Vyacheslavovich

PhD, State University of Education (24, Vera Voloshina St., Mytishchi, Moscow region, 141014.), antonmoskaev@yandex.ru

GORDEEV
Mikhail Ivanovich

doctor of biological sciences, Ph.D., State University of Education (24, Vera Voloshina St., Mytishchi, Moscow region, 141014.), gordeev_mikhail@mail.ru

Keywords:

blood-sucking
mosquitoes
biotopic distribution
larvae
Upper Volga lowland
Culicidae
Anopheles

Summary: The aim of the work was to study the species composition, relative abundance and biotopic distribution of malaria mosquito larvae in the habitats of the Upper Volga lowland and adjacent elevations. The species were determined by morphological features and the structure of polytene chromosomes. It was found that five species of mosquitoes of the genus *Anopheles* live in the studied territory. They are *An. beklemishevi*, *An. claviger*, *An. daciae*, *An. messeae* s. s., *An. maculipennis* s. s. *An. claviger* mosquitoes were found only in a spring-type water body. The species *An. beklemishevi* and *An. maculipennis* are rare in habitats of the Upper Volga lowland. *An. beklemishevi* larvae prefer shaded water bodies, and their proportion among other malaria mosquito larvae was 0.7-2.6%. *An. maculipennis* mosquitoes were found with increased frequency on ridges surrounding the Upper Volga lowland. *An. messeae* s. l. mosquitoes prevailed in all habitats and were represented by two cryptic species: *An. daciae* and *An. messeae*. The proportion of *An. messeae* larvae everywhere exceeded that of *An. daciae*. It was established that the Upper Volga lowland was a zone of interspecific hybridisation of *An. daciae* and *An. messeae*. Interspecific hybrids were found in most of the studied malaria mosquito breeding sites with a frequency of 0.4-7.8%.

Reviewer: A. V. Halin

Received on: 18 November 2023

Published on: 10 January 2024

References

- Abarykova O.L. Petrov Yu.F. Mosquito fauna (Diptera, Culicidae) Eastern Upper Volga Region of the Russian Federation, Agrarnyy vestnik Urala. Seriya «Biologiya», 2006. No.2 (32). C.54-56.
- Artem'ev M. M. Baranova A. M. Ganushkina L. A. Gornostaeva R. M. Darchenkova N. N. Dremova V. G. Ermishev Yu. V. Markovich N. Ya. Sergiev V. P. Malaria mosquitoes and their control on the territory of the Russian Federation: Methodological guidelines. M.: Federal'nyy centr gossanepidnadzora Minzdrava Rossii, 2000. 56 p.
- Artemov G. N., Fedorova V. S., Karagodin D. A., Brusentsov I. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. New Cytogenetic Photomap and Molecular Diagnostics for the Cryptic Species of the Malaria Mosquitoes *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* from Eurasia, *Insects*, 2021. 12(9):835. P. 1–16. DOI: 10.3390/insects12090835
- Artemov G. N., Gordeev M. I., Kokhanenko A. A., Moskaev A. V., Velichevskaya A. I., Stegnyy V. N., Sharakhov I. V., Sharakhova M.V. A standard photomap of ovarian nurse cell chromosomes and inversion polymorphism in *Anopheles beklemishevi*, *Parasites and Vectors*, 2018 V. 11(1):211. P. 1–9. DOI:

10.1186/s13071-018-2657-3

- Beklemishev V. N. Ecology of the malaria mosquito. M.: Medgiz, 1944. 299 p.
- Brusentsov I. I., Gordeev M. I., Yurchenko A. A., Karagodin D. A., Moskaev A. V., Hodge J. M., Burlak V. A., Artemov G. N., Sibataev A. K., Becker N., Sharakhov I. V., Baricheva E. M., Sharakhova M. V. Patterns of genetic differentiation imply distinct phylogeographic history of the mosquito species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae* in Eurasia, *Mol Ecology*, 2023. Sep 13. DOI: 10.1111/mec.17127
- Egorov S. V. Species composition and structure of the fauna of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) in the Upper Volga region and factors determining its dynamics, *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal*. 2011 No. 1 P. 15-17.
- Gucevich A. M. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. SR. Mosquitoes. The family Culicidae. Fauna of the USSR. Diptera insects.. L.: Nauka, 1970. T. 3. Vyp. 4. 384 p.
- Lopatin A. A. Panov V. I. Moskaev A. V. Gordeev M. I. Study of the species and chromosomal composition of populations of malaria mosquitoes of the Ryazan Meschera, *Materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy onlayn-konferencii molodyh uchenyh «Nauka na blago chelovechestva – 2020»* (Moskva, 20–24 aprelya 2020 g.). M.: MGOU, 2020. P. 251–256.
- Naumenko A. N., Karagodin D. A., Yurchenko A. A., Moskaev A. V., Martin O. I., Baricheva E. M., Sharakhov I. V., Gordeev M. I., Sharakhova M. V. Chromosome and Genome Divergence between the Cryptic Eurasian Malaria Vector-Species *Anopheles messeae* and *Anopheles daciae*, *Genes*, 2020. 11(2): 165. P. 1–22. DOI: 10.3390/genes11020165
- Nicolescu G., Linton Y. M., Vladimirescu A., Howard T. M., Harbach R. E. Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence. *Bull. Entomol. Res.*, 2004. 94: P. 525–535. DOI: 10.1079/ber2004330
- Novikov Y. M. On the ecology and range of *Anopheles beklemishevi* (Diptera: Culicidae) with reference to the taxonomy of *An. lewisi*, *Journal of Vector Ecology*, 2016. T. 41. No.. 2 P. 204–214. DOI: 10.1111/jvec.12215
- Novikov Y., Vaulin O. Expansion of *Anopheles maculipennis* s. s. (Diptera: Culicidae) to northeastern Europe and northwestern Asia: Causes and Consequences. *Parasites & vectors*, 2014. V.7 (389). P. 1–10. DOI: 10.1186/1756-3305-7-389.
- Overview of weather conditions in the European region for May 8-11, 2021, Rosgidromet. URL: https://www.meteorf.gov.ru/press/news/24534/?sphrase_id=791819 (data obrascheniya: 14.11.2023).
- Perevozkin V. P. Gordeev M. I. Bondarchuk S. S. Chromosomal polymorphism and patterns of formation of the subpopulation organization of malaria mosquitoes *Anopheles* (Diptera, Culicidae) in the habitats of the Tomsk region, *Genetika*, 2009. T. 45. No.. 4. P. 478–487. DOI: 10.1134/S102279540904005X
- Perevozkin V. P. Gordeev M. I. Moskaev A. V. Ahmetova N. M. Bondarchuk S. S. Distribution and inversion polymorphism of malaria mosquitoes of Karelia// *Genetika*, 2012. T. 48. No..7.S 806-806.
- Perevozkin V. P. Adaptive polymorphism of malaria mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex, *Nauchno-prakticheskoe rukovodstvo po malyarii (epidemiologiya, sistematika, genetika)*. Tomsk: Izd-vo Tom. un-ta. 2007. P. 105–145.
- Soboleva E. S. Burlak V. A. Sharahova M. V. Artemov G. N. Inversion polymorphism of natural populations of *Anopheles beklemishevi* Stegnii et Kabanova in Western Siberia, *Konceptual'nye i prikladnye aspekty nauchnyh issledovaniy i obrazovaniya v oblasti zoologii bespozvonochnyh: sbornik statey V Mezhdunarodnoy konferencii, 26-28 oktyabrya 2020 g., g. Tomsk, Rossiya*. Tomsk, 2020. P. 140–144.
- Stegniy V. N. Kabanova V. M. Chromosomal analysis of malaria mosquitoes *Anopheles atroparvus* and *A. maculipennis* (Diptera, Culicidae), *Zoologicheskii zhurnal*, 1978. T. 57. No.. 4. P. 613–619.
- Stegniy V. N. Pischelko A. O. Sibataev A. K. Abylkasymova G. M. Spatiotemporal changes in the frequency of chromosomal inversions over the range of the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. (Culicidae) over a 40-year monitoring period, *Genetika*, 2016. T. 52. No.. 6. P. 664–664. DOI: 10.7868/S0016675816060138
- Stegniy V. N. Population genetics and evolution of malaria mosquitoes. Tomsk: Izd-vo Tomskogo un-ta, 1991. 136 p.
- The National Atlas of Russia: in 4 volumes. Vol. 1. General characteristics of the territory, Otv. red.: G.V. Pozdnyak, N.N. Polunkina, N.V. Smurova; redkol. V.F. Habarov i dr. M.: Roskartografiya, 2004. 496 p.
- Vagner B. B. Manucharyanc B. O. Geology, relief and minerals of the Moscow region. M.: MGPU, 2003. 81 p.
- Zhivotovskiy L. A. Genetics of natural populations. Yoshkar-Ola: «Vertikal'», 2021. 600 p.
- Zvancov A. B. Ezhov M. N. Artem'ev M. M. Malaria vectors (Diptera, Culicidae, *Anopheles*) The Commonwealth of Independent States (CIS). Kopengagen: VOZ, 2003. 312 p.



УДК 574.633

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИНДЕКСА ВУДИВИССА И ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО БОГАТСТВА БЕНТОСА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ В Г. ПЕТРОЗАВОДСКЕ

КОНОВАЛОВ
Даниил Сергеевич

*Институт водных проблем Севера, Карельский научный центр РАН,
г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50,
konovalov.daniil1998@gmail.com*

НАЗУКОВА
Юлия Олеговна

*Институт биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский госу-
дарственный университет, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31,
nazukova.julia1998@gmail.com*

Ключевые слова:
биомониторинг
сообщества донных
беспозвоночных
кривые накопления
моделирование

Аннотация: В статье использована методика оценки состояния бентосных сообществ на основании биотического индекса Вудивисса. Выявлено влияние урбанизации на качество воды водных объектов г. Петрозаводска. Также возникла задача минимизации числа проб, которая решалась изучением особенностей накопления таксономического богатства сообществ донных беспозвоночных в разных местообитаниях (фоновых участках и участках с непосредственным воздействием). Для анализа таксономического богатства (s) использована степенная модель накопления таксонов $s = an^b$, где a – ожидаемое значение таксономического богатства в первой исследованной пробе, b – скорость накопления таксономического богатства, обусловленная увеличением числа проб (n). Установлено, что фоновые участки водных объектов были значимо богаче по таксономическому составу, чем участки в зоне непосредственного воздействия. Сообщества разных местообитаний значимо различались по обоим модельным параметрам на основании D-теста (критерий Колмогорова – Смирнова). В статье показана надежность результатов оценки состояния водных объектов с использованием индекса Вудивисса. Предложено усовершенствование методики биоиндикации путем минимизации выборочного усилия и увеличения репрезентативности данных для оперативного мониторинга, позволяющего увидеть очаги бедности таксономического состава бентосных сообществ.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 ноября 2023 года

Подписана к печати: 13 января 2023 года

Введение

Выполнение мониторинговых исследований подразумевает системность и комплексность подхода к отбору проб (Розенберг, 2005). Комплексность и системность предполагают рассмотрение экосистемы как совокупности среды обитания и организмов, взаимодействующих как между собой, так и со средой. Сообщества гидробионтов трансформируются в зависимости от изменяющихся факторов среды. Используемый в качестве инструмента мониторинга метод биоиндикации позволяет установить степень интенсивности воздействия загрязняющих веществ с использованием организмов-биоиндикаторов.

Трудность использования в качестве индикаторов экологического состояния водных объектов донных беспозвоночных обусловлена пространственной и временной неоднородностью их сообществ (Безматерных, 2007). Поэтому для описания полного видового богатства обитающих в том или ином местообитании организмов требуется регулярный отбор проб в ряде точек акватории в течение всего периода их активности. Это условие нередко трудно реализуемо, например, из-за лимита времени, отводимого на мониторинговое исследование, или труднодоступности водного объекта, проводить сборы в котором с желаемым охватом акватории и периодичностью не представляется возможным. Кроме того, изучение видового состава гидробионтов требует высокой квалификации исследователя, способного верно идентифицировать видовую принадлежность собранных беспозвоночных.

Между тем донные беспозвоночные могут быть важными индикаторами состояния экосистемы, и отказываться от их использования в этом качестве нецелесообразно. Для снижения трудозатрат на процедуры биоиндикации разработан ряд биотических индексов, которые позволяют по наличию или отсутствию представителей тех или иных групп организмов оценивать сапробность водного объекта, не проводя определение организмов до уровня вида (Баканов, 2000).

Один из таких индексов – биотический индекс Вудивисса, метрика которого основана на разделении организмов в «группы» по признаку чувствительности к разным уровням загрязнения. В его основу входит положение о том, что по мере увеличения интенсивности загрязнения из сообщества выбывают организмы в порядке их чувстви-

тельности (Баканов, 2000; Woodiwiss, 1980).

Данный индекс был создан для оценки загрязнения рек, но может применяться для литорали озер, где донная фауна наиболее разнообразна (Woodiwiss, 1980). Опыт применения метода Вудивисса в условиях Карелии вызвал необходимость его модификации с учетом некоторых региональных особенностей фауны. Так, в составе зообентоса большинства обследованных рек редко или вовсе не встречается индикаторная или, согласно Вудивиссу, «ключевая» группа организмов – бокоплавцы. Она заменена на *Simuliidae* (личинки мошек), которые широко представлены в водотоках во все сезоны года и аналогично последним реагируют на загрязнение (Кухарев, 1986).

В исследовании зообентоса рек г. Петрозаводска (Барышев, 2023) отмечено снижение таксономического богатства и значений индекса Вудивисса по мере протекания р. Лососинки через территорию города. В работах ряда авторов (Безматерных и др., 1999; Головатюк, Зинченко, 2011) подчеркнута высокая корреляция значений биотического индекса Вудивисса с другими мерами оценки качества воды, а также реакция индекса на изменение абиотических условий среды. Таким образом, биотический индекс Вудивисса является надежной мерой оценки состояния сообществ донных беспозвоночных.

Любая система оценки экологического состояния требовательна к минимальному числу проб. Использование модифицированной для Республики Карелия методики определения биотического индекса Вудивисса включает в себя оценку таксономического состава сообщества по встречаемости 6 таксонов надвидового ранга (Литвиненко, Регеранд, 2013). Для описания таксономического состава сообществ необходимо проанализировать все имеющиеся в пункте наблюдений биотопы. Однако отсутствуют критерии, которые позволили бы определить необходимое количество образцов для описания полного таксономического состава сообщества в зависимости от размера и типа водного объекта.

Частично данную проблему решает моделирование кривых накопления видового (таксономического) богатства. На практике этот метод применяется, например, для оценки увеличения видового богатства с увеличением числа проб или площади обследованной территории. Авторами (Иешко и др., 2020) показано значение данного метода для характеристики видового разноо-

бразия паразитов и определения достаточности размера выборки, а также для прогнозирования видового богатства.

В настоящей работе под термином «таксономическое богатство» понимается число надвидовых рангов макрозообентоса – личинок поденок, веснянок, ручейников, хирономид и амфипод. Объединение в такие крупные таксономические единицы выполнено согласно модифицированной для водных объектов Карелии методике определения индекса Вудивисса (Литвиненко, Регеранд, 2013) и объясняется разной чувствительностью организмов к загрязнению. Другие «индикаторные группы», согласно Т. Н. Поляковой, нами не были рассмотрены, поскольку не были встречены за период исследования.

Цель настоящей работы – оценить экологическое состояние водных объектов г. Петрозаводска с помощью биотического индекса Вудивисса.

Задачи работы:

- Оценка экологического состояния рек Лососинка, Неглинка и литорали Онежского озера с помощью биотического индекса Вудивисса;
- Моделирование кривых накопления

таксономического богатства сообществ разных местообитаний исследуемых водных объектов для определения достаточности выборочного усилия;

- Сравнение модельных параметров кривых накопления таксономического богатства сообществ разных местообитаний исследуемых водных объектов.

Материалы

Исследование таксономического богатства проводили в период с июля по сентябрь на трех водных объектах в черте г. Петрозаводска: р. Лососинке, р. Неглинке и Онежском озере. Пункты наблюдений на Онежском озере располагались на каменисто-галечной литорали, в прибойной зоне Петрозаводской губы. Пункты наблюдений на реках располагались на каменисто-галечной ритрале.

На каждом водном объекте были определены по 2 пункта наблюдений: один в фоновой зоне (индекс «1»), другой – в зоне непосредственного воздействия (индекс «2»). За «фоновую» зону нами в данном исследовании приняты территории, не испытывающие воздействие городских стоков. Карта-схема пунктов наблюдений представлена на рис. 1.

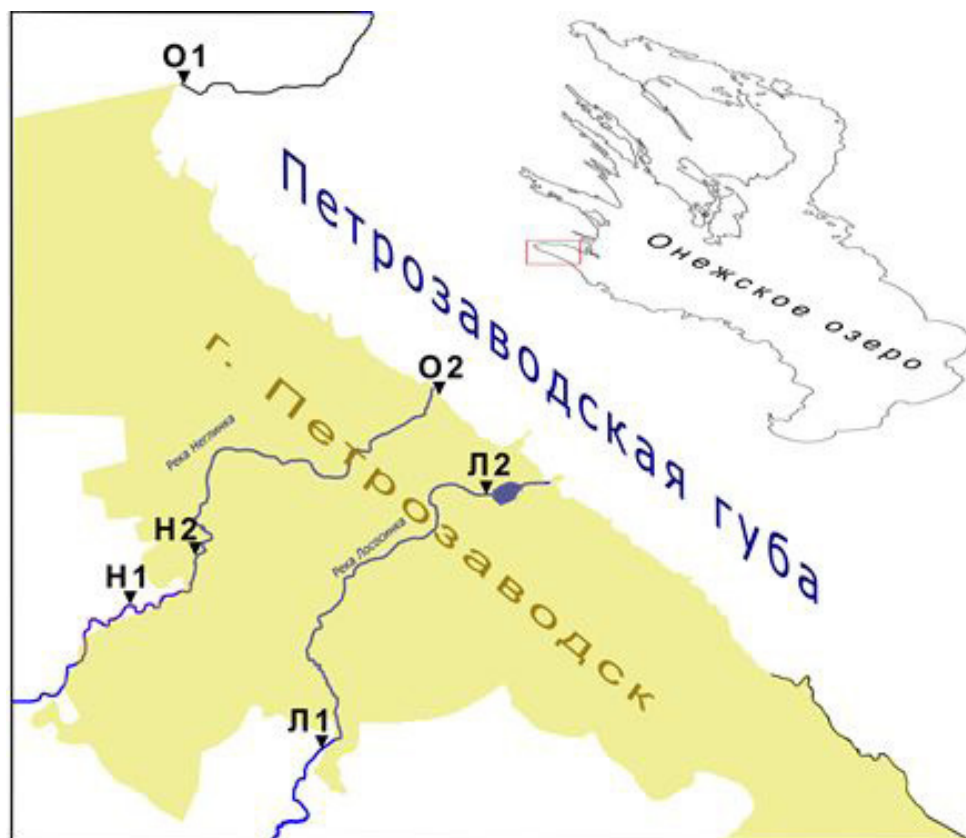


Рис. 1. Месторасположение пунктов отбора проб макрозообентоса. Желтым выделена территория г. Петрозаводска

Fig. 1. Sampling points. The territory of Petrozavodsk is highlighted in yellow

Петрозаводская губа Онежского озера является одним из крупнейших (площадь зеркала – 123 км²) заливов Онежского озера и испытывает антропогенное воздействие ввиду расположения на ее акватории г. Петрозаводска. Петрозаводская губа имеет важное водохозяйственное значение: она является источником хозяйственно-питьевого и промышленного водоснабжения, а также приемником сточных и ливневых вод (Литвиненко, Регеранд, 2013).

Исследуемые реки г. Петрозаводска относятся к малым рекам предгорного типа: длина рек Лососинка и Неглинка составляет 25 и 14 км соответственно (Литвиненко, Регеранд, 2013). Реки различаются по глубине и ширине русла, а также по расходу воды. Так,

глубина русла р. Лососинки меняется от 0.5 до 3 м, а р. Неглинка редко достигает глубины 1 м. Средний годовой расход р. Лососинки составляет 3.7 м³/с, а р. Неглинки – 0.51 м³/с (Литвиненко, Регеранд, 2013).

Методы

В период с 10 июля по 14 сентября 2022 г. было отобрано 36 качественных проб макрозообентоса (по 6 на каждом пункте наблюдений). Организмы отбирали с помощью ручного лова с площади в 5 м², при этом лов не прекращался, пока попадались новые организмы. В нашем исследовании за пробу принимается объем организмов, найденных за один полевой выход. Программа наблюдений представлена ниже (табл. 1).

Таблица 1. Программа отбора проб

Неделя	Даты
1	10.07–12.07
2	20.07–22.07
3	26.07–28.07
4	09.08–11.08
5	16.08–18.08
6	12.09–14.09

Анализ проб проводили в лаборатории, при определении организмов использовались атласы-определители (Хейсин, 1962; Яшнов, 1969). Водных беспозвоночных идентифицировали до уровня так называемых индикаторных групп, включающих систематические категории от отряда и выше. Группа – это для одних животных отдельные виды, для других, трудно определяемых, – более крупные таксоны (Полякова, 2007).

Экологическое состояние водных объектов оценивали с использованием модифицированного для водных объектов Республики Карелия биотического индекса Вудивисса (Литвиненко, Регеранд, 2013). Модификация методики учитывает региональные особенности фауны, в которой редко или вообще не встречаются бокоплавы, поэтому эта индикаторная группа заменена на *Simuliidae* (личинки мошек), которая широко представлена в водотоках и аналогично реагирует на загрязнение (Литвиненко, Регеранд, 2013). Биотический индекс определялся для каждой качественной пробы, поскольку он показывает состояние в конкретный момент времени. Для определения экологического состояния пункта наблюдений за весь период наблюдений по результатам 6 качественных проб (для каждого пункта) нами было

определено среднее значение и медиана индекса Вудивисса (табл. 2).

С целью описания общего тренда нарастания таксономического богатства сообществ для каждого водного объекта в целом и отдельно для каждого пункта отбора проб были построены кривые накопления (Иешко и др., 2019). Таксономическое богатство сообществ макрозообентоса описывали с помощью степенной модели $S = an^b$, где a – ожидаемое значение таксономического богатства в первой пробе, b – скорость накопления таксономического богатства, обусловленная увеличением числа исследованных проб (n). Значимость отличий модельных параметров от нуля проверяли с помощью критерия Стьюдента (t), адекватность модели исходным данным описывали с помощью коэффициента детерминации R^2 . Изменение порядка включения проб в представленный подсчет ведет к получению иного ряда накопления таксономического богатства водных беспозвоночных. В этой связи для корректного анализа необходимо изучать или весь спектр вариантов кривых накопления, или существенное их множество. Задача была решена путем случайной перестановки конкретных проб в исходной выборке (ресамплинг) с последующим рас-

четом новых частных рядов накопления числа таксонов водных беспозвоночных (Иешко и др., 2019). Всего рассчитано по 100 вариантов модельных параметров для каждой выборки. Распределение частот в ряды модельных параметров кривых накопления сравнивали с помощью критерия Колмогорова – Смирнова (D). Данные обрабаты-

ли в среде MS Excel и R 4.1.1 (The R Project..., 2021) с использованием базовых функций.

Результаты

В результате исследований в пробах из Онежского озера, рек Лососинка и Неглинка обнаружили представителей 8 индикаторных групп водных беспозвоночных (табл. 2).

Таблица 2. Индикаторные группы организмов донных беспозвоночных в исследуемых водных объектах

Индикаторные группы	Число представителей индикаторных групп, экз.					
	р. Лососинка		р. Неглинка		Онежское озеро	
	Л1	Л2	Н1	Н2	О1	О2
Бокоплавы Amphipoda	0	0	0	0	1	0
Поденки Ephemeroptera	5	6	0	1	5	0
Веснянки Plecoptera	3	1	0	0	3	0
Ручейники Trichoptera	5	6	4	2	3	0
Хирономиды Chironomidae	1	1	1	1	0	2
W_{cp}	4.5	5.16	2.83	1.66	5.6	0.33
W_m	5	5	4	0.5	6	0

Примечание. W_{cp} – среднее значение индекса Вудивисса по результатам 6 измерений, W_m – медиана индекса Вудивисса по результатам 6 измерений

Самым большим числом индикаторных групп за период наблюдений характеризовались оба пункта р. Лососинка и литораль Онежского озера в пункте «Онего 1». Здесь были встречены представители 4 групп. Минимальным числом групп характеризовались оба пункта р. Неглинка и пункт «Онего 2». Здесь было встречено от 1 до 3 групп организмов.

Наибольшей частотой встречаемости характеризовались представители Trichoptera, Ephemeroptera и Plecoptera. Меньше всего нами было встречено представителей Amphipoda.

По результатам отбора проб пункты «Онего 1», «Лососинка 1», «Лососинка 2» характеризовались наибольшим средним и медианным значением индекса Вудивисса. По среднему значению индекса Вудивисса, вода в этих пунктах наблюдений умеренно-загрязненная. По значению медианы индекса Вудивисса, варьирует от умеренно-загрязненной до чистой.

Кривые накопления таксономического богатства позволяют представить отличия между водоемами в обобщенном виде и оценить скорость его роста с увеличением числа проб. Степенные кривые представлены на рис. 2, параметры моделей даны в табл. 3.

Ход кривых накопления для пунктов фоновой зоны (см. рис. 2: О1, Л1 и Н1) указы-

вает на наибольшее таксономическое богатство в Онежском озере и наименьшее в р. Неглинка. Ожидаемое среднее число таксонов в первой пробе (параметр a , см. табл. 3) р. Лососинки выше, чем в Онежском озере, отличия статистически значимы (критерий Колмогорова – Смирнова, $D = 0.22$, $p = 0.016$). Более высокая скорость накопления (параметр b) в озере ($D = 0.28$, $p < 0.001$) указывает на большее разнообразие населения донных беспозвоночных, чем в реке. В р. Неглинке модель констатирует сильную обедненность населения – среднее ожидаемое таксономическое богатство донных беспозвоночных не превышает единицы, что значимо ниже, чем в озере и р. Лососинке (критерий Колмогорова – Смирнова, $D > 0.94$, $p < 0.001$).

Фоновые участки водных объектов различались по значению выборочного усилия, необходимого для оценки индекса Вудивисса (n). Для р. Лососинки, Онежского озера и р. Неглинка это значение составило 6, 6 и 27 соответственно.

Как показано выше, моделирование накопления таксономического богатства позволяет сравнивать разные водные объекты между собой. Но другая задача состоит в проверке гипотезы, что данная методика подходит для сравнения разных местообитаний в пределах одного водного объекта.

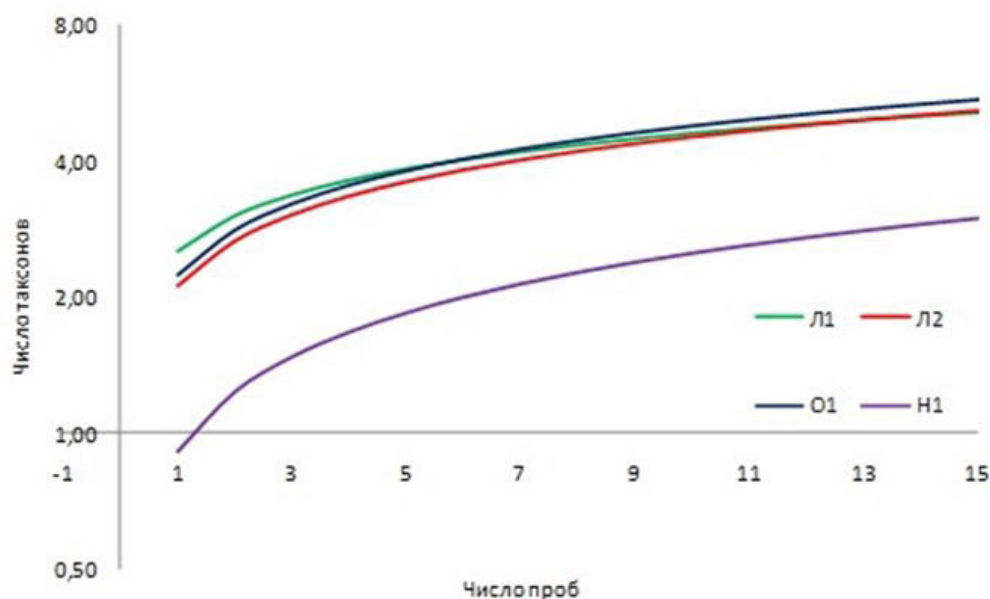


Рис. 2. Кривые накопления таксономического богатства донных беспозвоночных в исследованных водных объектах. Ось ординат – шкала логарифмическая

Fig. 2. Curves of taxonomic wealth accumulation of benthic invertebrate communities in the studied water bodies. The ordinate axis is a logarithmic scale

Таблица 3. Параметры моделей накопления таксономического богатства донных беспозвоночных $S = an^b$

Пункт	Параметры	lim	R^2	Me	lim	n	
Лососинка 1 (Л1)	a	2.53	1.69–3.32	0.5	2.54	2.16–2.8	6
	b	0.26	0.11–0.49		0.25	0.19–0.37	
Онего 1 (О1)	a	2.24	1.01–3.32	0.6	2.38	2.01–2.73	6
	b	0.33	0.11–0.79		0.34	0.26–0.41	
Неглинка 1 (Н1)	a	0.91	0.3–1.37	0.45	0.77	0.67–1.37	27
	b	0.44	0.26–1.08		0.43	0.26–0.57	
Лососинка 2 (Л2)	a	2.11	1.43–3.32	0.54	2.16	1.69–2.7	7
	b	0.33	0.11–0.56		0.36	0.21–0.48	
Онего 2 (О2)	a	0.44	–	0.29	–	–	–
	b	0.5	–		–	–	
Неглинка 2 (Н2)	a	0.73	–	0.59	–	–	–
	b	0.79	–		–	–	

Примечание. Отличие параметров от нуля, критерий Стьюдента $t > 21.8$, $p < 0.001$, lim – доверительные интервалы параметров, полученные бутстреп-методом, R^2 – коэффициент детерминации, Me – медианные значения рядов бутстрепированных значений a и b и их доверительные интервалы, n – выборочное усилие, обусловленное числом проб.

Модели накопления таксономического богатства р. Лососинки представлены на рис. 3. Параметры моделей указаны в табл. 3.

Ход кривых накопления для р. Лососинки (см. рис. 3) указывает на наибольшее таксономическое богатство в пунктах наблюдений, находящихся в фоновой зоне. Ожидаемое среднее количество таксонов в первой случайной пробе (параметр a , см. табл. 3) выше в фоновой зоне, чем в зоне непосредственного воздействия ($D = 0.36$, $p < 0.001$).

Скорость накопления таксономического богатства (параметр b , см. табл. 3) значимо выше в зоне непосредственного воздействия ($D = 0.29$, $p < 0.001$).

Пункты наблюдений на р. Лососинке различались по значению выборочного усилия, необходимого для оценки индекса Вудивисса (n). В фоновой зоне это значение составило 6 проб, в зоне непосредственного воздействия – 7 проб.

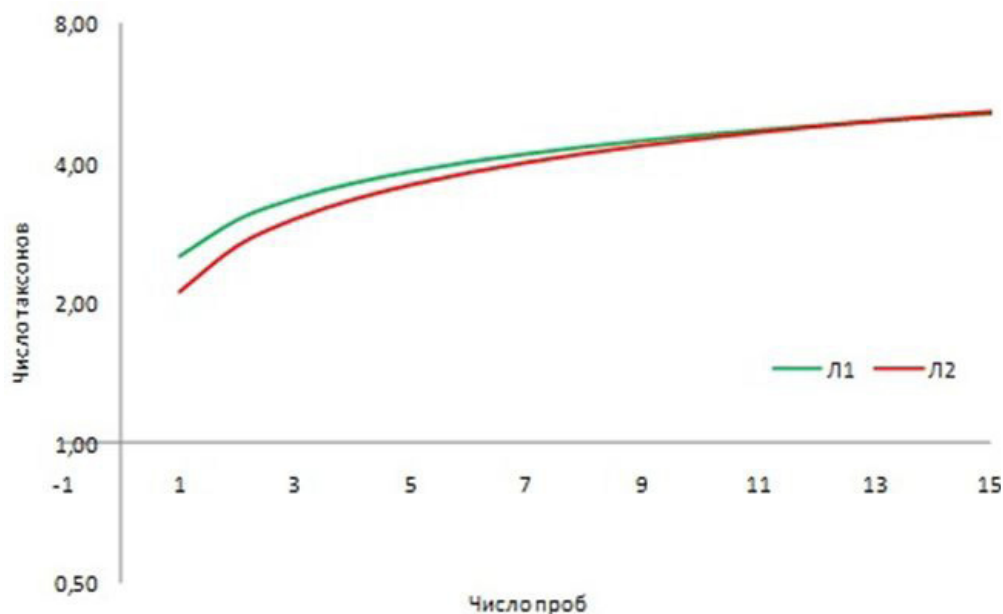


Рис. 3. Таксономическое богатство р. Лососинки. Ось ординат – шкала логарифмическая
Fig. 3. Taxonomic wealth of the Lososinka river. The ordinate axis is a logarithmic scale

Обсуждение

Результаты встречаемости организмов макрозообентоса (см. табл. 2) свидетельствуют о более богатых сообществах в р. Лососинке и фоновом участке Онежского озера. Предположительно, высокое таксономическое богатство в р. Лососинке связано с подходящими условиями для обитания гидробионтов: гидрологическими и гидрохимическими. В р. Неглинке (в зоне непосредственного воздействия) наблюдалось наименьшее число таксонов, что, вероятно, связано с высоким уровнем загрязнения реки в данном месте. Фауна пункта «Онега 2» так же бедна, справедливо суждение о повышенном загрязнении за счет близости пункта наблюдений к устью р. Неглинки и близости к городу.

На протяжении периода наблюдений нами было встречено большое число чувствительных к загрязнению таксонов макрозообентоса – Trichoptera, Ephemeroptera и Plecoptera. Эти организмы являются индикаторами загрязнения и свидетельствуют о хорошем качестве воды (Полякова, 2007). Меньше всего нами было встречено представителей Amphipoda в фоновой зоне Онежского озера. Вероятно, это обусловлено отсутствием густой широколиственной растительности на берегах пунктов наблюдений и высокой температурой воды (Вшивкова и др., 2019).

На протяжении периода исследования наблюдалось изменение индекса Вудивис-

са и соответствующего ему качества воды. В фоновых участках исследуемых водных объектов значения индекса Вудивисса были достоверно более высокими. По-видимому, это связано с влиянием городских стоков на качество воды. Эти результаты оказались схожи с исследованиями р. Лососинки в конце XX в.: значения индекса Вудивисса и соответствующее ему качество воды снижается по мере протекания реки через территорию города (Барышев, 2023).

Различия между показателями биотического индекса W_{cp} и W_m в пунктах наблюдений в пределах одного водного объекта позволяют подтвердить гипотезу о более низком таксономическом богатстве пунктов наблюдений в черте города и более высоком уровне загрязнения.

Результаты биоиндикации с помощью биотического индекса Вудивисса подтверждаются моделями накопления таксономического богатства и их параметрами (см. рис. 2, табл. 3). Так, график модели пункта наблюдений «О1», который характеризуется наибольшим W_{cp} и W_m , проходит выше всех остальных, что говорит о большом таксономическом богатстве озера.

Выборочное усилие, необходимое для оценки индекса Вудивисса, также подтверждает предположение о низком таксономическом богатстве р. Неглинки. В фоновом участке оно в 4 раза выше, чем в таковом у р. Лососинки. Хотя пункт наблюдений «Н1» обладал наименьшим среди фоновых участков индексом Вудивисса, нельзя утверждать, что

бедность бентофауны в нем обусловлена антропогенным загрязнением.

Анализ моделей накопления таксономического богатства для разных местообитаний в пределах одного водного объекта (см. рис. 3, табл. 3) указывает на закономерное снижение таксономического богатства сообществ макрозообентоса при увеличении влияния урбанизации. Таким образом, доказана гипотеза о том, что моделирование накопления таксономического богатства обладает достаточной чувствительностью для сравнения местообитаний в пределах одного водного объекта.

Выборочное усилие, необходимое для оценки индекса Вудивисса, выше в пункте «Л2» по сравнению с пунктом «Л1». Этот факт в сочетании с более низким таксономическим богатством в первой случайной пробе пункта «Л2» позволяет сделать заключение о более низком качестве воды, хотя медианные значения индекса Вудивисса одинаковы.

Заключение

В ходе исследования удалось подтвердить гипотезу о более низком качестве воды пунктов наблюдений, находящихся в зоне непосредственного воздействия. Гипотезу подтверждает значение индекса Вудивисса по результатам отбора проб, а также коэффициенты a моделей накопления таксономического богатства и значение выборочного усилия.

Модельными кривыми обычно описываются тренды накопления видового богатства. Они позволяют математически описать и корректно сравнивать видовую структуру сообществ. Однако, когда цель исследования заключается в сравнении водных объектов по таксономическому составу надвидовых рангов макрозообентоса, можно

говорить об использовании этой методики для описания трендов накопления таксономического богатства. В нашем исследовании удалось проверить и подтвердить возможность использования такого подхода.

Недостатком и одновременно требованием к использованию данного подхода является минимальный объем выборки и разнородность проб для построения рандомизированных рядов. При расчете индекса Вудивисса для пункта наблюдений «Н2» и «О2» мы смогли однозначно определить это значение, основываясь на исходной выборке. Однако компьютерная обработка данных указала нам на необходимость увеличения исходной выборки для описания полного таксономического состава и увеличения надежности результатов. Методика моделирования таксономического богатства чувствительна не только к минимальному объему выборки, но и к числу встреченных организмов.

Мы предполагаем, что методику биоиндикации по индексу Вудивисса можно усовершенствовать, используя кривые накопления таксономического богатства. Это усовершенствование позволит сравнивать водные объекты (и отдельные местообитания в них) по следующим показателям: числу обнаруженных таксонов в первой случайно отобранной пробе, скорости накопления таксономического богатства, выборочному усилию, необходимому для описания полного таксономического состава.

Представляет интерес проверка применения данного подхода к сравнению схожих по уровню антропогенного воздействия местообитаний. Это сравнение необходимо проводить с расчетом расхода, температуры воды, учитывая дрейфующие организмы.

Библиография

- Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутренних вод. 2000. Т. 1. С. 68–82.
- Барышев И. А. Макрозообентос рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2023. 334 с.
- Безматерных Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. 2007. № 85. С. 1–86. DOI: 10.13140/RG.2.1.2432.7207
- Безматерных Д. М., Жихарева О. Н., Мисейко Г. Н., Силантьева М. М. Биологический анализ качества вод бассейна Барнаулки // Известия Алтайского государственного университета. 1999. № 5. С. 107–111.
- Вшивкова Т. С., Иваненко Н. В., Якименко Л. В., Дроздов К. А. Введение в биомониторинг пресных вод. Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2019. 240 с.
- Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д. Применение биотических идентификаторов для оценки качества вод притоков реки Сок (рр. Байтуган, Камышла, Сосновка) // Вестник Волжского университета

- им. В. Н. Татищева. 2011. № 11. С. 10–19.
- Иешко Е. П., Коросов А. В., Соколов С. Г. Видовое богатство сообществ паразитов ротана *Percottus glenii* (Actinopterygii, Odontobutidae) в нативной и приобретенной частях ареала хозяина // Паразитология. 2019. Т. 53, № 2. С. 145–158. DOI: 10.1134/S0031184719020066
- Иешко Е. П., Коросов А. В., Никанорова И. А., Бугмырин С. В. Связь видового богатства сообществ гельминтов и численности хозяина (на примере обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*) // Паразитология. 2020. Т. 54, № 1. С. 3–12. DOI: 10.31857/S1234567806010010
- Кухарев В. И. Методические аспекты биологической оценки качества вод малых водотоков в связи с хозяйственной деятельностью на их водосборах // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Петрозаводск, 1986. С. 73–78.
- Литвиненко А. В., Регеранд Т. И. Водные объекты города Петрозаводска. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 109 с.
- Полякова Т. Н. Рекомендации по оценке состояния экосистем малых водоемов по организмам макрозообентоса // Изучение водных объектов и природно-территориальных комплексов Карелии. Петрозаводск, 2007. С. 85–106.
- Розенберг Г. С. Системно-методологические проблемы современной экологии // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова). Тольятти: Самарский НЦ РАН, 2005. С. 22–36.
- Хейсин Е. М. Краткий определитель пресноводной фауны. М.: Учпедгиз, 1962. 148 с.
- Яшнов В. А. Практикум по гидробиологии. М.: Высшая школа, 1969. 428 с.
- The R Project for Statistical Computing. 2021. URL: <https://www.r-project.org/> (дата обращения: 2020-07-26).
- Woodiwiss F. S. Description of sampling stations, methods of benthic sampling and biological water quality assessment; with some consideration of the influence of sample variation on the assessment values obtained // AquaDocs. 1980. 65 с. URL: <http://hdl.handle.net/1834/22767> (дата обращения 29.10.2023).

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных проблем Севера Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН».

THE EXPERIENCE OF USING THE WOODIWISS INDEX AND INDICATORS OF BENTHIC TAXONOMIC RICHNESS TO ASSESS THE ECOLOGICAL STATE OF WATER BODIES IN PETROZAVODSK

KONOVALOV
Danil Sergeevich

Institute of Water Problems of the North, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 50, Alexander Nevsky ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, konovalov.daniil1998@gmail.com

NAZUKOVA
Yulia Olegovna

Institute of Biology, Ecology and Agrotechnology, Petrozavodsk State University, 31, Krasnoarmeyskaya st., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, nazukova.julia1998@gmail.com

Keywords:

biomonitoring
benthic communities
accumulation curves
modeling

Summary: The article considers the use of the Woodiwiss biotic index to assess the state of water bodies in Petrozavodsk. Sampling was carried out on three water bodies. In each water body, 2 observation points were allocated: the first in the background zone, the second in the zone of direct impact. To increase the representativeness and reliability of the results, power-law models of accumulation of taxonomic wealth $S = a \cdot n^b$ were used, where a is the expected taxonomic wealth in the first random sample, b is the rate of accumulation of taxonomic wealth due to an increase in the number of samples (n). Significant differences in the taxonomic richness of macrozoobenthos communities of the studied water bodies were established. The background plots of water bodies were characterized by a large value of the Woodiwiss index, and a large model parameter a . Apparently, the taxonomic richness of communities is influenced not only by the size and type of water body, but also by organic pollution. This assumption is confirmed by the literature data that as the observation point approaches the city, pollution increases. A hypothesis was put forward about the sufficient sensitivity of the Woodiwiss index to indicate the bottom communities of Karelia. The hypothesis was tested by constructing taxonomic wealth accumulation curves based on the minimum number of taken samples ($n = 6$). It was shown that when using such a technique, there is no need to select a large amount of test material, which simplifies the procedure and reduces costs. In addition, such a technique is sensitive to changes in the habitat conditions of communities in different habitats within the same water body. It is planned that further research will be directed to testing the methodology for bioindication of habitats with similar levels of impact.

Received on: 16 November 2023

Published on: 13 January 2024

References

- Bakanov A. I. The use of zoobenthos for monitoring freshwater reservoirs, *Biologiya vnutrennih vod*. 2000. T. 1. P. 68–82.
- Baryshev I. A. Macrozoobenthos of the rivers of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2023. 334 p.
- Bezmaternyh D. M. Zhihareva O. N. Miseyko G. N. Silant'eva M. M. Biological analysis of the water quality of the Barnaulka basin, *Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta*. 1999. No. S. P. 107–111.
- Bezmaternyh D. M. Zoobenthos as an indicator of the ecological state of aquatic ecosystems in Western Siberia, *Ekologiya. Seriya analiticheskikh obzorov mirovoy literatury*. 2007. No. 85. P. 1–86. DOI: 10.13140/RG.2.1.2432.7207
- Golovatyuk L. V. Zinchenko T. D. The use of biotic identifiers to assess the quality of the waters of the tributaries of the Sok River (Baitugan, Kamyshla, Sosnovka), *Vestnik Volzhskogo universiteta im. V. N. Tatischeva*. 2011. No. 11. P. 10–19.
- Heysin E. M. A brief determinant of freshwater fauna. M.: Uchpedgiz, 1962. 148 p.

- Ieshko E. P. Korosov A. V. Nikanorova I. A. Bugmyrin S. V. The relationship between the species richness of helminth communities and the number of the host (on the example of the common brown tooth *Sorex araneus*), *Parazitologiya*. 2020. T. 54, No. 1. P. 3–12. DOI: 10.31857/S1234567806010010
- Ieshko E. P. Korosov A. V. Sokolov S. G. Species richness of communities of rotan parasites *Percottus glenii* (Actinopterygii, Odontobutidae) in native and acquired parts of the host range, *Parazitologiya*. 2019. T. 53, No. 2. P. 145–158. DOI: 10.1134/S0031184719020066
- Kuharev V. I. Methodological aspects of biological assessment of the water quality of small watercourses in connection with economic activity in their catchments, *Racional'noe ispol'zovanie prirodnyh resursov i ohrana okruzhayushey sredy*. Petrozavodsk, 1986. P. 73–78.
- Litvinenko A. V. Regerand T. I. Water bodies of the city of Petrozavodsk. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. 109 p.
- Polyakova T. N. Recommendations for assessing the state of ecosystems of small reservoirs by macrozoobenthos organisms, *Izuchenie vodnyh ob'ektov i prirodno-territorial'nyh kompleksov Karelii*. Petrozavodsk, 2007. P. 85–106.
- Rozenberg G. S. Systemic and methodological problems of modern ecology, *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii* (sbornik nauchnyh trudov, posvyaschennyy pamyati A. I. Bakanova). Tol'yatti: Samarskiy NC RAN, 2005. P. 22–36.
- The R Project for Statistical Computing. 2021. URL: <https://www.r-project.org/> (data obrascheniya: 2020-07-26).
- Vshivkova T. S. Ivanenko N. V. Yakimenko L. V. Drozdov K. A. Introduction to biomonitoring of fresh waters. Vladivostok: Izd-vo VGUES, 2019. 240 p.
- Woodiwiss F. S. Description of sampling stations, methods of benthic sampling and biological water quality assessment; with some consideration of the influence of sample variation on the assessment values obtained, *AquaDocs*. 1980. 65 p. URL: <http://hdl.handle.net/1834/22767> (data obrascheniya 29.10.2023).
- Yashnov V. A. Practical training in hydrobiology. M.: Vysshaya shkola, 1969. 428 p.



УДК 579.26:579.262

ОСОБЕННОСТИ АССОЦИАТИВНОГО СИМБИОЗА НА ПРИМЕРЕ ИНТЕСТИНАЛЬНОЙ БАКТЕРИОФЛОРЫ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (*PARASALMO MYKISS* WALBAUM)

СИДОРОВА
Наталья Анатольевна

кандидат биологических наук, Петрозаводский государственный университет, 185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, fagafon@yandex.ru

КУЧКО
Александр Алексеевич

Петрозаводский государственный университет, 185910, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, ufer1996@yandex.ru

Ключевые слова:

ассоциативный симбиоз
доминанты
субдоминанты
интестинальная
бактериофлора
минорные микросимбионты
радужная форель

Аннотация: Изучение особенностей ассоциативного симбиоза выполнено на примере кишечной бактериофлоры трех возрастных групп радужной форели, выращенной в условиях садкового содержания в акватории Ладожского озера. Для описания структуры ассоциативного симбиоза кишечника форели использованы методы микробиологического анализа и полногеномное секвенирование по Сенгеру. Для выявления значимости различных таксонов бактерий в ассоциативном симбиозе выполнена серия экспериментов по сокультивированию и оценка жизнеспособности ассоциантов. В результате микробиологического анализа и генотипирования описано 310 видов бактерий, принадлежащих к 37 родам. Благодаря сравнительному изучению состава интестинальной микрофлоры обнаружено, что в возрастной группе 1+ доминируют фирмикутные бактерии, а в возрастных группах 2+ и 3+ – протеобактерии. К константным таксонам отнесены представители 11 родов, для которых описана последовательная смена доминантных, субдоминантных и минорных микросимбионтов в зависимости от возрастной группы форели. Для возрастной группы 1+ очередность смены таксонов состояла из последовательности *Eubacterium* > *Bacteroides* > *Micrococcus* > *Proteus* > *Fusobacterium*, для возрастной группы 2+ *Bacillus* > *Propionibacterium* > *Bacteroides* > *Fusobacterium* > *Citrobacter*, а для возрастной группы 3+ *Bacillus* > *Proteus* > *Flexibacter* > *Campylobacter* > *Cetobacterium*. В результате эксперимента по сокультивированию кишечной бактериофлоры однолетних и двухлетних особей форели описан взаимостимулирующий эффект между ассоциантами, о чем свидетельствуют высокие значения оптической плотности культурального раствора, длительный линейный характер роста, постоянство скорости накопления биомассы и достижение большого числа жизнеспособных клеток в ассоциации.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 13 ноября 2023 года

Подписана к печати: 11 января 2023 года

Введение

Симбиоз у рыб встречается повсеместно и, согласно современной интерпретации, не всегда предполагает наличие специализированных облигатных связей между партнерами (Helfman et al., 2009; Немцева, 2015). Благодаря достижениям в области симбиологии, в литературе все чаще стал встречаться термин «ассоциативный симбиоз» (Проворов, 2001), а микроорганизмы, обитающие на поверхности и во внутренних средах растительных и животных организмов, рассматриваются как представители «ассоциативного симбиоза» (Чёрная, 2017). Согласно первоисточникам (Лобакова, 2006; Бухарин и др., 2007; Яценко-Степанова, Немцева, 2009), к основным компонентам ассоциативного симбиоза относятся макропартнер или хозяин, доминантный симбионт и минорные микросимбионты с функциями, отвечающими за формирование и стабильность существования симбиотических отношений. Функции в основном связаны с биосинтезом широкого спектра метаболитов, с иммунологическими, эволюционными и экологическими процессами (Bordenstein et al., 2015; Woodhams et al., 2020). В составе интестинальной микрофлоры рыб ассоцианты на уровне кишечника обеспечивают относительное постоянство, что во многом зависит от колонизационной резистентности организма хозяина и от многообразных биологических характеристик микроорганизмов. Это способность к адгезии за счет взаимодействия лектинов с гликопротеинами и гликолипидами эпителиальных клеток кишечника или пищевых субстратов, колонизационная активность, конкуренция за питательный субстрат, антагонистическая активность, способность к биопленкообразованию и созданию на уровне желудочно-кишечного тракта специализированных микробных сообществ. В свою очередь колонизация бактериями пищеварительного тракта зависит от pH среды в кишечнике, перистальтики, содержания желчных кислот и пищеварительных ферментов, иммунного ответа хозяина на бактериальную инвазию, а также от присутствия автохтонных бактерий и выраженных антагонистов, способных к биосинтезу антибиотикоподобных соединений (Hansen, Olafsen, 1999; Ringo et al., 2003). В исследованиях, посвященных ассоциативным микроорганизмам (Minich et al., 2020a, б; Riiser et al., 2020), указывается также на важность экзогенных и эндогенных факто-

ров, которые существенно влияют на качественное и количественное разнообразие микрофлоры кишечника рыб. К экзогенным относят особенности водоемов, биоразнообразие микрофлоры воды, рацион питания, а к эндогенным, связанным с организмом хозяина, особенности генетики, физиологии и иммунитета.

Установлено, что среди представителей ассоциативного симбиоза у рыб преобладают аэробные и факультативно-анаэробные виды (Ringo, Birkbeck, 1999). Доминируют виды родов *Aeromonas*, *Acinetobacter*, *Achromobacter*, *Bacillus*, *Bacteroides*, *Citrobacter*, *Corynebacterium*, *Cytophaga* / *Flexibacter*, *Enterobacter*, *Eikenella*, *Escherichia*, *Flavobacterium*, *Hafnia*, *Klebsiella*, *Listeria*, *Micrococcus*, *Moraxella*, *Propionibacterium*, *Proteus*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Staphylococcus* (Austin, 2002). В составе интестинальной аутофлоры рыб обнаружено присутствие молочнокислых бактерий *Lactobacillus casei*, *L. paracasei subsp. paracasei*, *L. brevis*, *L. fermentum*, которые, по мнению некоторых авторов, не являются доминантными, но тем не менее относятся к важным компонентам микрофлоры кишечника за счет способности продуцировать органические кислоты, перекись водорода, широкий спектр бактериоцинов, подавляющих рост патогенных и условно-патогенных видов бактерий (Jankauskiene, 2000). При изучении роли бактерий рода *Lactobacillus* в развитии защитных механизмов у рыб обнаружено, что в зимний период численность лактобактерий в составе микрофлоры кишечника не изменяется, а частота встречаемости основного доминанта *L. casei* может увеличиваться в разы (Jankauskiene, 2000).

Радужная форель относится к традиционным объектам исследований в аквакультуре. Считается, что разнообразие кишечной микрофлоры у представителей вида особенно велико (Sugita et al., 1992, 1997). Бактерии в составе интестинальной микрофлоры кишечника отвечают за колонизационную резистентность ЖКТ форели, обладают прямой антагонистической активностью и способны подавлять возможную персистенцию условных патогенов, а также контролировать взаимодействие доминантных видов с другими представителями ассоциативного симбиоза ЖКТ радужной форели (Izvekova et al., 2007). Перечисленные свойства ассоциантов чрезвычайно важны для понимания закономерностей формирования ассоциативного симбиоза на примере интестинальной ми-

крофлоры, описания бактериальных механизмов колонизационной резистентности ЖКТ рыб с акцентом на последующую разработку альтернативных форм пробиотических препаратов с комплексным воздействием на аллохтонную микрофлору. С учетом того, что снижение колонизационной резистентности организма форели часто сопровождается воспалительными процессами в ЖКТ, проблема исследования ассоциативного симбиоза ЖКТ рыб считается актуальной еще и потому, что открывает новые способы диагностики инфекций объектов аквакультуры и контроля микробиологических нарушений различной этиологии. Вышеизложенное явилось основанием для формулировки цели настоящего исследования, связанного с изучением особенностей ассоциативного симбиоза радужной форели, – описание структуры и выявление значимости отдельных представителей ассоциативного симбиоза интестинальной бактериофлоры форели разных возрастных групп.

Материалы

Для изучения структуры сообщества интестинальной аутофлоры обследовано 36 особей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) семейства лососевые Salmonidae, род лососи *Salmo* Linne в возрасте 1+, 2+ и 3+, выращенных в условиях форелевого хозяйства, расположенного в акватории Ладожского озера. В каждой возрастной группе микробиологический анализ был выполнен для 12 особей форели. Исследования проведены в июле – августе 2023 г., на момент исследования форель содержалась в условиях садкового разведения согласно технологическим требованиям, указанным в Руководстве по ветеринарно-санитарному контролю (2018). Все эксперименты с рыбой выполнены в соответствии с международным этическим стандартом, изложенным в Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в других научных целях, а также согласно требованиям, указанным в Приказе Министерства здравоохранения СССР от 12.08.1977 № 755 «О мерах по дальнейшему совершенствованию организационных форм работы с использованием экспериментальных животных» и других нормативных документах, включая заключение Комитета по этике в области исследований на животных Петрозаводского государственного университета от 7 мая 2020 г. № 274.

Методы

Для изучения состава интестинальной аутофлоры форели в стерильных условиях отбирали образцы кишечника и для неселективного накопления бактерий помещали в среду первичного обогащения следующего состава, г/л: пептон – 10.0; NaCl – 5.0; $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ – 9.0; KH_2PO_4 – 1.5. Чистые штаммы пересеивали на скошенный агар для получения биомассы клеток, необходимой для идентификации по фенотипическим признакам согласно Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (2001). При микроскопическом анализе основных морфологических признаков применяли методы окраски по Граму, Бурри – Гинсу и Пешкову. С помощью питательных сред общего, селективного и дифференциально-диагностического назначения (Гисса, Кларка, Кесслера, кровавого агара, висмут-сульфит агара, Плоскирева, Левина и др.) исследовали культуральные, биохимические и физиологические свойства микроорганизмов (Методы общей бактериологии, 1983; Методические указания..., 1998). Для полногеномного секвенирования выделенных бактерий использовали метод Сенгера (Sanger et al., 1977). Генотипирование выполняли с помощью набора реактивов BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, Inc., USA) на генетическом анализаторе ABI PRISM 3730 (Applied Biosystems, Inc., USA) согласно инструкциям производителя.

Для выявления значимости различных таксонов бактерий в ассоциативном симбиозе выполнена серия экспериментов по совместному культивированию доминантных, субдоминантных и минорных микросимбионтов. В эксперименте участвовали только константные таксоны. Согласно методам количественной оценки доминирования в экологических сообществах (Баканов, 2005), к константным относили таксоны, обнаруженные в более 50 % проб интестинальной микрофлоры, к второстепенным – 25–50 %, к случайным – меньше 25 %. Отобранные таксоны сокультивировали на питательной среде, содержащей 3.4 г панкреатического гидролизата рыбной муки и 5.4 г хлористого натрия. Доза вносимого инокулята составляла 5 % от объема питательной среды. Сокультивирование выполняли на бактериальном биореакторе RTS-1C (BioSan Ltd., Латвия) при температуре 37 ± 0.1 °C. Характер взаимоотношений между бактериями в ассоциации оценивали по достижению максимальных значений оптической плотности

(OD) культурального раствора и жизнеспособности ассоциантов. OD измеряли в режиме реального времени при длине волны 850 нм и точности измерения ± 0.3 OD. Жизнеспособность бактерий оценивали по способности к росту на агаризованной питательной среде с ферментативным гидролизатом. Для этого бульонную культуру исследуемых бактерий в объеме 1 мл смешивали с 9 мл стерильного солевого раствора и выполняли серию разведений от 10^{-1} до 10^{-10} . Для получения статистически значимых результатов из последних трех разведений 0.1 мл культурального раствора диспергировали в чашках Петри с агаризованной питательной средой. Посевы инкубировали при 38 °С в течение 48 часов, после чего подсчитывали количество колоний. Результаты выражали в колониеобразующих единицах в 1 мл среды (КОЕ/мл) (Луста, Фихте, 1990). Полученные данные обрабатывали статистически с использованием программ Excel 2003 и Statistica 6.0 для Windows XP.

Результаты

В результате микробиологического анализа и генотипирования из интестинальной микрофлоры радужной форели было выделено и идентифицировано 310 видов, принадлежащих к домену / Domain Bacteria, 5 филумам / Phylum, 12 классам / Class, 14 порядкам / Order, 27 семействам / Family и 37 родам / Genus. Выполнен сравнительный анализ интестинальной микрофлоры в зависимости от возраста форели, результаты которого представлены на гистограмме с группировкой (рис. 1). При сравнительном анализе структурных особенностей сообщества обнаружено, что с увеличением возраста происходит существенное изменение качественного и количественного состава кишечной бактериофлоры. Так, в составе интестинальной микрофлоры однолеток доминировали фирмикютные бактерии (44.7 %), а в возрастных группах 2+ и 3+ – протеобактерии. Встречаемость протеобактерий у двухлеток достигала 36.4 %, а у трехлеток возрастала до 55.8 %.

Согласно рекомендациям (McGrady-Steed et al., 1997) для оценки объективной функциональной значимости представителей ассоциативного симбиоза в эксперименте по сокультивированию были отобраны таксоны выше видового ранга (род), как более стабильные таксономические единицы (Яценко-Степанова, Немцева, 2009). Из 45 родов отобрано 11 представителей константных (*Bacillus*, *Bacteroides*, *Campylobacter*,

Cetobacterium, *Citrobacter*, *Eubacterium*, *Flexibacter*, *Fusobacterium*, *Micrococcus*, *Propionibacterium*, *Proteus*). Встречаемость остальных представителей (34 рода) в сообществе изменялась от 2.4 до 46.7 %, поэтому они были исключены из эксперимента по сокультивированию.

Матрица эксперимента по сокультивированию представлена в табл. 1.

В зависимости от возраста форели для отобранных таксономических единиц выявлена общая закономерность в смене последовательности доминантных, субдоминантных и минорных микросимбионтов. Для возрастной группы 1+ очередность смены таксонов состояла из последовательности *Eubacterium* > *Bacteroides* > *Micrococcus* > *Proteus* > *Fusobacterium*, для возрастной группы 2+ *Bacillus* > *Propionibacterium* > *Bacteroides* > *Fusobacterium* > *Citrobacter*, а для возрастной группы 3+ *Bacillus* > *Proteus* > *Flexibacter* > *Campylobacter* > *Cetobacterium*. Характерным оказалось стабильное замещение доминантов рода *Eubacterium* на *Bacillus* в составе интестинального сообщества форели возрастных групп 1+ и 2+, выпадение представителей рода *Micrococcus* из кишечной бактериофлоры старших возрастных групп, исключение бактериоидов и фузобактерий из кишечной бактериофлоры возрастной группы 3+ и замещение их на *Flexibacter*, *Campylobacter* и *Cetobacterium*. Также обнаружено полное выпадение представителей гнилостной микрофлоры рода *Proteus* из микрофлоры кишечника форели в возрасте 2+.

Результаты по сокультивированию ассоциантов приведены на типовых графиках RTS-1С (рис. 2–4). Обнаружено, что ассоцианты в составе бактериофлоры кишечника форели в возрасте 1+ и 2+ обладали взаимостимулирующим эффектом (см. рис. 2, 3). Для них прослеживается последовательная смена фаз клеточного роста, в течение которых оптическая плотность культурального раствора вырастала от 0.4 до 1.6–2.2 OD и сохранялась на высоком уровне в течение 160 ч культивирования. Максимальная плотность микробной культуры была зарегистрирована для возрастной группы 1+ (2.2 OD), где ассоциация интестинальной микрофлоры кишечника состояла из доминантных родов *Eubacterium* и *Bacteroides*, субдоминантов *Micrococcus* и *Proteus* и минорных микросимбионтов рода *Fusobacterium*. В данном варианте эксперимента плотность клеток в ассоциации достигла своего максимума к 3-м суткам культивирования и далее сохра-

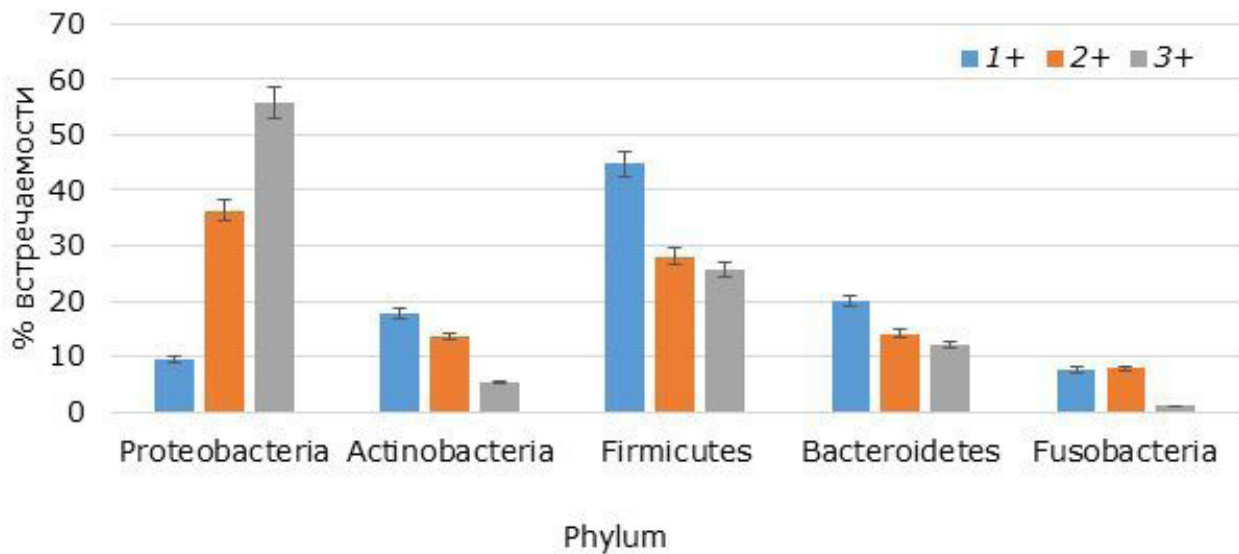


Рис. 1. Структура интестинальной микрофлоры форели исследуемых возрастных групп

Fig. 1. The structure of the intestinal microflora of trout of the studied age groups

Таблица 1. Представители ассоциативного симбиоза интестинальной микрофлоры радужной форели исследуемых возрастных групп

Состав ассоциативного симбиоза	Возраст исследуемых групп форели		
	1+	2+	3+
	<i>Eubacterium</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Bacillus</i>
	<i>Bacteroides</i>	<i>Propionibacterium</i>	<i>Proteus</i>
	<i>Micrococcus</i>	<i>Bacteroides</i>	<i>Flexibacter</i>
	<i>Proteus</i>	<i>Fusobacterium</i>	<i>Campylobacter</i>
	<i>Fusobacterium</i>	<i>Citrobacter</i>	<i>Cetobacterium</i>

няла линейный характер, что связано с постоянством скорости накопления биомассы и образованием важных для бактерий вторичных метаболитов в виде внеклеточных ферментов или антибиотикоподобных соединений. В варианте по сокультивированию поликультуры бактериофлоры кишечника форели в возрасте 3+, представленной доминантами *Bacillus* и *Proteus*, субдоминантами рода *Flexibacter* и минорными микросимбионтами *Campylobacter* и *Cetobacterium*, плотность клеток в ассоциации была минимальной 0.4–0.6 OD и в течение эксперимента не увеличивалась из-за приостановки процессов метаболизма ассоциантами (см. рис. 3).

Результаты оценки жизнеспособности ассоциантов, полученные по данным сокультивирования в ферментере в зависимости от структуры ассоциативного симбиоза и возраста форели, представлены в табл. 2. Максимальное количество жизнеспособных бактериальных клеток выявлено в эксперименте по изучению жизнеспособности ассоциантов кишечной бактериофлоры форели в возрасте 1+. Средние значения численно-

сти бактериоидов в ассоциации достигали $7.2 \pm 1.9 \times 10^8$ КОЕ/мл, эубактерий – $6.5 \pm 2.1 \times 10^6$ КОЕ/мл, а микрококков – $2.8 \pm 1.1 \times 10^4$ КОЕ/мл. Количество жизнеспособных клеток протей и фузобактерий оставалось на уровне $1.4\text{--}4.6 \pm 1.2 \times 10^2$ КОЕ/мл. Характерно, что по сравнению с возрастной группой форели 1+, количество жизнеспособных бактериоидов в кишечнике форели в возрасте 2+ существенно снизилось до $4.9 \pm 1.3 \times 10^3$ КОЕ/мл, количество фузобактерий практически не изменилось, а наибольшее число жизнеспособных клеток пришлось на представителей родов *Bacillus* ($5.4 \pm 1.3 \times 10^4$ КОЕ/мл) и *Propionibacterium* ($1.2 \pm 1.1 \times 10^4$ КОЕ/мл). В варианте с ассоциативным симбиозом бактериофлоры кишечника форели в возрасте 3+ после субкультивирования жизнеспособность сохранили только представители трех родов из пяти. Это бациллы, протей и кампилобактер. Средние значения численности бацилл в ассоциации не превышали $1.5 \pm 1.1 \times 10^2$ КОЕ/мл, протей – $2.1 \pm 1.3 \times 10^4$ КОЕ/мл, а кампилобактерий – $2.4 \pm 1.3 \times 10^2$ КОЕ/мл.

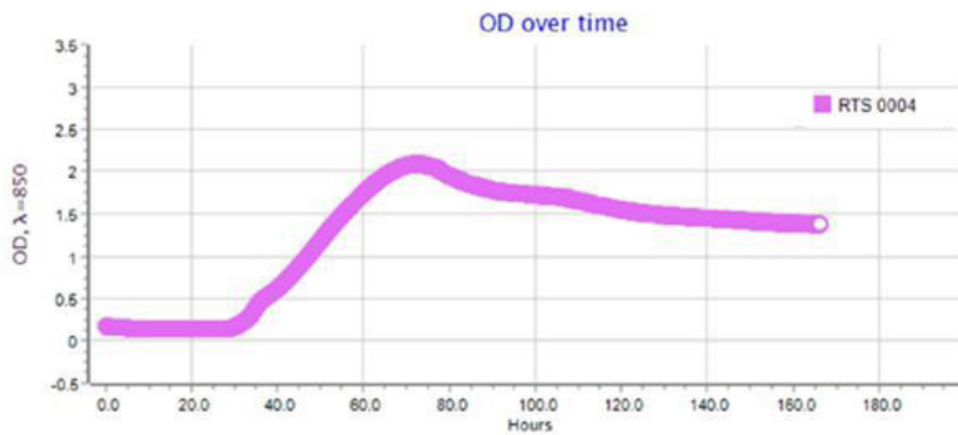


Рис. 2. Типовой график по сокультивированию бактерий в составе интестинальной бактериофлоры радужной форели в возрасте 1+

Fig. 2. A typical schedule for the co-culture of bacteria in the intestinal bacteriome of rainbow trout aged 1+

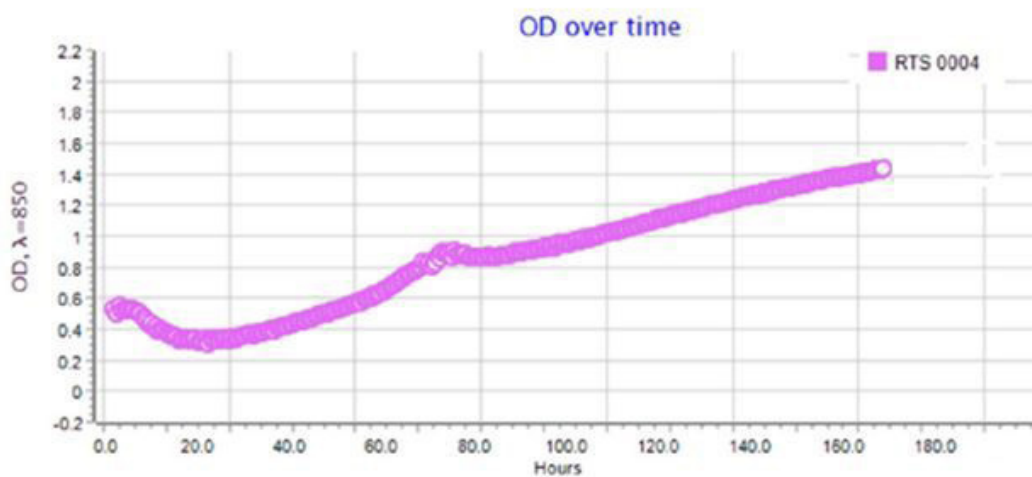


Рис. 3. Типовой график по сокультивированию бактерий в составе интестинальной бактериофлоры радужной форели в возрасте 2+

Fig. 3. A typical schedule for the co-culture of bacteria in the intestinal bacteriome of rainbow trout aged 2+

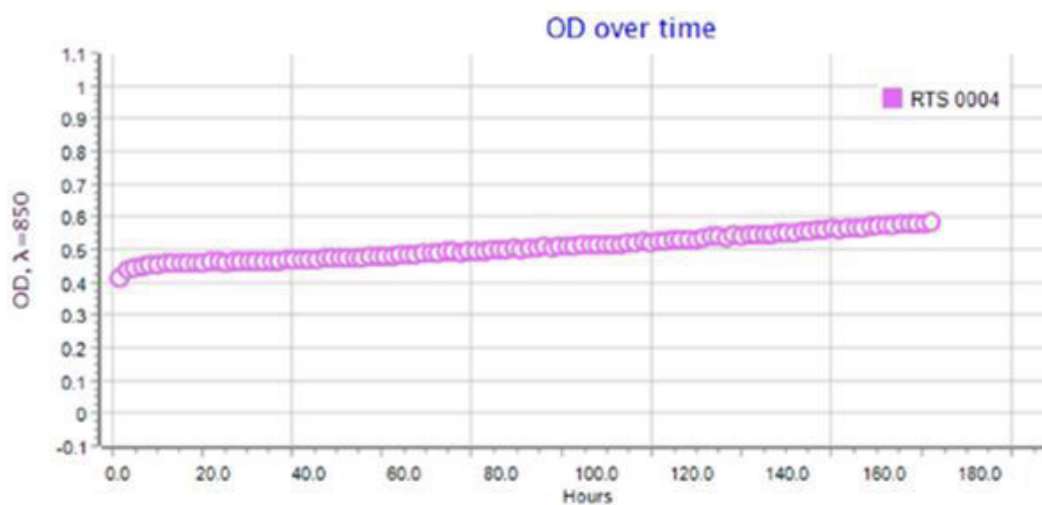


Рис. 4. Типовой график по сокультивированию бактерий в составе интестинальной бактериофлоры радужной форели в возрасте 3+

Fig. 4. A typical schedule for the co-culture of bacteria in the intestinal bacteriome of rainbow trout aged 3+

Таблица 2. Жизнеспособность бактерий в составе интестинальной бактериофлоры радужной форели

Структура ассоциативного симбиоза				
Количество жизнеспособных клеток (КОЕ/мл), возраст форели 1+				
<i>Eubacterium</i>	<i>Bacteroides</i>	<i>Micrococcus</i>	<i>Proteus</i>	<i>Fusobacterium</i>
$6.5 \pm 2.1 \times 10^6$	$7.2 \pm 1.9 \times 10^8$	$2.8 \pm 1.1 \times 10^4$	$1.4 \pm 1.2 \times 10^2$	$4.6 \pm 1.2 \times 10^2$
Количество жизнеспособных клеток (КОЕ/мл), возраст форели 2+				
<i>Bacillus</i>	<i>Propionibacterium</i>	<i>Bacteroides</i>	<i>Fusobacterium</i>	<i>Citrobacter</i>
$5.4 \pm 1.3 \times 10^4$	$1.2 \pm 1.1 \times 10^4$	$4.9 \pm 1.3 \times 10^3$	$6.8 \pm 1.6 \times 10^2$	$2.1 \pm 1.1 \times 10^2$
Количество жизнеспособных клеток (КОЕ/мл), возраст форели 3+				
<i>Bacillus</i>	<i>Proteus</i>	<i>Flexibacter</i>	<i>Campylobacter</i>	<i>Cetobacterium</i>
$1.5 \pm 1.1 \times 10^2$	$2.1 \pm 1.3 \times 10^4$	0	$2.4 \pm 1.3 \times 10^2$	0

Обсуждение

В результате выполненного исследования структурной организации ассоциативного сообщества интестинальной бактериофлоры радужной форели обнаружено, что в его состав входит 310 видов бактерий, принадлежащих к 37 родам. В возрастной группе форели 1+ доминируют фирмикутные бактерии (44.7 %), а в возрастных группах 2+ и 3+ – протеобактерии (36.4 % и 55.8 % соответственно). В зависимости от возраста форели наблюдается замещение фирмакутов (возрастная группа 1+) на протеобактерии (возрастные группы 2+ и 3+). Установлено, что среди представителей идентифицированных родов только 11 из 37 принадлежат к константным таксономическим единицам и встречаются в более 50 % проб интестинальной микрофлоры. Это представители родов *Bacillus*, *Bacteroides*, *Campylobacter*, *Cetobacterium*, *Citrobacter*, *Eubacterium*, *Flexibacter*, *Fusobacterium*, *Micrococcus*, *Propionibacterium* и *Proteus*. В результате выявления значимости отдельных таксонов в пределах исследуемого ассоциативного симбиоза обнаружена сложная перестройка ассоциантов с последовательной сменой доминантных, субдоминантных и минорных таксонов. При заданных условиях сокультивирования в вариантах эксперимента с кишечной бактериофлорой однолетних и двухлетних особей форели представители константных таксонов оказались способными за счет комплекса биологических факторов к формированию стойких симбиотических связей, включающих взаимодействие

доминантных видов с постоянными микропартнерами, о чем свидетельствуют не только высокие значения оптической плотности культурального раствора ассоциантов (до 2.2 OD), но и длительный линейный характер роста (до 160 ч), постоянство скорости накопления биомассы, а также высокие значения количества жизнеспособных клеток в ассоциации ($7.2 \pm 1.9 \times 10^8$ КОЕ/мл). Согласно исследованиям симбиотической микрофлоры рыб (Izvekova et al., 2007), подобные свойства ассоциантов в пределах сообщества связаны с целым комплексом абиотических и биотических факторов, в т. ч. с типом питания и образом жизни макроорганизма.

Заключение

Таким образом, полученные данные являются основой для более подробного изучения структуры и причин возникновения ассоциативного симбиоза между представителями кишечной бактериофлоры форели, включая и зависимость от средовых факторов различного генеза. Благодаря данным о структурных особенностях ассоциативного симбиоза интестинальной микрофлоры радужной форели станет возможным не только объективно оценивать состояние организма рыбы на момент исследования, но и получать долгосрочный прогноз о патологических изменениях, вызванных соматическими и инфекционными агентами. Для этого следует комплексно и детально исследовать не только видовой состав аутофлоры рыб, но и выявлять закономерности образования сложных симбиотических связей.

Библиография

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНЦ, 2005. С. 37–67.
- Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Немцева Н. В., Черкасов С. В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 264 с.
- Лобакова Е. С. Ассоциативная симбиология на примере растительных симбиозов // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. 2006. № 4. С. 9–16.
- Луста К. А., Фихте Б. А. Методы определения жизнеспособности микроорганизмов. Пушино: ОНТИ НЦБИ, 1990. 186 с.
- Методические указания по лабораторной диагностике псевдомонозов рыб. М.: Министерство сельского хозяйства и продовольствия РФ, 1998. 16 с.
- Методы общей бактериологии / Под. ред. Ф. Герхарда. Т. 1. М.: Мир, 1983. 340 с.
- Немцева Н. В. Симбиотические взаимодействия гидробионтов и их использование для оценки экологического состояния водоемов в системе мониторинга // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10 (185). С. 229–231.
- Проворов Н. А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. С. 472–495.
- Руководство по ветеринарно-санитарному контролю племенных рыбоводных хозяйств. М.: Изд-во ФГБНУ «Росинформагротех», 2018. 52 с.
- Чёрная Л. В. Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных // Научное обозрение. Биологические науки. 2017. № 2. С. 153–156.
- Яценко-Степанова Т. Н., Немцева Н. В. Структурная организация фитопланктонного сообщества водоемов с позиций концепции ассоциативного симбиоза // Вестник ОГУ. 2009. № 12 (106). С. 71–76.
- Austin B. The Bacterial Microflora of Fish // *Sci. World J.* 2002. № 2. P. 558–572.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. New York: Springer Science & Business Media, 2001. 1388 p.
- Bordenstein S. R., Theis K. R. Host Biology in Light of the Microbiome: Ten Principles of Holobionts and Hologenomes // *PLoS Biol.* 2015. № 13 (8). P. 202–226.
- Izvekova G. I., Izvekov E. I., Plotnikov A. O. Symbiotic Microflora in Fishes of Different Ecological Groups // *Biology Bulletin.* 2007. Vol. 34, № 6. P. 610–618.
- Hansen G. H., Olafsen J. A. Bacterial Interactions in Early Life Stages of Marine Cold Water Fish // *Microbiol. Ecol.* 1999. Vol. 38. P. 1–26.
- Helfman G. S., Collette B. B., Facey D. E., Bowen B. W. The diversity of fishes. Second Edition. Malaysia: Vivar Printing, 2009. P. 217–284.
- Jankauskiene R. Defence Mechanisms in Fish: Lactobacillus Genus Bacteria of Intestinal Wall in Feeding and Hibernating Carps // *Ekologija (Vilnius).* 2000. № 1. P. 3–6.
- McGrady-Steed J., Harris P. M., Morin P. J. Biodiversity regulates ecosystem predictability // *Nature.* 1997. Vol. 390. P. 162–165.
- Minich J. J., Petrus S., Michael J. D., Michael T. P., Knight R., Allen E. E. Temporal, Environmental, and Biological Drivers of the Mucosal Microbiome in a Wild Marine Fish // *Scomber japonicus. mSphere.* 2020a. № 5 (3). P. 123–134.
- Minich J. J., Poore G. D., Jantawongsri K., Johnston C., Bowie K., Bowman J., et al. Microbial Ecology of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Hatcheries: Impacts of the Built Environment on Fish Mucosal Microbiota // *Appl. Environ. Microbiol.* 2020b. № 86 (12). P. 207–211.
- Riiser E. S., Haverkamp T. H. A., Varadharajan S., Borgan O., Jakobsen K. S., Jentoft S., et al. Metagenomic Shotgun Analyses Reveal Complex Patterns of Intra- and Interspecific Variation in the Intestinal Microbiomes of Codfishes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2020. № 86 (6). P. 106–113.
- Ringo E., Birkbeck T. H. Intestinal microflora of fish and fry: A review // *Aquac Res.* 1999. № 30 (2). P. 73–93.
- Ringø E., Olsen R.E., Mayhew T. M., Myklebust R. Electron Microscopy of the Intestinal Microflora of Fish // *Aquaculture.* 2003. Vol. 227. P. 395–415.
- Sanger F., Nidclen S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-remmanng inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sc. USA.* 1977. № 84. P. 5463–5467.
- Sugita H., Shen K. Z., North R. A. 5-Hydroxytryptamine is a fast excitatory transmitter at 5-HT₁ receptors in rat amygdala // *Fish. Sci.* 1992. № 8. P. 199–203.
- Sugita H., Shibuya K., Hanada H., Deguchi Y. Anti-bacterial Abilities of Intestinal Microflora of River Fish // *Fish. Sci.* 1997. Vol. 63, № 3. P. 378–383.
- Woodhams D. C., Bletz M. C., Becker C. G., Bender H. A., Buitrago-Rosas D., Diebboll H., et al. Host-associated microbiomes are predicted by immune system complexity and climate // *Genome Biol.* 2020. № 21 (1). P. 23.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 322-23 (Соглашение № 23-16-20026), проводимого совместно с Республикой Карелия с финансированием из Фонда венчурных инвестиций Республики Карелия (ФВИ РК).

FEATURES OF ASSOCIATIVE SYMBIOSIS ON THE EXAMPLE OF INTESTINAL BACTERIOFLORA OF RAINBOW TROUT (*PARASALMO MYKISS* WALBAUM)

SIDOROVA
Natalia Anatolyevna

PhD, Petrozavodsk State University (33, Lenin Ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910), fagafon@yandex.ru

KUCHKO
Alexander Alexeyevich

Petrozavodsk State University (33, Lenin Ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910), ufer1996@yandex.ru

Keywords:

associative symbiosis
dominants
subdominants
intestinal bacterioflora
minor microsymbionts
rainbow trout

Summary: The features of associative symbiosis were studied on the example of intestinal bacterioflora of three age groups of rainbow trout grown in conditions of cage culture in the waters of Lake Ladoga. Methods of microbiological analysis and Sanger genome-wide sequencing were used to describe the structure of associative symbiosis of trout intestine. To identify the significance of various bacterial taxa in associative symbiosis, a series of experiments on co-culture and evaluation of the viability of associates were performed. As a result of microbiological analysis and genotyping, 310 bacterial species belonging to 37 genera were described. Due to a comparative study of the composition of the intestinal microflora, it was found that firmicutes dominated in the age group 1+, and proteobacteria dominated in the age groups 2+ and 3+. Representatives of 11 genera were classified as constant taxa, for which a sequential change of dominant, subdominant and minor microsymbionts was described, depending on the age group of trout. For the age group 1+ the priority of taxon changes consisted of the sequence of Eubacterium >

Received on: 13 November 2023

Published on: 11 January 2024

References

- Austin B. The Bacterial Microflora of Fish, *Sci. World J.* 2002. No. 2. R. 558–572.
- Bakanov A. I. Quantitative assessment of dominance in ecological communities, *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii. Tol'yatti: SamNC, 2005.* P. 37–67.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. New York: Springer Science & Business Media, 2001. 1388 r.
- Bordenstein S. R., Theis K. R. Host Biology in Light of the Microbiome: Ten Principles of Holobionts and Hologenomes, *PLoS Biol.* 2015. No. 13 (8). R. 202–226.
- Buharin O. V. Lobakova E. S. Nemceva N. V. Cherkasov S. V. Associative symbiosis. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 264 p.
- Features of gastric digestion in ruminants, *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki.* 2017. No. 2. P. 153–156.
- Guidelines for veterinary and sanitary control of breeding fish farms: scientific and practical publishing house. M.: Izd-vo FGBNU «Rosinformagroteh», 2018. 52 p.
- Hansen G. H., Olafsen J. A. Bacterial Interactions in Early Life Stages of Marine Cold Water Fish, *Microbiol. Ecol.* 1999. Vol. 38. P. 1–26.
- Helfman G. S., Collette B. B., Facey D. E., Bowen B. W. The diversity of fishes. Second Edition. Malaysia: Vivar Printing, 2009. R. 217–284.
- Izvekova G. I., Izvekova E. I., Plotnikov A. O. Symbiotic Microflora in Fishes of Different Ecological Groups, *Biology Bulletin.* 2007. Vol. 34, No. 6. R. 610–618.
- Jankauskiene R. Defence Mechanisms in Fish: Lactobacillus Genus Bacteria of Intestinal Wall in Feeding and Hibernating Carps, *Ekologija (Vilnius).* 2000. No. 1. R. 3–6.
- Lobakova E. S. Associative symbiology on the example of plant symbioses, *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16. Biologiya.* 2006. No. 4. P. 9–16.
- Lusta K. A. Fihte B. A. Methods for determining the viability of microorganisms. Puschino: ONTI NCBI, 1990. 186 p.
- McGrady-Steed J., Harris P. M., Morin P. J. Biodiversity regulates ecosystem predictability, *Nature.* 1997. Vol. 390. R. 162–165.

- Methodological guidelines for the laboratory diagnosis of pseudomonoses of fish. M.: Ministerstvo sel'skogo hozyaystva i prodovol'stviya RF, 1998. 16 p.
- Methods of general bacteriology, Pod. red. F. Gerharda. T. 1. M.: Mir, 1983. 340 p.
- Minich J. J., Petrus S., Michael J. D., Michael T. P., Knight R., Allen E. E. Temporal, Environmental, and Biological Drivers of the Mucosal Microbiome in a Wild Marine Fish, *Scomber japonicus*. mSphere. 2020a. No. 5 (3). R. 123–134.
- Minich J. J., Poore G. D., Jantawongsri K., Johnston C., Bowie K., Bowman J., et al. Microbial Ecology of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Hatcheries: Impacts of the Built Environment on Fish Mucosal Microbiota, *Appl. Environ. Microbiol.* 2020b. No. 86 (12). R. 207–211.
- Nemceva N. V. Symbiotic interactions of hydrobionts and their use to assess the ecological state of reservoirs in the monitoring system, *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. No. 10 (185). P. 229–231.
- Provorov N. A. The genetic and evolutionary foundations of the doctrine of symbiosis, *Zhurnal obschey biologii*. 2001. T. 62. P. 472–495.
- Riiser E. S., Haverkamp T. H. A., Varadharajan S., Borgan O., Jakobsen K. S., Jentoft S., et al. Metagenomic Shotgun Analyses Reveal Complex Patterns of Intra- and Interspecific Variation in the Intestinal Microbiomes of Codfishes, *Appl. Environ. Microbiol.* 2020. No. 86 (6). R. 106–113.
- Ringø E., Olsen R.E., Mayhew T. M., Myklebust R. Electron Microscopy of the Intestinal Microflora of Fish, *Aquaculture*. 2003. Vol. 227. P. 395–415.
- Ringo E., Birkbeck T. H. Intestinal microflora of fish and fry: A review, *Aquac Res.* 1999. No. 30 (2). R. 73–93.
- Sanger F., Nidclen S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-remmanng inhibitors, *Proc. Natl. Acad. Sc. USA*. 1977. No. 84. R. 5463–5467.
- Stepanova T. N. Nemceva N. V. Structural organization of the phytoplankton community of reservoirs from the standpoint of the concept of associative symbiosis, *Vestnik OGU*. 2009. No. 12 (106). P. 71–76.
- Sugita H., Shen K. Z., North R. A. 5-Hydroxytryptamine is a fast excitatory transmitter at 5-HT₁ receptors in rat amygdala, *Fish. Sci.* 1992. No. 8. R. 199–203.
- Sugita H., Shibuya K., Hanada H., Deguchi Y. Anti-bacterial Abilities of Intestinal Microflora of River Fish, *Fish. Sci.* 1997. Vol. 63, No. 3. R. 378–383.
- Woodhams D. C., Bletz M. C., Becker C. G., Bender H. A., Buitrago-Rosas D., Diebboll H., et al. Host-associated microbiomes are predicted by immune system complexity and climate, *Genome Biol.* 2020. No. 21 (1). R. 23.



УДК 582.29, 581.52

К АНАЛИЗУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЭПИЛИТНОГО ЛИШАЙНИКА *RHIZOCARPON GEOGRAPHICUM* НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО- ЗАПАДНОГО БЕЛОМОРЬЯ

СОНИНА
Анжелла Валерьевна

доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ), 185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, angella_sonina@mail.ru

ПЕТРОВ
Родион Сергеевич

ФГБОУ ВО Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ), 185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, petrov.rodionb@mail.ru

ШАХНОВИЧ
Марк Михайлович

кандидат исторических наук, Центр гуманитарных проблем Баренц региона ФИЦ «Кольский научный центр Российской академии наук», 184200, Мурманская область, г. Апатиты, Академгородок, 40-а, marksuk62@mail.ru

Ключевые слова:
ризокарпон географический
ценопопуляция
таллом
моновидовое пятно
валунные сложения
Республика Карелия
Мурманская область

Аннотация: Выполнены исследования ценопопуляций эпилитного лишайника *Rhizocarpon geographicum* на валунных сложениях (ямы, кучи) – археологических памятниках на севере Республики Карелия и на юге Мурманской области, которые расположены в лесных сообществах северо-таежной зоны. В работе использованы два подхода к выделению внутривокупной единицы для лишайников: в качестве функциональной единицы рассматривается отдельная особь (таллом) и моновидовое пятно при слиянии мелких таллонов или при разрастании их фрагментов (в пределах пятна невозможно однозначно выделить границы отдельных таллонов). В полевых условиях анализировали синузии с участием *Rh. geographicum*, проведена их фотосъемка относительно мерного эталона. Получено 127 фотографий, на которых в программе ImageJ определяли площади таллонов и пятен ризокарпона в трехкратной повторности. Для каждого объекта были посчитаны средние значения площади таллонов *Rh. geographicum* или моновидовых пятен и построены вариационные ряды. Анализ распределения отдельных таллонов и моновидовых пятен в ценопопуляциях двух мест исследования выявил схожие черты. Распределения в вариационных рядах описываются логарифмической функцией ($R^2 \dots 0.78-0.95$). В ценопопуляциях отдельных таллонов выявлено почти в три раза меньше, чем моновидовых пятен. Определены общие закономерности. Моновидовые пятна могут иметь размеры меньшие, чем отдельные особи. Мелкие талломы в синузии не достигают размеров, описываемых логарифмической функцией, в результате конкурентных отношений. Крупные пятна значительно превосходят значения уравнений. Выявлено, что моновидовые пятна *Rh. geographicum*, сформированные на ранних этапах, ведут себя как индивидуумы, что позволяет рассматривать их как функциональную единицу ценопопуляции наряду с дискретными талломами. Моновидовые пятна меняются структурно во време-

ни, могут формироваться из талломов и пятен меньшего размера в разные периоды своего развития. Самое крупное пятно не является самым старым в ценопопуляции, что делает невозможным использование этого подхода в лихенометрии.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Г. Цуриков

Получена: 07 ноября 2023 года

Подписана к печати: 23 декабря 2023 года

Введение

В современной лихенологии активно развивается популяционное направление исследований (Михайлова, 2005; Tarasova et al., 2008; Микрюков, 2011; Суетина, 2016 и др.). Однако четкого определения понятия популяции для лишайников – симбиотрофных многокомпонентных организмов в настоящее время не существует. В широком смысле этот термин трактуется как группа талломов одного вида, более или менее пространственно изолированная от других аналогичных групп (Микрюков, 2011). Одна из ключевых методологических проблем – это определение объема элементарной внутривидовой популяционной единицы. Этот вопрос не имеет однозначного ответа и для растений (Воронцова и др., 1976). В отличие от животных растения и большинство лишайников ведут прикрепленный образ жизни, что, с одной стороны, четко разграничивает в пространстве элементы популяции, но, с другой стороны, вызывает затруднения с выделением внутривидовой популяционной единицы.

В ботанике существует несколько взглядов на структурную единицу популяции. Некоторые исследователи рассматривают в качестве такой единицы особь семенного или вегетативного происхождения (партикулу), другие – клон (совокупность особей вегетативного размножения), а порой и часть особи (фитомер, побег, парциальный куст) (Жукова, 2001; Ильина, 2010). В лихенологии также преобладает представление об элементарной единице популяции как особи, отдельного таллома, который на момент исследования фиксируется как дискретное образование. Однако в случае, когда невозможно выделить дискретную особь из-за того, что листоватые и, чаще, накипные лишайники образуют скопления, где талломы механически прорастают друг в друга, в качестве элементарной единицы принимают так называемый функциональный индивидуум, т. е. совокупность всех талломов одного вида, населяющих единицу субстрата (например, ствол дерева) (Михайлова, 2005; Тарасова и др., 2012).

Популяционные исследования лишайников преимущественно выполнены на широко распространенных или уязвимых видах лишайников, главным образом эпифитной экологической группы (Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 1999, 2016; Глотов, Суетина, 2005; Суетина, Глотов, 2015). Для эпилитной группы накипных жизненных форм такого рода исследования не проводились. Без знания структуры и состояния ценопопуляций эпилитных видов невозможно использование метода лихенометрии для оценки возраста субстрата, который активно применяется в работе археологами и гляциологами (Beschel, 1961; Armstrong, 2002; Bradwell, Armstrong, 2007; Галанин, 2012; Курбатов, Сони́на, 2018). Так, признанным в лихенометрии видом является эпилит *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC, у которого для целей датирования минимального возраста стабильного субстрата используют диаметр самого крупного таллома (McCarthy, 2013). Остается невыясненным вопрос, что представляет собой самый крупный в сингузии таллом этого вида: отдельную особь или группу особей, сформировавших пятно? Можно ли использовать моновидовое пятно для оценки возраста субстрата?

В настоящем исследовании, цель которого – изучение состояния ценопопуляции эпилитного лишайника *Rhizocarpon geographicum* на каменных сложениях в условиях северной тайги, используется оба вышеописанных подхода при выделении внутривидовой популяционной единицы: отдельная особь (таллом) и функциональная единица – моновидовое пятно, включающее несколько особей вида, границы которых невозможно выделить.

Материалы

Исследование выполнено на археологических объектах – валунных сложениях (ямы и кучи – «платформы»), которые расположены на территории Лоухского административного района Республики Карелия (РК) рядом с озером Топорное (65°98'N, 33°27'E) и Терского района Мурманской области у реки Хлебная (66°59'N, 34°87'E) (рис. 1, 2).

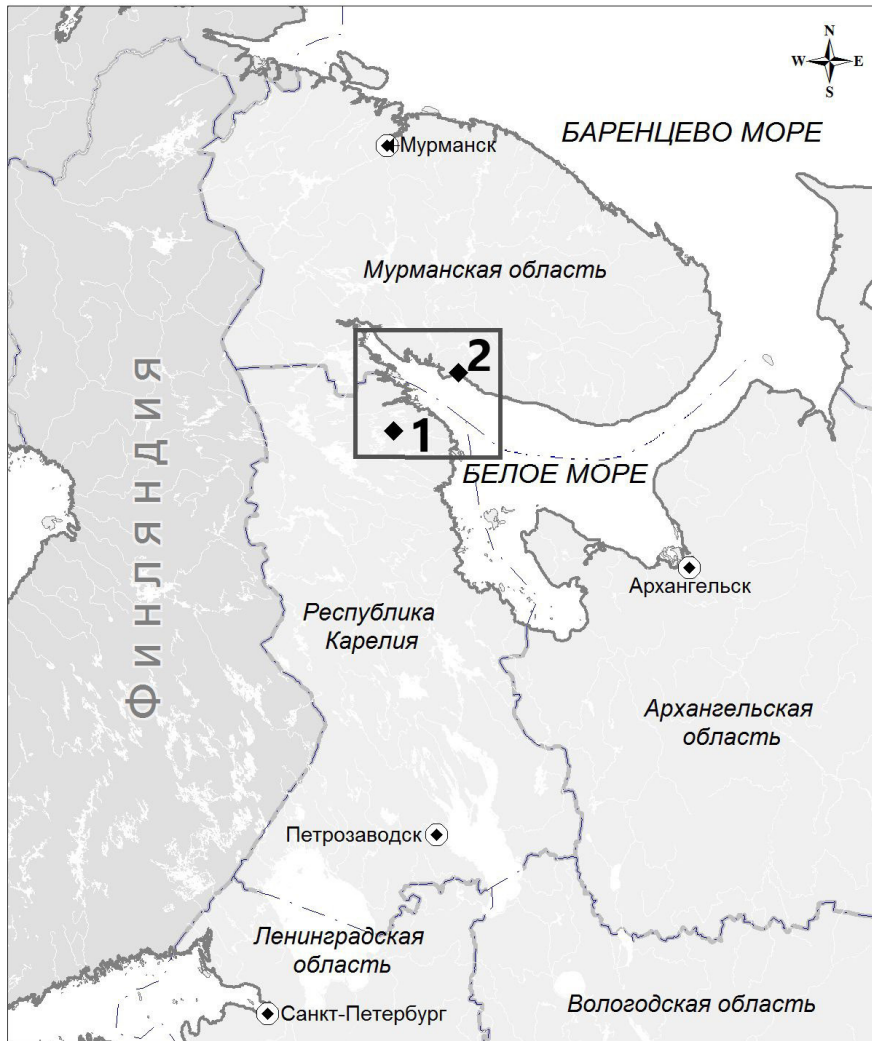


Рис. 1. Карта района исследования: 1 – Лоухский район, озеро Топорное; 2 – Терский район, река Хлебная

Fig. 1. Map of the study area: 1 – Loukhsky district, Topornoe Lake; 2 – Tersky district, Khlebnaya River



Рис. 2. Валунные сложения в Лоухском районе (слева) и в Терском районе (справа)

Fig. 2. Boulder formations located in Loukhsky district (on the left) and Tersky district (on the right)

Обследованные памятники располагаются примерно в 120 км друг от друга в пределах северо-восточной части Балтийского геологического щита. Этот регион относится к таежной зоне, к подзоне северной тайги с чередованием еловых, сосновых лесов и верховых болот. Во флоре преобладают бореальные виды растений. Территория относится к субарктическому климатическому поясу со среднегодовой температурой около 0 °С, средней температурой самого холодного месяца (января) -12–13 °С, самого теплого (июля) 14–15 °С (Назарова, 2014).

Археологический памятник на озере Топорное в Лоухском районе РК – это около двухсот разновидовых сложений из валунов – «платформы» пока неясной датировки, культурной принадлежности и функции (Шахнович, 2022). Они располагаются в сосняке черничном лишайниково-зеленомошном.

На Терском берегу Белого моря на реке Хлебная – это группа из 27 каменных выкла-

док, в основном ям – искусственных углублений, выложенных валунами, с хорошо заметным валиком по окружности. Памятник предварительно определяется специалистами как нехристианский комплекс с культовым статусом, предположительно с погребальной функцией (Шахнович, 2021). Валунные ямы располагаются в сосняке брусничном зеленомошно-лишайниковом.

Методы

Сбор информации проведен в полевые сезоны 2019 и 2022 гг. Обследованы валунные сложения разной конфигурации. Эпилитный лишайниковый покров с участием *Rh. geographicum* оценивали на учетных площадках (рамка размером 10 x 20 см), отмечали видовое разнообразие лишайников, покрытие отдельных видов. Собраны образцы для определения видов в лабораторных условиях. Для определения площади отдельные талломы и моновидовые пятна фотографировали в режиме макросъемки относительно мерного эталона (рис. 3).

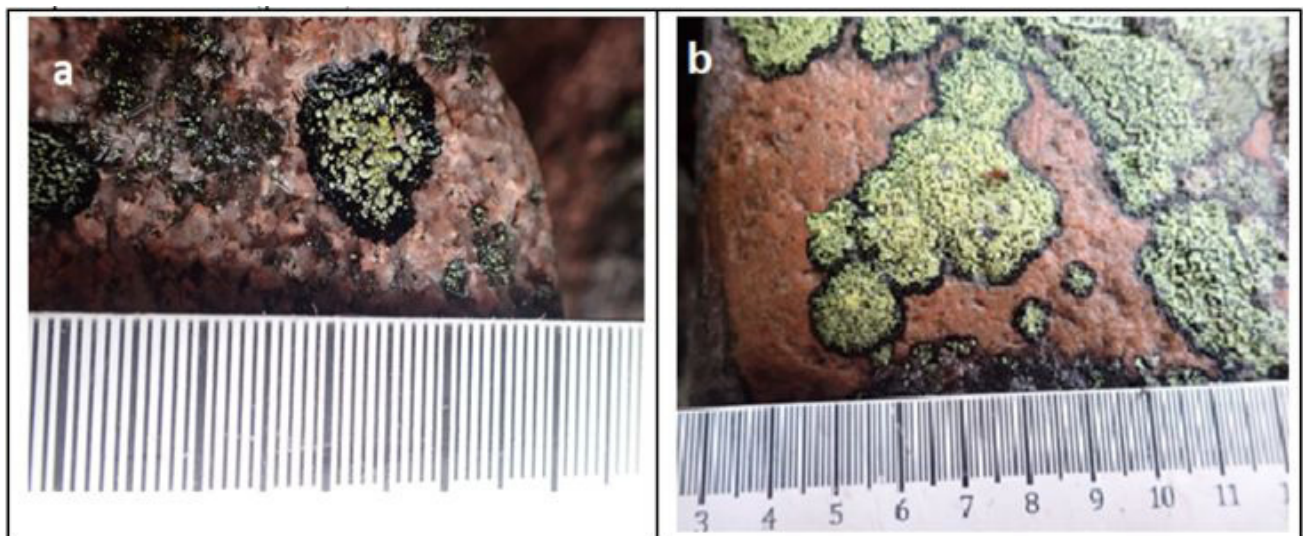


Рис. 3. Одиночные талломы и моновидовые пятна *Rhizocarpon geographicum*: а – одиночный таллом; б – моновидовые пятна

Fig. 3. Individual thalli and monoid spots of *Rhizocarpon geographicum*: a – individual thallus; b – monoid spots

Изображения (127 фотографий: 44 на ямах и 83 на кучах) с талломами ризокарпона географического обрабатывали в программе ImageJ. Значение площади для каждого таллома измеряли три раза и использовали для анализа их средние значения, которые заносили в базу данных (таблицы Excel). В лабораторных условиях на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ проведено определение видов стандартными лихенологическими методами (Сони́на и др., 2006).

Rhizocarpon geographicum – ризокарпон географический, эпилитный накипной лишайник, является космополитом, встречается в разных климатических зонах. Подслоеве ярко выраженное, черное, до 0.7 мм высотой, на котором формируются ареолы. Поверхность ареол гладкая, зеленовато-желтого цвета. Анатомическое строение гетеромерное, фотобионт зеленые хлорококкоидные водоросли (Ненгу, 2012). Апотеции 0.3–2 мм в диаметре, черные, округлые, развива-

ются на черном подслоевище. Споры темно-коричневые, 20–40 x 10–20 мкм. Лишайник данного вида характеризуется медленным ростом, имеет высокую продолжительность жизни, в арктических широтах в год прирастает примерно на 0.2 мм. Слоевище этого вида растет от центра к периферии и формирует более или менее округлую форму. Данные особенности делают этот вид удобным для лихенометрии (Галанин, 2002).

В настоящей работе анализировали талломы ризокарпона географического двух возрастных периодов: прегенеративного (хороша развиты все вегетативные части таллома – проталлюс, ареолы) и генеративного (на талломе сформированы плодовые тела) (Суетина, 1999). Разрушающиеся талломы, соответствующие постгенеративному возрастному периоду, в работе не учитывались в силу невозможности определения границ таллома.

Результаты

В двух районах исследования на поверхности валунов лишайник *Rh. geographicum* входит в состав лишайносинузий с одной и разными жизненными формами, имеющими плагиотропный тип роста. Синузии одной жизненной формы включают 3–5 видов лишайников с доминированием по значениям покрытия и встречаемости *Rh. geographicum*, где содоминантами выступают виды родов *Porpidia*, *Aspicilia*, *Lecanora*. Синузии разных жизненных форм включают от 2 до 6 видов лишайников с доминированием *Rh. geographicum*, *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale и участием таких видов, как *Umbilicaria hyperborea* (Ach.) Hoffm., *Melanelia stygia* (L.) Essl., видов родов *Lecanora*, *Porpidia*.

Талломы *Rh. geographicum* могут формировать моновидовые пятна при слиянии мелких талломов или при разрастании их фрагментов (в пределах пятна невозможно однозначно выделить границы отдельных талломов). В связи с этим были проанализированы две группы: отдельные талломы, как дискретные образования, и моновидовые пятна. Для каждой группы на двух археологических объектах были посчитаны средние значения площади талломов и моновидовых пятен и построены вариационные ряды. Далее в работе отдельно анализируются данные, полученные в двух местах исследования.

Вариационный ряд одиночных талломов (41 таллом) в ценопопуляции из Лоухского

района (оз. Топорное) наиболее точно описывается логарифмической зависимостью с коэффициентом аппроксимации 0.95 (рис. 4). Логарифмическая функция в биологии описывает рост живых организмов и популяций, отклонения от линии тренда на графике указывают на наличие условий, влияющих на рост талломов на определенной стадии их развития. В том числе конкуренцию как внутривидовую, так и межвидовую, что характерно для многокомпонентных систем (Галанина, 2011). Распределение особей на гистограмме позволило нам выделить три группы. В первую группу вошли самые мелкие талломы с размером от 12 до 100 мм². В данных синузиях они представлены как особями полового поколения, так и вегетативного (в результате, например, фрагментации крупных талломов). Во вторую группу вошли талломы площадью 120–400 мм². Их размеры превосходят описанные логарифмической функцией, что можно объяснить активным ростом мелких талломов, которые занимают свободные пространства, образовавшиеся после разрушения части талломов, например при их фрагментации. В третью группу вошли три самых крупных таллома. Их размеры меньше, не достигают значений коэффициента b (511) в уравнении, который показывает точку пересечения с осью X, то есть самый максимальный размер таллома. Вероятно, это свидетельствует о том, что конкурентные взаимоотношения в синузиях становятся лимитирующим фактором.

Второй вариационный ряд включает 100 единиц, которыми здесь выступают моновидовые пятна (рис. 5). Его хорошо описывает логарифмическая линия тренда с коэффициентом аппроксимации 0.93. При распределении моновидовых пятен также можно выделить три группы. В первой, самой большой группе – пятна размерами от 25 до 400 мм², которые точно описываются данной функцией. Вторая группа – это пятна площадью 400–700 мм². Третья группа включает три самых крупных пятна, которые по размеру значительно превосходят теоретически рассчитанные.

В Терском районе (р. Хлебная) на валунных сложениях лишайники также формируют сложные синузии одной и разных жизненных форм. Вариационный ряд одиночных талломов включает 46 особей (рис. 6). График описывает логарифмическая функция с коэффициентом аппроксимации – 0.78.

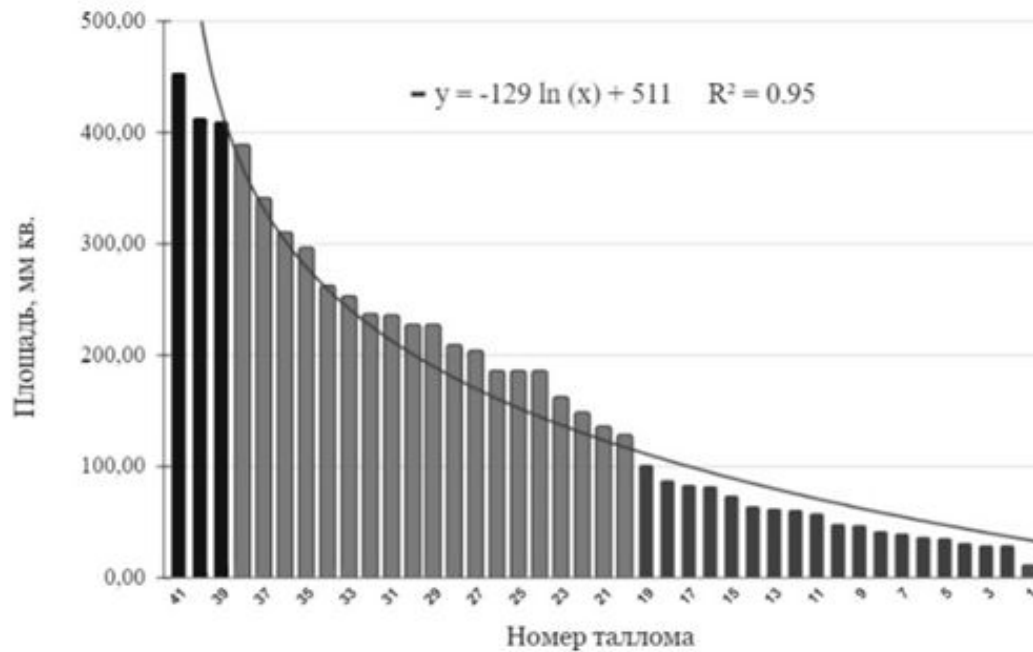


Рис. 4. Вариационный ряд одиночных талломов *Rhizocarpon geographicum* (оз. Топорное, Лоухский р-н)
Fig. 4. Variation series of individual thalli of *Rhizocarpon geographicum* (Topornoye Lake, Loukhsky district)

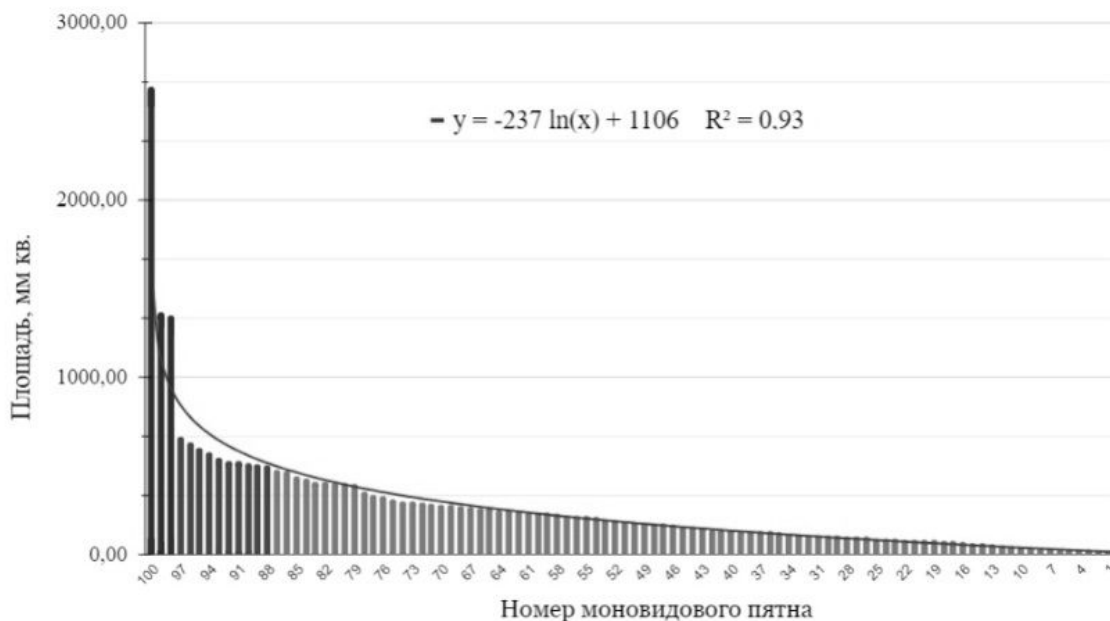


Рис. 5. Вариационный ряд моновидовых пятен *Rhizocarpon geographicum* (оз. Топорное, Лоухский р-н)
Fig. 5. Variation series of monoid spots of *Rhizocarpon geographicum* (Topornoye Lake, Loukhsky District)

Распределение особей на гистограмме вновь показывает три группы. В первую группу вошли 42 особи размерами от 2.4 мм² до 174 мм². Особи, размером примерно 50 мм² и до 174 мм², располагаются ниже линии тренда. Вероятно, эти небольшие по размеру и молодые талломы ограничены в росте за счет конкуренции внутри синузий.

Во вторую группу вошли три таллома площадью ~200–450 мм². Их размеры превосходят теоретически рассчитанные площади. Скорее всего, эти талломы сформировались на субстрате на ранних этапах становления сообщества, когда у талломов была возможность расти без ограничения со стороны синузии. В третью группу вошел один самый

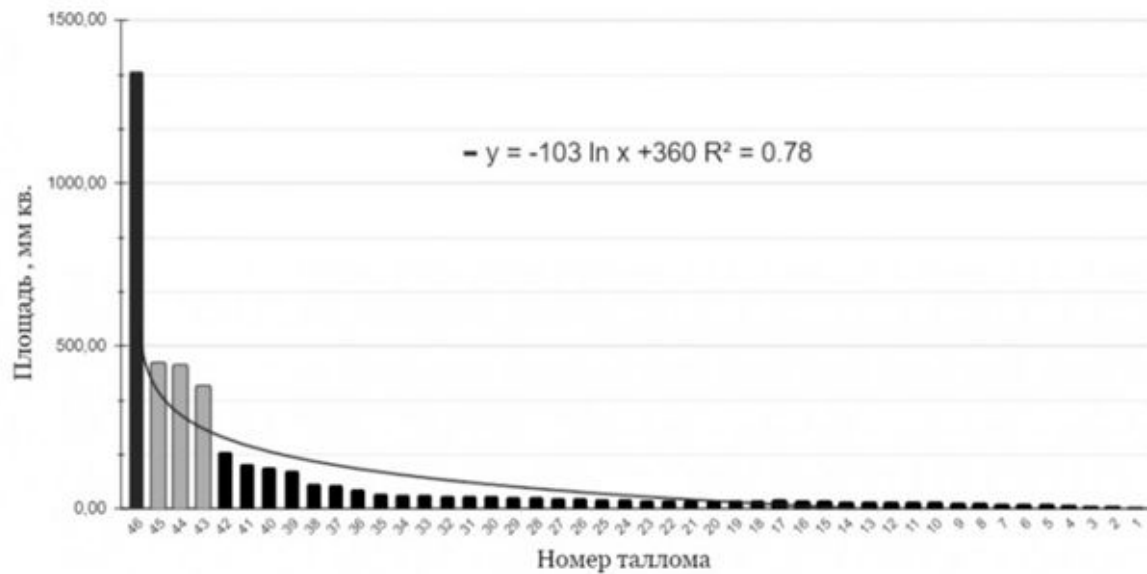


Рис. 6. Вариационный ряд отдельных талломов *Rhizocarpon geographicum* (р. Хлебная, Терский р-н)
Fig. 6. Variation series of individual thalli of *Rhizocarpon geographicum* (Khlebnyaya River, Tersky district)

крупный таллом площадью 1344 мм². Его размеры значительно превосходят максимально рассчитанные функцией. Выдвинуто предположение, что этот таллом мог появиться на субстрате раньше всех остальных. Однако, несмотря на то, что при детальной обработке изображения таллома и анализе его границ нет признаков объединения не-

скольких талломов, у нас все же нет оснований однозначно утверждать, что этот таллом – одиночная особь.

Второй вариационный ряд включает 239 моновидовых пятен (рис. 7) и более точно описывается логарифмической функцией с коэффициентом аппроксимации 0.93.

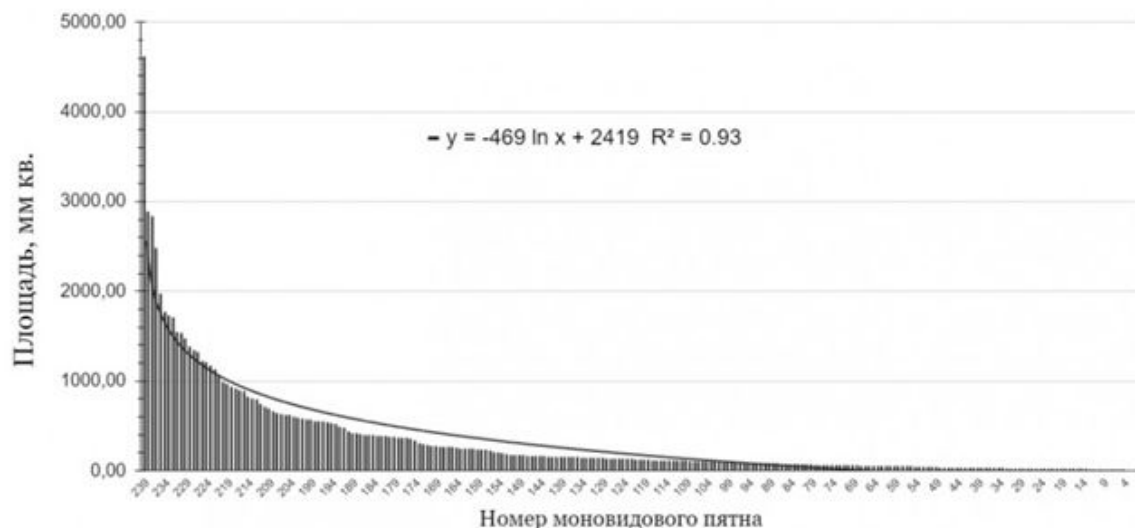


Рис. 7. Вариационный ряд моновидовых пятен *Rhizocarpon geographicum* (р. Хлебная Терский р-н)
Fig. 7. Variation series of monoid spots of *Rhizocarpon geographicum* (Khlebnyaya River, Tersky district)

При распределении пятен также выделяются три группы. В первую группу вошло наибольшее число пятен (от 6 мм² до крупных, ~1000 мм²). Их размеры не достигают линии тренда. Прослеживается та же тенденция, что и у отдельных талломов. Они сформировались внутри уже существовавших синузий, что могло ограничивать их краевой рост. Вероятно, небольшие пятна формируются за счет объединения маленьких талломов в начале их развития, и эти пятна ведут себя как отдельные особи. Во вторую группу вошли 17 пятен (от 1000 до 3000 мм²). Их размеры превышают модельные. Они сформировались на ранних этапах развития отдельных талломов и синузий, когда субстрат не был плотно заселен. Такие пятна включают в себя от двух и более особей и ведут себя как отдельные индивидуумы. Третья группа представлена одним крупным пятном (4600 мм²). Размеры пятна и его положение относительно линии тренда, скорее всего, связаны с тем, что за долгое время его существования на субстрате к нему могли присоединиться близко растущие талломы или даже другие пятна в разные периоды его развития.

Обсуждение

В результате исследования получены вариационные ряды для отдельных особей и моновидовых пятен ризокарпона географического в ценопопуляциях. Для двух мест исследования, валунных сложений в виде ям (Терский район Мурманской области) и куч (Лоухский район Республики Карелия), которые расположены в лесных сообществах северо-таежной зоны, выявлены схожие черты. Так, распределение внутривидовых единиц в вариационных рядах описывается логарифмическими уравнениями с высокими значениями коэффициентов аппроксимации (0.78–0.95). При анализе структуры ценопопуляции отдельных особей выявлено почти в три раза меньше, чем моновидовых пятен. Причем моновидовые пятна иногда имеют размеры меньше, чем отдельные особи. Это свидетельствует о том, что внутри синузий в силу ограниченности свободного пространства расположенные рядом молодые особи легко объединяют талломы, проникая физически друг в друга краевыми гифами (Суетина, 2016).

В случаях, где внутривидовых единиц являлся отдельный таллом, выявлена общая тенденция. Мелкие талломы, присутствующие в синузии, не достигают размеров, описываемых логарифмической функ-

цией. В настоящем состоянии синузии являются довольно хорошо сформированными, включающими лишайники разных жизненных форм, где отмечается 100 % покрытие лишайников, свободное место на субстрате появляется либо в результате конкурентных отношений, либо при выпадении листоватых талломов по внешним причинам. Варианты, когда внутривидовых единиц выступает моновидовое пятно, в двух местах исследования тоже обнаруживают общие признаки. Коэффициент аппроксимации самый высокий (0.93–0.95). Крупные пятна значительно превосходят значения уравнений. Они, вероятно, формировались на разных этапах развития сообщества и могут включать различное число особей, что является одной из причин вариаций размеров пятна.

О напряженности конкурентных отношений в ценопопуляции говорит коэффициент a в логарифмическом уравнении. В данном случае он выше у моновидовых пятен ($a = -469$ и -237) и ниже у отдельных талломов ($a = -103$ и -129). Этот коэффициент отражает степень вогнутости логарифмической кривой. Как отмечает И. А. Галанина (2011), чем больше степень вогнутости, тем напряженнее конкурентные отношения в ценопопуляции данного вида в данном сообществе. То есть особи в ценопопуляции испытывают угнетающее воздействие не только со стороны особей других видов, но и внутривидовой прессинг, что очевидно при формировании моновидовых пятен.

Заключение

В результате анализа выявлено, что на обследованных участках моновидовые пятна *Rh. geographicum*, которые сформировались из молодых талломов на ранних этапах развития сообщества, ведут себя, как индивидуумы (особи). Это позволяет рассматривать их как функциональную единицу ценопопуляции наряду с дискретными талломами и подтверждает аналогичное положение для листоватых лишайников эпифитной экологической группы (Пыстина, Семенова, 2004; Михайлова, 2005; Игнатенко, Тарасова, 2014). При наличии отдельных талломов и пятен на ограниченном пространстве субстрата могут возникать разноталломные моновидовые пятна в разные временные промежутки. Таким образом, моновидовые пятна меняются структурно во времени. Самое крупное пятно в ценопопуляции могло сформироваться из разных талломов в

разные периоды своего развития, в т. ч. из других моновидовых пятен. В результате таких слияний становится очевидным, что оно может не являться самым старым в ценопопуляции. Следовательно, моновидовые пятна в таком случае нельзя использовать для целей лихенометрического датирования. Это указывает на поиски новых способов и расширение списка видов, используемых в данной области.

Библиография

- Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Егорова В. Н. Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура) / Под. ред.: А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 214 с.
- Галанин А. А. Лихенометрический метод изучения криогенных процессов // Наука и техника в Якутии. 2012. № 1. С. 8–15.
- Галанин А. А. Лихенометрия: современное состояние и направления развития метода (аналитический обзор) . Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2002. 74 с.
- Галанина И. А. К вопросу о скорости роста лишайников эпилитов на юге Приморского края // Структура и динамика экосистем Сибири и Дальнего Востока: Сборник научных статей. Находка: Институт технологии и бизнеса, 2011. С. 130–143.
- Глотов Н. В., Суетина Ю. Г. О популяциях у лишайников // Регионоведение. 2005. Прил. № 6. С. 224–230.
- Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 23. С. 169–176.
- Игнатенко Р. В., Тарасова В. Н. Состояние популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 8 (145). Т. 2. С. 26–30.
- Ильина В. Н. Исследования ценоценозов растений (фитоценопопуляций) в Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19, № 3. С. 99–121.
- Курбатов А. А., Сонина А. В. Рост эпилитных лишайников, как основа метода лихенометрического датирования // Материалы X международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д. б. н. Виталия Ивановича Крутова, Петрозаводск, 15–19 октября 2018 г. / Под. ред.: А. В. Руоколайнен, А. В. Кикеевой. М.; Петрозаводск, 2018. С. 97–99.
- Микрюков В. С. Популяционная экология эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на территории Урала и Сибири : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2011. 20 с.
- Михайлова И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2005. № 1 (9). С. 124–134.
- Михайлова И. Н., Воробейчик Е. Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Назарова Л. Е. Климат Республики Карелия (Россия): температура воздуха, изменчивость и изменения // Геополитика и экогеодинамика регионов. 2014. Т. 10, № 1. С. 746–749.
- Пыстина Т. Н., Семенова Н. А. Некоторые аспекты изучения экологических особенностей лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на европейском северо-востоке России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2004. № 9 (83). С. 4–9.
- Сонина А. В., Степанова В. И., Тарасова В. Н. Лишайники. Ч. 1: Морфология, анатомия, систематика . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 216 с.
- Суетина Ю. Г. Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999. 25 с.
- Суетина Ю. Г. Структура популяции лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. на разных форофитах // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18, № 1-2. С. 217–220.
- Суетина Ю. Г., Глотов Н. В. Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Люблинские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (Тольятти, 6–10 апреля 2015 г.). Тольятти, 2015. С. 288–292.
- Тарасова В. Н., Андросова В. И., Сонина А. В. Лишайники. Ч. 2: Физиология, экология, лихеноиндикация . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 268 с.
- Шахнович М. М. Валунные кенотафы Восточной Фенноскандии: к вопросу об одной разновидности православного погребального обряда в позднем Средневековье // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11, № 3. С. 152–160. DOI: 10.55355/snv2022113202
- Шахнович М. М. Валунные ямы Беломорья // Труды Кольского научного центра РАН. Гуманитарные исследования. 2021. Вып. 21. Т. 12, № 4. С. 104–125. DOI: 10.37614/2307-5252.2021.4.21.008

- Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum* // Environmental and Experimental Botany. 2002. Vol. 48. I. 2. P. 187–194.
- Beschel R. E. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry) // Geology of the Arctic. University of Toronto Press, 1961. Vol. 2. P. 1044–1062.
- Bradwell T., Armstrong R. A. Growth rates of *Rhizocarpon geographicum* lichens: a review with new data from iceland // Journal of Quaternary Science. 2007. Vol. 22. P. 311–320.
- Henry N. M. Measurement of growth in the lichen *Rhizocarpon geographicum* using a new photographic technique: Dis. ... M. Sc. Biol. Sciences. 2012. 102 p.
- McCarthy D. P. Lichenometry // Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition). Amsterdam, 2013. P. 565–572.
- Tarasova V. N., Favorskaja M. A., Shreders M. A. State of *Evernia divaricata* (L.) Nyl. populations in forest communities of “Kivach” strict nature reserve (South Karelia) // Field Meeting “Lichen of Boreal Forests” and the Fourth Russian Lichenogical Workshop: Proceedings. Syktyvkar, 2008. P. 183–196.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в подготовке иллюстрационного материала М. А. Шредерс.

Исследование выполнено в рамках госзадания по теме НИР FMEZ-2024-002 «Динамика социокультурного облика Кольского Севера в контекстах истории освоения арктического фронта России».

ON THE ANALYSIS OF CENOPOPULATIONS OF THE EPILITHIC LICHEN *RHIZOCARPON GEOGRAPHICUM* ON THE TERRITORY OF THE NORTHWESTERN WHITE SEA

SONINA
Angella Valerevna

D.Sc., Petrozavodsk State University (PetrSU) (33, Lenin St., Petrozavodsk, 185910, Republic of Karelia, Russia), angella_sonina@mail.ru

PETROV
Rodion Sergeevich

Petrozavodsk State University (PetrSU) (33, Lenin St., Petrozavodsk, 185910, Republic of Karelia, Russia), petrov.rodion6@mail.ru

SHAKHNOVICH
Mark Mihailovich

Ph.D., Center for Humanitarian Problems of the Barents Region Federal Research Center, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, marksuk62@mail.ru

Keywords:

Rhizocarpon geographicum
cenopopulation
thallus
monoid spot
boulder formations
Republic of Karelia
Murmansk region

Summary: We studied cenopopulations of the epilithic lichen *Rhizocarpon geographicum* on boulder formations (pits, heaps) – archaeological sites, which are located in forest communities of the northern taiga zone in the north of the Republic of Karelia and in the south of the Murmansk region. Two approaches to the allocation of an intrapopulation unit for lichens were used in the work: a separate individual (thallus) and a monoid spot were considered as a functional unit when small thalli merge or when their fragments grow, as within a spot it is impossible to unambiguously identify the boundaries of individual thalli. Synusiae involving *Rh. geographicum* were analyzed in the field, they were photographed relative to the measuring standard. 127 photos were obtained, in which the areas of thalli and rhizocarpon spots were determined in triplicate using ImageJ program. For each object, the average values of the area of *Rh. geographicum* thalli or monospecific spots were calculated, and variation series were constructed. Analysis of the distribution of individual thalli and monoid spots in the coenopopulations of the two study sites revealed similar features. Distributions in variation series are described by a logarithmic function ($R^2 \dots 0.78-0.95$). In coenopopulations, individual thalli were detected almost three times less than monoid spots. General patterns were identified. Monospecific spots may be smaller in size than individual thalli. Small thalli in the sinusia do not reach the sizes described by the logarithmic function as a result of competitive relationships. Large spots significantly exceed the values of the equations. It was revealed that monoid spots of *Rh. geographicum* formed at early stages behaved like individuals, which allows considering them as a functional unit of the coenopopulation along with discrete thalli. Monoid spots change structurally over time, and can form from thalli and smaller spots at different periods of their development. The largest spot is not the oldest in the coenopopulation, which makes it impossible to use this approach in lichenometry.

Reviewer: A. G. Curikov

Received on: 07 November 2023

Published on: 23 December 2023

References

- Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum*, *Environmental and Experimental Botany*. 2002. Vol. 48. I. 2. P. 187–194.
- Beschel R. E. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry), *Geology of the Arctic*. University of Toronto Press, 1961. Vol. 2. P. 1044–1062.
- Bradwell T., Armstrong R. A. Growth rates of *Rhizocarpon geographicum* lichens: a review with new data from iceland, *Journal of Quaternary Science*. 2007. Vol. 22. P. 311–320.

- Galanin A. A. Lichenometric method for studying cryogenic processes, *Nauka i tehnika v Yakutii*. 2012. No. 1. P. 8–15.
- Galanin A. A. Lichenometry: current state and directions of development of the method. Magadan: SVKNII DVO RAN, 2002. 74 p.
- Galanina I. A. On the question of epilithic lichens growth rate in the southern Primorsky Krai, *Struktura i dinamika ekosistem Sibiri i Dal'nego Vostoka: Sbornik nauchnyh statey*. Nahodka: Institut tehnologii i biznesa, 2011. P. 130–143.
- Glotov N. V. Suetina Yu. G. About lichen populations, *Regionologiya*. 2005. Pril. No. 6. P. 224–230.
- Henry N. M. Measurement of growth in the lichen *Rhizocarpon geographicum* using a new photographic technique: *Dis. ... M. Sc. Biol. Sciences*. 2012. 102 p.
- Ignatenko R. V. Tarasova V. N. State of the population of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) in plant communities of the Petrozavodsk city district, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2014. No. 8 (145). T. 2. P. 26–30.
- Il'ina V. N. Research on coenotic plant populations (phytocenopopulations) in the Samara region, *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii*. 2010. T. 19, No. 3. P. 99–121.
- Kurbatov A. A. Sonina A. V. Growth of epilithic lichens as the basis of the lichenometric dating method, *Materialy k mezhdunarodnoy konferencii, posvyaschennoy 80-letiyu so dnya rozhdeniya d. b. n. Vitaliya Ivanovicha Krutova, Petrozavodsk, 15–19 oktyabrya 2018 g.*, Pod. red.: A. V. Ruokolaynen, A. V. Kikeevoy. M.; Petrozavodsk, 2018. P. 97–99.
- McCarthy D. P. Lichenometry, *Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition)*. Amsterdam, 2013. P. 565–572.
- Mihaylova I. N. Vorobeychik E. L. Size and age structure of populations of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. in conditions of atmospheric pollution, *Ekologiya*. 1999. No. 2. P. 130–137.
- Mihaylova I. N. Analysis of subpopulation structures of epiphytic lichens (using the example of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.), *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. 2005. No. 1 (9). P. 124–134.
- Mikryukov V. S. Population ecology of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. on the territory of the Urals and Siberia: *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Ekaterinburg: IERiZh UrO RAN, 2011. 20 p.
- Nazarova L. E. Climate of the Republic of Karelia (Russia): air temperature, variability and changes, *Geopolitika i ekogeodinamika regionov*. 2014. T. 10, No. 1. C. 746–749.
- Pystina T. N. Semenova N. A. Some aspects of studying the ecological characteristics of the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in the European part of northeast Russia, *Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN*. 2004. No. 9 (83). P. 4–9.
- Shahnovich M. M. Boulder cenotaphs of Eastern Fennoscandia: to the question of one kind of the orthodox funeral rite in the late middle ages, *Samarskiy nauchnyy vestnik*. 2022. T. 11, No. 3. P. 152–160. DOI: 10.55355/snv2022113202
- Shahnovich M. M. Boulder pits of the White Sea region, *Trudy Kol'skogo nauchnogo centra RAN. Gumanitarnye issledovaniya*. 2021. Vyp. 21. T. 12, No. 4. P. 104–125. DOI: 10.37614/2307-5252.2021.4.21.008
- Sonina A. V. Stepanova V. I. Tarasova V. N. Lichens. Part 1: Morphology, anatomy, systematics. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2006. 216 p.
- Suetina Yu. G. Glotov N. V. Population and ontogenetic studies of epiphytic lichens, *Teoreticheskie problemy ekologii i evolyucii: Shestye Lyubischevskie chteniya, 11-y Vserossiyskiy populyacionnyy seminar i Vserossiyskiy seminar «Gomeostaticheskie mehanizmy biologicheskikh sistem» s obschey temoy «Problemy populyacionnoy ekologii» (Tol'yatti, 6–10 aprelya 2015 g.)*. Tol'yatti, 2015. P. 288–292.
- Suetina Yu. G. Changes in epiphytic lichen flora and population structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. in an urban environment: *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Yoshkar-Ola, 1999. 25 p.
- Suetina Yu. G. Population structure of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. on different phorophytes, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2016. T. 18, No. 1-2. P. 217–220.
- Tarasova V. N. Androsova V. I. Sonina A. V. Lichens. Part 2: Physiology, ecology, lichen indication. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2012. 268 p.
- Tarasova V. N., Favorskaja M. A., Shreders M. A. State of *Evernia divaricata* (L.) Nyl. populations in forest communities of “Kivach” strict nature reserve (South Karelia), *Field Meeting “Lichen of Boreal Forests” and the Fourth Russian Lichenological Workshop: Proceedings*. Syktyvkar, 2008. P. 183–196.
- Voroncova L. I. Gatsuk L. E. Egorova V. N. Plant coenopopulations: (basic concepts and structure), Pod. red.: A. A. Uranova, T. I. Serebryakovoy. M.: Nauka, 1976. 214 p.
- Zhukova L. A. Diversity of ontogenetic pathways in plant populations, *Ekologiya*. 2001. No. 23. P. 169–176.



УДК 574.587(28)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА ИНФОРМАЦИИ

САПУНОВ
Валентин Борисович

доктор биологических наук, профессор, Московский государственный университет, 119234, Москва, Ленинские горы, 1-12, sapunov@rshu.ru

КОННОВ
Дмитрий Владимирович

лаборатория прогностики Московского государственного университета, konnov_d@mail.ru

Ключевые слова:

популяционный
полиморфизм
закон изменения
численности
асимметрия по
билатеральным признакам
морфологическое
разнообразие
оценка состояния
популяции

Аннотация: Обосновывается необходимость постоянного мониторинга водных объектов для экологического прогноза и предотвращения экстремальных ситуаций на воде, предлагаются пути снижения финансовых и людских ресурсов математическими методами на основе наукоемких технологий обработки исходного материала. Одним из таких методов является развивающийся метод фенотипической индикации. Основа метода – единовременный анализ фенотипических параметров – соотношения полов, полового диморфизма, количественной и качественной изменчивости. Метод основан на работах по теоретической биологии пола В. Геодакяна и экспедиционном материале, полученном в ходе исследований флоры и фауны водоемов востока Ленинградской области. Предлагается алгоритм, позволяющий на основе таких параметров оценить состояние популяции, ее возможную будущую судьбу, качество окружающей популяции экологической обстановки. Синтез данных контактного мониторинга на основе фенотипического подхода является путем к совершенствованию методов оценки состояния водных объектов, прогнозу и управлению.

Получена: 18 ноября 2023 года

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 23 декабря 2023 года

Введение

Под экологическим мониторингом понимается система регулярных повторяющихся наблюдений и оценок биотических компонентов природной среды. Как и всякое научное исследование, мониторинг имеет две основные цели: 1) возможность предсказания развития экологических процессов, 2) что еще более важно, возможность управления экологическими процессами. В наши дни значение регулярного мониторинга для науки и народного хозяйства возросло в связи с двумя обстоятельствами: 1) глобальный рост антропогенной нагрузки, 2) рост нестабильности климата и увеличения числа

природных катастроф в силу не до конца изученных причин. Мониторинг водных объектов имеет среди всех форм мониторинга особое значение для нашей страны как одной из богатейших в мире гидроресурсами. Мониторинг позволяет создать базу данных, на основе которой можно строить прогностические модели. Последние можно разделить на динамические и статические. Динамические основаны на анализе динамики, временного ряда наблюдений с выявлением направления дальнейшего развития процесса. Статические основаны на однократной оценке состояния объекта и прогноза дальнейшего пути развития системы. Стати-

ческие менее точны и требуют более наукоемких методов обработки. Но имеющийся в ряде случаев недостаток данных по динамике систем и достигнутый серьезный задел в области фундаментальной экологии приводят к необходимости и возможности активного использования статических моделей. Особо актуально это становится в наши дни в связи с недостаточным финансированием работ по мониторингу. В настоящей работе дается анализ контактных методов феногенетического мониторинга.

Методы. Феногенетическая индикация

Метод феногенетической индикации развивается с прошлого века и находит применение в изучении водных объектов (Сапунов, 1998; Сапунов, Dikinis, 2011; Сапунов, Углов, 2013). Практическое применение большинства математических моделей природных популяций требует знания многих переменных, которые можно измерить только путем долгих и дорогостоящих исследований в природе. Подобные наблюдения не всегда возможны и для большинства видов и экосистем не производились. Компенсация не-

достатка исходных данных может быть осуществлена на основе наукоемкого подхода с учетом достижений экологической науки. В табл. 1 представлена гипотетическая схема зависимости направления изменения популяции от экологических процессов. Можно ли на основе краткосрочного или даже единовременного анализа состояния популяций определить, к какой из возможных категорий она относится, какова ее дальнейшая судьба и какая минимальная информация требуется для предсказания судьбы популяции и экологической системы? Экологическая система включает в себя взаимодействующие популяции и окружающую их среду. Популяция характеризуется следующими признаками. Численность. На основании ее абсолютного значения выводы делать трудно. Более существенная характеристика – закон изменения численности (N_t) по времени (t). Неограниченный рост популяции описывается уравнением:

$$N_t = N_0 \cdot e^{kt}$$

где N_0 – исходная численность, k – коэффициент, отражающий репродуктивные по-

Таблица 1. Возможные изменения популяции в зависимости от экологических условий

Численность	Генетический состав	
	стабильный	нестабильный
Стабильная или циклически меняющаяся	стабильные, благоприятные условия	медленные изменения среды, влекущие изменения генетического состава
Экспоненциально убывающая	резко неблагоприятные условия, к которым нельзя адаптироваться	относительно неблагоприятные условия, приводящие к сокращению численности
Экспоненциально возрастающая	улучшение условий обитания и расширение возможного ареала популяции	качественная перестройка экологической среды в лучшую сторону

Возможны периодические колебания численности, описываемые зависимостью:

$$N_t = k \cdot \sin t$$

В этом случае популяцию можно рассматривать как относительно устойчивую. Изменчивость по количественным признакам обычно оценивается с помощью среднего квадратического отклонения, коэффициента вариации. Вопрос о комплексной оценке изменчивости по ряду количественных признаков уже рассматривался в литературе (Черепанов, 1986). Предлагаем следующий несложный алгоритм. По каждому признаку

все организмы разбиваются на три группы. В первой количественная мера признака (обозначим x) меньше 0.9μ . Вторая группа включает организмы, у которых признак находится в пределах $\mu (1 \pm 0.1)$, в третьей x больше 1.1μ . Тогда количественная изменчивость по комплексу признаков описывается формулой:

$$W_{Qn} = \frac{(\sum_{i=1}^n (\sqrt{p_{i1}} + \sqrt{p_{i2}} + \sqrt{p_{i3}}))^2}{n}, \quad (1)$$

где

$$p_{i1} = p(x < 0.9\mu), p_{i2} = p(0.9\mu \leq x \leq 1.1\mu), p_{i3} = p(x > 1.1\mu).$$

Ошибку этой величины формулы (1) следует оценивать:

$$m_{w_{Qn}} = \sqrt{\frac{W_{Qn}(3n - \mu)}{3n}},$$

где n – число признаков.

Изменчивость по качественным признакам можно оценить двумя способами. Если преобладает один дикий тип и как исключение встречаются аномальные формы, можно оценить долю таких форм в популяции:

$$P_{af} = \frac{n_{af}}{N}, \quad (2)$$

где n_{af} – число атипичных форм. Ошибка определяется по традиционной формуле для ошибки доли:

$$m_{P_{af}} = \sqrt{\frac{P_{af}(1 - P_{af})}{N}}.$$

Если в популяции не столь четко выделяется дикий тип и имеется полиморфизм, то внутрипопуляционное разнообразие можно оценивать по формуле:

$$W_{QL} = \left(\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i} \right)^2, \quad (3)$$

где p_i – частота i -й морфы, m – число морф. Ошибка определяется:

$$S_{W_{QL}} = \sqrt{\frac{W_{QL}(m - W_{QL})}{N}}.$$

Следующая характеристика – асимметрия по билатеральным признакам. На ее основании традиционно оценивают состояние популяции (Sapunov, Dikinis, 2011). Асимметрию характеризуют показателем:

$$S_{d^2} = \frac{\sum_{i=1}^n (a_r - a_l)^2}{N - 1}, \quad (4)$$

где a_r и a_l – значения признака на правой и левой стороне соответственно. Ошибка определяется:

$$m_{S_{d^2}} = \frac{S_{d^2}}{N}.$$

Вопрос об эволюционной роли полового диморфизма детально рассмотрен В. А. Геодакяном (Геодакян, 1983). Им установлено, что линия самцы – самки соответствует направлению эволюционного процесса. Степень полового диморфизма можно оценивать с помощью коэффициента:

$$S_{sd} = \frac{x_{\sigma} - x_{\varphi}}{x_{\sigma}}. \quad (5)$$

Ошибка:

$$m_{S_{sd}} = \frac{S_{sd}}{\sqrt{N}}.$$

Положительное значение коэффициента говорит о стремлении признака к возрастанию, отрицательное – к убыванию. Соотношение полов – легко измеряемый и информативный показатель. Оценивается как доля особей одного, чаще мужского пола:

$$P_{\sigma} = \frac{n_{\sigma}}{N}. \quad (6)$$

Ошибка:

$$m_{P_{\sigma}} = \sqrt{\frac{P_{\sigma}(1 - P_{\sigma})}{N}},$$

при этом $N = n_{\sigma} + n_{\varphi}$. Половой диморфизм по степени количественной изменчивости, который имеет важное значение для адаптации на популяционном уровне (Геодакян, 1983), оценивается по формуле:

$$S_{sd} = \frac{1}{KL} \sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^K \frac{CV_{ij}^{\sigma}}{CV_{ij}^{\varphi}} \quad (7)$$

где CV – коэффициент вариации по i -му признаку у j -го самца или самки. С помощью всех этих параметров можно охарактеризовать популяцию и приближенно оценить ее судьбу в будущем. Наиболее благоприятен случай, при котором имеется хотя бы ограниченное число последовательных наблюдений. Однако возможна ситуация, когда имеется только единичная выборка живот-

ных. Как можно трактовать результаты анализа этой выборки? Данные по абсолютной численности популяции, если их можно получить, обычно малоинформативны, но и они позволяют сделать некоторые выводы. Если для раздельнополых видов численность сокращается по 150–200 особей, можно заключить, что популяция находится «при смерти». Существенная характеристика – изменчивость по количественным признакам. В норме по большинству морфологических признаков коэффициент вариации находится в пределах 0.1 (Яблоков, 1966; Sapunov, Dikinis, 2011). Достоверное превышение этой величины может свидетельствовать о генетической разбалансированности. Если речь идет о комплексе признаков (формула 1), то для порогового значения можно принять полученную на основе предыдущей цифру 2.67. Превышение этого значения позволяет предполагать, что популяция дестабилизирована. Доля аномальных форм находится в пределах 5 % в большинстве случаев. Не случайно биологическая статистика основана на эмпирически найденном уровне значимости в 0.05. Именно такая доля аномальных форм наблюдается во многих биологических популяциях (Сапунов, Углов, 2013; Федотов, 2020; Sapunov, Dikinis, 1998). На основании этого можно сказать, что появление в популяции атипичных форм с частотами больше 5 % свидетельствует, что состояние популяции неблагоприятно. При анализе популяционного полиморфизма (формулы 2, 3) будем считать, что атипичные формы – редкие с регистрируемыми отклонениями от дикого типа. В качестве пороговой величины для показателя внутривидового разнообразия можно принять (формула 3) величину 1.4. Морфологическая асимметрия и степень полового диморфизма имеют значение не только по сравнению с видовой нормой. Половой диморфизм по изменчивости (формула 7) в стабильной популяции близок к 1, на начальной стадии адаптации достоверно повышается (Геодакян, 1983).

Что касается соотношения полов, то оно, несмотря на некоторые отклонения, обычно бывает близко к 1:1, т. е. доля самцов – 0.5. Сдвиг в сторону самок свидетельствует о предельной стабилизации и консервации генофонда, в сторону самцов – об адаптации популяции к неблагоприятным условиям. Чрезмерное преобладание самцов свидетельствует, что адаптивные потенциалы исчерпаны и популяция находится на грани вы-

мирания. Те виды, где самки редки, можно рассматривать как эволюционно законсервированные. Таковы тли, палочники. У прогрессивных видов имеется некоторое преобладание самцов. Это большинство млекопитающих, включая человека. Преобладание самцов в несколько раз свидетельствует, что вид вымирает. Чтобы сделать более очевидными методы оценки состояния популяции, основанные на небольшом числе количественных и качественных оценок, они сведены в табл. 2. Ясно, что на основании одного параметра делать выводы о состоянии популяции трудно. Требуется комплексное изучение возможно большого числа из перечисленных параметров. Но практически иногда приходится ограничиваться лишь небольшим их числом.

Все упомянутые характеристики скоррелированы между собой. Однако степень корреляции может варьироваться в больших пределах в зависимости от того, какие конкретно признаки изучаются, от биологических особенностей объекта, экологических условий. Степень связи между всеми характеристиками – тоже признак, подверженный индивидуальной изменчивости. Поэтому алгоритм-формула должен описывать параметры суммарно, исходя из следующих соображений:

- формула должна учитывать все 6 характеристик, но работать и в том случае, когда имеется только часть характеристик;
- удельный вес функций, отражающих каждую из переменных, должен быть примерно одинаков.

Как отмечалось выше (Геодакян, 1983; Черепанов, 1986), в популяциях, находящихся в неблагоприятных условиях, повышается изменчивость, в первую очередь у особей мужского пола, растет доля самцов. Для большинства видов степень изменения этих характеристик оказывается близкой по порядку величины. Приводим пороговые значения, превышение которых говорит о неблагоприятном состоянии:

$$W_{Qn} = 2.67, V_{QL} = 1.4, S_d = \frac{P_{af\sigma}}{P_{af\varphi}} = 1, S_r = 0.5, P_{af} = 0.05,$$

(аргументацию см. выше).

Поправочные коэффициенты позволяют выравнять удельный вес всех характеристик и свести их в единую формулу, дающую величину C – коэффициент состояния популяции, обобщающая формулы (1–7):

$$C = \frac{6}{n} ((W_{qn} + 1) + 1.53(W_{ql} + 1) + 1.84 \left(S_d + \frac{P_{af\sigma}}{P_{af\varphi}} + 2 \right) + 2.45(S_r + 1) + 3.5(P_{af} + 1)). \quad (8)$$

Ошибка величины определяется по формуле:

$$m_c = \frac{2C}{\sqrt{N \cdot n}} \quad (9)$$

Таблица 2. Возможные объяснения результатов оценки состояния популяции

Популяционный параметр	Значение параметра	Возможное объяснение
1. Изменчивость по количественным признакам	$W_{qn} < 2.67$	популяция в стабильных экологических условиях
	$W_{qn} > 2.67$	популяция генетически разбалансирована
2. Характер распределения количественных признаков	симметричный	популяция стабильна или стрессирована
	асимметричный	идет адаптация к новым условиям
	сильно асимметричный	адаптивные потенции в популяции исчерпаны
3. Изменчивость по качественным признакам	бимодальный	в популяции в норме есть диморфизм или идет дизруптивный отбор
	$W_{ql} < 1.4$	популяция стабильна
4. Доля самцов	$W_{ql} < 1.4$	популяция дестабилизирована
	$P = 0.05$	популяция стабильна
	$P < 0.05$	популяция высокостабильная
	$P > 0.05$	идет адаптация к новым условиям
5. Доля атипичных форм		адаптивные возможности исчерпаны, возможно вымирание
	$P_{af} < 0.05$	популяция стабильна
	$P_{af} > 0.05$	популяция дестабилизирована

Таблица 3. Оценка состояния популяции на основе коэффициента C

Значение коэффициента	Состояние популяции
$22.02 \pm m_c$	неопределенное стабильное неблагоприятное
$22.02 - m_c$	
$22.02 + m_c$	

Алгоритм работает даже при наличии данных только по нескольким из параметров. Например, если вид в норме имеет представителей только одного пола (гермафродитов или партеногенетических самок), то данные по соотношению полов и половому диморфизму не вводятся. На точность результатов это практически не влияет. Возможно, при этом потребуется увеличение размеров выборки, какое конкретно – покажет величина ошибки – формула (9).

где n – число параметров из перечисленных в формуле (8), N – объем выборки. Окончательное значение коэффициента C , отражающее то или иное состояние популяции, полученное на основе собственных и литературных данных, приведено в табл. 3.

Как пример применения феногенетической индикации можно рассмотреть ситуацию с интродукцией благородного рака *Astacus astacus* в озеро Еглино Бокситогорского района Ленинградской области. Этот эксперимент, начатый в 1997 г., продолжается по сей день (Федотов, 2020). За первые три года эксперимента было исследовано около 600 раков. Морфологический анализ этой выборки представлен в табл. 4. Приведены средние значения длины тела,

среднее квадратичное отклонение (σ), как высокоинформативный для феногенети-
ошибка (M) и коэффициент вариации (CV) ческой индикации параметр.

Таблица 4. Морфологическое разнообразие раков *Astacus astacus*

Параметры	2000 г.	2008 г.	2016 г.
Самцы – средняя длина, мм	112	102	105
Σ	13.7	22.0	9.9
M	1.02	2.9	1.2
CV	0.12	0.21	0.09
Самки – средняя длина, мм	103	101	98
Σ	9.46	9.80	7.0
M	1.35	1.2	1.0
CV	0.09	0.097	0.07
% самцов	48.0	58.5	59.3

Данные по соотношению полов и фенотипической изменчивости дополняют друг друга. Коэффициент вариации менее 0.1 для наземных животных и менее 0.15 для водных свидетельствует о популяционной нестабильности (Черепанов, 1986; Sapunov, Dikinis, 2011; Sapunov, 1998). Об этом же говорит преобладание самцов. Повышение доли самцов в отловах 2000 г. совпало с ростом фенотипической изменчивости. Самцы первыми откликаются на изменение экологической обстановки. По-видимому, в 2000 г. произошло изменение физико-химических характеристик экологической ниши раков в озере. Известно, что в 2000 г. уровень воды упал на 2–2.5 м в течение лета из-за сильной жары. После 2000 г. произошла стабилизация экологической обстановки и состояния

популяции. Но превышение доли самцов по сравнению с самками говорит о том, что стабилизация не прошла до конца. Таким образом, коэффициент вариации и соотношение полов оказываются информативными показателями состояния популяции.

Постоянный мониторинг водных объектов – необходимая составляющая экологического прогноза и предотвращения экстремальных ситуаций на воде. Его проведение требует определенных расходов и регулярной работы специалистов. Вместе с тем уровень развития фундаментальных наук – экологии, математики – позволяет несколько снизить необходимые финансовые и людские ресурсы на основе развития наукоемких технологий обработки материала.

Библиография

- Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов и долголетие // Природа. 1983. № 1. С. 70–80. URL: <https://textarchive.ru/c-1362724-pall.html> (дата обращения: 17.08.2023).
- Сапунов В. Б., Углов М. В. Из варяг в хазары по ТВС. Тихвинская водная система с древних времен до наших дней. СПб.: Химиздат, 2013. 140 с. URL: <https://bigenc.ru/b/iz-variag-v-khazary-po-tvs-ti-e3c55e?ysclid=lle1dpvndf13015229> (дата обращения: 17.08.2023).
- Федотов В. П. О раках – от промысла к отраслевому направлению – раководству. СПб.: Политех-Пресс, 2020. 256 с. URL: <https://search.rsl.ru/ru/record/01010339654?ysclid=lle1fguhqw822100398> (дата обращения: 17.08.2023).
- Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, 1986. 380 с. URL: <https://elib.natlibraryrm.ru/lib/document/SVOD/F0E01C7B-4FB2-4FC7-BA06-2C6AE5BF6F5B/> (дата обращения: 17.08.2023).
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 320 с. URL: https://www.phantastike.com/evolution/izmenchivost_mlekoopitayushchikh/djvu/view/ (дата обращения: 17.08.2023).
- Sapunov V. Clean ecological methods for sustainable development of urban area under pressure of urban pests // Geophysical Research Abstracts. Vol. 21, EGU2019-225, 2019 EGU General Assembly 2019. URL: <https://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2019/EGU2019-225.pdf> (дата обращения: 17.08.2023).
- Sapunov V. Quantitative approach to species variability of insects // VI Eur Congr Entomol: Ceske Budejovice, Ac. Sci Czech Rep. 1998. P. 309.
- Sapunov V. B., Dikinis A. V. Approaches toward ecological quality essay for the Baltic region // XII Intern Environ forum “Baltic sea day”. St. Petersburg, 2011. P. 362.

Благодарности

Авторы благодарят астаколога Валерия Павловича Федотова за помощь в получении и обработке гидробиологических данных и посвящают статью его памяти.

ECOLOGICAL MONITORING OF WATER BODIES IN CONDITIONS OF INFORMATION SCARCITY (ON THE EXAMPLE OF THE EASTERN PART OF THE LENINGRAD REGION)

SAPUNOV
Valentin Borisovich

D.Sc., Moscow State University, sapunov@rshu.ru

KONNOV
Dmitry Vladimirovich

Moscow State University, konnov_d@mail.ru

Keywords:

population
polymorphism
law of population change
asymmetry in bilateral
traits
morphological diversity
assessment of the state
of the population

Summary: The article substantiates the need for constant monitoring of water bodies for environmental forecasting and prevention of extreme situations on the water. The ways to reduce financial and human resources by mathematical methods based on high-tech technologies for processing the source material are proposed. One of these methods is the developing method of phenogenetic indication. The basis of the method is a one-time analysis of phenogenetic parameters – sex ratio, sexual dimorphism, quantitative and qualitative variability. The method is based on the works of Paul V. Geodakyan on the theoretical biology and expeditionary material obtained in the course of studies of the flora and fauna of water bodies in the east of the Leningrad Region. An algorithm is proposed that allows, on the basis of such parameters, to assess the state of the population, its possible future fate, and the quality of the ecological situation surrounding the population. Synthesis of contact monitoring data based on the phenogenetic approach is a way to improve methods for assessing the state of water bodies, forecasting and management.

Received on: 18 November 2023

Published on: 23 December 2023

References

- Cherepanov V. V. Evolutionary variability of aquatic and terrestrial animals. Novosibirsk: Nauka, 1986. 380 p. URL: <https://elib.natlibraryrm.ru/lib/document/SVOD/F0E01C7B-4FB2-4FC7-BA06-2C6AE5BF6F5B/> (data obrascheniya: 17.08.2023).
- Fedotov V. P. About crayfish – from fishing to the branch direction – crayfish breeding. SPb.: Politeh-Press, 2020. 256 p. URL: <https://search.rsl.ru/ru/record/01010339654?ysclid=1le1fguhqw822100398> (data obrascheniya: 17.08.2023).
- Geodakyan V. A. The evolutionary logic of gender differentiation and longevity, Priroda. 1983. No. 1. P. 70–80. URL: <https://textarchive.ru/c-1362724-pall.html> (data obrascheniya: 17.08.2023).
- Sapunov V. B. Uglov M. V. VS. From the Varangians to the Khazars by TVC. Tikhvin water system from ancient times to the present day. SPb.: Himizdat, 2013. 140 p. URL: <https://bigenc.ru/b/iz-variag-v-khazary-po-tvs-ti-e3c55e?ysclid=1le1dpvndf13015229> (data obrascheniya: 17.08.2023).
- Sapunov V. B., Dikinis A. V. Approaches toward ecological quality essay for the Baltic region, XII Intern Environ forum “Baltic sea day”. St. Petersburg, 2011. P. 362.
- Sapunov V. Clean ecological methods for sustainable development of urban area under pressure of urban pests, Geophysical Research Abstracts. Vol. 21, EGU2019-225, 2019 EGU General Assembly 2019. URL: <https://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2019/EGU2019-225.pdf> (data obrascheniya: 17.08.2023).
- Sapunov V. Quantitative approach to species variability of insects, VI Eur Congr Entomol: Ceske Budejovice, Ac. Sci Czech Rep. 1998. P. 309.
- Yablokov A. V. Variability of mammals. M.: Nauka, 1966. 320 p. URL: https://www.phantastike.com/evolution/izmenchivost_mlekopitayushchikh/djvu/view/ (data obrascheniya: 17.08.2023).



УДК 378.2; 174

РАЗРАБОТКА РЕЙТИНГОВОЙ СИСТЕМЫ ОЦЕНИВАНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБУЧЕНИЯ СТУДЕНТОВ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НАПРАВЛЕНИЙ ПОДГОТОВКИ

ТЕРЕБОВА
Елена Николаевна

доцент, ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Россия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, 185910, eterebova@gmail.com

СЕРГИЕНКО
Людмила Александровна

доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Россия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, 185910, saltmarsh@mail.ru

ПАВЛОВА
Мария Андреевна

аспирант, ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Россия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, 185910, mariya-leta@yandex.ru

Ключевые слова:
балльно-рейтинговая
система оценивания
профессиональная этика

Аннотация: В письме в редакцию обосновывается необходимость внедрения балльно-рейтинговой системы оценивания при аттестации выпускной квалификационной работы у студентов экологических направлений подготовки Петрозаводского государственного университета.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 декабря 2023 года

Подписана к печати: 23 декабря 2023 года

Одним из самых сложных требований к университетскому образованию является проблема проектирования технологий оценки качества знаний, и прежде всего итоговой оценки. Трудность заключается в том, что оценивать необходимо не только то, что знает студент, но и то, что он умеет делать с этими знаниями. Организация итоговой аттестации – это прежде всего показатель не только результативности образовательной программы, но и результативности университетского образования. Именно поэтому организация итоговой аттестации на современном этапе требует апробации отдельных элементов, включая использование новых технологий оценки результатов обучения (Виландеберк, Шубина, 2008; Бордовская и др., 2012). Студенты-бакалавры Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ проходят итоговую аттестацию в виде классического а) государственного экзамена по общей биологии, который проходит по

стандартной регламентированной процедуре (билет, три теоретических вопроса, устный ответ) и который обычно не вызывает сложности при сдаче экзамена у студентов и оценивании результатов экзаменационной аттестации у членов Государственной аттестационной комиссии. Также итоговая аттестация студентов осуществляется б) в виде представления выпускной квалификационной работы бакалавра (ВКР). Она представляет собой результат 1–2-летнего научного исследования, оформленного в виде 30–40-страничного документа, которое студент защищает в виде очного 10-минутного доклада и последующих ответов на вопросы экспертному сообществу. Оценивание ВКР происходит по классической пятибалльной системе. Это довольно сложная, комплексная задача, т. к. комиссии надо учесть множество факторов: 1) качество самого исследования (актуальность, современность методов, достоверность результатов); 2) пред-

ставление ВКР студентом научной аудитории (доклад, владение материалом, ответы на вопросы, качество презентации доклада); 3) общее развитие биологического мышления студента. В связи с этим часто возникают проблемные ситуации с оцениванием ВКР студентов по естественно-научным специальностям.

Ранее нами выявлен конфликт этики педагога и ученого (Теребова и др., 2023) при проведении аттестации студентов и сформированы критерии педагогической университетской этики: 1. Нравственный: «золотое правило» нравственности, обязывающее поступать по отношению к другому так, как хотел бы, чтобы поступали по отношению к тебе; 2. Благожелательно-коммуникативный: демократически-сдержанный, уважительный стиль общения преподавателя со студентами, исключение назидательного и командно-снижительно-общения; 3. Объективного оценивания результатов обучения: стремление к наиболее объективному анализу формирования профессиональных компетенций студента, снижение субъективности оценивания научно-образовательной деятельности студента в сторону повышения оценки в любой спорной ситуации; снижение субъективности оценивания путем разработки четких, корректных критериев анализа выпускной квалификационной работы (как вариант замена пятибалльной оценочной шкалы на аналог системы ECTS, которая позволит конвертировать в оценку неявные, но значимые критерии, например мнение научного руководителя о работе студента, учет индивидуальных достижений и т. д.).

Для перехода от традиционной пятибалльной формы оценивания ВКР к балльно-рейтинговой (ECTS) в Институте биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ необходимо разработать 1) методическое обеспечение (методические рекомендации для членов Государственной комиссии, методические рекомендации для преподавателей), 2) диагностическую карту итоговой аттестации ВКР. В диагностической карте итоговой аттестации следует представить описание набора и уровня оценивания профессиональных компетенций, которые оцениваются в ходе Государственной аттестации.

Например, выполнение НИР по теме бакалаврской работы предполагает получение студентом баллов, начисляемых за два этапа подготовки и защиты ВКР. Результаты каждого этапа должны быть оценены научным руководителем следующим образом: подготовка (0–60 баллов), защита (0–40 баллов). Вслед за В. В. Успенским и другими авторами (Психология, 2014) будем называть умения полностью или частично реализовывать этапы исследовательской деятельности исследовательскими умениями. При этом на 1-м этапе оцениваются знание и формирование у студента-бакалавра понятийно-терминологической базы (например, умение использовать современные информационные компьютерные технологии для поиска и обработки научной информации, умение заинтересованно и творчески осваивать новые области знаний, степень освоения методов научного исследования, способность интегрировать знания, решать задачи в широком (или междисциплинарном) контексте, умение устанавливать основные связи теоретической базы исследования и практической направленности его результатов, индивидуальные достижения). Оценивание каждого параметра 1-го этапа осуществляется по 10-балльной системе, оценка выставляется научным руководителем.

На 2-м этапе защита ВКР оценивается членами Государственной комиссии по следующим параметрам (также 10 баллов за параметр): умение представлять результаты исследования, умение выдвигать аргументы и защищать свою точку зрения, умение вести научную дискуссию, уровень выполнения бакалаврской работы. Предлагаем следующую связь баллов и традиционной оценки: баллы 50–70 (удовлетворительно), 70–90 (хорошо), 90–100 (отлично).

Следует отметить, что балльно-рейтинговая система оценивания результатов обучения студентов внедрена во многих ведущих вузах России, безусловно, она требует серьезных усилий педагогов по ее реализации. Авторы уверены, что с привлечением широкого экспертного сообщества профессорско-преподавательского состава Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ эта задача выполнима и ее осуществление необходимо провести в ближайшее время.

Библиография

- Бордовская Н. В., Костромина С. Н., Розум С. И., Москвичева Н. Л. Деятельностный подход к изучению исследовательского потенциала студента // Международный журнал экспериментального образования. 2012. № 1. С. 81–87.
- Виландеберк А. А., Шубина Н. Л. Новые технологии оценки результатов обучения (уровневое образование): Методическое пособие для преподавателей . СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2008. 168 с.
- Психология : Учебник для бакалавров / Под ред. Б. А. Сосновского. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Юрайт, 2014. 825 с.
- Теребова Е. Н., Сергиенко Л. А., Павлова М. А. К вопросу применения критериев этики ученого и преподавателя при проведении государственной аттестации студентов // Современные наукоемкие технологии. 2023. № 8. С. 181–185.

DEVELOPMENT OF A RATING SYSTEM FOR EVALUATING THE LEARNING OUTCOMES OF STUDENTS IN ENVIRONMENTAL TRAINING AREAS

TEREBOVA
Elena Nikolaevna

*FGBOU VO «Petrozavodsk State University» (33, Lenin Ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910),
eterebova@gmail.com*

SERGIENKO
Ludmila Aleksandrovna

*D.Sc., FGBOU VO «Petrozavodsk State University» (33, Lenin Ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910),
saltmarsh@mail.ru*

PAVLOVA
Maria Andreevna

*FGBOU VO «Petrozavodsk State University» (33, Lenin Ave., Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910),
mariyaleta@yandex.ru*

Keywords:
point-rating assessment system,
professional ethics

Summary: The letter to the editor substantiates the need to introduce a point-rating assessment system for the certification of final qualification work for students of environmental training areas of Petrozavodsk State University.

Received on: 11 December 2023

Published on: 23 December 2024

References

- Bordovskaya N. V. Kostromina S. N. Rozum S. I. Moskvicheva N. L. An activity-based approach to the study of a student's research potential, *Mezhdunarodnyy zhurnal eksperimental'nogo obrazovaniya*. 2012. No. 1. P. 81–87.
- Psychology: Uchebnik dlya bakalavrov, Pod red. B. A. Sosnovskogo. 3-e izd., pererab. i dop. M.: Yurayt, 2014. 825 p.
- Terebova E. N. Sergienko L. A. Pavlova M. A. On the issue of applying the criteria of ethics of a scientist and a teacher during the state certification of students, *Sovremennye naukoemkie tehnologii*. 2023. No. 8. P. 181–185.
- Vilandebek A. A. Shubina N. L. New technologies for evaluating learning outcomes (level education): A methodological guide for teachers. SPb.: Izd-vo RGPU im. A. I. Gercena, 2008. 168 p.



APIS MELLIFERA

МАКАРОВ доктор биологических наук, Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, пр. Ленина, 33, a.makarov@karelia.ru
Александр Михайлович

Получена: 21 декабря 2023 года

В развитии живых организмов выделяют ряд так называемых основных эволюционных переходов, формирующих новую индивидуальную сущность через взаимодействия ранее независимых компонентов. К числу важнейших переходов относится переход от одиночных особей к эусоциальным сообществам – колониям с непродуктивными кастами или суперорганизмам. Эусоциальная организация оказалась весьма выигрышной с эволюционной точки зрения: по ориентировочной оценке, в настоящее время общественные насекомые составляют около 2 % от всех известных видов насекомых, но на них приходится три четверти всей биомассы этих беспозвоночных.

Единственный эусоциальный вид, который человек сумел одомашнить, – медоносная пчела. Соответственно для нас этот организм является моделью всех эусоциальных существ, и именно изучение пчел позволяет анализировать механизмы перехода от одиночных особей к сообществам. Таким образом, подробное изучение пчел имеет не только прикладное значение, но и общебиологическое. Мы пытаемся понять, что привело эти виды к биологическому прогрессу, а в современной ситуации пытаемся оценить вредоносное антропогенное воздействие на столь сложную систему организации сообщества, которая шлифовалась природой миллионы лет.

Книга «Пчела медоносная (*Apis mellifera*) в генетическом поле. Эколого-генетические характеристики» авторами названа учеб-

Подписана к печати: 29 декабря 2023 года

но-методическим пособием, но по сути это коллективная монография, обзоревающая разные стороны биологии, генетики и экологии пчел. Это никак не учебник по пчеловодству, которых на русском языке издано очень много, а именно серьезный обзор со ссылками и списками использованной литературы.

Наиболее необычными представляются разделы, связанные с генетикой и эпигенетическим репрограммированием, которое позволяет сформировать особи разных каст при идентичном геноме. Как эпигенетический фактор, здесь рассматривается и экологический стресс, связанный антропогенными причинами.

Не менее интересны главы, посвященные иммунитету пчел (а что бы мы знали про иммунитет насекомых, если бы это не касалось столь экономически важного вида?!). В связи с иммунитетом анализируются также характеристики и защитные функции пчелиной микробиоты.

Третье очень важное направление книги – анализ факторов, влияющих на выживание и благополучие пчелиных семей (рассматривается комплекс антропогенных воздействий, влияние вирусных инфекций, гибридизация разных пород и сохранение аборигенных пород пчел).

Таким образом, книга вроде бы посвящена одному виду, но рассматриваются в ней общебиологические механизмы, которые работают в самых разных существах, и по большей части они нам почти неизвестны.



Библиография

[Пчела медоносная \(*Apis mellifera*\) в генетическом поле](https://vk.com/doc168322248_671984931?hash=qGfA23jGxRO6pjMLjFmuWMZMhBeQ3zHpIXB1iHPovaP&dl=aFJ9bE5V9CziMGyrKtWpticxyNUYZzHZgsNSR5uFjNz). Эколого-генетические характеристики / Под ред. М. А. Монаховой. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2019. 154 с. URL: https://vk.com/doc168322248_671984931?hash=qGfA23jGxRO6pjMLjFmuWMZMhBeQ3zHpIXB1iHPovaP&dl=aFJ9bE5V9CziMGyrKtWpticxyNUYZzHZgsNSR5uFjNz.

APIS MELLIFERA

MAKAROV *DSc, Petrozavodsk State University, 33, Lenin St., Petrozavodsk,*
Alexander Michailovich *185910, Republic of Karelia, Russia, a.makarov@karelia.ru*

Received on: 21 December 2023

Published on: 29 December 2024

References

Honey bee (*Apis mellifera*) in the genetic field. Ecological and genetic characteristics, Pod red. M. A. Monahovoy. M.: Tovarischestvo nauch. izdaniy KMK, 2019. 154 p. URL: https://vk.com/doc168322248_671984931?hash=qGfA23jGxRO6pJMLjFmuWMZMhBeQ3zHpIXB1iHPovaP&dl=aFJ9bE5V9CZiMGyrKtWpticxyNUYZzHZgsNSR5uFjNz.



КАЛЕНДАРЬ ЭКОЛОГИИ

РОЗЕНБЕРГ

Геннадий Самуилович

д. б. н., чл.-корр. РАН, Институт экологии Волжского бассейна
РАН - филиал Самарского федерального исследовательского цен-
тра РАН, 445003, Россия, Самарская обл., г.Тольятти, ул.Комзина,
10, genarozenberg@yandex.ru

Получена: 30 декабря 2023 года

Подписана к печати: 30 декабря 2023 года

Рассмотрены юбилейные и «круглые» даты экологических событий, которые следует отмечать в 2024 году. Брошюра может использоваться в качестве учебного пособия

для студентов вузов, изучающих экологию; предназначена для научных сотрудников и специалистов-экологов широкого профиля. Да и для всех, кто любит праздники.

*Г.С. Розенберг
А.Г. Розенберг*

**2024:
ИЗ ИСТОРИИ
ЭКОЛОГИИ**



Библиография

Розенберг Г. С., Розенберг А. Г. [Из истории экологии](#) . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2024. 129 с.

ECOLOGY CALENDAR

ROZENBERG
Gennady Samuilovich

Received on: 30 December 2023

Published on: 30 December 2024

References

Rozenberg G. S. Rozenberg A. G. From the History of Ecology. Tol'yatti: IEVB RAN, 2024. 129 p.