научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

https://ecopri.ru

№ 2 (32). Июнь, 2019

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
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. Gugołek
В. Н. Якимов
А. В. Сонина

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции
185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, 33.
E-mail: ecopri@petrsu.ru
https://ecopri.ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

Содержание № 2. 2019

От редакции

	Тронулся лед	3

Оригинальные исследования

Ерофеева Е. А., Речкин А. И., Савинов А. Б.	***Всхожесть семян и состояние проростков пшеницы Triticum aestivum в условиях воздействия на них суспензии клеток Azotobacter chroococcum***	4 - 11
Жуковская А. Ф., Слинько Е. Н., Челомин В. П.	***ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА MIZUHOPECTEN YESSOENSIS К КАДМИЮ***	12 - 28
Зубова Е. М., Кашулин Н. А., Терентьев П. М.	***Биотическая симпатрия сига Coregonus lavaretus (L.) оз. Куэтсъярви (система р. Пасвик, Мурманская область)***	29 - 51
Ивантер Э. В.	***К ЭКОЛОГИИ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА (MYOPUS SCHISTICOLOR LILL.) НА ЮЖНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА***	52 - 62
Лобуничева Е. В.	***Зоопланктон антропогенных местообитаний Северо-Двинской шлюзованной системы***	63 - 75
Назарова Г. Г., Проскурняк Л. П., Панов В. В.	***Определение возраста перезимовавших водяных полевок, обитающих на садово-огородных участках***	76 - 87
Переясловец В. М., Ердаков Л. Н., Хидекель В. В.	***Динамика и циклы численности в некоторых популяциях лесного северного оленя***	88 - 97
Смирнов Л. П., Суховская И. В., Кочнева А. А.	***Вариабельность некоторых показателей антиоксидантной защиты и концентрации белка у молоди колюшки трехиглой (Gasterosteus aculeatus) Белого моря в летний период***	98 - 109
Тагирова О. В., Кулагин А. Ю., Зайцев Г. А.	***Сезонная динамика изменения морфологических параметров листьев березы повислой (Betula pendula Roth) в условиях промышленного воздействия (Уфа, Республика Башкортостан)***	110 - 118
Яковлева Е. В., Габов Д. Н.	***Полициклические ароматические углеводороды в растениях естественных бугристых болот***	119 - 128

Письма в редакцию

Черлин В. А.	***Штрихи к портрету. Лев Исаакович Хозацкий***	129 - 136

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

ТРОНУЛСЯ ЛЕД

КОРОСОВ Андрей Викторович *д. б. н., Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), korosov@psu.karelia.ru*

Подписана к печати:
02 июля 2019 года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Наконец, пришли деньги от НЭИКОН для нашего дальнейшего развития. В ближайшее время будут выполнены выплаты авторам и рецензентам, составителям и корректорам, переводчикам и дизайнерам. Конечно, приятно получить вознаграждение за работу. Однако гораздо важнее понимать, что организованная НЭИКОН система заработала, что появляется надежда на осуществление помощи выбранным журналам и в текущем году. Это окрыляет. Может быть, даже удастся достичь планируемого результата, Скопуса.

Однако для этого мало выполнить формальные требования. Нужны «хорошие» статьи. Почему кавычки? Потому что не об оценке научного качества идет речь. Здесь не уйти от субъективизма. Просто нам нужны статьи, соответствующие политике нашего журнала по трем главным критериям. Пока же им соответствует меньшая доля любого выпуска.

Что это за критерии?

Статьи должны описывать объект биологической экологии. Сейчас под экологией подразумевается все что угодно. Больше всего статей по энвайронментологии, а также физиологии (биохимии). При этом порой темы среды (загрязнения) или организма (физиология) настолько преобладают, что приходится подсказывать авторам, как придать статье экологический дух. А мы бы хотели видеть «чистые» статьи по экологии особи, популяции и сообщества и читать про *физиологию надорганизменных* систем.

Статьи должны быть экологическими по духу, т. е. говорить не просто о фактах, а о процессах. Мы перестали принимать к работе рукописи со списками таксонов или веществ. Экология исследует механизмы устойчивости природы, гомеостаз экосистем (в широком смысле). В этом ключе должны рассматриваться любые текущие изменения и тренды. К сожалению, если про тренды наши авторы еще пишут, то про механизмы экологического гомеостаза – очень редко. Однако мы полны оптимизма. Экологам просто некуда деться – прежняя устойчивость (например, климата) нарушается, придется отвечать на вопрос «что делать?»

Статьи должны содержать выводы, доказанные статистически или экспериментально. К сожалению, зачастую авторы ограничиваются констатацией серий фактов, иногда выраженных регрессионными трендами. Можно только мечтать о временах, когда же *экологи* будут строить структурные динамические модели, параметры которых имеют существенный экологический смысл. Упускают они и возможности ресамплинга (рандомизации и бутстрепа), уникального механизма статистического оценивания для данных любого типа, в том числе «ненормальных». Когда экологи поймут, что для построения дендрограммы сходства видовых списков необходимо а) убедиться в репрезентативности сравниваемых описаний (достигнуто плато кривой насыщения), б) выполнить ресамплинг для установления устойчивости кластеризации? К счастью, страницы нашего журнала несут подобные позитивные

примеры.

Критерии существуют, но практика диктует применять их «мягко», использовать не для отсева статьи, а для помощи автору в придании экологического вектора при компоновке материала рукописи. К счастью, наши выпуски содержат немало примеров «экологически правильных» публикаций. Остается, правда, мечта, чтобы в журнале стали больше публиковаться известные экологи. Пока наш журнал не в Скопусе, он мало им интересен, но войти в Скопус без статей высокорейтинговых исследователей – сложно. Как-то надо разорвать этот круг. НЭИКОН в помощь!

Уважаемые авторы, ждем ваши рукописи!

В Объявлениях можно прочесть о наших конкурсах статей и рецензий.

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

THE ICE HAS BROKEN

KOROSOV Andrey Victorovich	*DSc, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Lenin st., 33), korosov@psu.karelia.ru*

Published on:
02 July 2019

Ерофеева Е. А., Речкин А. И., Савинов А. Б. Всхожесть семян и состояние проростков пшеницы Triticum aestivum в условиях воздействия на них суспензии клеток Azotobacter chroococcum // Принципы экологии. 2019. № 2. С. 4–11. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8405

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 581.1.

ВСХОЖЕСТЬ СЕМЯН И СОСТОЯНИЕ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ TRITICUM AESTIVUM В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА НИХ СУСПЕНЗИИ КЛЕТОК AZOTOBACTER CHROOCOCCUM

ЕРОФЕЕВА Елена Александровна — *доктор биологических наук, Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1, кафедра экологии), ele77785674@yandex.ru*

РЕЧКИН Александр Иванович — *кандидат биологических наук, Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1, кафедра экологии), re-ka@mail*

САВИНОВ Александр Борисович — *Кандидат биологических наук, Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1, кафедра экологии), sabcor@mail.ru*

Ключевые слова: Azotobacter, Triticum aestivum, пигмент, липопероксидация, рост, всхожесть семян

Получена: 07 ноября 2018 года
Подписана к печати: 02 июля 2019 года

Аннотация. В настоящее время способность различных штаммов Azotobacter вступать в симбиоз с пшеницей мягкой и влиять на развитие этого вида изучена недостаточно. В связи с этим нами была оценена способность штамма № 4 A. chroococcum, выделенного из почвы сельскохозяйственных угодий Нижегородской области (Россия), влиять на всхожесть семян и состояние проростков пшеницы (Triticum aestivum L.) при внесении в первый день эксперимента в питательный раствор различных количеств клеток (от 109 кл/мл (А) до А/256). Все концентрации клеток, кроме наименьшей, вызывали снижение всхожести семян. Низкие концентрации (А/256-А/64) не влияли на биомассу корня проростков, средние концентрации (А/32-А/16) ее увеличивали. При высокой концентрации (А/8) эффект исчезал, а наиболее высокие (А/4-А) вновь повышали этот показатель. В отношении биомассы побега стимулирующий эффект оказывали только концентрации А/2 и А/4. Содержание хлорофиллов и каротиноидов, а также интенсивность липопероксидации при действии A. chroococcum не изменялись. Таким образом, изученный штамм способен регулировать прорастание семян и рост корневой системы и побега T. aestivum.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Бактерии рода Azotobacter относятся к свободноживущим азотфиксаторам почвы

(ризобактериям) и способны, как и клубеньковые бактерии растений (ризобии), с помощью нитрогеназного комплекса фиксировать молекулярный азот воздуха, превращая его в ион аммония (Howard, Rees, 2006; Wani et al., 2013; Феоктистова и др., 2016). Бактерии рода Azotobacter населяют экторизосферу (зона почвы с наружной стороны корня) и ризоплану (поверхность корневой системы) различных видов небобовых растений, используя экссудаты корневой системы для питания. В обмен растение получает азот в виде доступных для усвоения соединений, улучшается фосфорное питание растений благодаря растворению труднодоступных почвенных фосфатов в процессе жизнедеятельности ризобактерий, фитогормоны, вырабатываемые ризобактериями, стимулируют рост растений, бактерии рода Azotobacter подавляют развитие фитопатогенных грибов и бактерий (Феоктистова и др., 2016). Способность разных штаммов *Azotobacter chroococcum* Beijer. влиять на прорастание семян и развитие проростков различных видов растений изучена недостаточно (Кириченко и др., 2010). Хотя в настоящее время этому вопросу уделяется значительное внимание в связи с поиском эффективных штаммов этого вида с целью использования их для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур (Кириченко, Коць, 2011). Имеются сведения о том, что некоторые штаммы *A. chroococcum* способны вступать в симбиотические отношения с пшеницей мягкой (*Triticum aestivum* L.) (Кириченко, 2016). Однако подобные данные для штаммов*A. chroococcum* почв Нижегородской области являются фрагментарными, в том числе и для выделенного нами из почвы сельскохозяйственных угодий Нижегородского региона штамма № 4. Известно, что бактерии рода *Azotobacter* образуют ассоциации с пектинолитическими и целлюлозоразрушающими бактериями рода *Bacillus*, потребляя продукты разложения полимеров бациллами, снабжая их фиксированным азотом, что приводит к ускорению усвоения полимеров и стимуляции азотфиксации (Феоктистова и др., 2016). В связи с этим при изучении способности *A. chroococcum* непосредственно воздействовать на состояние растений более объективные данные можно получить в условиях эксперимента при культивировании растений на питательном растворе, поскольку таким образом можно вычленить взаимодействие в системе «растение – *A. chroococcum*» в чистом виде, т. е. без участия других видов почвенных бактерий.

В связи с этим нами впервые была оценена способность штамма № 4*A. chroococcum*, выделенного из почвы сельскохозяйственных угодий Нижегородской области (Россия), влиять на всхожесть семян и состояние проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при внесении в первый день эксперимента в питательный раствор различных количеств клеток в широком диапазоне значений (от 10^9 кл/мл (А) до А/256).

Материалы

Штамм № 4 *A. chroococcum* был выделен из почвы пахотных земель возле с. Оранки Богородского района Нижегородской области. *A. chroococcum* культивировали на жидкой питательной среде Эшби. В эксперименте использовали семена озимой пшеницы Московская 39.

Методы

Для исследования были выбраны 9 концентраций бактериальных клеток от 10^9 кл/мл (А) до значений, на несколько порядков меньших (А/256) (соседние концентрации различались в 2 раза), поскольку наибольшие исследованные нами концентрации клеток *A. chroococcum* используют для инокуляции семян пшеницы другими штаммами этого вида (Кириченко, 2016). Растения выращивали в течение 8 дней на питательном растворе Кнопа с разным содержанием клеток *A . chroococcum* (опытные группы) или растворе Кнопа (контрольная группа). В чашки опытных групп раствор Кнопа с добавлением *A . chroococcum* вносили только в первый день эксперимента. Далее каждый день добавляли раствор Кнопа во все чашки (контрольные и опытные) без клеток азотфиксатора. Семена пшеницы, раствор Кнопа

и чашки Петри не стерилизовали, для того чтобы определить, оказывает ли данный штамм влияние на изучаемые показатели пшеницы в нестерильных условиях, т. к. на практике обработка семян сельскохозяйственных культур различными штаммами *A. chroococcum* проводится перед посевом в почву, что исключает условия стерильности. В каждой группе растения выращивали в 5 чашках Петри (50 семян в каждой чашке) на подложке из фильтровальной бумаги, смоченной раствором, при 17 ч световом периоде и температуре 17–22 °C.

У семидневных проростков в первом листе определяли интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ), уровень хлорофиллов и каротиноидов, а также сырую биомассу корневой системы и побега, всхожесть семян. При изучении биохимических показателей в каждой группе было 10 биологических повторностей (1 биологическая повторность – объединенные фрагменты первого листа 5–6 разных растений данной группы; брали по 2 биологические повторности из каждой чашки). Биомассу корневой системы и побега определяли у 30 растений каждой группы (брали по 6 растений из каждой чашки; 6 растений х 5 чашек = 30). Интенсивность ПОЛ оценивали по содержанию ТБК-активных продуктов липопероксидации, среди которых наиболее массовым является малоновый диальдегид (МДА) (Камышников, 2002). Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листе определяли согласно общепринятой методике, для экстрагирования пигментов использовали 80 % ацетон (Шлык, 1971).

Соответствие распределения в выборках изученных количественных признаков нормальному определяли с помощью критерия Шапиро – Уилка (программа Statistica 10). Поскольку в некоторых выборках распределение отличалось от нормального ($p < 0.05$), то для проверки нулевой гипотезы были использованы непараметрические критерии Крускала – Уоллиса и Ньюмена – Кейлса (программа Биостатистика 4.03). Аналогичную процедуру для качественного признака (всхожесть семян) проводили с помощью критерия хи-квадрат (Биостатистика 4.03) с учетом поправки Бонферрони для множественных парных сравнений. На графиках представлены выборочные медианы и их ошибки (количественные признаки), а также доли и их ошибки (всхожесть семян).

Результаты

Все концентрации изученного штамма *A. chroococcum*, за исключением наименьшей, приводили к снижению всхожести семян *T. aestivum* на 14–30 % по сравнению с контролем ($p < 0.05$) (рис. 1).

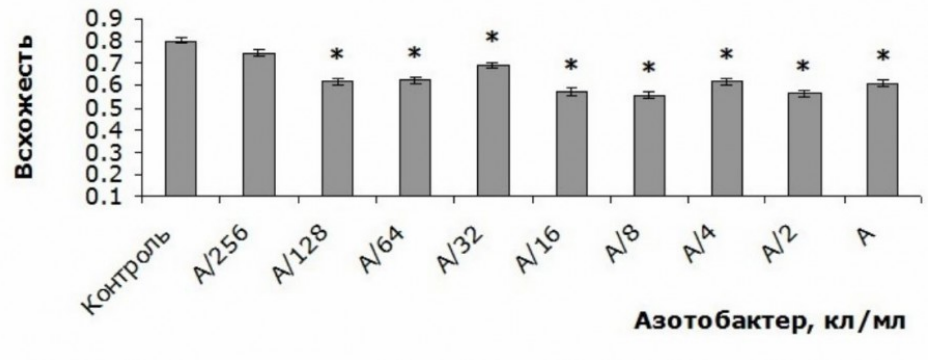


Рис. 1. Всхожесть семян *T. aestivum* при внесении различных количеств клеток *A. chroococcum* в питательный раствор в первый день эксперимента (доля ± ошибка доли): * – статистически значимые различия по сравнению с данным показателем в контрольной группе при $p < 0.05$; A – 10^9 кл/мл

Fig. 1. *T. aestivum* seed germination when adding different amounts of *A. chroococcum* cells to nutrient solution in the first day of the experiment (share ± share error): * – indicates statistically significant differences compared to this endicator in the control group at $p < 0.05$; A – 10^9 c/ml

При этом статистически значимые различия между эффектами разных концентраций не были выявлены ($p > 0.05$).

Низкие концентрации *A . chroococcum* (A/256-A/64) не влияли на массу корневой системы (рис. 2а). Концентрации A/16-A/32 увеличивали данный показатель на 34–38 % относительно контрольного уровня. Однако дальнейшее повышении концентрации до A/8 приводило к исчезновению эффекта. Наиболее высокие концентрации *A. chroococcum* A/4-A вновь увеличивали массу корня проростков *T. aestivum* (на 50–68 % относительно контроля) (см. рис. 2а).

Динамика изменения биомассы побега *T. aestivum* при уменьшении концентрации *A . chroococcum* была очень сходна с изменением данного показателя у корневой системы, о чем свидетельствует сильная положительная корреляция между этими параметрами (по Спирмену: $r = 0.86$; $p < 0.05$). Однако стимулирующий эффект был менее выражен, поэтому его удалось зафиксировать только для концентраций A/2 и A/4. Они приводили к увеличению биомассы побега на 21 и 30 % по сравнению с контролем соответственно. Более низкие концентрации и наиболее высокая из изученных концентраций не влияли на данный показатель (рис. 2б).

Интенсивность перекисного окисления липидов в листе проростков пшеницы при действии всех изученных концентраций *A. chroococcum* не отличалась от контрольного уровня ($p > 0.05$) (данные на рисунках не представлены). Содержание хлорофиллов и каротиноидов у растений всех опытных групп соответствовало контрольному уровню ($p > 0.05$) (данные на рисунках не представлены).

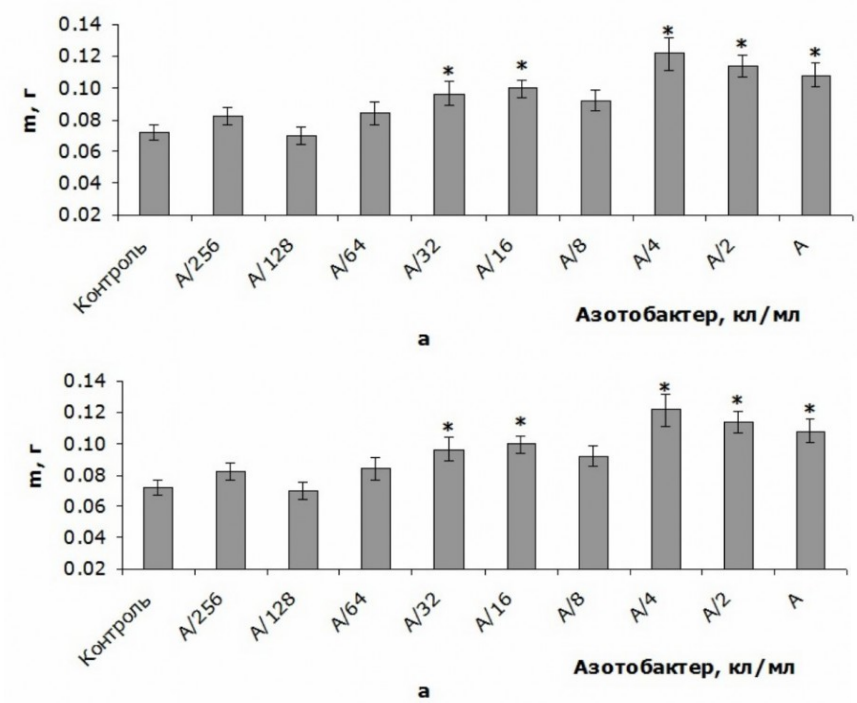


Рис. 2. Сырая биомасса корневой системы (а) и побега (б) *T. aestivum* при внесении различных количеств клеток *A. chroococcum* в питательный раствор в первый день эксперимента (Me ± S_{Me}): * – статистически значимые различия по сравнению с данным показателем в контрольной группе при $p < 0.05$; A – 10^9 кл/мл

Fig. 2. Raw biomass of root system (a) and shoot (b) of *T. aestivum* with adding of different amounts of *A. chroococcum* cells to nutrient solution in the first day of the experiment (Me ± S_{Me}): * – indicates statistically significant differences compared to this indicator in the control group at $p < 0.05$; A – 10^9 c/ml

Обсуждение

Ранее другими авторами показано, что бактерии рода Azotobacter способны стимулировать рост корневой системы и побега растений (Феокстистова и др., 2016).

Полагают, что ризобактерии, в том числе рода Azotobacter, оказывают такой эффект путем синтеза фитогормонов, стимулирующих рост (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов) и улучшения азотного и фосфорного питания растений (Феоктистова и др., 2016). Возможно, данный механизм лежит и в основе обнаруженного нами стимулирующего эффекта бактерий в отношении роста пшеницы.

Известно, что в сухом семени в большом количестве находится фитогормон индолил-3-уксусная кислота, которая в высокой концентрации вместе с абсцизовой кислотой семян ингибирует прорастание (Нефедьев и др., 2013). Бактерии рода Azotobacter способны синтезировать ауксины, в том числе индолил-3-уксусную кислоту (Феоктистова и др., 2016). Скорее всего, выявленный нами ингибирующий эффект азотфиксирующих бактерий в отношении прорастания семян пшеницы обусловлен действием вырабатываемых ими ауксинов.

Следует отметить, что изменение биомассы побега и корневой системы, выявленное нами у проростков *T. aestivum* при внесении в питательный раствор различных концентрации клеток *A. chroococcum*, было немонотонным, поскольку наибольшая из исследованных концентраций не влияла на биомассу побега, затем данный эффект появлялся у концентраций A/2-A/4 и исчезал у более низких количеств бактериальных клеток. Биомасса корневой системы также претерпевала немонотонное изменение при снижении концентрации клеток *A. chroococcum:* концентрации A-A/4 увеличивали биомассу, A/8 не влияла, A/16-A/32 увеличивали, A/64-A/256 не влияли (см. рис. 2).

В последние годы широкое распространение получили взгляды о том, что у биосистем широко представлены немонотонные ответы при действии разных факторов среды (Calabrese, Blain, 2005). Так, например, ранее нами установлено, что различные химические загрязнители могут достаточно часто приводить к немонотонным изменениям морфологических и физиолого-биохимических показателей у разных видов растений (Erofeeva, 2014). Подобные данные имеются и для фитогормонов растений, в том числе ауксинов. Показано, что они могут вызывать разнонаправленный эффект либо не оказывать его, в результате чего зависимость «доза – эффект» является немонотонной (Weyers, Paterson, 2001; Calabrese, Blain, 2005).

Известно, что любые стрессовые факторы среды вызывают увеличение продукции активных форм кислорода, что приводит к усилению процесса перекисного окисления в мембранах клеток (Камышников, 2002). На основании наших данных можно сделать вывод, что использованные концентрации *A. chroococcum* не вызывали стрессового состояния у проростков пшеницы.

Заключение

На основе вышесказанного можно заключить, что изученный штамм *A. chroococcum* способен непосредственно влиять на всхожесть семян и состояние проростков *T. aestivum*. Однако его способность изменять изученные показатели *T. aestivum* зависит от количества клеток азотфиксатора, внесенных в питательный раствор, а также от вида показателя. Так, *A. chroococcum* во всех изученных концентрациях не влиял на биохимические параметры (интенсивность перекисного окисления липидов и содержание хлорофиллов и каротиноидов в листе), снижал всхожесть семян и приводил к увеличению биомассы проростков. При этом изменение концентрации клеток *A. chroococcum*, вносимых в питательный раствор, вызывало немонотонный ответ для сырой биомассы побега и корневой системы *T. aestivum*. По-видимому, эффекты в отношении всхожести и биомассы преимущественно связаны с воздействием ауксинов, синтезируемых азотфиксатором, поскольку данные фитогормоны способны стимулировать рост и тормозить процесс прорастания. Кроме того, известно, что зависимость «доза – эффект» для ауксинов может быть немонотонной. Результаты исследования могут послужить основой для развития представлений о специфике биотических отношений между изученными видами, а также совершенствования методов предпосевной обработки семян *T. aestivum.*

Библиография

Камышников В. С. Справочник по клинико-биохимической лабораторной диагностике . Минск: Беларусь, 2002. Т. 2. 495 с.

Кириченко Е. В. Биологическая активность ризосферной почвы пшеницы яровой в ассоциации с бактериями *Azotobacter chroococcum* T79, модифицированными N-ацетил-D-глюкозамином // Мікробіологія і біотехнологія. 2016. № 3. С. 30–42.

Кириченко Е. В., Коць С. Я. Использование*Azotobacter chroococcum* для создания комплексных биологических препаратов // Биотехнологія. 2011. Т. 4. № 3. С. 74–81.

Кириченко Е., Титова Л., Коць С. Эффективность бактеризации семян пшеницы яровой новым штаммом *Azotobacter chroococcum* T76 // Stiinta Agricola. 2010. № 1. С. 21–24.

Нефедьева Е. Э., Белопухов С. Л., Верхотуров В. В., Лысак В. И. Роль фитогормонов в регуляции прорастания семян // Известия вузов. Прикладная биохимия и биотехнология. 2013. № 1. С. 61–65.

Феоктистова Н. В., Марданова А. М., Хадиева Г. Ф., Шарипова М. Р. Ризосферные бактерии // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2016. Т. 158. Кн. 2. С. 207–224.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Calabrese E. J., Blain R. B. The occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature, the hormesis database: an overview // Toxicology and Applied Pharmacology. 2005. Vol. 202. P. 1451–1474.

Erofeeva E. A. Hormesis and paradoxical effects of wheat seedling (*Triticum aestivum* L.) parameters upon exposure to different pollutants in a wide range of doses // Dose Response. 2014. Vol. 12. No 1. P. 121–135.

Howard J. B., Rees D. C. How many metals does it take to fix N2? A mechanistic overview of biological nitrogen fixation // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2006. Vol. 103. No 46. P. 17088–17093.

Wani S. A., Chand S., Ali T. Potential use of *Azotobacter chroococcum* in crop production // Current Agriculture Research Journal. 2013. Vol. 1. No 1. P. 35–38.

Weyers J. D., Paterson N. W. Plant hormones and the control of physiological processes // New Phytol. 2001. Vol. 152. P. 375–407.

SEED GERMINATION AND SEEDLING STATE OF WHEAT TRITICUM AESTIVUM WHEN EXPOSED TO AZOTOBACTER CHROOCOCCUM CELL SUSPENSION

EROFEEVA Elena Alexandrovna — *D.Sc., Lobachevski State University of Nizhny Novgorod (Gagarin Ave., 23, Nizhny Novgorod, Russia, 603950), ele77785674@yandex.ru*

RECHKIN Alexander Ivanovich — *Ph. D., Lobachevski State University of Nizhny Novgorod (Gagarin Ave.,23, Nizhny Novgorod, Russia, 603950), re-ka@mail*

SAVINOV Alexander Borisovich — *Ph. D., Lobachevski State University of Nizhny Novgorod (Gagarin Ave.,23, Nizhny Novgorod, Russia, 603950), sabcor@mail.ru*

Keywords: Azotobacter, Triticum aestivum, pigment, lipid peroxidation, growth, seed germination

Received on: 07 November 2018
Published on: 02 July 2019

Summary: To date, the ability of various Azotobacter strains to enter into symbiosis with the wheat and regulate its development has not been studied enough. In this regard, we assessed the capacity of strain No. 4 of Azotobacter chroococcum isolated from the soil of agricultural land in Nizhny Novgorod region (Russia) to influence the seed germination and the state of wheat seedlings (Triticum aestivum L.) when various quantities of cells were introduced into the nutrient solution (from 109 cells/ml (A) to A/256) in the first day of the experiment. It was stated that all cell concentrations except for the smallest one caused reduced seed germination. Low concentrations (A/256-A/64) did not affect the wet biomass of seedlings root; medium ones A/32-A/16 increased it. At high concentrations A/8 the effect disappeared, and the highest concentrations A/4-A again increased this parameter. As for the wet shoot biomass, a stimulating effect was caused only by the concentrations A/2 and A/4. Chlorophyll and carotenoids content, as well as the intensity of lipid peroxidation did not change under the action of A. chroococcum. Thus, the studied strain of A. chroococcum is capable of regulating the germination of seeds and the growth of the root system and shoots of T. aestivum.

References

Erofeeva E. A. Hormesis and paradoxical effects of wheat seedling (Triticum aestivum L.) parameters upon exposure to different pollutants in a wide range of doses, Dose Response. 2014. Vol. 12. No 1. P. 121–135.

Feoktistova N. V. Mardanova A. M. Hadieva G. F. Sharipova M. R. Rhizosphere bacteria, Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki. 2016. T. 158. Kn. 2. P. 207–224.

Howard J. B., Rees D. C. How many metals does it take to fix N2? A mechanistic overview of biological nitrogen fixation, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2006. Vol. 103. No 46. P. 17088–17093.

Kamyshnikov V. S. Reference book on clinical and biochemical laboratory diagnostics. Minsk: Belarus', 2002. T. 2. 495 p.

Kirichenko E. Titova L. Koc' S. The bacterization effectiveness of spring wheat seeds with a new strain of Azotobacter chroococcum T76, Stiinta Agricola. 2010. No. 1. P. 21–24.

Kirichenko E. V. Koc' S. Ya. The use of Azotobacter chroococcum to create complex biological preparations, Biotehnologiya. 2011. T. 4. No. 3. P. 74–81.

Kirichenko E. V. Biological activity of spring wheat rhizosphere soil in association with Azotobacter chroococcum T79 bacteria modified with N-acetyl-D-glucosamine, Mikrobiologiya i biotehnologiya. 2016. No. 3. P. 30–42.

Nefed'eva E. E. Belopuhov S. L. Verhoturov V. V. Lysak V. I. The role of phytohormones in the regulation of seed germination, Izvestiya vuzov. Prikladnaya biohimiya i biotehnologiya. 2013. No. 1. P. 61–65.

Salabrese E. J., Blain R. B. The occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature, the hormesis database: an overview, Toxicology and Applied Pharmacology. 2005. Vol. 202. P. 1451–1474.

Shlyk A. A. Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts, Biohimicheskie metody v fiziologii rasteniy. M.: Nauka, 1971. P. 154–170.

Wani S. A., Chand S., Ali T. Potential use of Azotobacter chroococcum in crop production, Current Agriculture Research Journal. 2013. Vol. 1. No 1. P. 35–38.

Weyers J. D., Paterson N. W. Plant hormones and the control of physiological processes, New Phytol. 2001. Vol. 152. P. 375–407.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 57.02

ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА MIZUHOPECTEN YESSOENSIS К КАДМИЮ

ЖУКОВСКАЯ Авианна Фаязовна	*канд. биол. наук, ТОИ ДВО РАН (г. Владивосток, ул. Балтийская, 43), aviannaZh@gmail.com*
СЛИНЬКО Елена Николаевна	*ТОИ ДВО РАН (г. Владивосток, ул. Балтийская, 43), aviannaZh@gmail.com*
ЧЕЛОМИН Виктор Павлович	*доктор биол. наук, ТОИ ДВО РАН (г. Владивосток, ул. Балтийская, 43), chelomin@poi.dvo.ru*

Ключевые слова: МТ-подобные белки, тяжелые металлы, токсичность, двустворчатые моллюски. адаптация

Рецензент: И. Н. Бахмет

Получена: 04 марта 2019 года

Подписана к печати: 19 июня 2019 года

Аннотация. Дальневосточный представитель двустворчатых моллюсков приморский гребешок Mizuhopecten yessoensis способен накапливать кадмий в мягких тканях без какого-либо видимого патологического эффекта даже в тех местах обитания, где кадмий не превышает фоновых значений. Данная уникальная особенность обусловлена наличием, по крайней мере в пищеварительной железе, у взрослых (5-7-летних) особей двух высокомолекулярных МТ-подобных белков. В данном исследовании рассмотрены возрастные особенности накопления и распределения кадмия в пищеварительной железе приморского гребешка M. yessoensis. Рассмотрены три возрастные группы: годовалые, двухлетние и трехлетние представители данного вида. В ходе эксперимента по накоплению кадмия (300 мкг/мл CdCl2) удалось найти разновозрастные особенности в аккумуляции тяжелого металла в ткани пищеварительной железы M. yessoensis. Найдено, что в годовалых особях за аккумуляцию кадмия в пищеварительной железе отвечает МТ-подобный кадмий-связывающий белок 120 кДа, тогда как к стадии половозрелости (3 года) данный белок прекращает синтезироваться и основным кадмий-связывающим белком становится МТ-подобный белок с молекулярной массой 72 кДа.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* – двустворчатый моллюск, представитель семейства Pectinidae, обитает в водах Японского моря. Данный вид является уникальным объектом благодаря его способности накапливать кадмий в мягких тканях даже в тех местах обитания, где кадмий не превышает фоновых значений (Chelomin, Belcheva, 1991; Chelomin et al., 1995).

Феномен устойчивости к кадмию хорошо известен в мировой литературе и объясняется функционированием в тканях специальных кадмий-связывающих белков металлотионеинов (МТ). Металлотионеины – это класс низкомолекулярных белков (6–7 кДа), которые найдены у млекопитающих. Эти белки, в аминокислотном составе которых присутствует до 30 % цистеина, относятся к классическим МТ. Синтез данного типа белков индуцируется при поступлении в организм как жизненно необходимых Cu

и Zn, так и в ответ на поступление Cd, Hg и ряда других токсичных металлов. Однако широкое распространение металлотионеинов не означает, что это единственная группа белков, участвующих в связывании и детоксикации металлов, и прежде всего кадмия. У некоторых организмов были обнаружены различные Cd-связывающие белки с вариациями в молекулярной массе, количестве цистеина и аминокислотном составе в целом. Подобные характеристики не позволяют отнести эти белки к МТ классического типа, и поэтому они получили название МТ-подобные белки (Ponzano, 2001; Stone, 1986; Uthe, Chou, 1987).

Ранее нами было установлено (Zhukovskaya et al., 2012), что в пищеварительной железе взрослых особей (5–7 лет) приморского гребешка *M. yessoensis* за связывание кадмия отвечают два МТ-подобных белка с молекулярной массой 72 и 43 кДа. Цель данной работы – выявить особенности адаптации годовалых, двух- и трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* к кадмию.

Материалы

Особи приморского гребешка *M. yessoensis* были отобраны из акватории бухты Северная (42 93' N, 131 40' E) залива Петра Великого Японского моря, с территории марикультурного хозяйства (рис. 1) в июне. Были взяты три группы гребешков: одно-, двух- и трехлетние особи. Каждая возрастная выборка состояла из 40 особей. После отлова моллюсков транспортировали в аквариумы для проведения эксперимента по накоплению кадмия.

Особей *M. yessoensis* перед экспериментом в течение 7 дней подвергали процессу адаптации в аквариумах с аэрируемой проточной водой и сохранением постоянной температуры 17 ^{0}C. После адаптации были отобраны контрольные гребешки (20 шт.) каждого возраста, остальным в среду добавляли 300 мкг/л $CdCl_2$. Инкубацию проводили в течение 10 дней с ежедневной сменой воды.

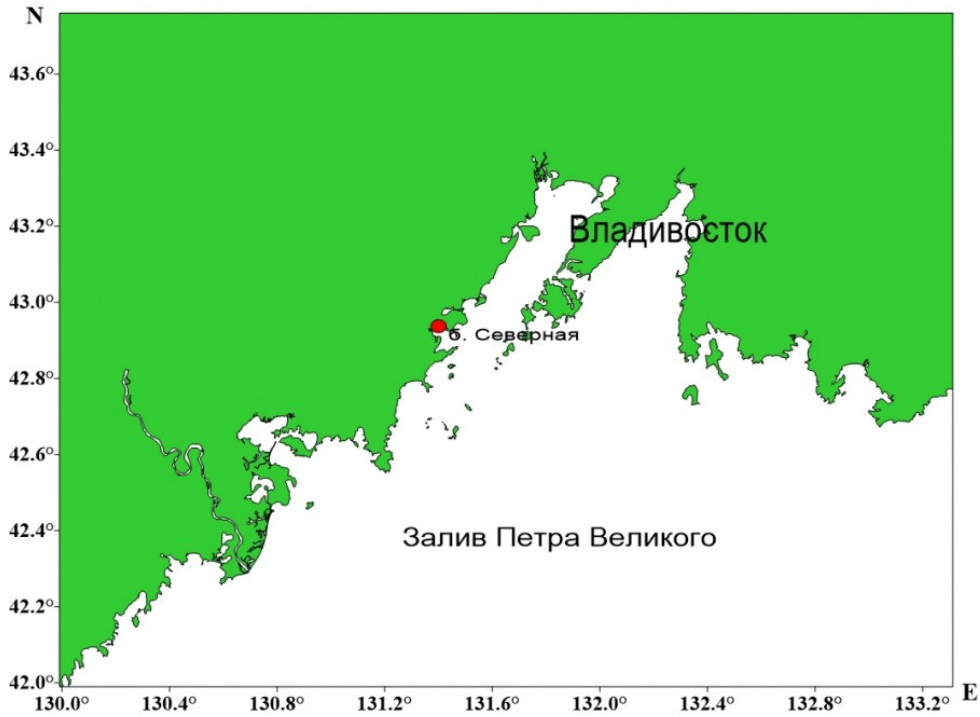


Рис. 1. Карта места отбора разновозрастных особей приморского гребешка *M. yessoensis* (бухта Северная залива Петра Великого Японского моря, 42 93' N, 131 40' E)

Fig. 1. The map of sampling stations located in the Sea of Japan (Severnaya Bay of the Peter the Great Bay 42 93' N, 131 40' E)

Методы

После эксперимента по инкубации *M. yessoensis* с кадмием проводили дальнейшие биохимические исследования. Выделение МТ-подобных кадмий-связывающих белков проводили согласно методике выделения МТ, разработанной для морских беспозвоночных (Roesijadi et al., 1989; Thompson, Sutherland, 1992).

Из особей приморского гребешка *M. yessoensis* на льду извлекали пищеварительную железу. Затем ее гомогенизировали в 0.02 М Трис-HCl буфере pH 8.5 с присутствием 1 мМ PMSF (ингибирование протеаз) и 10 мМ ДТТ (для предотвращения окисления сульфгидрильных групп цистеиновых остатков аминокислот белков). Полученный гомогенат центрифугировали 50 мин при 10000 об./мин. Полученный супернатант (цитозоль) затем обрабатывали (10 мин, 75 ^{0}C) для получения фракции термостабильных белков. Фракцию, содержащую термостабильные белки, также центрифугировали 50 мин при 10000 об./мин, полученный супернатант осаждали 50 % ацетоном при 4 ^{0}C в течение 30 мин при постоянном перемешивании, затем осадок перерастворяли и доводили концентрацию ацетона до 80 %. Осаждение 80 % ацетоном проводили при -20 ^{0}C в течение 12 часов. Фракцию, содержащую 80 % ацетон, затем центрифугировали (10 мин при 10000 об./мин), полученный осадок ресуспендировали в 0.02 М Трис-HCl буфере pH 8.5 (фракция D).

Аликвоту ресуспендированного осадка (фракция D), содержащего термостабильные, устойчивые к ацетону белки, наносили на колонку Superosa 12 в системе FPLC при постоянном давлении и с постоянным током 0.02 М Трис-HCl буфера pH 8.5. Регистрацию выхода фракций проводили при λ 280 nm (Shimadzu UV-1800).

Элюированные фракции после FPLC, содержащие МТ-подобные белки, для идентификации молекулярного веса разделяли методом SDS-электрофореза в 9 % полиакриламидном геле по методу Лэмли (Laemli, 1970). Окрашивание образцов проводили красителем Coomassie blue. В качестве маркеров стандартного молекулярного веса использовали смесь белков (PageRuler Prestained Protein Ladder), Fermentas (#SM0671 Lot: 00019482).

Содержание металлов (Cd, Zn, Cu) в ткани пищеварительной железы и содержание кадмия на каждом этапе фракционирования и в хроматографических фракциях измеряли атомно-абсорбционным спектрофотометром с пламенной атомизацией и коррекцией дейтериевого фона (Шимадзу АА-6800).

Содержание белка на каждой стадии субклеточного фракционирования и в хроматографических фракциях определяли методом Лоури (Lowry et al., 1951).

Оценку интегральной антирадикальной активности белковых фракций проводили на основе способности фракций подавлять реакцию окисления ABTS пероксильными и алкоксильными радикалами, образующимися при термическом разложении ABAP (2, 2'-азобис (2-аминопропан) гидрохлорид) (Bartosz et al., 1998). Состав реакционной смеси: 0.1 М фосфатный буфер pH 7.0, 50 мМ ABTS, 200 мМ ABAP. Измерения проводили при длине волны 414 нм. Величину активности рассчитывали с помощью калибровочного графика, построенного по «Тролоксу» (водорастворимый аналог витамина Е).

Статистически значимые различия между контролем и экспериментом были определены с использованием однокомпонентного анализа ANOVA. Все выводы сделаны на основании не менее 5 % уровня значимости

Результаты

В особях приморского гребешка *M. yessoensis* разного возраста (одно-, двух- и трехлетних) в ткани пищеварительной железы исследовали содержание таких металлов, как Cd, Zn и Cu (табл. 1).

Таблица 1. Концентрация Cd, Zn и Cu мкг/г сух. веса в пищеварительной железе одно-, двух- и трехлетних особей *M. yessoensis*

Table 1. Concentrations of Cd, Zn and Cu in the digestive gland of 1-, 2- and 3-year-old

scallops *M. yessoensis*

Возраст	1			2			3		
	Cd	Zn	Cu	Cd	Zn	Cu	Cd	Zn	Cu
Контроль	65 ± 2.1	155 ± 5.7	13 ± 5.2	56 ± 2.8	132 ± 6.5	11 ± 0.5	107 ± 5.35	118 ± 4.7	12 ± 0.5
Опыт	733 ± 36	165 ± 6.4	17 ± 8.5	283 ± 13.5	95±4.75	13 ± 0.45	321 ± 15.5	113 ± 5	17 ± 0.8

Пищеварительная железа исследуемых возрастных групп особей *M. yessoensis* содержит все три исследуемых металла: кадмий, цинк и медь. Содержание цинка в пищеварительной железе трех исследуемых групп контрольных животных выше, чем кадмия. Меди – наименьшее количество. Соотношение Cd:Zn:Cu в пищеварительной железе контрольных 1+ особей *M. yessoensis* составило 5:12:1, у 2+ особей – 5:12:1, у 3+ особей – 9:10:1. Таким образом, в контрольной группе одно- и двухлетних гребешков наблюдалась одинаковая способность к накоплению Cd, Zn и Cu.

Однако концентрации аккумулированного кадмия, цинка и меди у контрольных гребешков достоверно выше у однолетних особей по сравнению с двухлетками. У трехлетних контрольных особей концентрация аккумулированного кадмия выше в два раза, однако цинк аккумулируется в меньшей степени по сравнению с одно- и двухлетками. Количество меди остается на том же уровне.

После инкубации особей приморского гребешка кадмием (300 мкг/л $CdCl_2$) соотношение Cd:Zn:Cu в пищеварительной железе трех исследуемых возрастных групп изменилось. У однолетних особей соотношение Cd:Zn:Cu составило 43:10:1, у двухлетних – 22:7:1, у трехлетних – 19:6,5:1. Таким образом, наибольшее сродство к кадмию наблюдается у однолетних особей приморского гребешка в условиях высокого содержания кадмия в окружающей среде, т. к. именно в данной группе наблюдается самая высокая степень аккумуляции токсичного металла. С увеличением возраста происходит уменьшение степени накопления данного металла в пищеварительной железе в два раза, с 733 до 321 мкг/г сух. веса.

1 год

Субклеточное разделение кадмия в пищеварительной железе годовалых особей приморского гребешка *M. yessoensis* показало, что большая его часть содержится в цитоплазматической фракции клетки, как у контрольных, так и экспериментальных животных. На долю фракции, содержащей МТ-подобные белки, приходится 25 % цитоплазматического кадмия в контроле и более 33 % в эксперименте.

Таблица 2. Субклеточное распределение кадмия (мкг/мг белка) в пищеварительной железе однолетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* в контрольных и экспериментальных (300 мкг Cd/л) условиях

Table 2. Cd content in subcellular fractions of the digestive gland of 1-year-old scallops *M. yessoensis* in control and experimental conditions (300 µg Cd/l)

Название пробы	Контроль		Эксперимент	
Гомогенат	2.8 ± 0.1	100 %	70 ± 3.5	100 %
Цитозоль	1.9 ± 0.09	68 %	43.5 ± 2	62 %
80 % осадок	0.48 ± 0.02	25 %	14.5 ± 0.7	33 %

В результате разделения фракции D методом гель-хроматографии были получены два кадмий-содержащих пика, соответствующих белкам с высоким молекулярным весом. С помощью SDS-электрофореза обнаружено три пятна, соответствующих области 120 кДа, 72 кДа и 43 кДа (рис. 2).

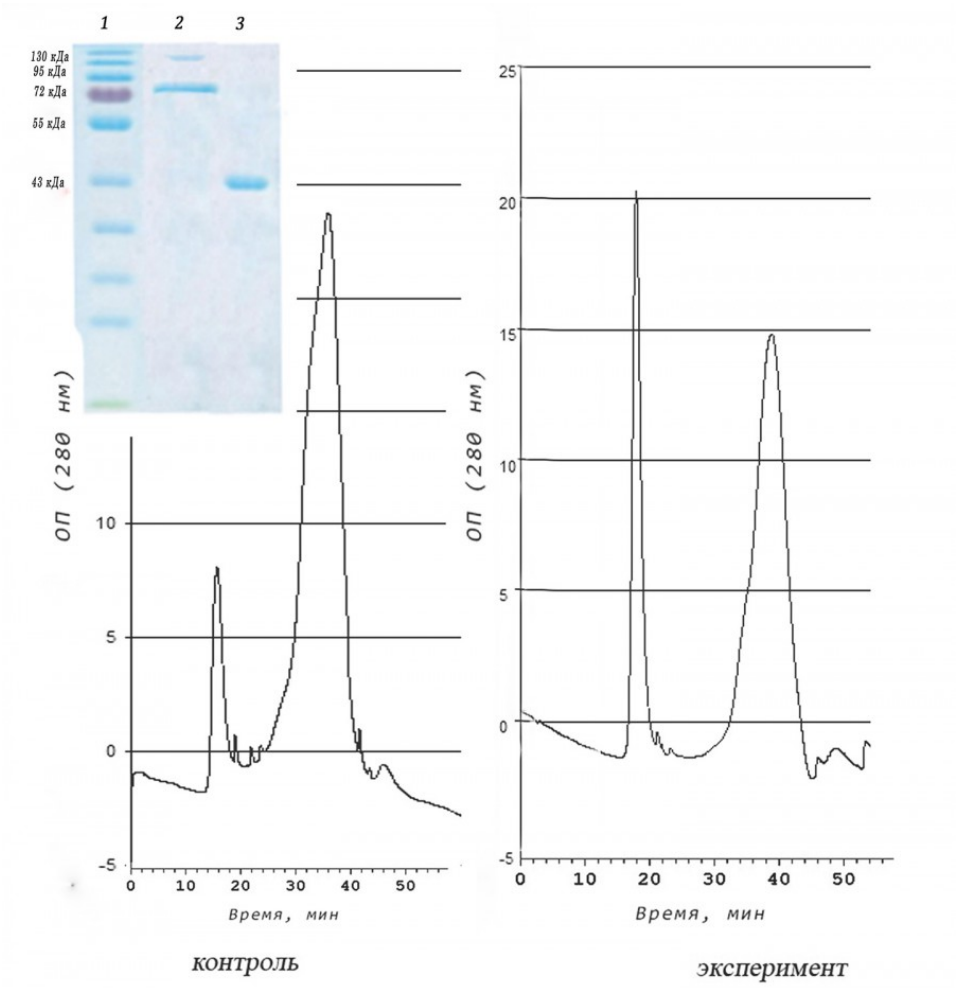


Рис. 2. Хроматографический профиль (FPLC, Superosa 12, λ 280 нм) ресуспендированного ацетонного осадка пищеварительной железы однолетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* (контроль и эксперимент – $CdCl_2$ 300 мкг/л) и SDS-электрофорез (9 %) элюированных пиков (1 и 2) контроля, окрашивание Coomassie blue

Fig. 2. Chromatographic profile (FPLC, Superosa 12, λ 280 nm) of the resuspended acetone residue (fraction D) of the digestive gland of 1-years-old scallops *M. yessoensis* (control and experiment – $CdCl_2$ 300 µg/l) and SDS-electrophoresis (9 %) of the eluted peaks (1 and 2). Coomassie blue stained

Найдено, что все три идентифицированных белка связывают токсичный кадмий как в контрольной, так и экспериментальной группах исследуемых моллюсков (рис. 3).

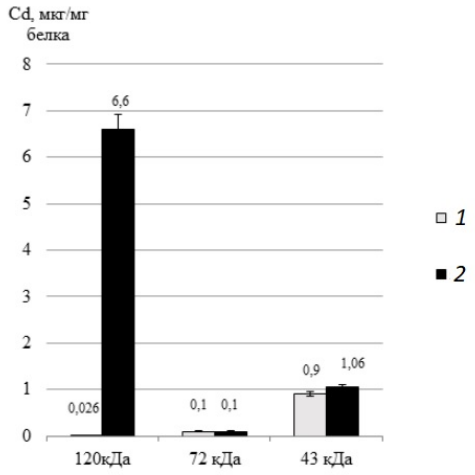


Рис. 3. Распределение кадмия (мкг/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы однолетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* контрольной (*1*) и экспериментальной (*2*) групп – $CdCl_2$ 300 мкг/л

Fig. 3. The distribution of cadmium (µg/mg of protein) among the MT-like proteins of the digestive gland of one-year-old scallops *M. yessoensis* in control (*1*) and experimental (*2*) groups ($CdCl_2$ 300 µg/l)

Получено, что в естественных условиях у годовалых особей *M. yessoensis* кадмий связывается главным образом с белком 43 кДа. Однако у особей, подвергнутых обработке кадмием, происходит перераспределение кадмия с белка 43 кДа на белок 120 кДа. Интересно, что белок с молекулярным весом 72 кДа не менял своего сродства к кадмию вне зависимости от условий эксперимента.

Изучение антиоксидантных свойств показало значительное различие в значениях как между кадмий-связывающими белками в контрольных моллюсках, так и в экспериментальной группе гребешков. Результаты показали (рис. 4), что в естественной среде обитания кадмий-связывающие белки связывают аккумулированный кадмий и имеют следующие значения АО: для белка 120 кДа – 86 мМоль Тролокса/мг белка, для белка 72 кДа – 114 мМоль Тролокса/мг белка и для белка 43 кДа – 59 мМоль Тролокса/мг белка.

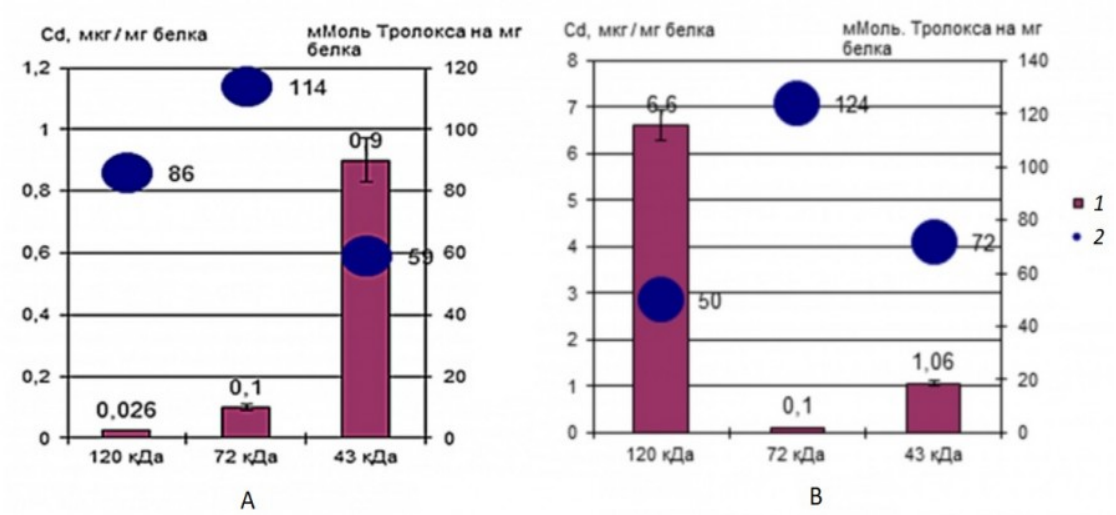


Рис. 4. АО активность (мМоль Тролокса/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы однолетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* контрольной (А) и экспериментальной групп ($CdCl_2$ 300 мкг/л) (В) (*1* - Cd, *2* - АО активность)

Fig. 4. AO activity (mM Trolox/mg protein) of MT-like proteins of the digestive gland of

one-year-old *scallops M. yessoensis* in control (A) and experimental (B) groups (*1* - Cd, *2* - AO activity)

В экспериментальных условиях при накоплении кадмия в белках значения антиоксидантной (АО) активности для этих же белков изменились (см. рис. 4): для белка 120 кДа активность упала до 50 мМоль Тролокса/мг белка, для белка 72 кДа увеличилась до 124 мМоль Тролокса/мг белка, для белка 43 кДа увеличилась до 72 мМоль Тролокса/мг белка.

Результаты показали, что с увеличением связанного кадмия в белке АО активность белка снижается, и наоборот, с уменьшением связанного кадмия – увеличивается. Таким образом, в годовалых особях приморского гребешка белок 120 кДа выполняет кадмий-связывающую функцию, а белок 72 кДа – антиоксидантную, в то время как белок 48 кДа отвечает за связывание кадмия в среде без нагрузки кадмием.

2 года

Субклеточное разделение кадмия в пищеварительной железе двухгодовалых особей приморского гребешка *M. yessoensis* показало, что большая часть кадмия содержится в мембранной фракции у контрольных особей (10 % цитоплазматического кадмия) и у экспериментальных животных (20 %). На долю фракции, содержащей МТ-подобные белки, приходится 20 и 25 % в контроле и эксперименте соответственно (табл. 3).

Таблица 3. Субклеточное распределение кадмия (мкг/мг белка) в пищеварительной железе двухлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* в контрольных и экспериментальных (300 мкг Cd/л) условиях

Table 3. Cd content in subcellular fractions of the digestive gland of 2-year-old scallops *M. yessoensis* in control and experimental conditions (300 µg Cd/l)

Название пробы	Контроль		Эксперимент	
Гомогенат	10 ± 0.3	100 %	40 ± 2	100 %
Цитозоль	1 ± 0.03	10 %	8 ± 0,4	20 %
80 % осадок	0.2 ± 0.01	20 %	2 ± 0.1	25 %

Отличительной особенностью данной возрастной группы является резкое уменьшение количества высокомолекулярного белка 120 кДа, который выполняет функцию связывания кадмия у годовичков (рис. 5).

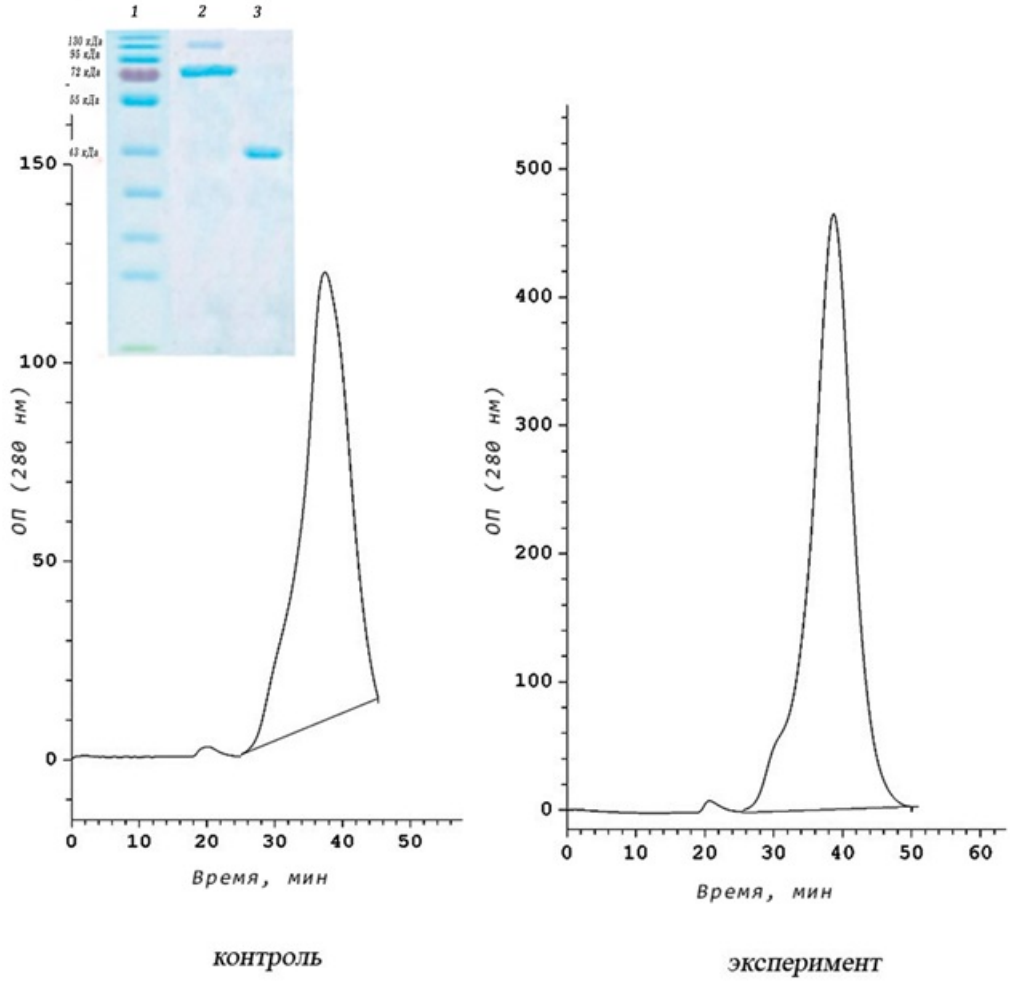


Рис. 5. Хроматографический профиль (FPLC, Superosa 12, λ 280 нм) ресуспендированного ацетонного осадка пищеварительной железы двухлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* (контроль и эксперимент – $CdCl_2$ 300 мкг/л)

Fig. 5. Chromatographic profile (FPLC, Superosa 12, λ 280 nm) of the resuspended acetone residue (fraction D) of the digestive gland of 2-year-old scallops *M. yessoensis* (control and experiment – $CdCl_2$ 300 µg/l) and SDS-electrophoresis (9 %) of the eluted peaks (1 and 2). Coomassie blue

Кроме того, данный белок не связывает кадмий вообще. Основным кадмий-связывающим белком двухгодовалых особей приморского гребешка является белок 72 кДа (рис. 6). При этом данный белок отвечает за связывание кадмия как у контрольных, так и экспериментальных особей *M. yessoensis*. В контроле белок связывает 0.18 мкг Cd/мг белка, а в экспериментальных условиях в 9 раз больше (1.6 мкг Cd/мг белка). Второй идентифицированный белок с молекулярной массой 43 кДа связывает незначительное количество кадмия и только в экспериментальных условиях (0.1 мкг Cd/мг белка).

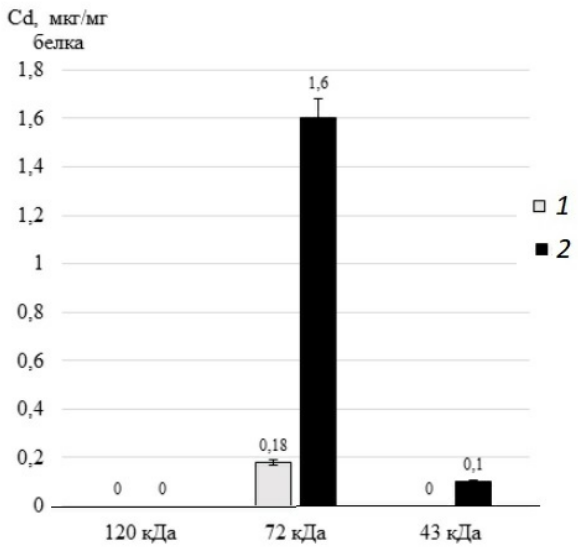


Рис. 6. Распределение кадмия (мкг/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы двухлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* контрольной (*1*) и экспериментальной (*2*) ($CdCl_2$ 300 мкг/л) групп

Fig. 6. The distribution of cadmium (µg/mg of protein) among the MT-like proteins of the digestive gland of two-year-old scallops *M. yessoensis* in control (*1*) and experimental (*2*) groups ($CdCl_2$ 300 µg/l)

Оценка антиоксидантной активности идентифицированных кадмий-связывающих белков у двухлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* показала значительное различие в значениях между кадмий-связывающими белками в контрольной и экспериментальной группах гребешков. Результаты показали (рис. 7), что в естественной среде обитания кадмий-связывающий белок 120 кДа имеет очень низкую АО активность – 0.086 мМоль Тролокса/мг белка, а при инкубации с кадмием активность резко возрастает до 59.33 мМоль Тролокса/мг белка. Основной кадмий-связывающий белок 72 кДа не меняет АО активность. При инкубации особей с кадмием активность данного белка пищеварительной железы лишь незначительно снижается с 47 до 42 мМоль Тролокса/мг белка. И более значительное снижение АО активности можно наблюдать у белка 43 кДа: снижение со 114 мМоль Тролокса/мг белка у контрольных моллюсков до 53 мМоль Тролокса/мг белка у экспериментальных гребешков.

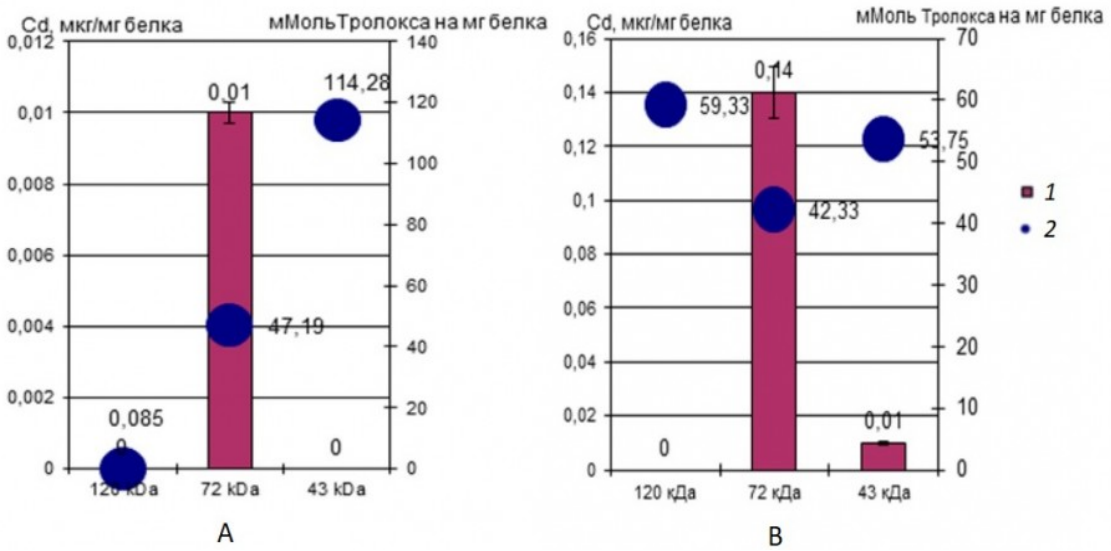


Рис. 7. АО активность (мМоль Тролокса/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы двухлетних особей приморского

гребешка *M. yessoensis* контрольной (А) и экспериментальной групп ($CdCl_2$ 300 мкг/л) (В)

Fig. 7. AO activity (mM Trolox/mg protein) of MT-like proteins of the digestive gland of two-year-old *scallops M. yessoensis* in control (A) and experimental (B) groups

3 года

Субклеточное разделение кадмия в пищеварительной железе трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* показало, что половина (50 %) кадмия содержится в цитоплазматической фракции у контрольных особей, 40 % аккумулированного кадмия – у экспериментальных животных. На долю фракции, содержащей МТ-подобные белки, приходится 30 и 37 % цитоплазматического кадмия для контроля и эксперимента соответственно.

Таблица 4. Субклеточное распределение кадмия (мкг/мг белка) в пищеварительной железе трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* в контрольных и экспериментальных (300 мкг Cd/л) условиях

Table 4. Cd content in subcellular fractions of the digestive gland 3-year-old scallops*M. yessoensis* in control and experimental conditions (300 µg Cd/l)

Название пробы	Контроль		Эксперимент	
Гомогенат	20 ± 1	100 %	50 ± 2.5	100 %
Цитозоль	10 ± 0.4	50 %	20 ± 1	40 %
80 % осадок	3 ± 0.12	30 %	7.5 ± 0.3	37 %

Отличительной особенностью данного исследуемого возраста является полное исчезновение белка 120 кДа из фракции полученных МТ-подобных белков (рис. 8). Основная роль в связывании кадмия переходит на белок 72 кДа, как у двухлетней группы приморского гребешка. Однако белок 43 кДа связывает кадмий (0.5 мкг Cd/мг белка) в контрольной группе гребешков в отличии от двухлеток, у которых данный белок не участвует в связывании данного металла.

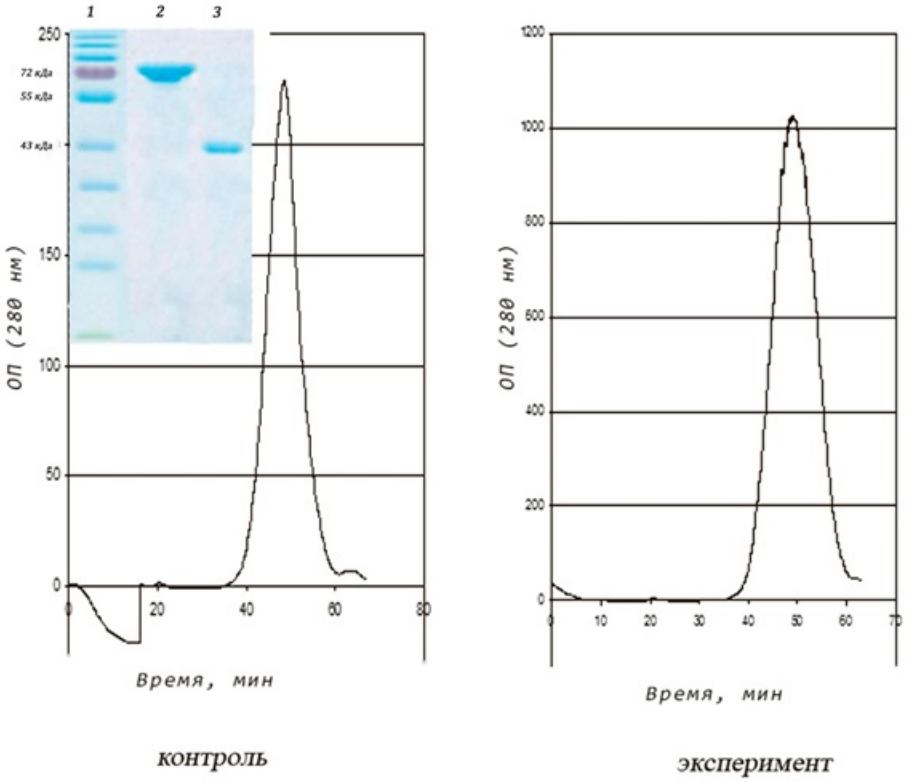


Рис. 8. Хроматографический профиль (FPLC, Superosa 12, λ 280 нм)

ресуспендированного ацетонного осадка пищеварительной железы трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* (контроль и эксперимент – $CdCl_2$ 300 мкг/л)

Fig. 8. Chromatographic profile (FPLC, Superosa 12, λ 280 nm) of the resuspended acetone residue (fraction D) of the digestive gland of 1-year-old scallops *M. yessoensis* (control and experiment – $CdCl_2$ 300 µg/l) and SDS-electrophoresis (9 %) of the eluted peaks (1 and 2). Coomassie blue stained

Особенностью данного возраста является также количество связанного кадмия с белком 72 кДа. В контрольных особях *M. yessoensis* данный белок связывает 2.08 мкг Cd/мг белка, что выше в 20 раз по сравнению с годовичками и в 11.5 раза по сравнению с двухлетками (рис. 9).

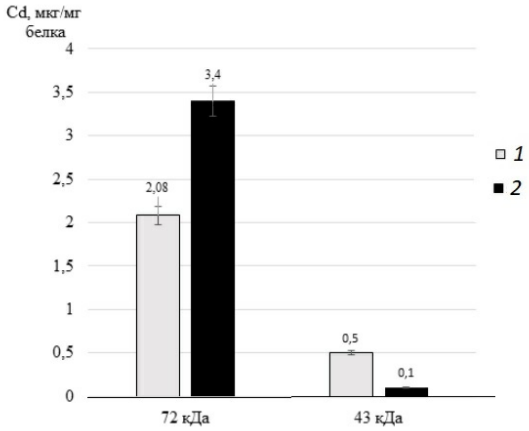


Рис. 9. Распределение кадмия (мкг/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* контрольной и экспериментальной групп – $CdCl_2$ 300 мкг/л

Fig. 9. The distribution of cadmium (µg/mg of protein) among the MT-like proteins of the digestive gland of three-year-old scallops *M. yessoensis* in control and experimental groups ($CdCl_2$ 300 µg/l)

Антиоксидантная активность идентифицированных кадмий-связывающих белков у трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* значительно отличается от кадмий-связывающих белков однолетних особей и незначительно отличается от двухгодовалых особей приморского гребешка. Так, значение АО активности белка 72 кДа ниже у трехлеток в 1.7 раза как в группе контрольных моллюсков, так и в экспериментальной группе по сравнению с однолетками. По сравнению с двухлетками значения АО активности белка 72 кДа выросло с 42 до 65.33 мМоль Тролокса/мг белка для контроля и с 42 до 72 мМоль Тролокса/мг белка для эксперимента.

Результаты также показали (рис. 10), что в естественной среде обитания кадмий-связывающий белок 43 кДа имеет АО активность – 110.28 мМоль Тролокса/мг белка, которая при инкубации гребешков с кадмием резко возрастает до 153.75 мМоль Тролокса/мг белка, что является наиболее высоким показателем АО активности среди кадмий-связывающих белков всех трех исследуемых групп. Видно, что основной кадмий-связывающий белок 72 кДа не меняет АО активности. Белок 43 кДа у трехлетних особей имеет в основном АО функцию при повышении кадмия в среде.

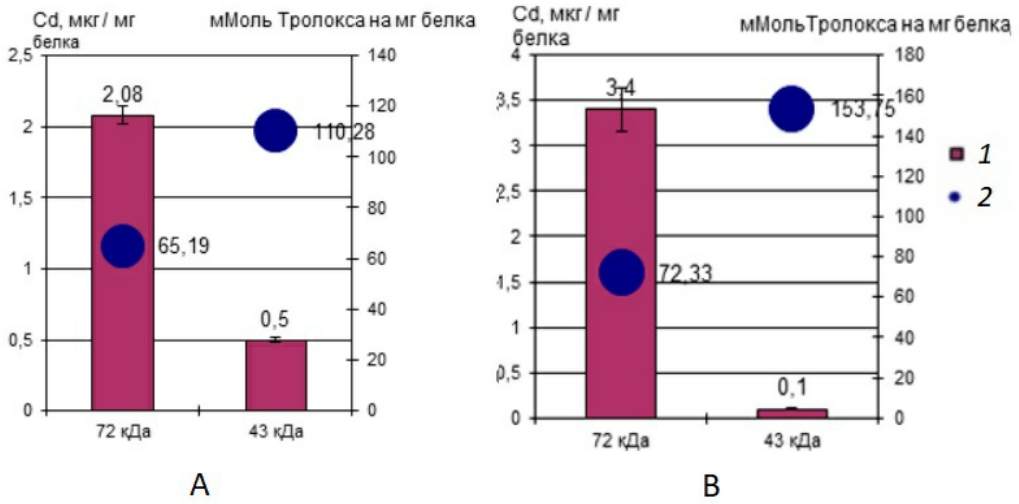


Рис. 10. АО активность (мМоль Тролокса/мг белка) среди МТ-подобных белков пищеварительной железы трехлетних особей приморского гребешка *M. yessoensis* контрольной (А) и экспериментальной групп ($CdCl_2$ 300 мкг/л) (В)

Fig. 10. AO activity (mM Trolox/mg protein) of MT-like proteins of the digestive gland of three-year-old *scallops M. yessoensis* in control (A) and experimental (B) groups

Обсуждение

В ходе проведенного эксперимента получено, что наибольшее количество цитоплазматического кадмия наблюдается в возрастной группе 1 год, меньшее количество у трехлетних, затем идут двухлетние особи *M. yessoensis.* Данный результат характерен как для контрольных моллюсков, так и для экспериментальных. Таким образом, результаты более ранних исследований (Бельчева, 2002) по накоплению кадмия в мягких тканях приморского гребешка необходимо дополнить. Так как авторы не проводили исследования на годовалых особях и нет данных по накоплению у двухлеток, то мы можем сказать, что в возрастной группе 1–3 года концентрация кадмия в пищеварительной железе не зависит от размера раковины, по крайней мере для садковых гребешков. Так, в ходе эксперимента получено, что гребешки 2-го года накапливают кадмий в меньшем количестве. Мы предполагаем, что данный факт связан с тем, что в садковых условиях марикультурного хозяйства приморский гребешок достигает половой зрелости в два года, поэтому в данной возрастной группе происходит перестройка метаболических путей и данный возраст не является показательным при изучении аккумуляции кадмия. Данный факт подтверждается как при тканевом накоплении металлов (Cd, Zn и Cu), где меньше всего аккумулированы металлы, так и в изучении распределения кадмия на стадии субклеточного фракционирования, где на долю цитоплазматического кадмия приходится только 10 % в контроле и 20 % в эксперименте. В работах по изучению накопления металлов в пищеварительной железе *M. yessoensis* (Силина, 2004) не найдено кадмия у двухлетних особей гребешка, отобранного в июне из района Амурский залив (сильное антропогенное загрязнение), а у трехлеток кадмий достигал 142 мкг/ г сух. ткани.

Распределение и уровень накопления физиологически важных металлов в пищеварительной железе приморского гребешка зависят от сезона и возраста (Бельчева, 2002). Наибольшее накопление металлов цинка в пищеварительной железе наблюдается в марте с увеличением массы пищеварительной железы, а меди – в июне. Однако авторы не рассматривали возраст гребешка меньше 3 лет. Накопление кадмия не зависит от сезона и коррелирует с высотой раковины. Подобное утверждение можно считать верным при соблюдении условия фоновых концентраций кадмия в среде. В нашем эксперименте, проведенном в июне, видно, что с увеличением высоты раковины и, как следствие, возраста происходит уменьшение количества

аккумулированного кадмия.

Исследование возрастных особенностей накопления таких металлов, как кадмий, цинк и медь, в приморском гребешке проводились ранее (Lukyanova et al., 1993). Общепринятым считается, что с увеличением массы мягких тканей происходит и накопление металлов в большем количестве у разных представителей семейства Pectinidae (Greig et al., 1978; Mauri et al., 1990; Uthe, Chou, 1987). Однако наше исследование утверждает, что в условиях высокого содержания кадмия в среде степень аккумуляции этого металла в возрастной группе 1–3 года не зависит от размера раковины. Тем не менее аккумуляция кадмия в пищеварительной железе зависит от возраста. На других видах семейства Pectinidae возрастом в 1 год подобных исследований не найдено. Мы отметили, что годовички приморского гребешка аккумулируют больше кадмия в условиях нагрузки тяжелым металлом благодаря наличию в ткани пищеварительной железы высокомолекулярного кадмий-связывающего МТ-подобного белка. Также получено, что начиная с трехлетнего возраста происходит стабилизация метаболических процессов и основная роль в связывании кадмия принадлежит белку с молекулярным весом 72 кДа. Однако в исследованиях на 5–7-летних особях было установлено, что в контрольных условиях основным кадмий-связывающим белком является белок 48 кДа, а в условиях нагрузки кадмием – 72 кДа (Zhukovskaya et al., 2012)

В нашем исследовании также была выявлена и оценена способность Cd-связывающих МТ-подобных белков проявлять свойства антиоксиданта в приморском гребешке в ответ на поступление в организм кадмия. Известно, что в ответ на действие прооксидантов организм реагирует каскадом реакций антиоксидантной системы – антиоксидантным ответом. Одним из вариантов антиоксидантной защиты организма в ответ на стресс различной природы в организме морских беспозвоночных повышается уровень МТ (Viarengo et al., 1988; Zapata-Vivenes et al., 2007). Поэтому эти белки нередко используются исследователями в качестве биомаркеров специфического стресса. В нашей работе исследование общей антирадикальной активности МТ-подобных белков пищеварительной железы приморского гребешка *M. yessoensis* показало, что исследуемые белки способны поглощать кислородные радикалы, а следовательно, являются одним из механизмов антиоксидантной защиты у приморского гребешка. Снижение уровня TOSC у исследуемых металл-связывающих белков у неполовозрелого гребешка можно рассматривать как механизм адаптации к условиям изменяющейся окружающей среды. Данные результаты соотносятся с результатами на других представителях двустворчатых моллюсков. Например, подобные исследования были выполнены на мидии *Mytilus galloprovincialis* (Viarengo et al., 2000), где авторы показали, что аккумулированный кадмий связывается с МТ, которые при нетоксичной дозе кадмия обладают свойствами антиоксиданта.

Заключение

В результате проведенного эксперимента нам удалось обнаружить разновозрастные особенности в накоплении кадмия у приморского гребешка *M. yessoensis*. Получено, что годовалые особи приморского гребешка способны связывать кадмий в большем количестве среди исследуемых возрастов (1, 2 и 3 года). Данная особенность согласуется с наличием в ткани пищеварительной железы белка с молекулярной массой 120 кДа. Обнаружено, что данный белок теряет функцию связывания кадмия у двухлетних особей и не синтезируется у трехлетних гребешков в пищеварительной железе вообще, ни в контроле, ни в ответ на высокие концентрации кадмия в среде. Двухлетние особи приморского гребешка не связывают кадмий в количестве, близком по значению с трехлетними и годовалыми особями гребешка, в связи с перестройкой биохимического аппарата и переходом моллюсков к половозрелой стадии. Трехлетние особи стабилизируют свой биохимический аппарат адаптации к кадмию, и их способность к связыванию кадмия сравнима с взрослыми, 5–7 летними, особями *M. yessoensis*.

Библиография

Бельчева Н. Н., Силина А. В., Слинько Е. Н., Челомин В. П. Сезонная изменчивость уровней Fe, Zn, Cu, Mn и Cd в гепатопанкреасе приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* // Биология моря. 2002. Т. 28. № 6. С. 442–448.

Силина А. В., Бельчева Н. Н. Возрастная и сезонная изменчивости концентраций физиологически важных металлов в пищеварительной железе приморского гребешка из загрязненных и чистых районов // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 2004. Вып. 8. С. 56–67.

Bartosz J. A., Ertel D., Bartosz M. Simple determination of peroxyl radical-trapping capacity // Biochemistry and molecular biology international. 1998. Vol. 46. No 3. P. 519–528. DOI: 10.1080/15216549800204042.

Chelomin V. P., Belcheva N. N. Alterations of microsomal lipid synthesis in gill cells of bivalve mollusc *Mizuhopecten yessoensis* in response to cadmium accumulation // Comp. Biochem. and Physiol. 1991. Vol. 99 C. № 1–2. P. 1–5.

Chelomin V. P., Bobkova E. A., Lukyanova O. N., Chekmasova N. M. Cadmium-induced alterations in essential trace element homeostasis in the tissues of scallop *Mizuhopecten yessoensis* // Comp. Biochem. and Physiol. 1995. Vol. 110 C. № 3. P. 329–335.

Fowler B. A., Gould E. Ultrastructural and biochemical studies of intracellular metal-binding patterns in kidney tubule cells of the scallop, *Placopecten magellanicus*, following prolonged exposure to cadmium or copper // Mar. Biol. 1988. Vol. 97. P. 207–216.

Greig R. A., Wenzloff D. R., MacKenzie C. L. Jr., Merrill A. S., Zdanowicz V. S. Trace metals in sea scallops, *Placopecten magellanicus*, from eastern United States // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1978. Vol. 19. P. 326–334.

Laemly K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. № 5259. P. 680–685.

Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // Journal of Biological Chemistry. 1951. Vol. 193. P. 265–275.

Lukyanova O. N., Belcheva N. N., Chelomin V. P. Cadmium bioaccumulation in the scallop *Mizuhopecten yessoensis* from an unpolluted environment // Ecotoxicology of metals in invertebrates. Edited by R. Dalinger and F. Rainbow. Lewis Publisher, 1993. P. 25–35.

Mauri M., Orlando E., Nigro M., Regoli F. Heavy metals in the antarctic scallop *Adamussium colbecki* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. Vol. 67. P. 27–33.

Ponzano E., Dondero E., Bouquegneau J.-M., Sack R., Hunziker P., Viarengo A. Purification and biochemical characterization of cadmium metallothionein from the digestive gland of the Antarctic scallop *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) // Polar Biology. 2001. Vol. 24. P. 147–153.

Roesijadi G., Fowler B. A. Purification of invertebrate metallothioneins // Methods in Enzymology. 1991. Vol. 205. P. 263–273.

Roesijadi G., Kielland S. L., Klerks P. Purification and properties of novel molluscan metallothioneins // Archiv. Biochem. Biophys. 1989. Vol. 273. P. 403–413.

Stone H. C., Wilson S. B., Overnell J. Cd-binding proteins in the scallop*Pecten maximus* // Environ. Health Perspect. 1986. Vol. 65. P. 189–191.

Stone H. C., Wison S. B., Overnell J. Cadmium binding components of scallop (*Pecten maximus*) digestive gland. Partial purification and characterization // Comp. Biochem. Physiol. 1986. Vol. 85 C. P. 259–268.

Thompson J. A. J., Sutherland A. E. A. Comparison of methods for sample clean-up prior to quantification of metal-binding proteins // Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 102. No 4 B. P. 769–772. DOI: 1016/0305-0491(92)90077-5.

Uthe J. F., Chou C. L. Cadmium in sea scallop (*Placopecten magellanicus*) tissues from clean and contaminated areas // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44. P. 91–98.

Viarengo A., Burlando B., Certto N., Panfoli I. Antioxidant role of metallothioneins: a comparative overview // Cell. Mol. Biol. 2000. Vol. 304. № 46 (2). P. 407–117.

Viarengo A., Pertica M., Canesi L., Biasi F., Cecchini G., Orunesu M. Effects of heavy metals on lipid peroxidation in mussel tissues // Mar. Environ. Res. 1988. Vol. 24. P. 355–359.

Zapata-Vivenes E., Nusetti O. Protection of glycolytic enzymes by metallothioneins from

oxidative damage in the digestive gland of green lipped mussel *Perna viridis* // Journal of Shellfish research. 2007. Vol. 26. № 2. P. 335–344.

Zhukovskaya A. F., Belcheva N. N., Slobodskova V. V., Chelomin V. P. Metallothionein-like proteins induced by cadmium stress in the scallop *Mizuhopecten yessoensis* // Ocean Science Journal. 2012. Vol. 47. № 3. P. 189–195.

SOME AGE FEATURES OF BIOCHEMICAL ADAPTATION TO CADMIUM IN SCALLOP MIZUHOPECTEN YESSOENSIS

ZHUKOVSKAYA Avianna	*Ph.D., POI FEB RAS (Vladivostok, Baltiyskaya st., 43), aviannaZh@gmail.com*
SLINKO Elena Nikolaevna	*POI FEB RAS (Vladivostok, Baltiyskaya st, 43), aviannaZh@gmail.com*
CHELOMIN Viktor Pavlovich	*D.Sc., POI FEB RAS (Vladivostok, Baltiyskaya st, 43), chelomin@poi.dvo.ru*

Keywords: MT-like proteins, heavy metals, toxicity, bivalve mollusks, adaptation

Reviewer: I. Bakhmet

Received on: 04 March 2019
Published on: 19 June 2019

Summary: The scallop Mizuhopecten yessoensis is a Far Eastern representative of bivalve mollusks capable of accumulating cadmium in soft tissues without any visible pathological effect even in those habitats where cadmium does not exceed background values. This unique feature is caused by two MT-like Cd-binding proteins with the molecular mass of 72 and 43 kDa They present at least in the tissues of the digestive gland of adult M. yessoensis (aged 5-7 years), one of the main organs accumulating heavy metals. As for 1-, 2-, 3-year-old scallops M. yessoensis, their mechanisms of adaptation to cadmium are unknown. At that, it is the age groups that mainly used in mariculture farms. Therefore, the aim of this work was to clarify the features of adaptation to cadmium in these age groups of the M. yessoensis. The scallops M. yessoensis were obtained from Severnaya Bay of the Northern part of the Peter the Great Bay of the Sea of Japan (42˚93 'N, 131˚40' E) and were transported to the laboratory of POI FEB RAS in Vladivostok. Then scallops were exposed to CdCl2 (300 µg/ml). To identify MT-like proteins, standard techniques for the isolation of MT from marine invertebrates and other necessary biochemical methods were used. As a result of the experiment on the accumulation of cadmium (300 µg/ml CdCl2), different age features of the accumulation of such metals as Cd, Zn and Cu by the digestive gland of M. yessoensis were found. It was stated that one-year-old scallops are able to bind cadmium to a greater amount than other investigated age groups. This feature is consistent with the presence of proteins with a molecular weight of 120 kDa in the digestive gland. Whereas in the two-years old scallops M. yessoensis this protein losses its binding function, and in 3-year old species its synthesis completely stops. On reaching maturity (3 years) the main cadmium-binding protein in the digestive gland of M. yessoensis becomes MT-like protein 72 kDa. Besides, it was found that in the two-year-old scallops a rearrangement of metabolism due to the transition to the mature stage occurred. We assume that due to this reason they do not bind cadmium in the amount close to 3-year old scallops. Total antioxidant capacity of Cd-binding proteins in 1-, 2- and 3-year-old scallops M. yessoensis was also studied. Thus, it was shown that the 1- and 3-years old individuals of M. yessoensis have a well-developed system of adaptation to cadmium. It is shown that these age groups are able to accumulate cadmium both in control conditions and when exposed to sea water with high cadmium content.

References

Bartosz J. A., Ertel D., Bartosz M. Simple determination of peroxyl radical-trapping capacity, Biochemistry and molecular biology international. 1998. Vol. 46. No 3. P. 519–528. DOI: 10.1080/15216549800204042.

Bel'cheva N. N. Silina A. V. Slin'ko E. N. Chelomin V. P. Seasonal variability of the levels of Fe, Zn, Cu, Mn and Cd in the hepatopancreas of the scallop Mizuhopecten yessoensis, Biologiya morya. 2002. T. 28. No. 6. P. 442–448.

Chelomin V. P., Belcheva N. N. Alterations of microsomal lipid synthesis in gill cells of bivalve mollusc Mizuhopecten yessoensis in response to cadmium accumulation, Comp. Biochem. and Physiol. 1991. Vol. 99 C. No. 1–2. P. 1–5.

Chelomin V. P., Bobkova E. A., Lukyanova O. N., Chekmasova N. M. Cadmium-induced alterations in essential trace element homeostasis in the tissues of scallop Mizuhopecten yessoensis, Comp. Biochem. and Physiol. 1995. Vol. 110 C. No. 3. P. 329–335.

Fowler B. A., Gould E. Ultrastructural and biochemical studies of intracellular metal-binding patterns in kidney tubule cells of the scallop, Placopecten magellanicus, following prolonged exposure to cadmium or copper, Mar. Biol. 1988. Vol. 97. P. 207–216.

Greig R. A., Wenzloff D. R., MacKenzie C. L. Jr., Merrill A. S., Zdanowicz V. S. Trace metals in sea scallops, Placopecten magellanicus, from eastern United States, Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1978. Vol. 19. P. 326–334.

Laemly K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4, Nature. 1970. No. 5259. P. 680–685.

Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent, Journal of Biological Chemistry. 1951. Vol. 193. P. 265–275.

Lukyanova O. N., Belcheva N. N., Chelomin V. P. Cadmium bioaccumulation in the scallop Mizuhopecten yessoensis from an unpolluted environment, Ecotoxicology of metals in invertebrates. Edited by R. Dalinger and F. Rainbow. Lewis Publisher, 1993. P. 25–35.

Mauri M., Orlando E., Nigro M., Regoli F. Heavy metals in the antarctic scallop Adamussium colbecki, Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. Vol. 67. P. 27–33.

Ponzano E., Dondero E., Bouquegneau J, M., Sack R., Hunziker P., Viarengo A. Purification and biochemical characterization of cadmium metallothionein from the digestive gland of the Antarctic scallop Adamussium colbecki (Smith, 1902), Polar Biology. 2001. Vol. 24. P. 147–153.

Roesijadi G., Fowler B. A. Purification of invertebrate metallothioneins, Methods in Enzymology. 1991. Vol. 205. P. 263–273.

Roesijadi G., Kielland S. L., Klerks P. Purification and properties of novel molluscan metallothioneins, Archiv. Biochem. Biophys. 1989. Vol. 273. P. 403–413.

Silina A. V. Bel'cheva N. N. Age and seasonal variability of concentrations of physiologically important metals in the digestive gland of seaside scallop from polluted and clean areas, Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obschestva. 2004. Vyp. 8. P. 56–67.

Stone H. C., Wilson S. B., Overnell J. Cd-binding proteins in the scallop Pecten maximus, Environ. Health Perspect. 1986. Vol. 65. P. 189–191.

Stone H. C., Wison S. B., Overnell J. Cadmium binding components of scallop (Pecten maximus) digestive gland. Partial purification and characterization, Comp. Biochem. Physiol. 1986. Vol. 85 C. P. 259–268.

Thompson J. A. J., Sutherland A. E. A. Comparison of methods for sample clean-up prior to quantification of metal-binding proteins, Comp. Biochem. Physiol. 1992. Vol. 102. No 4 B. P. 769–772. DOI: 1016/0305-0491(92)90077-5.

Uthe J. F., Chou C. L. Cadmium in sea scallop (Placopecten magellanicus) tissues from clean and contaminated areas, Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44. P. 91–98.

Viarengo A., Burlando B., Certto N., Panfoli I. Antioxidant role of metallothioneins: a comparative overview, Cell. Mol. Biol. 2000. Vol. 304. No. 46 (2). P. 407–117.

Viarengo A., Pertica M., Canesi L., Biasi F., Cecchini G., Orunesu M. Effects of heavy metals on lipid peroxidation in mussel tissues, Mar. Environ. Res. 1988. Vol. 24. P. 355–359.

Zapata-Vivenes E., Nusetti O. Protection of glycolytic enzymes by metallothioneins from oxidative damage in the digestive gland of green lipped mussel Perna viridis, Journal of Shellfish research. 2007. Vol. 26. No. 2. P. 335–344.

Zhukovskaya A. F., Belcheva N. N., Slobodskova V. V., Chelomin V. P. Metallothionein-like proteins induced by cadmium stress in the scallop Mizuhopecten yessoensis, Ocean Science Journal. 2012. Vol. 47. No. 3. P. 189–195.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 597.553.2.574.3

БИОТИЧЕСКАЯ СИМПАТРИЯ СИГА COREGONUS LAVARETUS (L.) ОЗ. КУЭТСЪЯРВИ (СИСТЕМА Р. ПАСВИК, МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

ЗУБОВА Елена Михайловна	*Кандидат биологических наук, ИППЭС КНЦ РАН (184209, Мурманская область, г. Апатиты, ул. Академгородок, д. 14а), seelewolf84@yandex.ru*
КАШУЛИН Николай Александрович	*доктор биологических наук, ИППЭС КНЦ РАН (184209, Мурманская область, г. Апатиты, ул. Академгородок, д. 14а), kashulin@mail.ru*
ТЕРЕНТЬЕВ Петр Михайлович	*Кандидат биологических наук, ИППЭС КНЦ РАН (184209, Мурманская область, г. Апатиты, ул. Академгородок, д. 14а), pterentjev@mail.ru*

Ключевые слова: Coregonus lavaretus, внутривидовые группировки, антропогенное загрязнение, оз. Куэтсъярви

Аннотация. Впервые на основе подробного исследования биологии сига Coregonus lavaretus субарктического оз. Куэтсъярви (нижнее течение р. Пасвик, Мурманская область), являющегося одним из наиболее техногенно загрязненных природных водоемов Евро-Арктического региона, выделены четыре внутривидовые группировки рыб: медленнорастущий малотычинковый сиг, быстрорастущий малотычинковый сиг, медленнорастущий среднетычинковый сиг, быстрорастущий среднетычинковый сиг. Специализация этих сигов на определенном виде ресурсов обусловливает их морфологические и поведенческие различия, пространственную дифференциацию и, в конечном итоге, различные экологические ниши.

Получена: 18 декабря 2018 года
Подписана к печати: 19 июня 2019 года

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Полиморфные пресноводные виды рыб северного полушария, колонизировавшие водоемы дегляцированных районов в послеледниковый период, являются широко изучаемыми моделями аллопатрических и симпатрических дивергенций, как нишевых адаптаций (Schluter, 1996; Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2005, 2006; Kahilainen et al., 2007). Сиг *Coregonus lavaretus* (L.), наиболее распространенный вид пресноводных рыб Северной Европы, образует множество как аллопатрических, так и симпатрических форм и популяций, различающихся морфологией, стратегиями жизненного цикла, экологическими нишами (Kahilainen et al., 2004, 2006, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013 и др.). Корреляция фенотип – окружающая среда признана важным фактором

адаптивной радиации (Schluter, 2000). В общем виде считается, что дивергенция у сига происходит как специализация использования ресурсов основных зон водоема пелагиаль (планктон) – литораль (бентос, планктон) – профундаль (бентос). Эти зоны резко различаются условиями: литораль – хорошая освещенность и прогреваемость, большое видовое разнообразие пищевых организмов; профундаль – низкая освещенность, сложный газовый и температурные режимы, ограниченные ресурсы бентоса; пелагиаль представляет собой отличную от предыдущих структурно однородную среду обитания с доступными ресурсами зоопланктона. Для более эффективного использования их конкретных пищевых ресурсов требуются морфологические адаптации, связанные, как правило, с конфигурациями головы, челюстей и жаберных тычинок (Schluter, 1996). При этом форма и численность жаберных тычинок, отвечающих за эффективность удержания добычи, являются определяющим адаптивным признаком (Решетников, 1980; Friedland et al., 2006). У сигов число жаберных тычинок является генетически обусловленной фенотипической чертой, используемой для разделения симпатрических морфов, форм или экотипов (Решетников, 1980). Изучение особенностей внутриводоемной структуры популяции сига различных озер, в том числе и испытывающих разноуровневые антропогенные нагрузки, позволяет понять механизмы адаптации популяции и направленность эволюционных процессов (Мина, 1986; Skúlason et al., 1999; Robinson, Parsons, 2002). В этом плане одна из крупнейших на севере Европы озерно-речная система Инари – Пасвик (бассейн Баренцева моря) является уникальным объектом, сочетающим многообразие природных и антропогенных условий, включая разнообразие растительных зон (тайга, лесо-тундра, тундра), сложную геологию водосборной территории (Melezhik et al., 1994), зарегулированный каскадом ГЭС сток, градиентный уровень промышленного загрязнения (Moiseenko et al., 1994), высокий уровень развития аквакультуры, обуславливающий инвазии новых видов и форм (Amundsen et al., 1999). Среди рыб наиболее многочисленным видом является сиг, для которого описаны две основные формы: малотычинковый – бентофаг, обитающий преимущественно в литоральной и профундальной зонах, и среднетычинковый – планктонофаг, обитающий в пелагиали (Лукин, Кашулин, 1991; Nøst et al., 1992; Amundsen et al., 1993, 2006; Moiseenko et al., 1994; Кашулин, Решетников, 1995). Ряд авторов также выделяют мелких малотычинковых и среднетычинковых сигов, обитающих совместно с крупными сигами этих форм (Kahilainen et al., 2004, 2006, 2007, 2009, 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008, 2010; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013 и др.).

Оз. Куэтсъярви входит в придаточную систему р. Шуонийоки, впадающей в нижнее течении р. Пасвик, и является одним из наиболее техногенно загрязненных природных водоемов Евро-Арктического региона (Кашулин и др., 1999). В результате деятельности расположенных на его берегах плавильных цехов металлургического комбината «Печенганикель» в водах (Кашулин и др., 2013; Ylikörkkö et al., 2014) и донных отложениях (Dauvalter et al., 2010; Кашулин и др., 2013) озера отмечаются чрезвычайно высокие концентрации тяжелых металлов. Несмотря на специфические природные условия и антропогенное загрязнение озера, переход сига на короткоцикловую стратегию выживания позволяет ему поддерживать высокую численность популяции (Кашулин и др., 1999; Решетников и др., 1999). Здесь впервые была описана популяция самого мелкого сига, нерестящегося на первом-втором году жизни при достижение размеров 7–9 см при общей продолжительности жизни три-четыре года (Лукин, Кашулин, 1991; Решетников и др., 1997). В то же время в озере присутствуют сиги, отличающиеся морфологией, более высокими размерно-весовыми показателями, поздними сроками созревания и отсутствием типичных патологических трансформаций внутренних органов и тканей. Однако детального изучения морфологии и распределения симпатрических форм сига оз. Куэтсъярви ранее не проводилось.

Цель настоящей работы – провести анализ морфологических особенностей, популяционной структуры, параметров жизненного цикла и трофических связей

выделяемых форм сига оз. Куэтсъярви для оценки их взаимоотношений внутри водоема.

Материалы

Характеристика водоема. Оз. Куэтсъярви (площадь озера 17.0 км^2, максимальная глубина 37 м) является частью озерно-речной системы пограничной реки Пасвик, с которой соединяется небольшой протокой (рис. 1). Озеро ледникового происхождения, вытянутое в меридиальном направление длиной 11.6 км, наибольшей шириной 2.8 км, условный водообмен – 1.55. Берега озера высокие, поросшие сосновыми лесами и покрытые горными пустошами. По качеству вод озеро является одним из самых загрязненных в Мурманской области. Через р. Колос-йоки оно получает сточные воды комбината «Печенганикель». Основными загрязняющими элементами являются Ni, Cu и Co, а также сопутствующие халькофильные элементы – Pb, As, Cd и Hg. Большое влияние оказывают токсичные соединения (окислы серы, азота, тяжелые металлы), выбрасываемые в атмосферу и осаждающиеся на территории водосбора. Вода в озере является нейтральной и характеризуется значениями общей минерализации в среднем 69.0 мг/л и щелочности в среднем 286 мкэкв/л. Концентрации Ni составляют 106 (74–182) мкг/л, Cu – 8.6 (4.5–15.2) мкг/л. По содержанию биогенных элементов озеро характеризуется как эвтрофное. Наибольшая концентрация $P_{общ}$ в озере (до 60 мкг/л) и $N_{общ}$ (до 390 мкг/л) отмечается в летний период. Величины коэффициента загрязнения донных отложений этими элементами находятся в пределах от 33.5 до 125.7, а степень общего загрязнения тяжелыми металлам, рассчитанная для этого озера, составляет 240.1 и относится, по классификации Л. Хокансона (1980), к высокой. Сообщества фитопланктона оз. Куэтсъярви насчитывают 54 вида, среди которых доминируют диатомовые, отличаются высокими показателями плотности (более 1700 г/м^3) (Шаров, 2000). Зоопланктон озера весьма развит, плотность ветвистоусых и веслоногих рачков до 80000 экз./м^3 (Яковлев и др., 1991; Noest et al., 1992). Количество видов зообентоса превышает 20, среди которых доминируют хирономиды (60–80 %). Состав ихтиофауны озера включает представителей девяти видов, относящихся к восьми семействам рыб: кумжа – *Salmo trutta,* сиг, ряпушка – *Coregonus albula,* хариус – *Thumallus thumallus,* щука – *Esox lucius,* окунь – *Perca fluviatilis,* налим – *Lota lota,* гольян – *Phoxinus phoxinus,* девятииглая колюшка – *Pungitius pungitius.*

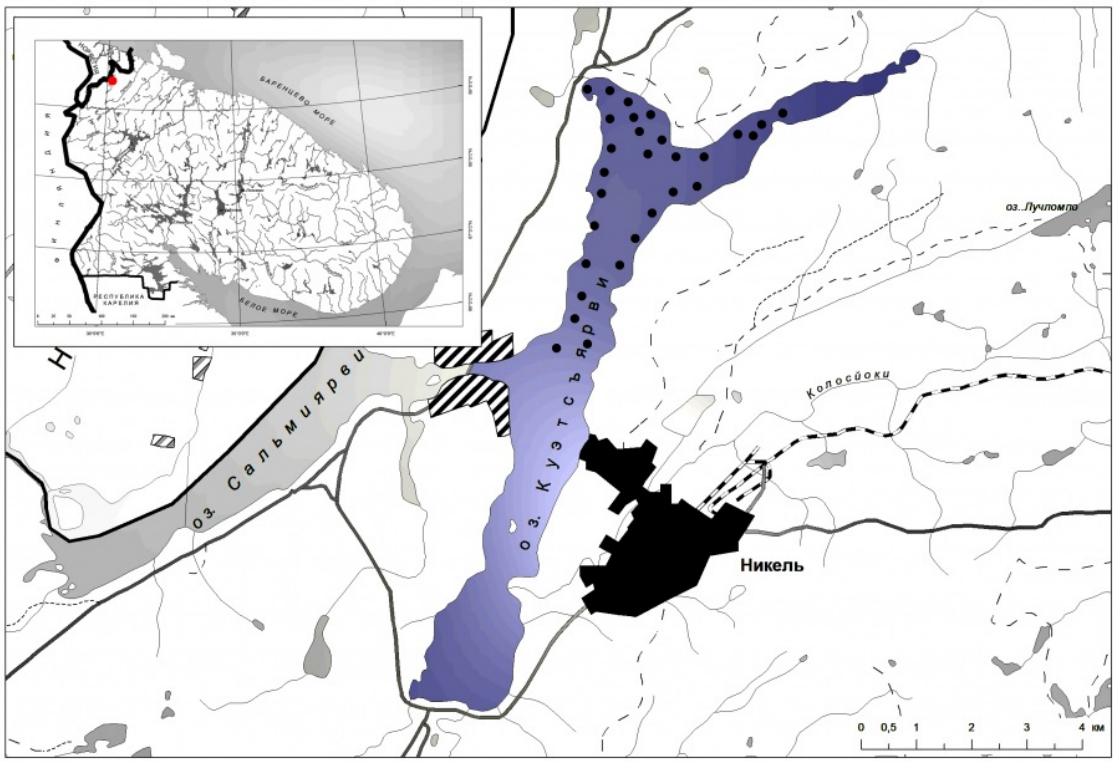


Рис. 1. Карта-схема оз. Куэтсъярви и места сбора ихтиологических проб (●) в 2015 г.

Fig. 1. Map-scheme of Kuetsyarvi lake and gathering sites of ichthyological samples (●) in 2015

Методы отлова рыбы и объем собранного материала. Рыбу отлавливали в сентябре 2015 г. стандартными наборами ставных жаберных сетей из монофиламента. Места отлова представлены на рис. 1. В литоральной зоне (на глубине 1.5–3 м) устанавливались сети длиной 25 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 10–60 мм (что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥ 5 см). Сети устанавливались порядками по 1–2 сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м использовалось до 10 разноячеистых сетей в один порядок. В пелагической зоне водоема для отбора ихтиологического материала применялись плавные мультиразмерные сети высотой 3 м. Всего было выловлено 199 экземпляров сига.

Методы

Методы обработки рыбы. Каждая рыба была пронумерована и сфотографирована цифровым фотоаппаратом Nikon d610 с объективом 60mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor (Бочкарева, Зуйкова, 2007). Далее обработка материала проводилась по стандартной методике (Сидоров, Решетников, 2014). Для выделения внутривидовых группировок у исследуемых сигов подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге. Измерения длины жаберной дуги и наибольшей жаберной тычинки проводились под бинокуляром с помощью окуляр-микрометра (Правдин, 1966). Расстояние между жаберными тычинками вычислялось по методике K. Kahilainen и K. Østbye (2006). По полученным изображениям проводились просчеты числа прободенных чешуй в боковой линии сигов и с помощью программы ImageJ измерения пластических признаков рыб. Количество и схема промеров – по K. Kahilainen и K. Østbye (2006) с небольшими изменениями. Сравнение выборок проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента, а также с помощью метода главных компонент в программе *Statistica*. Перед использованием методов многомерной статистики абсолютные значения признаков были преобразованы (Darroch, Mosimann, 1985; Mosimann, 1970), использовалась ковариационная матрица. Исследование темпов линейного роста сига по чешуе проводилось согласно методике Е. М. Зубовой (2015). Содержимое желудков было исследовано только у 27 экземпляров сига, отловленных в 2015 г., и 48 сигов, собранных в 2012–2013 гг., по той же методике. Желудки сигов извлекались и фиксировались в 70 % растворе этилового спирта в течение 1–1.5 часа. Материал обрабатывался в лаборатории с использованием микроскопа (Методическое…, 1974). Объекты питания определялись до семейства или рода (Определитель…, 1977). Для оценки размерной изменчивости питания сига из озера были выделены 4 размерные группировки сига: 100–199 мм, 200–299 мм, 300–399 мм и 400–499 мм (Kahilainen, Østbye, 2006).

Результаты

Морфология. Сиг оз. Куэтсъярви представлен двумя основными бимодально распределенными формами – малотычинковой (далее *SR* – sparsely rakered) и среднетычинковой (*DR* – densely rakered), с числом тычинок на первой жаберной дуге соответственно от 17 до 27 (22.7 ± 0.29) и от 27 до 42 (32.4 ± 0.23) (рис. 2). *DR* был более многочисленным по сравнению с *SR*. Соотношение двух форм в пробах составило в среднем 2:1.

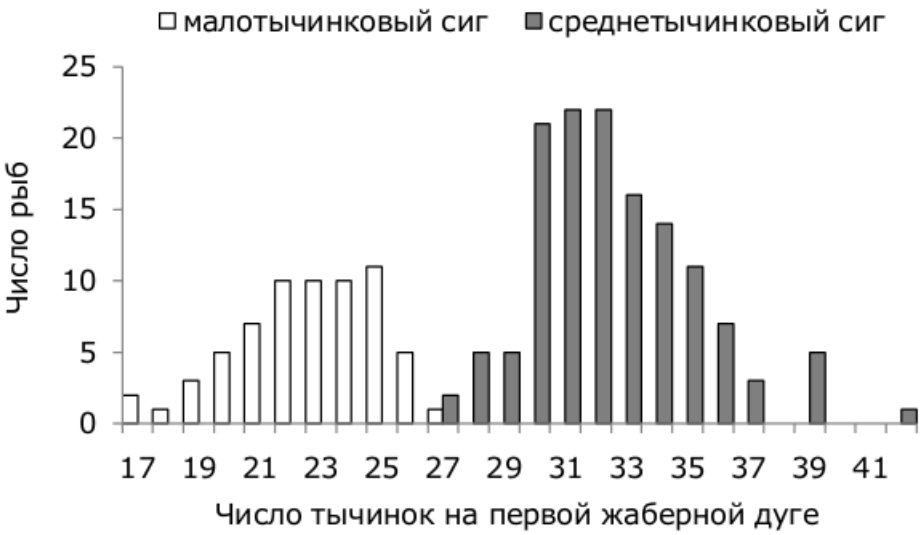


Рис. 2. Распределение сигов по числу тычинок на первой жаберной дуге в оз. Куэтсъярви, 2015 г.
Fig. 2. The distribution of whitefish according to the gill raker number on the first branchial arch in lake Kuetsjarvi, 2015

Анализ изображений сигов позволяет выделить дополнительные группировки сига, различающиеся строением головы. У *SR* встречались особи: 1) с большим глазом, выраженным нижним ртом, тупым рылом (рис. 3a) (далее *SR1*); 2) с небольшим глазом, полунижним или конечным ртом, острым рылом (рис. 3b) (*SR2*). У *DR* встречались особи: 1) с выраженным большим глазом, верхним ртом (рис. 3c) (*DR1*); 2) с небольшим глазом, полунижним или конечным ртом, острым рылом (рис. 3c) (*DR2*). При этом группировки *SR2* и *DR2* по морфологии частей головы практически не различались (рис. 3b, c) и их выделение основано только на строение жаберного аппарата. Соотношение численности четырех групп сига составляло *SR1* 29.1 % (58 экз.) : *SR2* 3.5 % (7 экз.) : *DR1* 34.7 % (69 экз.) : *DR2* 32.7 % (65 экз.). Большая часть *SR1* (59 %) была выловлена в профундальной части озера (табл. 1), *SR2* – в литоральной части (57 %); 64 % *DR1* было выловлено в пелагиали, *DR2* – в литоральной части озера (55 %) (см. табл. 1).

(a)

(b)

(c)

(d)

Рис. 3. Внешний вид малотычинкового (a – 184 мм, 5+ лет; b – 166 мм, 2+ лет) и среднетычинкового (c – 143 мм, 5+ лет; d – 179 мм, 2+ лет) сигов из оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Fig. 3. The appearance of sparsely rakered (a – 184 mm, 5+ years; b – 166 mm, 2+ years) and densely rakered (c – 143 mm, 5+ years; d – 179 mm, 2+ years) whitefish from

lake Kuetsjarvi , 2015

Таблица 1. Распределение внутривидовых группировок сига по экологическим зонам оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Место вылова	*SR1* (58)	*SR2* (7)	*DR1* (69)	*DR2* (65)
Литораль	38 %	57 %	12 %	55 %
Пелагиаль	3 %	–	64 %	23 %
Профундаль	59 %	43 %	24 %	22 %

Примечание. Здесь и в таблицах и рисунках, расположенных ниже:*SR1* – малотычинковый сиг 1, *SR2* – малотычинковый сиг 2, *DR1* – среднетычинковый сиг 1, *DR2* – среднетычинковый сиг 2; в скобках представлено число экземпляров.

В табл. 2 представлены 2 счетных и 18 пластических морфологических признака сигов оз. Куэтсъярви и их масса. Половые различия по этим признакам не обнаружены.

Таблица 2. Значения некоторых промеров тела внутривидовых группировок сига из оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Признаки	*SR1* (58)	*SR2* (7)	*DR1* (69)	*DR2* (65)
Длина (*FL*), мм	169.6 ± 4.09	242.4 ± 22.38	114.9 ± 1.62	195.3 ± 4.40
Масса, г	54.9 ± 4.61	189.6 ± 52.57	14.6 ± 0.92	87.2 ± 7.32
Число тычинок на первой жаберной дуге	22.5 ± 0.30	24.9 ± 0.51	33.6 ± 0.37	31.9 ± 0.26
Длина наибольшей жаберной тычинки, % от длины жаберной дуги	11.1 ± 0.23	12.2 ± 0.60	20.1 ± 0.41	15.6 ± 0.33
Расстояние между тычинками, мм	0.9 ± 0.03	0.8 ± 0.11	0.4 ± 0.01	0.7 ± 0.02
Число прободенных чешуй в боковой линии	84.2 ± 0.52	91.0 ± 2.04	84.3 ± 0.47	90.0 ± 0.56
		%*FL*		
Длина жаберной дуги	12.0 ± 0.16	11.1 ± 0.18	12.7 ± 0.14	11.2 ± 0.12
Длина рыла	4.5 ± 0.08	4.3 ± 0.28	4.8 ± 0.09	4.2 ± 0.09
Горизонтальный диаметр глаза	5.4 ± 0.08	4.3 ± 0.22	6.1 ± 0.06	4.6 ± 0.06
Вертикальный диаметр глаза	5.3 ± 0.16	4.5 ± 0.57	6.0 ± 0.09	4.7 ± 0.14
Заглазничный отдел головы	10.7 ± 0.14	9.7 ± 0.32	10.3 ± 0.15	9.6 ± 0.13
Длина верхней челюсти	5.9 ± 0.09	5.1 ± 0.28	7.2 ± 0.12	5.3 ± 0.09
Длина нижней челюсти	8.6 ± 0.13	7.9 ± 0.37	10.1 ± 0.14	8.1 ± 0.13
Длина головы	19.9 ± 0.24	17.8 ± 0.82	21.1 ± 0.30	17.7 ± 0.24
Высота головы у затылка	14.8 ± 0.12	13.3 ± 0.23	14.4 ± 0.09	13.4 ± 0.09
Наибольшая высота тела	21.3 ± 0.22	22.0 ± 0.85	19.0 ± 0.17	20.5 ± 0.22
Наименьшая высота тела	6.7 ± 0.04	7.3 ± 0.18	6.4 ± 0.03	6.8 ± 0.04
Длина спинного плавника	16.7 ± 0.25	16.5 ± 0.56	16.0 ± 0.28	15.6 ± 0.21
Длина грудного плавника	16.6 ± 0.30	14.6 ± 0.62	15.9 ± 0.27	13.9 ± 0.20

Длина брюшного плавника	14.0 ± 0.26	13.0 ± 0.64	13.4 ± 0.25	12.8 ± 0.20
Длина анального плавника	9.6 ± 0.18	8.9 ± 0.38	8.8 ± 0.17	8.6 ± 0.16

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4, 6, 7 представлены средние значения признаков и их ошибки.

Выделенные группировки сига различались ($p < 0.01$) линейно-весовыми характеристиками, они уменьшались в ряду: *SR2* > *DR2* > *SR1* > *DR1* (см. табл. 2).

Строение жаберного аппарата (число тычинок на первой жаберной дуге, относительные длины наибольшей жаберной тычинки и жаберной дуги) четырех группировок сига различалось ($p < 0.05$): *DR1* > *DR2* > *SR2* > *SR1* (см. табл. 2). Расстояние между тычинками было значимо больше у *SR1* и *SR2*. Диаграмма частотного распределения четырех группировок сига по числу тычинок представлена на рис. 4.

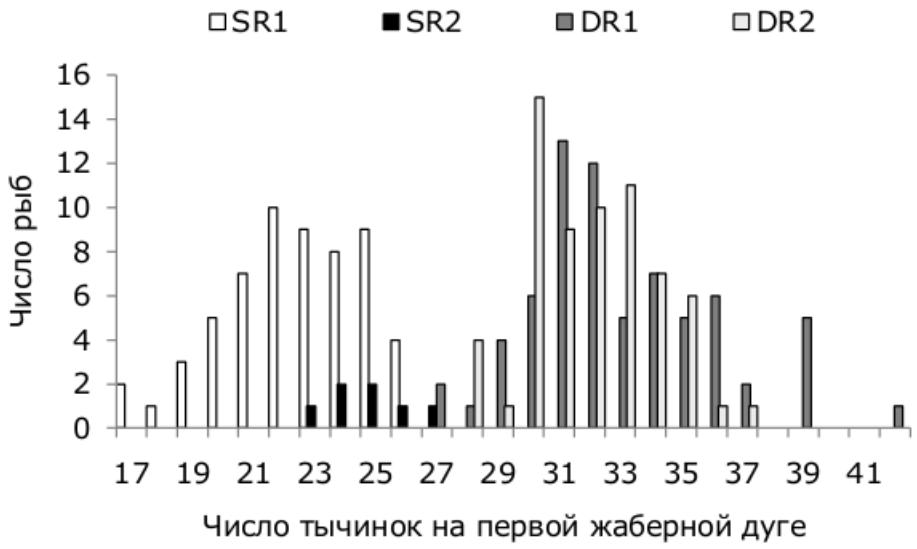


Рис. 4. Распределение внутривидовых группировок сига по числу тычинок на первой жаберной дуге в оз. Куэтсъярви, 2015 г.
Fig. 4. The distribution of intraspecific groups of whitefish according to the gill raker number on the first branchial arch from lake Kuetsjarvi, 2015

Относительные показатели морфологии головы у *SR2* и *DR2* значимо не различались, в то время как группировки сига *SR1* и *DR1* различались по строению головы друг от друга и от *SR2-DR2* (см. табл. 2). Так, самый большой диаметр глаза (горизонтальный и вертикальный) имела группировка *DR1* ($p < 0.001$), чуть меньший диаметр – *SR1*, *SR2* и *DR2* (см. табл. 2). То же самое можно сказать и о других показателях головы, кроме ее заглазничного отдела и высоты, которые были значимо больше у *SR1*, нежели у *DR1*. Наибольшие относительные показатели высоты тела были характерны для *SR* сигов, наименьшие – для *DR1* ($p < 0.05$). Все группировки сига имели различные относительные длины грудного плавника ($p < 0.05$): *SR1* > *DR1* > *SR2* > *DR2*. По числу прободенных чешуй в боковой линии выделились только две группировки сига ($p < 0.001$): в среднем 84 чешуи характерны для особей *SR1* и *DR1*, большое число чешуй: 90–91 – для особей *SR2* и *DR2* (см. табл. 2).

Полученный анализ некоторых индексов пластических и меристических морфологических характеристик сигов подтверждает выводы, что на основе размерно-весовых показателей, строения первой жаберной дуги и длины грудного плавника можно выделить четыре внутривидовые группировки сига: *SR1*, *SR2*, *DR1* и *DR2*, на основе морфологии головы – три: *SR1*, *DR1* и *SR2-DR2*. Число чешуй в боковой линии определяет две группировки: *SR1-DR1* и *SR2-DR2*.

По результатам анализа вклада пластических признаков в главные компоненты (ГК) рассматривать стоит только график ГК2 против ГК1, ГК3 и ГК4 имеют низкие факториальные нагрузки (табл. 3). На графике (рис. 5) четко выделяются три группировки сига: *SR1*, *DR1* и *DR2*.

Таблица 3. Вклады пластических признаков в главные компоненты 1–4 у внутривидовых группировок сига из оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Признаки	ГК			
	1	2	3	4
Длина рыла	0.211	-0.411	-0.499	-0.659
Горизонтальный диаметр глаза	**0.735**	0.177	-0.138	0.505
Вертикальный диаметр глаза	**0.835**	0.384	0.361	-0.149
Заглазничная длина	-0.341	-0.238	0.062	-0.312
Длина верхней челюсти	**0.705**	-0.364	-0.411	0.170
Длина нижней челюсти	0.582	-0.258	-0.316	0.071
Длина головы	0.490	-0.375	-0.239	-0.112
Высота головы у затылка	-0.426	**0.695**	-0.196	0.265
Длина спинного плавника	**-**0.619	-0.403	0.407	0.010
Длина грудного плавника	-0.358	**-0.607**	0.288	0.262
Длина брюшного плавника	-0.565	-0.516	0.372	0.078
Длина анального плавника	**-0.635**	-0.482	0.413	-0.014
Наибольшая высота тела	**-0.745**	**0.599**	-0.158	-0.030
Наименьшая высота тела	**-0.592**	**0.722**	-0.115	-0.066
Собственное значение, %	43.96	22.74	10.34	6.49

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков. Длина собственного вектора равна 1.

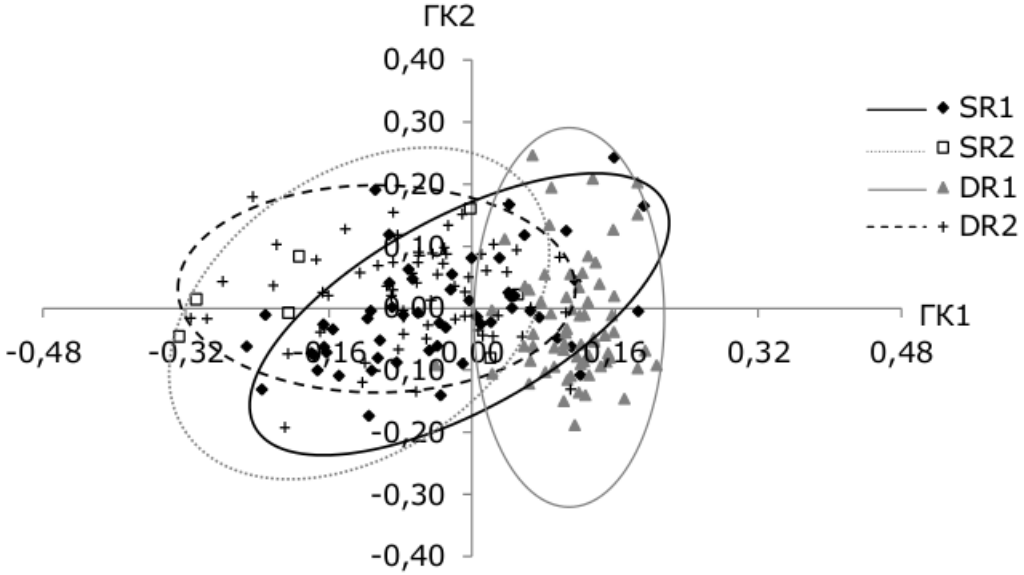


Рис. 5. Расположение особей сига в пространстве 1–2 главных компонент по пластическим признакам из оз. Куэтсъярви, 2015 г.
Fig. 5. The location of whitefish individuals in the space of 1–2 main components according to plastic features from lake Kuetsjarvi , 2015

Основной положительный вклад в первую главную компоненту внесли признаки формы головы (размеры глаза и верхней челюсти), а основной отрицательный вклад – признаки формы тела (длина анального плавника, наибольшая и наименьшая высоты тела) (см. табл. 3). Во вторую главную компоненту основной положительный вклад внесли признаки комплекса тела (наибольшая и наименьшая высоты тела) и головы (высота головы у затылка), основной отрицательный – длина грудного плавника (см. табл. 3). *SR2*-сиги на графике главных компонент не образуют отдельную группу (см. рис. 5) и больше принадлежат группе *DR2*, что подтверждает полученный анализ индексов морфологических признаков сигов оз. Куэтсъярви.

Темп роста и размерно-возрастная структура. Группировки *SR1* и *SR2* были представлены особями в возрасте соответственно от 1+ до 9+ и 2+...6+ лет (табл. 4). У первой преобладали рыбы в возрасте 4+...6+ (60 %), у второй – преобладание неизвестно из-за небольшого количества рыб. Фактические длина и масса сигов *SR2* были значимо выше во всех возрастах по сравнению с *SR1*. *DR1* и *DR2* были представлены особями в возрасте соответственно от 2+ до 6+ и 1+...9+ (см. табл. 4). Как у первой, так и у второй преобладали рыбы в возрасте от 2+ до 4+ (75–96 %). Как и у *SR*-сигов, размерно-весовые показатели сигов *DR2* были выше во всех возрастах по сравнению с *DR1.* Это послужило причиной более детального исследования размерных характеристик выделенных группировок сига оз. Куэтсъярви.

Для выявления особенностей темпов роста сигов строилась единая точечная диаграмма зависимости длина тела – длина радиуса чешуи, которая одинаково хорошо описывается как уравнениями линейной, так и степенной функции (рис. 6а, б). Для обратных расчислений использовались коэффициенты уравнения линейной функции, длины расчисляли по формуле Розы Ли (Брюзгин, 1969; Мина, 1973; Зубова, 2015).

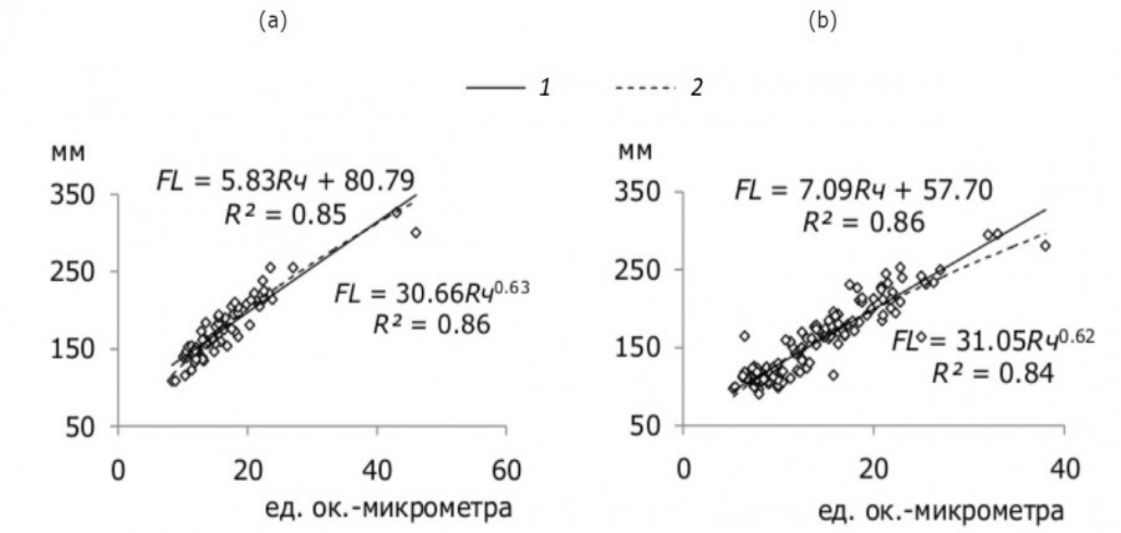


Рис. 6. Сопоставление фактической длины тела (*FL*) и переднего диагонального радиуса чешуи (*R*ч) малотычинкового (a) и среднетычинкового (b) сигов из оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Fig. 6. Comparison of the actual body length (*FL*) and the front diagonal radius of scales (*R*ч) of sparsely rakered (a) and densely rakered (b) whitefish from lake Kuetsjarvi, 2015

В результатах обратных расчислений длины по регрессионному методу «феномен» Ли не проявляется. Половые различия в темпе роста не обнаружены. При исследовании «индивидуальных» темпов линейного роста у *SR*- и *DR*-сигов начиная со второго-третьего года жизни явно определяются медленнорастущие (*SR1* и *DR1*) и быстрорастущие (*SR2* и *DR2)* группировки. Средние значения расчисленной длины сигов приведены в табл. 4. Как фактическая, так и расчисленная длина группировок сига в разных возрастах значимо различалась ($p < 0.01$), распределение рыб в ряду по фактической и расчисленной длине было аналогичным: *SR2* > *DR2* > *SR1* > *DR1.* Начиная со второго года жизни оценки расчисленной длины, сделанные на основе относительных приростов, аналогичны оценкам, сделанным на основе абсолютных приростов (табл. 4).

Таблица 4. Фактическая длина (*FL*), мм, масса, г, значения расчисленной длины, мм, абсолютных годовых приростов, мм, и удельной скорости роста (C_l) внутривидовых группировок сига из оз. Куэтсъярви

Внутривидовые группировки сига	Возраст, лет								
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
					Длина Масса				
SR1	123 ± 14.0 18 ± 6.5 (2)	137 ± 7.4 25 ± 4.6 (6)	140 ± 4.8 25 ± 2.4 (7)	159 ± 6.4 43 ± 6.5 (10)	173 ± 4.4 51 ± 4.2 (15)	193 ± 7.5 80 ± 9.4 (10)	207 ± 6.6 107 ± 19.4 (4)	215 115 (1)	219 ± 6.0 119 ± 18.0 (2)
SR2	-	166 47 (1)	198 ± 16.5 83 ± 20.1 (2)	255 194 (1)	291 ± 35.5 287 ± 118.5 (2)	300 348 (1)	-	-	
DR1	-	114 ± 2.4 14 ± 1.3 (32)	114 ± 3.2 14 ± 1.8 (19)	116 ± 1.4 15 ± 0.5 (15)	137 ± 6.0 25 ± 1.0 (2)	164 45 (1)	-	-	

DR2	165 41 (1)	171 ± 2.3 49 ± 2.1 (26)	179 ± 4.9 60 ± 5.3 (19)	219 ± 4.5 110 ± 8.4 (11)	232 ± 6.5 138 ± 11.0 (8)	246 ± 14.3 173 ± 36.7 (6)	-	-	295 290 (1)
Расчисленная длина									
SR1	105 ± 0.7 (57)	117 ± 0.9 (55)	129 ± 1.3 (49)	143 ± 1.9 (42)	157 ± 2.2 (32)	170 ± 5.3 (17)	182 ± 4.0 (7)	191 ± 5.3 (3)	196 ± 0.3 (2)
SR2	115 ± 5.5 (7)	138 ± 4.2 (7)	169 ± 8.2 (6)	212 ± 11.8 (4)	239 ± 19.0 (3)	257 (1)	-	-	-
DR1	87 ± 0.8 (69)	98 ± 1.1 (69)	104 ± 1.4 (37)	113 ± 2.2 (18)	133 ± 10.1 (3)	160 (1)	-	-	-
DR2	95 ± 1.4 (65)	123 ± 1.7 (64)	142 ± 2.0 (38)	170 ± 3.1 (26)	195 ± 4.8 (15)	207 ± 7.2 (17)	228 (1)	273 (1)	288 (1)
Абсолютные годовые приросты / Удельная скорость роста									
SR1	105 / -	12 / 0.11	12 / 0.10	14 / 0.10	14 / 0.09	13 / 0.08	12 / 0.07	9 / 0.05	5 / 0.03
SR2	115 / -	23 / 0.18	31 / 0.20	43 / 0.23	27 / 0.12	18 / 0.07	- /-	- / -	- / -
DR1	87 / -	11 / 0.12	6 / 0.06	9 / 0.08	20 / 0.16	27 / 0.18	- / -	- / -	- / -
DR2	95 / -	28 / 0.26	19 / 0.14	28 / 0.18	25 / 0.14	12 / 0.06	21 / 0.10	45 / 0.18	15 / 0.05

Питание. Анализ питания сигов показал, что у *SR1* длиной < 200 мм основную долю пищевого комка (50 %) составляли представители профундального бентоса: личинки хирономид (*Chironomus* sp., *Micropsetra* sp., *Sergentia* sp., *Procladius* sp., *Prodiamesa* sp., *Strictochironomus* sp.) и двустворчатые моллюски рода *Euglesa* sp. (табл. 5). Зоопланктонные организмы встречались в желудках у 46 % особей данной размерной группировки и были представлены придонными веслоногими ракообразными *Acanthocyclops* sp. (21 % от пищевого комка). У единичных экземпляров встречались водные клещи. С увеличением линейных характеристик сиги *SR1* питались теми же группами беспозвоночных животных, но значение зоопланктонных организмов в питании снижалось, и личинки хирономид составляли уже 77 % от пищевого комка (см. табл. 5). Размеры пищевых компонентов с ростом *SR1* увеличиваются, относительные размеры пищевого комка уменьшаются.

Таблица 5. Питание внутривидовых группировок сига в летне-осенний период из оз. Куэтсъярви, 2012–2015 гг.

-	*SR1*		*SR2*			*DR1*	*DR2*		
	Размерные группы (*FL*), мм								
	100–199	200–299	200–299	300–399	400–499	100–199	100–199	200–299	300–399
-	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %
Зоопланктон	20.9 / 46	3.0 / 33	-	-	-	-	37.8 / 40	16.6 / 7	-

Бентос:	50.3 / 65	82.3 / 100	100 / 100	94.0 / 100	100 / 100				
ручейники (кук., лич.)	-	-	63.4 / 100	83.7 / 100	99.0 / 100	-	22.2 / 60	27.2 / 27	100 / 100
хирономиды (кук., лич.)	43.9 / 65	76.7 / 100	-	-	0.8 / 100	26.3 / 100	39.7 / 60	35.2 / 60	-
перепончатокрылые (имаго)	-	-	-	-	-	-	-	0.03 / 7	-
полужесткокрылые (имаго)	-	-	-	-	-	-	-	0.03 / 7	-
чешуекрылые (имаго)	-	-	-	-	-	-	-	0.1 / 7	-
жуки (имаго)	-					-	-	0.2 / 7	-
водные клещи (имаго)	0.1 / 4	-	-	-	0.2 / 100	-	-	0.04 / 27	-
моллюски	6.3 / 23	5.6 / 22	36.6 / 50	10.3 / 33	-	-	0.3 / 10	5.7 / 7	-
Остатки насекомых	-	-	-	-	-	-	-	3.3 / 7	-
Рыба	-	-	-	-	-	-	-	7.3 / 7	-
Икра рыб	-	-	-	6.0 / 33	-	-	-		-
Аморфная масса	28.8 / 39	14.7 / 22	-	-	-	73.7 / 100	-	4.3 / 13	-
Средний размер кормовых организмов, мм	7.3 1.2–16.0	8.6 1.0–16.4	9.7 3.8 – 20.0	6.3 2.7–12.0	6.3 1.0–9.5	-	7.9 0.8–22.0	9.5 0.6–34.0	7.1 6.0–8.1
Средняя масса пищевого комка, мг	235	404	1011	7749	1031	95	235	842	6169
Средний Iн, $^0/_{000}$	45.9	37.1	35.2	205.9	12.2	40.0	49.8	52.6	177.3
Количество экз.	26	9	2	3	1	1	10	15	1

Примечание. *F*, % – частота встречаемости каждого компонента пищи. *P*, % – доля каждого компонента пищи по массе. I_H, $^0/_{000}$ – общий индекс наполнения желудка.

У быстрорастущего *SR2* были просмотрены желудки особей 3 размерных групп: от 200 до 499 мм (см. табл. 5). В желудках этих сигов были обнаружены в основном представители литорального бентоса – личинки ручейников *Agraylea* sp., *Athripsodes* sp., *Mystacides* sp. и *Molana* sp. (> 1 тыс. экз. в одном желудке, от 63 до 99 % от массы пищевого комка) и брюхоногие моллюски *Limnea* sp. и *Valvata* sp. (от 10 до 37 % пищевого комка) (см. табл. 5). Также встречались в небольшом количестве личинки хирономид и двустворчатые моллюски, икра рыб. У быстрорастущего *SR2* также наблюдается тенденция увеличения размеров пищевых компонентов и пищевого комка с ростом.

У быстрорастущего *DR2* наблюдалось более высокое разнообразие в питании по сравнению с *SR*-сигами (см. табл. 5). У *DR2* длиной < 200 мм основную долю пищевого комка составляли представители профундального бентоса (личинки хирономид, относящиеся к 8 родам) и зоопланктонные организмы (крупные придонные ракообразные родов *Acanthocyclops* sp. и *Eurycercus* sp.) (см. табл. 5). В желудках у 60 % *DR2*-сигов этой размерной группировки также были обнаружены представители литорального бентоса – личинки ручейников семейств *Phryganeidae* и *Leptoceridae* (22 % от массы пищевого комка) (см. табл. 5). С увеличением размеров (от 200 до 299 мм)

данная группа сигов в основном питалась личинками хирономид (10 родов) и ручейников (3 семейства) (см. табл. 5). Зоопланктонные организмы были обнаружены только у 1 экземпляра сига (*Eurycernus* sp., *Bosmina* sp.), что можно отнести и к брюхоногим моллюскам рода *Limnea* sp. В желудках у единичных особей встречались имаго 5 отрядов насекомых (см. табл. 5). В пище данной размерной группировки *DR2* обнаруживалась рыба (девятииглая колюшка). У особи *DR2* длиной более 299 мм в желудке были обнаружены только личинки ручейников (*Agraylea* sp., *Mystacides* sp.). Абсолютная и относительная массы пищевого комка быстрорастущего *DR2* близки к таковым быстрорастущего *SR2*-сига и увеличиваются с ростом рыб (см. табл. 5).

В желудке медленнорастущего *DR1*-сига длиной < 200 мм были определены личинки хирономид (*Chironomus* sp.) (см. табл. 5).

Несмотря на высокую численность коловраток в составе зоопланктона оз. Куэтсъярви и олигохет в составе профундального бентоса (Environmental…, 2014), они редко или не встречались в желудках исследуемых рыб.

Созревание. Самые медленнорастущие сиги *DR1* начинают созревать при наименьших размерах и массе по сравнению с остальными внутривидовыми группировками сига – при длине 100–104 мм, массе 7–8 г, в возрасте 2+, массово при средней длине 117 мм и массе 15 г в этом же возрасте. У быстрорастущих *DR2* особи созревали при больших размерах: при длине 174–191 мм и массе 56–82 г в возрасте 2+…3+, массово при средней длине 220 мм и массе 117 г в возрасте мм 4+…5+. Особи медленнорастущих *SR1* начинали созревать при длине и массе соответственно 116–135 мм и 13–22 г в возрасте 2+…3+, массово – при средней длине и массе 172 мм и 51 г в возрасте 4+…5+. Среди быстрорастущих *SR2* не было половозрелых особей.

Обсуждение

Феномен высокой численности олиготоксобного вида *Coregonus lavaretus* в сильно загрязняемом оз. Куэтсъярви (69– 96 % от уловов за последние 20 лет) подробно рассматривался ранее (Кашулин и др., 1999), и в данной работе мы не затрагиваем влияние загрязнения на структурные показатели популяции. В то же время изучение морфофизиологических различий симпатрических форм расширяет наши представления об адаптационных возможностях сига к неблагоприятным условиям среды. Наши исследования позволяют выделить в оз. Куэтсъярви четыре группировки сига, различающихся совокупностью пластических и меристических признаков, размерно-весовыми показателями и, соответственно, темпами роста: *SR1* – медленнорастущий малотычинковый сиг с большими глазами, выраженным нижним ртом, тупым рылом и быстрорастущий малотычинковый сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом, острым рылом; *DR1* – медленнорастущий среднетычинковый сиг с выраженными большими глазами, верхним ртом; *DR2* – быстрорастущий среднетычинковый сиг с небольшими глазами, полунижним или конечным ртом. Все выделенные группировки сига имели значимые различия в строении жаберного аппарата. Медленнорастущие сиги *SR1* и *DR1* образуют среднечешуйчатую группу сигов оз. Куэтсъярви, быстрорастущие группировки сига *SR2* и *DR2* – многочешуйчатую (Бочкарев, Зуйкова, 2010). *SR1* преимущественно обитает в профундальной зоне озера, *DR1* – в пелагиальной зоне; близкие по внешнему строению *SR2* и *DR2* – в литоральной части озера. Таким образом, отдельные группы признаков зачастую перекрываются у различных группировок сига оз. Куэтсъярви.

Считается, что такой признак, как количество прободенных чешуй в боковой линии, нельзя рассматривать как адаптивный к условиям среды, а сам признак можно использовать в качестве маркера при изучении расселения различных линий сигов (Бочкарев, Зуйкова, 2010). На данном этапе мы не можем рассуждать о филогенетических линиях сигов оз. Куэтсъярви, т. к. такие исследования в Мурманской области практически не проводились.

Если же учитывать в классификации сигов оз. Куэтсъярви такой стабильный признак, как число тычинок на первой жаберной дуге, и значения пластических признаков, то мы можем говорить о том, что в оз. Куэтсъярви обитают *SR*- и *DR*- сиги, а

описанные выше различия во внешнем строении между *SR1* и *SR2*, так же как между *DR1* и *DR2*, есть следствие разной индивидуальной онтогенетической аллометрии внутри этих группировок, вызванной различиями в их темпе роста. Промеры частей головы у быстрорастущих групп сига *SR2* и *DR2* оз. Куэтсъярви имеют значимо меньшие величины, нежели у особей медленнорастущих сигов *SR1* и *DR1* в одних и тех же возрастных группах (рис. 7а, б). Зависимость экстерьера сигов и других видов рыб от их темпов роста была отмечена некоторыми авторами ранее (Мина, 1986; Решетников, 1980; Алексеев и др., 2014).

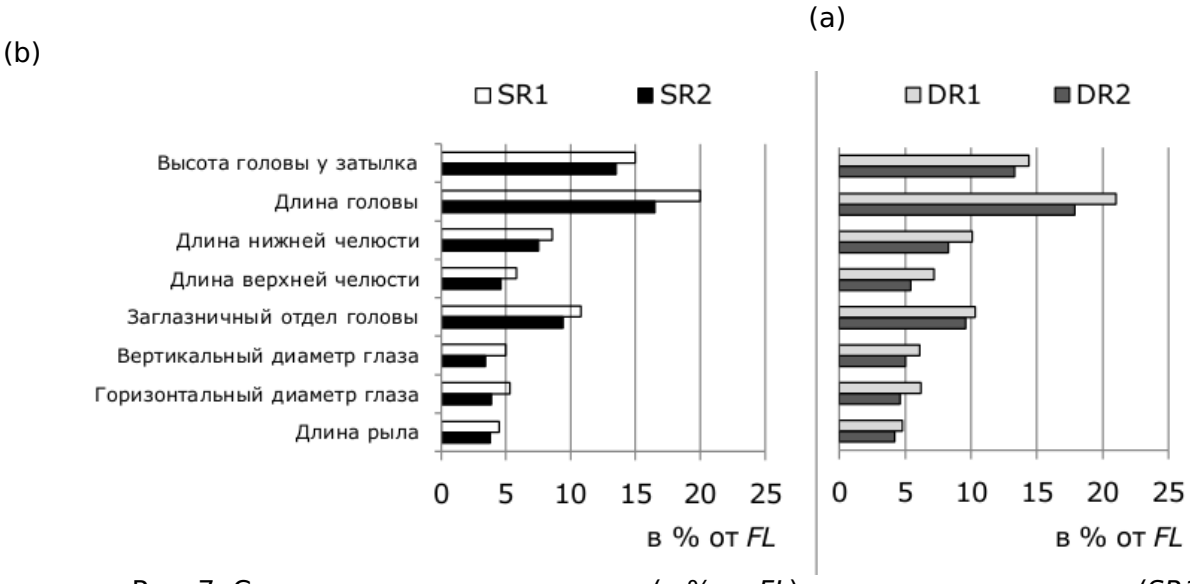


Рис. 7. Сравнение размеров головы (в % от *FL*) у медленнорастущего (*SR1*) и быстрорастущего (*SR2)* малотычинковых сигов в возрасте 4+...6+ (a) и у медленнорастущего (*DR1*) и быстрорастущего (*DR2)* среднетычинковых сигов в возрасте 2+...4+ (b) оз. Куэтсъярви, 2015 г.

Fig. 7.Comparison of head size (% FL) in slowly rowing (*SR1*) and fast-growing (*SR2*) sparsely rakered whitefish at the age of 4+...6+ (a) and in slowly growing (*DR1*) and fast-growing (*DR2*) densely rakered whitefish at the age of 2+...4+ (b) from lake Kuetsjarvi, 2015

Рядом исследователей было показано, что значимые различия в скорости роста у выделенных группировок сига системы р. Пасвик определяются качеством и количеством кормовых объектов в питании рыб, приуроченных к той или иной зоне водоема (Kahilainen et al., 2003, 2004; Kahilainen, Østbye, 2006). По нашим результатам, различия в темпах роста выделенных группировок *сигов SR* и *DR* оз. Куэтсъярви, особенно со 2–3-го годов жизни, являются результатом в первую очередь разнокачественного питания рыб и не связаны с количеством кормовых объектов. Так, относительные размеры пищевого комка у крупных *сигов SR* и *D R* (*SR2*, *DR2*) были больше, нежели у некрупных группировок сига (*SR1*, *DR1*), только у особей размерами > 299 мм (старше 5+ лет) (см. табл. 5). У *SR1*, обитающего в профундальной зоне Куэтсъярви, в желудках обнаруживались представители профундального макрозообентоса: личинки хирономид, которые составляют основу глубинного макрозообентоса оз. Куэтсъярви, двустворчатые моллюски и придонный крупный зоопланктон. В то время как у *SR2*, обитающего в литоральной зоне, в желудках встречались представители литорального бентоса: личинки ручейников и брюхоногие моллюски. Представители литорального бентоса, возможно, являются наиболее энергетически выгодным видом корма, чем профундального макрозообентоса. Несмотря на то, что 55 % *DR2* было выловлено в литоральной зоне озера, содержимое их желудков включало представителей не только литорального (личинки ручейников), но профундального макрозообентоса, придонного и пелагического зоопланктона, рыбу. Это можно объяснить тем, что остальные 23 и 22 % рыб этой формы были

выловлены в пелагической и профундальной зонах Куэтсъярви, т. е. сиг *DR2* является выраженным эврифагом по сравнению с сигами *SR*. Что же касается *DR1*, то можно предположить, что данная группа сигов в основном питается пелагическим зоопланктоном, т. к. 64 % особей обитают в этой зоне озера. Пелагический зоопланктон Куэтсъярви более чем на 97 % представлен коловратками (*Rotatoria*), которые являются, возможно, малоценными кормовыми объектами, как и хирономиды, по сравнению с ракообразными (*Cladocera* и *Copepoda*), что и определяет самый медленный темп роста у этих групп сигов. *DR1* может питаться и профундальным макрозообентосом – 25 % сигов данной группы было выловлено в профундальной зоне озера. У единственного экземпляра сига этой группы, исследованного на питание, в желудке были обнаружены личинки хирономид. Причиной медленного роста *DR1* оз. Куэтсъярви, как и в оз. Мудусъярви (Зубова, 2015; Kahilainen, Østbye, 2006), может быть и высокая его численность по сравнению с сигами *SR*, а также его конкуренция по питанию с интродуцированной ряпушкой Куэтсъярви, которая является выраженной пелагической рыбой и питается зоопланктоном.

Особенности в экстерьере четырех внутривидовых группировок сига оз. Куэтсъярви играют и функциональную роль в особенностях питания и движения рыб, приуроченных к определенным зонам озера. Так, наибольший диаметр глаза и «большой» верхний рот у сига *DR1* являются типичными признаками планктофагов, обитающих в толще водоемов (Никольский, 1974), а наименьшая высота его тела является энергетически выгодной при поиске и добыче зоопланктонных организмов в пелагиали (Kahilainen, Østbye, 2006). В то же время относительно большой диаметр глаза у *SR1*, возможно, способствует нахождению пищи при слабой освещенности на глубинах озера, а нижнее расположение рта эффективно при питании профундальным макрозообентосом (Никольский, 1974). Полунижний и конечный рот крупных сигов оз. Куэтсъярви *SR2–DR2*, возможно, является наиболее универсальным, и представленные группировки сига могут питаться разным видом корма или же больше быть приспособленными для питания литоральным бентосом, что было нами показано выше и отмечено для крупных сигов других озер системы р. Пасвик (Kahilainen, Østbye, 2006).

Строение первой жаберной дуги должно играть большую роль при питании рыб (Решетников, 1980; Kahilainen, Østbye, 2006). У внутривидовых группировок сига *SR* (*SR1* и *SR2*) и сига *DR* (*DR1* и *DR2*) оз. Куэтсъярви среднее число тычинок на первой жаберной дуге имеет довольно близкое значение (см. табл. 2) и играет при их разделении второстепенную роль (см. выше). По нашим данным, сиги *SR* оз. Куэтсъярви в основном являются бентофагами, в то время как *DR2* имеют смешанное питание, а в пище *DR1*, возможно, преобладают зоопланктонные организмы. В целом средние размеры организмов в желудках внутривидовых группировок сига *SR* Куэтсъярви имели близкие значения (см. табл. 5), минимальные размеры пищевых организмов превышали минимальное расстояние между тычинками (см. табл. 2, 5). Примерно такие же средние размеры беспозвоночных животных были обнаружены в желудках *DR2* (см. табл. 2), хотя диапазон размеров был выше, в отличие от сигов *SR*. Минимальные размеры пищевых организмов у *DR2* также превышали минимальное расстояние между тычинками (см. табл. 2, 5).

Наши исследования показали (Зубова, 2015), что наступление половой зрелости у сига как в различных водоемах, так и внутри одного водоема в Мурманской области может происходить при самой различной длине и в разном возрасте. Зависимость между созреванием и темпами роста внутривидовых группировок сига оз. Куэтсъярви является одной из форм связей между темпом роста и скоростью полового созревания рыб (Лапин, Юровицкий, 1959). Причиной тому может быть разнокачественность в еде у четырех внутривидовых группировок сига оз. Куэтсъярви (см. выше) (Лапин, Юровицкий, 1959; Кошелев, 1971). Возможно, низкая калорийность объектов питания у медленнорастущих сигов приводит к наступлению половой зрелости при меньших размерах, чем у быстрорастущих форм, что также наблюдалось и у других видов рыб (Кошелев, 1971). Размеры внутривидовых группировок сига, при которых наступало массовое созревание, близки к размерам массового нереста сигов таких же

группировок из других водоемов системы р. Пасвик (Kahilainen et al., 2004; Зубова, 2015).

Полученные нами результаты по сигам оз. Куэтсъярви близки к результатам, выявленным по сигам верхнего и среднего течения системы р. Пасвик: медленнорастущий (*SR1*) и быстрорастущий (*SR2*) малотычинковые сиги озера Куэтсъярви соответствуют таковым *SSR* (small sparsely rakered) и *LSR* (large sparsely rakered); медленнорастущий среднетычинковый сиг (*DR1*) соответствует *DR* (densely rakered), быстрорастущий – *LDR* (large densely rakered) (Østbye et al., 2005; Kahilainen, Østbye, 2006; Kahilainen et al., 2004, 2006, 2007, 2009, 2014; Harrod et al., 2010; Siwertsson et al., 2008, 2010; Præbel et al., 2013). При этом среднее число тычинок у *SSR* (*SR1*) на первой жаберной дуге увеличивается от верхнего течения Пасвика к нижнему течению: от 17 (озеро Мудусъярви) до 22 тычинок (озеро Куэтсъярви). У остальных группировок сига из различных участков системы число тычинок на первой жаберной дуге колеблется незначительно: у *SR2* (*LSR*) – в среднем от 23 до 25 тычинок, у *DR1*(*DR*) – от 34 до 36 тычинок, у *DR2* (*LDR*) – от 32 до 34 тычинок. Это приводит к тому, что выделенные четыре группировки сига оз. Куэтсъярви по числу тычинок на первой жаберной дуге наиболее близки, чем в остальных участках Пасвика.

Заключение

В оз. Куэтсъярви (Мурманская область), являющемся одним из наиболее техногенно загрязненных природных водоемов Евро-Арктического региона, выделены четыре внутривидовые группировки сига: медленнорастущий малотычинковый сиг, быстрорастущий малотычинковый сиг, медленнорастущий среднетычинковый сиг и быстрорастущий среднетычинковый сиг. Специализация этих сигов на определенном виде ресурсов обусловливает их морфологические и поведенческие различия, пространственную дифференциацию и, в конечном итоге, различные экологические ниши.

Библиография

Алексеев С. С., Гордеева Н. В., Матвеев А. Н. и др. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54. № 4. С. 387–412.

Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из оз. Каракуль и р. Большой Абакан – к вопросу о вторичной интерградации сигов в бассейне верхнего и среднего течения р. Енисей // Труды ИСиЭЖ СО РАН. 2010. Вып. 46. С. 198–224.

Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И., Политов Д. В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Материалы междунар. конф. Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр», 2013. С. 32–36.

Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам . Киев: Наукова думка, 1969. 188 с.

Зубова Е. М. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области) : Дис. … канд. биол. наук. Пермь: ПГНИУ, 2015. 28 с.

Кашулин Н. А., Решетников Ю. С. Накопление и распределение никеля, меди и цинка в органах и тканях рыб в субарктических водоемах // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 5. С. 687–697.

Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амундсен П.-А. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения . Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. 142 с.

Кашулин Н. А., Даувальдар В. А., Денисов Д. Б. и др. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестник МГТУ. 2013. Т. 16. № 1. С. 98–107.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого

икрометания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 186–218.

Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб // Журнал общей биологии. 1959. Т. 20. № 6. С. 439–446.

Лукин А. А., Кашулин Н. А. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии . Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1991. 50 с.

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

Мина М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1973. Т. 4. С. 68–115.

Мина М. В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия . М.: Наука, 1986. 193 с.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб . М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб . М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.

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

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб . М.: Наука, 1980. 301 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Кашулин Н. А. и др. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфологического анализа рыб // Успехи современной биологии. 1999. № 2. С. 165–177.

Решетников Ю. С., Кашулин Н. А., Лукин А. А. Самый мелкий сиг в Европе // Первый Конгресс ихтиологов России: Тез. докл. Астрахань; М.: ВНИРО, 1997. С. 50.

Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока . М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с.

Шаров А. Н. Структура фитопланктона водоемов Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения : Дис. … канд. биол. наук. Апатиты, 2000. 23 с.

Яковлев В. А. Гидробиологические исследования внутренних вод Кольского Севера (операт.-информ. материалы) . Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1991. 53 с

Amundsen, P. A., Staldvik, F., Lukin, A. et al. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science. University of Tromsø, Norway, 1993. 29 p.

Amundsen P. A., Kashulin N. A., Koroleva I. M. et al. Environmental monitoring of fish in the Paz watercourse. NCFS, University of Tromse, Norway, 2006. 48 p.

Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation: empirical assessment from Coregonine fishes (Salmoniformes) // Hendry AP, Stearns SC (eds.). Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford: Oxford University press, 2004. P. 175–207.

Doroch J. N., Mosimann J. E. Canonical and principal components of shape // Biometrika. 1985. Vol. 72. No 2. P. 241–252.

Dauvalter V. A., Dauvalter M. V., Kashulin N. A. et al. Chemical composition of bottom sedimentary deposits in lakes in the zone impacted by atmospheric emissions from the Severonickel plant // Geochemistry International. 2010. Vol. 48. No 11. P. 1224–1229.

Friedland K. D., Ahrenholz D. W., Smith J. W. et al. Sieving functional morphology of the gill raker feeding apparatus of Atlantic menhaden // J. Exp. Zool. 2006. Vol. 305A. P. 974–985.

Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation // J. of Animal Ecol. 2010. Vol. 79. P. 1057–1068.

Kahilainen K., Lehtonen H., Könönen K. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake // Ecol. Freshw. Fish. 2003. Vol. 12. P. 275–285.

Kahilainen K., Malinen T., Tuamaala A. et al. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2004. Vol. 64. P. 418–434.

Kahilainen K., Alajärvi E., Lehtonen H. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus*(L.)) in a subarctic lake // Ecol. Freshw. Fish. 2005. Vol. 14. P. 50–58.

Kahilainen K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2006. Vol. 68. P. 63–79.

Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A. et al. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes // Biol. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 92. No 3. P. 561–572.

Kahilainen K., Malinen T., Lentonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake // Ecol. Freshwater Fish. 2009. Vol. 18. P. 481–490.

Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E. et al. Adaptive Radiation along a Thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // Plos One. 2014. Vol. 11. No 9. P. 1–12.

Klemetsen A., Elliott J. M., Knudsen R. et al. Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Arctic charr // J. Fish. Biol. 2002. Vol. 60. P. 933–950.

Melezhik V. A. et al. Pechenga area, Russia. Part 1: geological setting and comparison with Pasvik, Norway // Trans. Instit. Min. Metall: Sect. B: Appl. Earth. Sci. 1994. Vol. 103. P. 129–165.

Moiseenko T., Mjelde M., Brandrud T. et al. Pasvik River Watercourse, Barents region: pollution impacts and ecological responses // Investigation in 1993 Institute of North Indusrial Ecology Problems (Russia), Norwegian Institute for Water Research (Norwey). NIVA-report OR-318. Oslo, 1994. P. 1–87.

Mosimann J. E. Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions // J. Am. Stat. Ass. 1970. Vol. 65. P. 930–945.

Nøst T., Yakovlev V., Berger H. M. et al. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. NINA Scientific Report 26. Norwegian Institute for Nature Research. Trondheim, Norway, 1991. 41 p.

Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecology and evolution Res. 2013. Vol. 3. No 15. P. 4970–4986.

Robinson B.W., Parsons K. J. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 1819–1833.

Schluter D., Rambaut A., Clarke B. C. et al. Ecological speciation in postglacial fishes // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 1996. Vol. 351. P. 807–814.

Schluter D. The ecology of adaptive radiation. Oxsford: Oxford University Press, 2000. 288 p.

Skúlason S., Snorrason S., Jónsson B. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on arctic charr // Magurran AE, May RM (eds.). Evolution of biological diversity. Oxford: Oxford University Press, 1999. P. 70–92.

Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations // Adv. Limnol. 2008. Vol. 63. P. 229–240.

Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K. K. et al. Sympatric divercification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish // Evol. Ecol. Res. 2010. Vol. 12. P. 929–947.

Østbye K., Naesje T.-F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Femud, Norway // J. Evol. Biol. 2005. Vol. 18. P. 683–702.

Østbye K, Amundsen P-A, Bernatchez L. et al. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. 2006. Vol. 15. P. 3983–4001.

Ylikörkkö J., Zueva M., Kashulin N. et al. Environmental Challenges in the Joint Border Area. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print, 2015. 165 p.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории водных экосистем ИППЭС КНЦ РАН за помощь в проведении экспедиционных работ, за консультации при подготовке статьи. Особую благодарность автор выражает Н. А. Бочкареву (ИСиЭЖ СО РАН), М. В. Мине (ИБР РАН), Д. В. Политову (ИОГен РАН) за ценные замечания, высказанные при обсуждении результатов исследования.

Работа выполнена в рамках темы НИР № 0226-2019-0045 и частично поддержана из средств гранта РФФИ 18-05-60125 Арктика.

BIOTIC SYMPATRY OF WHITEFISH COREGONUS LAVARETUS (L.) IN KUETSJARVI LAKE (PASVIK RIVER SYSTEM, MURMANSK REGION)

ZUBOVA Elena Mikhailovna	*Ph.D., INEP KSC RAS (184209, Murmansk region, Apatity, st. Akademgorodok, 14a), seelewolf84@yandex.ru*
KASHULIN Nikolay Aleksandrovich	*D.Sc., INEP KSC RAS (184209, Murmansk region, Apatity, st. Akademgorodok, 14a), kashulin@mail.ru*
TERENTYEV Petr Mikhailovich	*Ph.D., INEP KSC RAS (184209, Murmansk region, Apatity, st. Akademgorodok, 14a), pterentjev@mail.ru*

Keywords: Coregonus lavaretus, ecological morphs, anthropogenic pollution, lake Kuetsjarvi

Summary: For the first time the whitefish Coregonus lavaretus biology was investigated in detail. The study was held in subarctic lake Kuetsjarvi (lower reaches of the Pasvik river), which is one of the most technologically-contaminated water bodies of the Euro-Arctic region. Based on this study, four ecological morphs of fish were identified: slowly growing and fast-growing sparsely rakered whitefish, slowly growing and fast-growing densely rakered whitefish. Specialization of the whitefish in a certain kind of resources determines their morphological and behavioral differences, spatial differentiation and ultimately various ecological niches.

Received on: 18 December 2018
Published on: 19 June 2019

References

Østbye K, Amundsen P-A, Bernatchez L. et al. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish Coregonus lavaretus (L.) species complex during postglacial times, Mol. Ecol. 2006. Vol. 15. P. 3983–4001.

Østbye K., Naesje T, F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (Coregonus lavaretus (L.) in Lake Femud, Norway, J. Evol. Biol. 2005. Vol. 18. P. 683–702.

Alekseev S. S. Gordeeva N. V. Matveev A. N. Three sympatric forms of arctic charr Salvelinus alpinus Complex (Salmoniformes, Salmonidae) from Lake Kamkanda, Northern Transbaikalia, Voprosy ihtiologii. 2014. T. 54. No. 4. P. 387–412.

Amundsen P. A., Kashulin N. A., Koroleva I. M. et al. Environmental monitoring of fish in the Paz watercourse. NCFS, University of Tromse, Norway, 2006. 48 p.

Amundsen, P. A., Staldvik, F., Lukin, A. et al. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science. University of Tromsø, Norway, 1993. 29 p.

Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation: empirical assessment from Coregonine fishes (Salmoniformes), Hendry AP, Stearns SC (eds.). Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford: Oxford University press, 2004. P. 175–207.

Bochkarev N. A. Zuykova E. I. Politov D. V. New options for collection and documentation of morphological data in fish, Biologiya, biotehnika razvedeniya i sostoyanie zapasov sigovyh ryb: Materialy mezhdunar. konf. Tyumen': FGUP «Gosrybcentr», 2013. P. 32–36.

Bochkarev N. A. Zuykova E. I. Comparative characteristic of whitefish (Coregonus

lavaretus pidschian, Coregonidae) from the lake Karakul and the river Bolshoy Abakan - to the question of secondary intergradation of whitefish in the upper and middle basin of the river Yenisei, Trudy ISiEZh SO RAN. 2010. Vyp. 46. P. 198–224.

Bryuzgin V. L. Methods of studying fish growth by scales, bones and otoliths. Kiev: Naukova dumka, 1969. 188 p.

Dauvalter V. A., Dauvalter M. V., Kashulin N. A. et al. Chemical composition of bottom sedimentary deposits in lakes in the zone impacted by atmospheric emissions from the Severonickel plant, Geochemistry International. 2010. Vol. 48. No 11. P. 1224–1229.

Doroch J. N., Mosimann J. E. Canonical and principal components of shape, Biometrika. 1985. Vol. 72. No 2. P. 241–252.

Friedland K. D., Ahrenholz D. W., Smith J. W. et al. Sieving functional morphology of the gill raker feeding apparatus of Atlantic menhaden, J. Exp. Zool. 2006. Vol. 305A. P. 974–985.

Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation, J. of Animal Ecol. 2010. Vol. 79. P. 1057–1068.

Kahilainen K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish Coregonus lavaretus (L.) forms in a subarctic lake, J. Fish Biol. 2006. Vol. 68. P. 63–79.

Kahilainen K., Alajärvi E., Lehtonen H. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (Coregonus lavaretus(L.)) in a subarctic lake, Ecol. Freshw. Fish. 2005. Vol. 14. P. 50–58.

Kahilainen K., Lehtonen H., Könönen K. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (Coregonus lavaretus (L.)) forms in a subarctic lake, Ecol. Freshw. Fish. 2003. Vol. 12. P. 275–285.

Kahilainen K., Malinen T., Lentonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake, Ecol. Freshwater Fish. 2009. Vol. 18. P. 481–490.

Kahilainen K., Malinen T., Tuamaala A. et al. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric Coregonus lavaretus forms in a subarctic lake, J. Fish Biol. 2004. Vol. 64. P. 418–434.

Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A. et al. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, Coregonus lavaretus (L.), populations in subarctic lakes, Biol. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 92. No 3. P. 561–572.

Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E. et al. Adaptive Radiation along a Thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs, Plos One. 2014. Vol. 11. No 9. P. 1–12.

Kashulin N. A. Dauval'dar V. A. Denisov D. B. Some aspects of the current state of freshwater resources of Murmansk region, Vestnik MGTU. 2013. T. 16. No. 1. P. 98–107.

Kashulin N. A. Lukin A. A. Amundsen P. Fish of Subarctic freshwater system as bioindications of industrial pollution. Apatity: Izd-vo KNC RAN, 1999. 142 p.

Kashulin N. A. Reshetnikov Yu. S. Accumulation and distribution of nickel, copper and zinc in the organs and tissues of fish in subarctic reservoirs, Voprosy ihtiologii. 1995. T. 35. No. 5. P. 687–697.

Key to freshwater invertebrates in the European part of the USSR (plankton and benthos), Pod red. L. A. Kutikova, Ya. I. Starobogatova. L.: Gidrometeoizdat, 1977. 511 p.

Klemetsen A., Elliott J. M., Knudsen R. et al. Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Arctic charr, J. Fish. Biol. 2002. Vol. 60. P. 933–950.

Koshelev B. V. Some regularities of growth and time of the onset of the first spawning in fish, Zakonomernosti rosta i sozrevaniya ryb. M.: Nauka, 1971. P. 186–218.

Lapin Yu. E. Yurovickiy Yu. G. About intraspecific patterns of maturation and fertility dynamics in fish, Zhurnal obschey biologii. 1959. T. 20. No. 6. P. 439–446.

Lukin A. A. Kashulin N. A. The ichthyofauna status of water bodies in the border zone of the USSR and Norway. Apatity: Izd-vo KNC RAN, 1991. 50 p.

Melezhik V. A. et al. Pechenga area, Russia. Part 1: geological setting and comparison with Pasvik, Norway, Trans. Instit. Min. Metall: Sect. B: Appl. Earth. Sci. 1994. Vol. 103. P.

129–165.

Methodical manual on the study of nutrition and nutritional relationships of fish in natural conditions. M.: Nauka, 1974. 254 p.

Mina M. V. Fish growth (research methods in natural populations), Rost zhivotnyh. Zoologiya pozvonochnyh. M.: VINITI, 1973. T. 4. P. 68–115.

Mina M. V. Fish microevolution: evolutionary aspects of phenetic diversity. M.: Nauka, 1986. 193 p.

Moiseenko T., Mjelde M., Brandrud T. et al. Pasvik River Watercourse, Barents region: pollution impacts and ecological responses, Investigation in 1993 Institute of North Indusrial Ecology Problems (Russia), Norwegian Institute for Water Research (Norwey). NIVA-report OR-318. Oslo, 1994. P. 1–87.

Mosimann J. E. Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions, J. Am. Stat. Ass. 1970. Vol. 65. P. 930–945.

Nøst T., Yakovlev V., Berger H. M. et al. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. NINA Scientific Report 26. Norwegian Institute for Nature Research. Trondheim, Norway, 1991. 41 p.

Nikol'skiy G. V. Theory of fish herd dynamics. M.: Pisch. prom-st', 1974. 447 p.

Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats, Ecology and evolution Res. 2013. Vol. 3. No 15. P. 4970–4986.

Pravdin I. F. Fish study guide. M.: Pisch. prom-st', 1966. 376 p.

Reshetnikov Yu. S. Kashulin N. A. Lukin A. A. The smallest whitefish in Europe, Pervyy Kongress ihtiologov Rossii: Tez. dokl. Astrahan'; M.: VNIRO, 1997. P. 50.

Reshetnikov Yu. S. Popova O. A. Kashulin N. A. Assessment of the well-being of the fish part of the aquatic community based on the results of fish morphological analysis, Uspehi sovremennoy biologii. 1999. No. 2. C. 165–177.

Reshetnikov Yu. S. Ecology and systematics of Coregoninae. M.: Nauka, 1980. 301 p.

Robinson B.W., Parsons K. J. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes, Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 1819–1833.

Schluter D. The ecology of adaptive radiation. Oxsford: Oxford University Press, 2000. 288 p.

Schluter D., Rambaut A., Clarke B. C. et al. Ecological speciation in postglacial fishes, Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 1996. Vol. 351. P. 807–814.

Sharov A. N. The structure of phytoplankton in the Far North reservoirs under the conditions of technogenic pollution: Dip. … kand. biol. nauk. Apatity, 2000. 23 p.

Sidorov G. P. Reshetnikov Yu. S. Salmonid fishes of the reservoirs of the European North-East. M.: T-vo nauch. izd. KMK, 2014. 346 p.

Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P, A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations, Adv. Limnol. 2008. Vol. 63. P. 229–240.

Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K. K. et al. Sympatric divercification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish, Evol. Ecol. Res. 2010. Vol. 12. P. 929–947.

Skúlason S., Snorrason S., Jónsson B. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on arctic charr, Magurran AE, May RM (eds.). Evolution of biological diversity. Oxford: Oxford University Press, 1999. P. 70–92.

Yakovlev V. A. Hydrobiological studies of the internal waters of the Kola North. Apatity: Izd-vo KNC RAN, 1991. 53 s

Ylikörkkö J., Zueva M., Kashulin N. et al. Environmental Challenges in the Joint Border Area. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print, 2015. 165 p.

Zubova E. M. Linear growth of the European whitefish Coregonus lavaretus (L.) in anthropogenically modified water bodies of the European subarctic (on the example of Murmansk region): Dip. … kand. biol. nauk. Perm': PGNIU, 2015. 28 p.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.3

К ЭКОЛОГИИ ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА (MYOPUS SCHISTICOLOR LILL.) НА ЮЖНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

ИВАНТЕР Эрнест Викторович *д. б. н., Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), ivanter@petrsu.ru*

Ключевые слова: периферия ареала, биотопическое распределение, миграции, стенофагия, репродуктивный сезон, плодовитость, соотношение полов, динамика численности

Получена: 03 июня 2019 года
Подписана к печати: 28 июня 2019 года

Аннотация. На основе многолетних экспедиционных и стационарных исследований (1957–2018) характеризуется состояние и динамика расположенной в Карелии у южных границ распространения популяции лесного лемминга – численность, биотопическое размещение, сезонные миграции, питание, размножение, экологическая структура популяции и многолетние изменения численности. Установлены обусловленные расположением у южной периферии ареала относительно невысокие показатели численности (0.26 экз. на 10 канавко-суток; 1.9 % в общих уловах мелких млекопитающих), строгая приуроченность к хвойным зеленомошным лесам с мощным моховым и кустарничковым покровом с сохранением кружевного характера распределения зверьков в пределах биотопа, а также выраженные сезонные миграции. Последние принимают нередко массовый характер, особенно в годы интенсивного размножения. Основу мигрантов составляют молодые перезимовавшие зверьки. Отмечена характерная для вида высокая специализация на питании зелеными мхами. Период размножения продолжается со второй половины мая по сентябрь. В нем участвуют в основном взрослые перезимовавшие зверьки, но с конца июля относительно небольшая часть прибылых ранних выводков может достигать половой зрелости и участвовать в размножении. Взрослые самки дают за сезон не менее 2–3, а прибылые – 1–2 выводков из 4.4 + 0.26 детеныша с колебаниями от 3 до 6. Анализ возрастного состава добытых зверьков показывает, что до июня включительно в популяции лесных леммингов преобладают взрослые перезимовавшие особи. В дальнейшем доля их резко падает, и в октябре отлов состоит исключительно из прибылых леммингов. Соотношение полов у рассматриваемого вида, судя по отлову молодых животных, уклоняется в пользу самок. Это говорит о наличии у этого вида уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе две женских (XX) хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенетически нормальных и плодовитых самок с мужским кариотипом XY. Для многолетних изменений численности характерна аритмичность и широкая амплитуда, характеризующаяся резкими 15–20-кратными подъемами и глубокими весьма продолжительными депрессиями.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Будучи одним из наиболее широко распространенных на северо-западе России таежных видов млекопитающих, лесной лемминг тем не менее остается одним из самых малоизученных представителей местной териофауны. Объясняется это, помимо нахождения близ южных границ распространения, крайней скрытостью его образа жизни и связанными с этим трудностями его изучения.

Один из первых исследователей териофауны Карелии М. Я. Марвин (1959) пишет о спорадичном распространении и большой редкости лесного лемминга в Карелии. Однако в действительности этот вид, хотя и немногочислен, но отнюдь не редок и встречается здесь регулярно и повсеместно. Редкость же его в сборах прошлых лет объясняется тем, что отлов тогда проводился с помощью давилок, а лесной лемминг, как известно, плохо отлавливается этим способом. К настоящему времени его поимки зарегистрированы во всех районах Карелии, всюду, где проводились канавочные учеты, но особенно представительны сборы из Калевальского, Кондопожского, Питкярантского районов, относящихся соответственно к северной, средней и южной Карелии.

Тем не менее в посвященной млекопитающим специальной литературе сведения по этому виду по-прежнему остаются крайне скудны, отрывочны и фрагментарны. В этой связи данное сообщение, имеющее целью обобщение, анализ и обсуждения собранных в течение шести десятков лет (1958–2017 гг.) материалов по экологии этого вида в условиях Карелии, сможет, как мы надеемся, помочь хотя бы частично восполнить этот досадный пробел.

Материалы

Материалом для настоящей работы послужили многолетние сборы зверьков изучаемого вида, отловленных двумя основными методами: ловушко-линиями (плашки Геро) и ловчими 30-метровыми канавками. Первым было отработано 243600 ловушко-суток и добыто 24 лесных лемминга, вторым – 5400 канавко-суток и отловлено 192 экз. этих зверьков.

Методы

В итоге общее число добытых и проведенных через зооанатомический анализ особей рассматриваемого вида составило 216. При этом оценка численности и территориального размещения зверьков, определение возраста, анализ репродуктивной системы, возрастного и полового состава популяции, изучение линьки шерстного покрова и особенностей питания проводились по общепринятой методике (обзоры см.: Новиков, 1953; Карасева и др., 2008).

Результаты

Численность и биотопическое размещение

Средняя за весь период наших исследований численность лесного лемминга в Карелии составила 0.26 экз. на 10 канавко-суток (1.9 % в уловах мелких млекопитающих) и 0.007 экз. на 100 ловушко-суток (0.09 %). При этом средний многолетний показатель учетов закономерно снижается с севера на юг. Для северной Карелии он составляет 0.8 на 10 канавко-суток (7.3 % в уловах мелких млекопитающих), в средней – 0.3 (1.8 %), южной – 0.2 (1.3 %). В сравнении с данными из других, особенно центральных, частей ареала эти показатели выглядят невысокими.

Как показывают количественные учеты, основными местообитаниями лесного лемминга на таежном северо-западе России служат хвойные зеленомошные леса с мощным моховым и кустарничковым покровом – сосняки и ельники. При этом главную роль играет присутствие зеленых мхов и развитие моховой подушки, а сомкнутость и состав древостоя, дренированность почвы, освещенность, наличие подлеска и т. п. не имеют существенного значения. Моховой покров карельской тайги образован

основными видами зеленых и печеночных мхов: *Tomenthypnum nitens, Aulacomnium* sp., *Brachythecium* sp., *Dicranum* sp. , *Ptilidium ciliare* и др. Моховая подушка нередко достигает толщины 10–15 см и надежно укрывает не только ходы, но и гнезда леммингов, создавая благоприятные для существования зверьков однородные климатические условия и одновременно обеспечивает зверьков богатой кормовой базой.

Для типичных местообитаний этого вида характерны присутствие развитого мохового покрова и хорошие защитные условия, обеспечивающиеся моховой дерновиной или мерзлотными трещинами почвенного покрова, валежником или кочкарником, а чаще – совокупностью этих факторов. Заболоченность и увлажненность не всегда сопутствуют его местообитаниям, но в Западной Сибири лесные лемминги нередко населяют мохово-осоковые и кочкарниковые болота и заболоченные окраины лесных озер (Юдин и др., 1976).

Менее благоприятные экологические условия находят лемминги в лиственных и смешанных лесах, зарастающих кустарником луговинах, в лиственном мелколесье. Даже в годы подъема численности они не живут здесь постоянно, а появляются только в период расселения молодняка. Совершенно не ловились лемминги в лишайниковых и скальных сосняках, на вырубках и по окраинам болот.

Тем не менее в сильно трансформированных рубками ландшафтах лемминги отлавливались регулярно, причем особенно часто в сосняке черничном и даже на краях заболоченной вырубки (Курхинен и др., 2006). В этих условиях сохранение малочисленной, но стабильной популяции лесного лемминга возможно даже при глубокой антропогенной трансформации ландшафта при условии сохранения на вырубках небольших массивов хвойных лесов с мощным моховым и кустарничковым ярусом. Интенсивное лесопользование («скандинавская технология»), сопровождающееся лесоосушением, омоложением лесов и формированием хвойных монокультур, по-видимому, является основной причиной сокращения ареала и численности лесного лемминга в Скандинавии (H. Hentonen, устное сообщение).

Активность. Устройство гнезд. Сезонные миграции

Активность у лесного лемминга полифазная (Громов, Ербаева, 1995). Чаще всего он использует различные естественные укрытия; иногда прокладывает ходы в моховом слое, но настоящих нор не роет. При этом характерной чертой экологии лесного лемминга является относительно небольшая подвижность, стремление ограничить свою деятельность небольшим участком с оптимальными кормовыми и защитными условиями. Отсюда кружевной характер распределения зверьков в пределах биотопа и редкая их отлавливаемость вне периода расселения. Малую подвижность лемминги компенсируют активной деятельностью в границах небольшой территории. Здесь во множестве встречаются тропинки и ходы, прогрызенные в моховом покрове, характерные покопки, помет и т. п.

Гнезда лемминги устраивают в простых норах между корнями деревьев, в моховых кочках или среди замшелых камней. Материалом для гнезда служат сухая трава и стебли мха.

Таблица 1. Результаты учета лесного лемминга в заповеднике «Кивач» в пиковые (1966–1967) годы (в числителе — число зверьков на 10 канавко-суток, в знаменателе – доля от улова, %) (по: Ивантер, 1975)

	1966 г.		1967 г.			За весь период учетов
	сентябрь	май	июнь	июль	октябрь	
Сосняки травяно-зеленомошные	4.0 / 14.3	0.8 / 50.0	—	2.3 / 10.3	4.3 / 27.3	1.9 / 12.2
Ельники-зеленомошники	4.0 / 25.0	—	1.2 / 4.8	6.9 / 23.1	2.9 / 18.2	3.4 / 17.1

Спелые березняки с елью	—	—	—	1.0 / 4.3	1.4 / 11.1	1.1 / 7.2
Луга среди смешанного леса у поселков	—	—	—	1.8 / 11.3	1.4 / 8.0	0.9 / 8.2
В среднем для всей территории заповедника	2.0 / 11.7	0.2 / 7.7	0.3 / 1.7	2.5 / 11.9	2.3 / 14.3	1.4 / 10.3

Для этого грызуна характерны сезонные миграции, иногда принимающие массовый характер, особенно в годы интенсивного размножения. Подобную миграцию, наблюдавшуюся в конце июля 1960 г. в долине среднего течения р. Колымы, ярко описывают Б. С. Юдин с соавторами (1976). Согласно их наблюдениям, в этот период молодые зверьки в массе выселялись из типичных в тех местах стаций, пойменных лиственничников, в открытые местообитания – хвощово-злаковые луга, травянистые болота, переплывали протоки Колымы и при этом часто становились добычей многочисленных щук. В прибрежной полосе р. Колымы в массе находили трупы утонувших леммингов. Основные передвижения зверьков происходили в вечернее и ночное время, когда севернее Полярного круга солнце стоит очень низко над горизонтом. Так, все лесные лемминги, переплывавшие протоки Колымы, встречались после 22 ч. Ширина проток, в которых они наблюдались, достигала 400 м. Среди зверьков отмечались самцы и самки весом, как правило, менее 20 г.

На Кольском полуострове массовые миграции этого вида начинаются также с середины лета, но растягиваются до октября (Новиков, 1941). И среди мигрирующих особей также преобладают молодые неполовозрелые зверьки, хотя отмечались и беременные.

Можно предполагать, что возникновение таких миграций связано с расселением молодых леммингов в годы их массовых размножений в связи с возникающей диспропорцией между большим количеством потребителей и ограниченными запасами зеленых мхов, которые служат основной кормовой базой этого вида на протяжении всего его обширного ареала. По мнению финских зоологов (Kalela et al., 1963), в Северной Финляндии миграции лесного лемминга возникают весной и осенью и обусловлены сезонной сменой кормов и местообитаний.

Лесные лемминги специализируются на питании зелеными мхами. В местах их кормежки мы находили поеди на *Pleurozium schreibery, Hylocomium splendens, Polytrichum sp., Dicranium sp.* и др. При этом частота поедания того или иного вида мха всецело зависит от его обилия в местообитании. Полученные В. Н. Большаковым с соавторами (1986) для Южного Урала прямые оценки использования леммингами мохового покрова показали, что максимальная доля доступной и используемой животными поросшей мхами поверхности не превышает 14 % и в среднем равна 10 % от общего проективного покрытия мхами. В 32 исследованных нами желудках леммингов также обнаружены в основном зеленые мхи, лишь в 6 желудках присутствовали вместе со мхами остатки травянистых растений, в двух – семена и в одном – черника. Полевые наблюдения показали, что, интенсивно поедая зеленые мхи, лемминги оставляют в моховой подстилке в местах кормежек характерные и хорошо заметные поеди – проплешены. При содержании же в клетках они охотнее всего поедали наиболее молодые части мха, а также в меньшем количестве и менее охотно – листья и корни осок и листья болотной чины. Наземные же лишайники, кустарнички (брусника, голубика, багульник, подбел) и т. п. полностью игнорировали.

Специализированное питание лесных леммингов преимущественно зелеными мхами с небольшой долей участия в их рационе других растительных кормов отмечено и в других частях видового ареала: на Кольском полуострове (Новиков, 1941), в Финляндии (Skaren, 1963), в долине верхней Лены (Реймерс, Воронов, 1963), в Южной Якутии (Ревин, 1968), на Дальнем Востоке (Юдин и др., 1976), в Барабе (Глотов и др.,

1978). Листостебельные бриевые и печеночные мхи, хотя и уходят под снег зелеными, по биохимическому составу малопитательны. К тому же они содержат большое количество плохопереваримой целлюлозы и гемицеллюлозы, а также лигнина и дубильных веществ, что полностью лишает их привлекательности для зверьков.

Низкая питательность и слабая переваримость основных кормов лесного лемминга обусловили значительное развитие у него толстого отдела кишечника. Относительная общая длина кишечника у этого вида также выше, чем у сибирского лемминга и полевок, корма которых более питательны и легкопереваримы.

Размножение и структура популяции

В наших условиях начало размножения лесного лемминга приурочено ко второй половине мая. Самец, добытый 19.07.1967, имел сильно увеличенные половые железы (длина семенника 10.8, семенных пузырьков 15.3 мм, вес двух семенников 588 мг) в состоянии активного сперматогенеза: в канальцах и придатке семенника обнаружены зрелые сперматозоиды. В то же время взрослая самка, отловленная 22.05.1971, еще не размножалась (длина рогов матки 18.4 мм, вес матки и яичников 111 мг). В июне пойманы 3 взрослые самки, одна из них беременная (5 эмбрионов длиной 11–12 мм), а две другие кормили выводок (24.06.1965, 29.06.2011). В июле – разгар размножения. Все три добытые в этом месяце взрослые самки были беременны, а зимовавший самец находился в состоянии половой активности (длина семенника 11, семенных пузырьков 15 мм, вес двух семенников 604 мг). В августе размножение взрослых леммингов продолжается, а в сентябре закапчивается. Длина семенников у самцов, добытых в сентябре, 6.4–8, в среднем 6.9 мм, семенных пузырьков 1.5–3, в среднем 2 мм, вес двух семенников 89–140, в среднем 110 мг; сперматогенез отсутствует. Последняя лактирующая самка добыта 4.09.1970. Этим исчерпываются все имеющиеся у нас сведения относительно размножения перезимовавшей части популяции. Судя по всему, взрослые самки дают за лето не менее 2–3 выводков, причем участие их в размножении стопроцентное.

Первые молодые зверьки появляются в уловах с середины июня (16.06.1967, 14.06.1998), но в массе – в июле. В конце июля часть прибылых леммингов ранних выводков может достигать половой зрелости и участвовать в размножении. Однако большинство молодых созревают лишь весной следующего года, общее число размножающихся сеголеток не превышает 15 % у самок и 20 % у самцов. Сравнительно небольшая степень участия в размножении молодых самок характерна и для леммингов Финляндии. По данным М. Илмена и С. Лахти (Ilmen, Lahti, 1968), большинство из них перезимовывают неполовозрелыми при весе 18–20 г. В Якутии общее число самок-первопометниц, участвующих в размножении, составляет 33.3 % (Кривошеев, 1971).

По нашим данным, средняя величина выводка у лесного лемминга составляет в Карелии 4.44 ± 0.26 с колебаниями от 3 до 6 (n = 18). Это близко к данным для Восточной Финляндии (4.6 ± 0.42), но ниже, чем в Якутии (5.1 ± 0.24) и Печоро-Илычском заповеднике (Кривошеев, 1971; Skaren, 1972; Бобрецов, 2004). Относительно низкую разовую плодовитость леммингов (по сравнению с рыжими и серыми полевками) связывают обычно с хорошей выживаемостью молодняка, обусловленной устойчивой кормовой базой и хорошими защитными условиями местообитаний вида (Кривошеев, 1971). Однако не менее вероятна связь этого явления с большой частотой рождения выводков. Например, в Финляндии интервал между пометами составляет у лесных леммингов обычно 23–28 дней: самки спариваются через 3–4 дня после родов (Ilmen, Lahti, 1968).

Анализ возрастного состава добытых зверьков (табл. 2) показывает, что до июня включительно в популяции лесных леммингов преобладают взрослые перезимовавшие особи. В дальнейшем доля их резко падает, и в октябре отлов состоит исключительно из прибылых леммингов. Соотношение полов у рассматриваемого вида, судя по отлову молодых животных, уклоняется в пользу самок. В Финляндии эта диспропорция еще значительнее: среди эмбрионов, новорожденных и в последующих возрастных группах самки составляют 70–80 % (Kalela, Oksala, 1966). При этом следует подчеркнуть, что

преобладание в популяции лесного лемминга особей женского пола – весьма характерная особенность данного вида, которую, помимо нас (Ивантер, 1975), отмечали многие зоологи в разных частях ареала (Новиков, 1941; Чернявский и др., 1978; Лямкин и др., 1983; Большаков, Кубанцев, 1984; Гилева, Федоров, 1984). Оно объясняется наличием уникальной системы генетической детерминации пола, когда наряду с обычными самками, имеющими в кариотипе две женских (XX) хромосомы, в популяции присутствует значительное число фенетически нормальных и плодовитых самок с мужским кариотипом XY (Fredga et al., 1977). Так, по наблюдениям Э. А. Гилевой и В. Б. Федорова (1984), в Северном Зауралье доля таких самок изменялась по годам от 33.3 до 56.5 %. В наших сборах доля самок среди сеголеток колебалась по месяцам в пределах 53–75 % и составила в среднем около 60 % (см. табл. 2). Что же касается взрослых (зимовавших) животных, то среди них численное отклонение в пользу самок (75 %) отмечено лишь в июле. В остальные месяцы достоверно доминировали самцы (от 80 до 100 %). По мнению специально обсуждавших данный вопрос авторов (Федоров, 1992; Бобрецов, 2004), это, скорее всего, можно объяснить большей подвижностью самцов в период пика размножения, приходящегося как раз на середину лета.

Таблица 2. Половые и возрастные соотношения в популяции лесного лемминга в Карелии по данным массового отлова

Месяц	Число прибылых		Число зимовавших		Общее число зверьков	
	абс.	из них самцы, %	абс.	из них самцы, %	абс.	из них зимовавшие, %
Май	–	–	2	50	2	100
Июнь	11	36.4	6	50	15	40
Июль	48	56.2	5	40	53	9.4
Август	74	35.1	6	66.7	80	7.5
Сентябрь	48	35.4	6	66.7	54	11.1
Октябрь	12	25	–	–	12	–
Всего	193	39.9	25	56	216	11.6

Большая доля сеголеток в июльских отловах (87.5 %) и их относительная выравненность по весу (12–17 г) говорят о том, что первое весенне-летнее размножение леммингов проходит в Карелии очень дружно, и именно оно, а не последующие генерации, определяет высокую численность популяции осенью.

Линька

Насколько можно судить по состоянию мездры и меха, весенняя линька взрослых лесных леммингов проходит в апреле – мае. Молодые особи линяют долго, начиная с июля и до середины октября. В июле линяющие зверьки составили в наших сборах 44 %, в августе – 53, в сентябре – 60, в октябре – 83 %. Во второй половине октября линька заканчивается; все добытые лемминги имели полностью сформированный зимний мех.

Изменения численности

В отдельные годы на северо-западе таежной зоны происходят резкие подъемы численности лесного лемминга, которая увеличивается при этом в десятки раз. В нашем регионе, и в частности в Кондопожском и Питкярантском районах Карелии, массовое появление этого вида отмечалось в 1966, 1970, 1987, 1992, 1998, 2003, 2008 и 2012–2013 гг., когда показатель уловов в расчете на 10 канавко-суток возрос с 0.0–0.09 до 0.3–1.3, т. е. более чем в 13 раз. Соответственно с 0.0–0.6 до 10–11 % увеличивалась и доля этого вида в уловах мелких млекопитающих. А десятью годами раньше, в 1957 г., еще более сильную вспышку размножения и массовое «нашествие»

лесных леммингов наблюдали в северной Карелии (в Калевальском районе). Здесь проходила настоящая миграция зверьков. Они лавиной шли по дорогам, забегали в дома и сараи и сотнями гибли, не выдержав тягот пути. Только за 2 дня работы, 22.09 и 24.09.1957, на одной из улиц пос. Ухта сотрудники полевого зоологического отряда собрали 27 трупов лесных леммингов. В том же 1957 г. резкий подъем численности этого вида был отмечен и в соседней Финляндии. По данным У. Скарена (Skaren, 1963, 1972), в августе 1957 г. численность лесного лемминга составила там 6.2 экз. на 100 ловушко-суток (21.9 % в уловах Micromammalia). В 1963 г. высокая концентрация леммингов наблюдалась в Восточной Норвегии (Mysterud, 1968).

В свете изложенного заслуживает внимания тезис Т. В. Кошкиной (1958, 1970, 1971) о том, что у второстепенных видов полевок уровень численности всегда в несколько раз ниже, а амплитуда колебаний численности в десятки раз больше, чем у доминирующих видов. При этом малочисленность второстепенных видов по сравнению с доминирующими определяется более высокой их смертностью, а не низким темпом размножения. Размножение же доминирующих видов в годы подъема их численности резко снижается вследствие внутривидовой конкуренции и отбора на наибольшую агрессивность при территориальной конкуренции и повышенную способность осваивать пространство при значительной скученности особей. Обладающие такими способностями особи отличаются одновременно низким потенциалом размножения (Ghitty, 1964).

Не располагая достаточным материалом, мы не беремся объяснять причины резкого возрастания численности лесных леммингов. Однако ясно, что кормовой фактор здесь не при чем. Запасы зеленых мхов, которыми в основном питаются лемминги, практически не меняются по годам. Не удается связать уровень численности леммингов и с погодными условиями. В то же время синхронность колебаний численности лемминга с таковыми других видов грызунов (правда, эта синхронность не полная) позволяет предполагать общие причины динамики их численности. Гораздо легче объяснить резкое снижение численности леммингов на следующий год после подъема. Основную роль здесь играют смертность и миграции, регулируемые в соответствии с плотностью популяции. Известно, что интенсивный рост численности грызунов создает «популяционный стресс», подавляющий размножение, усиливающий агрессивность и подвижность животных и приводящий к увеличению смертности (Ghitty, 1960; Петрусевич, 1960; Башенина, 1963; Christian, 1963, 1971; Кошкина, 1971; Шилов, 1972 и др.). Возможно, и у лесного лемминга действуют аналогичные внутрипопуляционные механизмы стабилизации численности. Что же касается резких колебаний его численности, длительности глубоких депрессий, кратковременности подъемов, то все это свидетельствует не об отсутствии или несовершенстве таких механизмов, а о том, что они работают без опережения и реализуются в основном через миграции и смертность. Связанные с плотностью популяции изменения интенсивности размножения (в частности, разная степень участия в нем молодых особей) играют в данном случае подчиненную роль. Существенное значение имеет также воздействие со стороны доминирующих видов (отсюда длительность депрессий).

Характерные и для других наших мелких млекопитающих отчетливые осенние подъемы и весенние спады численности проходят у лесного лемминга с гораздо меньшей амплитудой. Невысока амплитуда и многолетних изменений численности (за смежные годы она лишь однажды, между 1969 и 1970 гг., в 4 раза превысила среднюю по всему периоду, составившую 5.6 крат), демонстрирующих к тому же и абсолютно беспорядочный, рваный их ритм. За почти 50 лет учетов ловчими канавками, с 1966 по 2014 г. (стационар Приладожский), там удалось зафиксировать всего 5 достаточно высоких подъема (1966, 1970, 1987, 1992 и 2003 гг.), повторявшихся через 3, 17, 5 и 10 лет. С падениями же еще хуже. Они продолжались от 3 до 17 лет и чередовались без какой бы то ни было четкой периодичности с интервалами в 3–9 лет.

Заключение

Проведенные исследования показывают, что выявленные выше экологические особенности, свойственные лесному леммингу в специфических условиях южной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью как с плотностью и состоянием периферических популяций, так и с внешними факторами среды. Разнообразие экологических приспособлений, их трансформация и смена во времени и пространстве, адаптивный динамизм и ориентированность на конкретную экологическую ситуацию, складывающуюся из взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов, обуславливают относительную стабильность и оптимальное состояние популяций рассматриваемого вида в экстремальных для него приграничных условиях. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга в периферических населениях такого широко распространенного политипического вида, как лесной лемминг, успешно реализуются широкие структурно-популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Определенную роль в жизни и особенно воспроизводстве популяций лесного лемминга играют специфические регуляторные механизмы направленного действия, осуществляющие поддержание численности на уровне усовершенствованной групповой организации. Однако в условиях периферии ареала действие этих механизмов более ограничено и поддержание динамичного баланса популяции с ресурсами ее местообитания достигается при более значительном участии внешних факторов.

Библиография

Башенина Н. В. Значение теории стресса для понимания механизмов динамики численности мелких грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. М., 1963. Т. 68. Вып. 5. С. 5–13.

Бобрецов А. В. Насекомоядные. Мышевидные грызуны // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 2004. С. 38–109, 206–301.

Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор . Свердловск: Наука, 1986. 104 с.

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика . М.: Наука, 1984. 232 с.

Гилева Э. А., Федоров В. Б. О соотношении полов и инбридинге у лесного лемминга *Myopus schisticolor* Lillijeborg, 1884 // Докл. АН СССР. Т. 310. № 5. С. 1272–1275.

Глотов И. Н., Ердаков Л. Н., Кузякин В. А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы . Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.

Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России. Зайцеобразные и грызуны . СПб., 1995. 522 с.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 246 с.

Карасева Е. В., Телицина А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях . М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.

Кошкина Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вологда, 1958. Вып. 1. С. 161–191.

Кошкина Т. В. О факторах динамики численности леммингов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1970. Т. 45. С. 11–61.

Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 5–19.

Кривошеев В. Г. Лесной лемминг. Млекопитающие Якутии . М.; Л.: Наука, 1971. С. 99–107.

Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем . М.: Наука, 2006. 208 с.

Лямкин В. Ф., Малышев Ю. С., Пузанов В. М. Лесной лемминг в Северном Забайкалье // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 328–329.

Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии . Петрозаводск, 1959. 237 с.

Новиков Г. А. К экологии лесного лемминга (*M. schisticolor*) на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1941. Т. 20. Вып. 4/5. С. 626–631.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных . Л.: Сов. наука, 1953. 603 с.

Новиков Г. А. Жизнь на снегу и под снегом . Л., 1981. 191 с.

Петрусевич К. О внутривидовых и межвидовых отношениях // Зоол. журн. 1960. Т. 39. Вып. 11. С. 1278–1291.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 5–86.

Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены . Иркутск, 1963. 190 с.

Федоров В. Б. Аллозимный полиморфизм, соотношение полов и структура популяции лесного лемминга: Автореф. дис. … канд. биол. наук . М., 1992. 23 с.

Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Е. Г. Млекопитающие среднего течения р. Омолон // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток, 1978. С. 26–65.

Шилов И. А. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутрипопуляционных отношений у мелких грызунов // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1972. Т. 27. Вып. 3. С. 78–90.

Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие Севера Дальнего Востока . Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1976. 288 с.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38. No 1. P. 99–133.

Chitty D. Animal numbers and behavior // Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. 118 p.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod. 1971. Vol. 4. No 3. P. 475–486.

Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. A hypothesis explaning the exceptional sex ratio in the lemming (*Myopus schisticolor*) // Hereditas. 1977. Vol. 85. No 1. P. 101–104.

Ilmen M., Lahti S. Reproduction, growth and behavior in the captive Wood lemming, Myopus schisticolor // Ann. Zool. Fenn. 1968. Vol. 5. No 2. P. 207–219.

Kalela O., Oksala T. Sex ratio in wood lemming Myopus schisticolor (Linn) in nature and captivity // Turun Yliopiston Julk. 1966. Ser. A. T. 11. Vol. 37. P. 5–24.

Mysterud D. I. Observasjouer avskoglemen, Myopus schisticolor, i Norge 1963 // Fauna. 1968. Vol. 21. No 1. P. 87–99.

Skaren U. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings // Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae “Vanamo”. 1963. Bd. 18. S. 17–28.

Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, Eastern Finland, during eleven years // Ann. Zool. fenn. 1972. Vol. 9. No 3. P. 147–151.

ON THE ECOLOGY OF THE FOREST LEMMING (MYOPUS SCHISTICOLOR LILL.) ON THE SOUTHERN PERIPHERY OF THE AREA

IVANTER Ernest *DSc, Petrozavodsk state university (Petrozavodsk, Lenina st., 33), ivanter@petrsu.ru*

Keywords: range periphery, biotopic distribution, migrations, stenophagy, reproductive season, fertility, sex ratio, population dynamics

Received on: 03 June 2019
Published on: 28 June 2019

Summary: The article describes the state and dynamics of the forest lemming population located in Karelia at the southern borders of the population distribution: abundance, biotopic distribution, seasonal migrations, nutrition, reproduction, ecological structure of the population, and long-term population changes. This is the result of long-term expeditionary and stationary studies (1957–2018). The determined abundance indicators (0.26 specimens per 10 trap trenches per day; 1.9 % in the total catches of small mammals) were relatively low due to the location at the southern periphery of the range. It was also established that lemmings were strictly confined to coniferous green moss forests with a powerful moss and shrub cover; at that, the lacy character of the animals distribution was preserved within the biotope, as well as seasonal migrations. The migrations are often massive, especially in the years of intensive reproduction. Young wintered animals form the basis of the migrants. The high specialization in nutrition by green mosses typical for this species was noted. The breeding period lasts from the second half of May to September. The adult wintered animals mainly take part in it, but since the end of July a relatively small proportion of previously arrived broods can reach maturity and participate in breeding. Adult females produce at least 2–3 broods per season, while arrived ones – 1–2 broods of 4.4 + 0.26 pups with fluctuations from 3 to 6. The analysis of the age composition of the harvested animals showed that until June adult wintered animals prevaiedl in the population of forest lemmings. Further, their proportion significantly drops, and in October exclusively arrived lemmings are caught. The sex ratio in the species shifts in the favor of females, judging by the catching of young animals. This indicates the presence of a unique system of genetic sex determination in this species, when along with ordinary females that have two female (XX) chromosomes in the karyotype, there is a significant number of phenotypically normal and fertile females with the male XY karyotype. Long-term changes in abundance are characterized by arrhythmies and a wide amplitude with sharp 15–20-fold rises and deep, very long depressions.

References

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory, Can. J. Zool. 1960. Vol. 38. No 1. P. 99–133.

Bashenina N. V. The significance of the theory of stress for understanding the mechanisms of the dynamics of the number of small rodents, Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol. M., 1963. T. 68. Vyp. 5. P. 5–13.

Bobrecov A. V. Insectivorous. Mouse-like rodents, Mlekopitayuschie Pechoro-Ilychskogo zapovednika. Syktyvkar: Komi knizhn. izd-vo, 2004. P. 38–109, 206–301.

Bol'shakov V. N. Balahonov V. S. Benenson I. E. Small mammals of the Ural mountains. Sverdlovsk: Nauka, 1986. 104 p.

Bol'shakov V. N. Kubancev B. S. The sexual structure of mammal populations and its dynamics. M.: Nauka, 1984. 232 p.

Chernyavskiy F. B. Dokuchaev N. E. Korolenko E. G. Mammals of the middle course of the Omolon River, Fauna i zoogeografiya mlekopitayuschih Severo-Vostoka Sibiri. Vladivostok, 1978. P. 26–65.

Chitty D. Animal numbers and behavior, Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. 118 p.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth, Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Population density and reproductive efficiency, Biol. Reprod. 1971. Vol. 4. No 3. P. 475–486.

Fedorov V. B. Allozyme polymorphism, sex ratio and the structure of the forest lemming population. M., 1992. 23 p.

Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. A hypothesis explaning the exceptional sex ratio in the lemming (Myopus schisticolor), Hereditas. 1977. Vol. 85. No 1. P. 101–104.

Gileva E. A. Fedorov V. B. On the sex ratio and inbreeding in the forest lemming Myopus schisticolor Lillijeborg, 1884, Dokl. AN SSSR. T. 310. No. 5. P. 1272–1275.

Glotov I. N. Erdakov L. N. Kuzyakin V. A. Small mammals community of Baraba. Novosibirsk: Nauka, 1978. 231 p.

Gromov I. M. Erbaeva M. A. Mammals of the fauna of Russia. Leporidae and rodents. SPb., 1995. 522 p.

Ilmen M., Lahti S. Reproduction, growth and behavior in the captive Wood lemming, Myopus schisticolor, Ann. Zool. Fenn. 1968. Vol. 5. No 2. P. 207–219.

Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 246 p.

Kalela O., Oksala T. Sex ratio in wood lemming Myopus schisticolor (Linn) in nature and captivity, Turun Yliopiston Julk. 1966. Ser. A. T. 11. Vol. 37. P. 5–24.

Karaseva E. V. Telicina A. Yu. Zhigal'skiy O. A. Methods of studying rodents in the field. M.: Izd-vo LKI, 2008. 416 p.

Koshkina T. V. Interspecific competition of rodents, Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. 1971. T. 76. Vyp. 1. P. 5–19.

Koshkina T. V. Mouse-like rodents of the Kola Peninsula and the dynamics of their numbers, Tr. Kandalakshskogo gop. zapovednika. Vologda, 1958. Vyp. 1. P. 161–191.

Koshkina T. V. On the factors of lemming population dynamics, Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol. 1970. T. 45. P. 11–61.

Krivosheev V. G. Forest Lemming. Mammals of Yakutia. M.; L.: Nauka, 1971. P. 99–107.

Kurhinen Yu. P. Danilov P. I. Ivanter E. V. Mammals of Eastern Fennoscandia in the conditions of anthropogenic transformation of taiga ecosystems. M.: Nauka, 2006. 208 p.

Lyamkin V. F. Malyshev Yu. S. Puzanov V. M. Wood lemming in the North Trans-Baikal, Gryzuny: Materialy VI Vsesoyuz. sovesch. L.: Nauka, 1983. P. 328–329.

Marvin M. Ya. Mammals of Karelia. Petrozavodsk, 1959. 237 p.

Mysterud D. I. Observasjouer avskoglemen, Myopus schisticolor, i Norge 1963, Fauna. 1968. Vol. 21. No 1. P. 87–99.

Novikov G. A. Field studies of the ecology of terrestrial vertebrates. L.: Sov. nauka, 1953. 603 p.

Novikov G. A. Life in the snow and under the snow. L., 1981. 191 p.

Novikov G. A. On the ecology of forest lemming (M. schisticolor) on the Kola Peninsula, Zool. zhurn. 1941. T. 20. Vyp. 4/5. P. 626–631.

Petrusevich K. On intraspecific and interspecific relationships, Zool. zhurn. 1960. T. 39. Vyp. 11. P. 1278–1291.

Revin Yu. V. Ecological and faunistic essay on insectivorous and small rodents of the Olekmo-Chara highland, Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkih mlekopitayuschih Yakutii. Yakutsk, 1968. P. 5–86.

Reymers N. F. Voronov G. A. Insectivorous and rodents of the Upper Lena. Irkutsk, 1963. 190 p.

Shilov I. A. Experience in the physiological assessment of some forms of intrapopulation

relationships in small rodents, Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. Otd. biol. 1972. T. 27. Vyp. 3. P. 78–90.

Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, Eastern Finland, during eleven years, Ann. Zool. fenn. 1972. Vol. 9. No 3. P. 147–151.

Skaren U. Zur Fortpflanzungsbiologie des Waldlemmings, Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae “Vanamo”. 1963. Bd. 18. S. 17–28.

Yudin B. S. Krivosheev V. G. Belyaev V. G. Small mammals of the North of Far East. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd., 1976. 288 p.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.633:574.583

ЗООПЛАНКТОН АНТРОПОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ШЛЮЗОВАННОЙ СИСТЕМЫ

ЛОБУНИЧЕВА Екатерина Валентиновна *кандидат биологических наук, Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (160012 г. Вологда, ул. Левичева, д. 5), lobunicheva_ekat@mail.ru*

Ключевые слова: зоопланктон, антропогенные местообитания, Северо-Двинская водная система, каналы, Вологодская область

Получена: 13 марта 2018 года

Подписана к печати: 17 июня 2019 года

Аннотация. Представлены результаты изучения зоопланктона антропогенных местообитаний Северо-Двинской шлюзованной системы (Вологодская область). Исследования проведены в июле 2010 г. на 6 каналах. Станции отбора проб были распределены на всем протяжении водной системы. Искусственные водные объекты Северо-Двинской водной системы изучены впервые для Вологодской области. В составе зоопланктона учитывали и определяли видовую принадлежность коловраток (Rotifera) и ракообразных (Cladocera, Copepoda). Выявлен доминирующий комплекс видов. Рассчитаны средние численность и биомасса видов и групп, индексы видового разнообразия Шеннона – Уивера, средняя индивидуальная масса организмов. По своему составу зоопланктон каналов сходен и включает 33 таксона (11 – Rotifera, 15 – Cladocera, 7 – Copepoda). Большинство видов типичны для водных объектов таежной зоны и обладают широкой экологической пластичностью. В составе сообществ преобладают пелагические и придонные виды. Зоопланктон каналов характеризуется высокими величинами индекса видового разнообразия, низкими численностью и биомассой, выраженным доминированием веслоногих ракообразных. Заселение каналов происходило организмами из малых озер и Шекснинского водохранилища. Упрощенный рельеф дна, отсутствие выраженной мелководной зоны и волновое воздействие определили структуру современных сообществ. Отсутствие зарослевой зоны и высокая мутность воды неблагоприятны для развития многих организмов. По сравнению с малыми озерами зоопланктон каналов характеризуется невысокими видовым богатством, численностью и биомассой, доминированием небольшого числа видов, преобладанием особей мелких размеров. При этом структура доминирующего комплекса сходна. Выявленные особенности зоопланктона каналов непосредственно связаны с их антропогенным происхождением и эксплуатацией как транспортных путей.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

В настоящее время на земной поверхности практически не осталось территорий и акваторий, не затронутых деятельностью человека. В существующих классификациях современных ландшафтов выделяются антропогенные ландшафты,

структура и возникновение которых связаны с деятельностью человека (Мильков, 1973). Водные объекты искусственного происхождения (пруды, обводненные карьеры, каналы, водохранилища и др.) характеризуются особыми гидролого-гидрохимическими условиями и структурой сообществ (Гидротехнические сооружения, 1978; Константинов, 1986).

Наиболее крупные искусственные водоемы (каналы и водохранилища) были созданы для целей судоходства и энергетики. При этом большинство водохранилищ образовались в результате зарегулирования русел существующих рек, что во многом определяет динамику их сообществ (Пидгайко, 1984). Каналы же являются водопроводящими сооружениями и имеют искусственные русла. Специфика формирования биоценозов каналов обусловлена их происхождением и особенностями сообществ водных объектов, которые они соединяют. По своим характеристикам сообщества каналов занимают промежуточное положение между типичными озерными и речными ценозами (Zhao et al., 2018).

На территории Вологодской области наиболее крупными каналами являются Белозерский обводной канал и каналы Северо-Двинской водной системы. Гидробионты этих водных объектов до настоящего времени остаются практически неизученными. Проводимые ранее исследования зоопланктона водных объектов Северо-Двинской шлюзованной системы были фрагментарными и ограничивались лишь озерами (Ривьер, 1978, 1982, 1988, 1992, 2012 и др.; Родионова, 1988).

Цель данной работы – выявление особенностей зоопланктона каналов Северо-Двинской шлюзованной системы как типичных антропогенных местообитаний.

Материалы

Исследования проводились на 6 каналах Северо-Двинской шлюзованной системы в июле 2010 г. Северо-Двинская водная система располагается в центральной части Вологодской области на территории Национального парка «Русский Север» (рис. 1). Построенная в 1825–1828 гг., она соединяет реки Шексна и Сухона, тем самым связывая бассейны рек Волги и Северной Двины. По своему экономическому значению Северо-Двинская система значительно уступает Волго-Балтийской. В последнее время увеличивается ее значение как туристического маршрута.

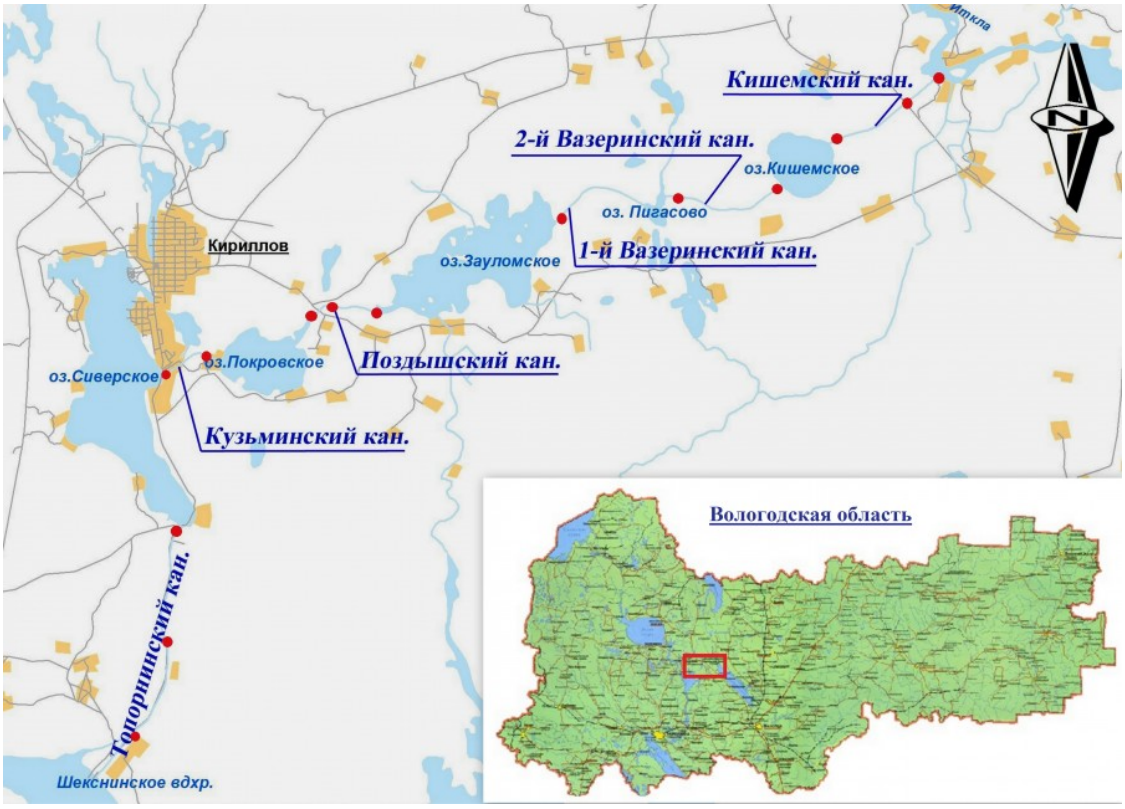


Рис. 1. Картосхема Северо-Двинской шлюзованной системы (красным пуансоном обозначены места отбора гидробиологических проб)
Fig. 1. Schematic map of Severo-Dvinsky water system (hydrological sampling sites are denoted by red punch)

В настоящее время Северо-Двинская водная система состоит из цепочки малых озер, соединенных каналами. Озера водной системы являются типичными ледниковыми водоемами. За исключением озера Сиверское все водоемы мелководны, характеризуются выраженной зарослевой зоной, занимающей до 50 % акватории (Антипов и др., 1981; Краснова, 1999). Озеро Сиверское является самым глубоким из озер водной системы (максимальная глубина 25 м), отличается выраженной температурной стратификацией и небольшим развитием макрофитов, которыми занято 5–10 % площади озера. В отличие от озер, каналы характеризуются сходными морфометрическими параметрами, что обусловлено использованием их ранее как транспортных путей (табл. 1). Для всех каналов свойственны особый волновой режим, повышенная мутность воды и отсутствие выраженных зарослей макрофитов.

Таблица 1. Основные морфометрические характеристики каналов Северо-Двинской шлюзованной системы

№	Наименование канала	Объекты, которые соединяет канал	Длина, км	Средняя ширина, м	Глубина, м
1	Топорнинский	Шекснинское водохранилище и озеро Сиверское	6.6	45.0	3.00
2	Кузьминский	Озера Сиверское и Покровское	1.3	40.7	3.00
3	Поздышский (р. Поздышка)	Озера Покровское и Зауломское	2.7	65.0	3.00
4	1-й Вазеринский	Озера Зауломское и Пигасово	2.3	39.5	2.94
5	2-й Вазеринский	Озера Пигасово и Кишемское	2.8	42.5	2.94
6	Кишемский	Озеро Кишемское и реку Иткла	2.7	38.5	3.00

Методы

Отбор проб зоопланктона проводили в июле 2010 г. Сбор осуществлялся малой сетью Джеди (ячея 74 мкм). Всего было отобрано 45 проб. Станции отбора проб были распределены на всем протяжении каналов (см. рис. 1). Для уточнения видового состава зоопланктона проводился отбор проб на участках, занятых макрофитами. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральная обработка проб проводилась в камере Богорова в соответствии с общепринятыми в гидробиологии методами с использованием современных определителей (Методика изучения…, 1975; Определитель зоопланктона…, 2010). В составе зоопланктона учитывали и определяли видовую принадлежность коловраток (Rotifera) и ракообразных (Cladocera, Copepoda). Для каждого организма определяли общую длину тела. Биомасса зоопланктеров рассчитывалась согласно уравнениям связи индивидуальной массы организмов с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979).

В рамках анализа оценивали среднюю численность и биомассу видов и групп, выделяли доминирующий комплекс видов (относительная численность более 5 %), рассчитывали индексы видового разнообразия Шеннона – Уивера (по численности и биомассе зоопланктеров) и фаунистического сходства Чекановского – Серенсена (Песенко, 1982), среднюю индивидуальную массу зоопланктеров (Крючкова, 1987). Для оценки степени варьирования показателей в расчетах использовали соответствующие результаты обработки нескольких гидробиологических проб по каждому изученному водному объекту. При сравнительном анализе использованы опубликованные данные (Гордеева и др., 1978; Ривьер, 1978) и собственные неопубликованные материалы о

зоопланктоне малых озер Северо-Двинской водной системы.

Результаты

В составе зоопланктона каналов Северо-Двинской системы обнаружено 33 вида, из них коловраток – 11, кладоцер – 15, копепод – 7. Видовое богатство зоопланктона отдельных каналов колебалось от 17 (Кишемский) до 28 (Топорнинский) видов (табл. 2). Особенностью зоопланктона каналов является присутствие в его составе холодолюбивого *Cyclops scutifer*, характерного и для сообществ малых озер водной системы (Ривьер, 1982). Различия видового богатства связаны преимущественно с разной представленностью в составе зоопланктона кладоцер, в частности видов из семейств Sididae и Chydoridae.

Таблица 2. Таксономический состав зоопланктона водных объектов Северо-Двинской шлюзованной системы

Таксон	Каналы*						Озера водной системы
	1	2	3	4	5	6	
Тип Rotifera Cuvier, 1817							
Сем. Philodinidae Bryce, 1910							
Dissotrocha sp.	–	–	–	–	+	–	–
Rotaria sp.	+	–	–	–	–	–	+
Сем. Euchlanidae Ehrenberg, 1838							
Euchlanis sp.	+	–	–	+	–	–	+
Сем. Brachionidae Ehrenberg, 1838							
Brachionus diversicornis (Daday, 1883)	–	+	+	–	–	–	–
Keratella quadrata (Müller, 1786)	+	+	+	–	–	–	+д
K. cochlearis (Gosse, 1851)	–	–	–	–	–	–	+д
Kellicottia longispina (Kellicott, 1879)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Mytilinidae Harring, 1913							
Mytillina sp.	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Asplanchidae Eckstein, 1883							
Asplanchna priodonta Gosse, 1850	+д	+	+д	+	+д	+д	+
Сем. Trichocercidae Harring, 1913							
Trichocerca sp.	–	+	+	+	+	+	+
Сем. Synchaetidae Hudson and Gosse, 1886							
Polyarthra euryptera Wierzejski, 1891	–	–	–	–	–	–	+
Polyarthra sp.	+	+	+	+	+	+	+
Сем. Conochilidae Harring, 1913							
Conochilus sp.	–	–	+	+	–	+	+
Сем. Filiniidae Harring and Myers							
Filinia longiseta (Ehrenberg, 1834)	+	+	+д	+	+д	+	+
Сем. Lecanidae Lemane, 1933							
Lecane sp.	–	–	–	–	–	–	+
Тип Arthropoda Latreille, 1829							

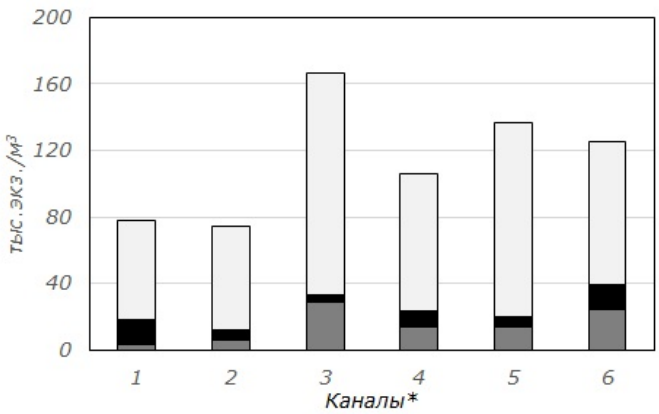
Надотряд Cladocera Latreille, 1829							
Сем. Sididae Baird, 1850							
Sida crystallina crystallina (O. F. Müller, 1776)	+	–	–	+	–	+	+
Diaphanosoma brachyurum Lievin, 1848	+	+	–	+	–	+	+
Сем. Daphniidae Straus, 1820							
Daphnia cristata Sars, 1862	+	+	+	+	+	+	+
D. cucullata Sars, 1862	+	+	+	+	+	+	+
D. longispina O. F. Müller, 1785	–	–	–	–	–	–	+
D. longiremis Sars, 1862	–	–	–	–	–	–	+
Ceriodaphnia quadrangula (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	–	+	+	+
Scapholeberis mucronata (O. F. Müller, 1776)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Bosminidae Sars, 1865							
Bosmina (Eubosmina) cf. coregoni Baird, 1857	+	+	–	–	–	–	+
Bosmina (E.) cf. longispina Leydig, 1860	–	–	–	–	–	–	+
B. (Bosmina) longirostris (O. F. Müller, 1785)	+д	+	+	+	+	+	+д
Сем. Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894							
Acroperus harpae (Baird, 1834)	+	–	–	+	+	–	+
*Alona affinis (*Leydig, 1860)	–	–	–	–	–	–	+
A. quadranqularis (O. F. Müller, 1785)	–	–	–	–	–	–	+
A. rectangula Sars, 1862	–	–	–	–	–	–	+
Camptocercus lilljeborgi Schoedler, 1862	–	–	–	+	+	–	+
Chydorus sphaericus (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	+д	+	+	+д
Disparalona rostrata (Koch, 1841)	+	+	–	+	+	–	+
Graptoleberis testudinaria (Fischer, 1851)	+	–	–	–	+	–	+
Pleuroxus trigonellus (O. F. Müller, 1785)	+	–	–	–	–	–	–
Pleuroxus sp.	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Eurycercidae Kurz, 1875							
Eurycercus (Eurycercus) lamellatus (O. F. Müller, 1776)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Polyphemidae Baird, 1845							
Polyphemus pediculus (Linnaeus, 1761)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Leptodoridae Lilljeborg, 1861							
Leptodora kindtii (Focke, 1844)	+	+	+	+	+	+	+
Подкласс Copepoda Milne-Edwards, 1840							
Сем. Diaptomidae G.O. Sars, 1903							
Eudiaptomus gracilis (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+	+
E. graciloides (Lilljeborg, 1888)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Temoridae Sars, 1902							
Heterocope appendiculata (Sars, 1863)	–	+	–	+	–	–	+
Сем. Cyclopidae Dana, 1846							

Diacyclops bicuspidatus (Claus, 1857)	+	–	–			–	+
Thermocyclops oithonoides (Sars, 1863)	–	–	–	–	–	–	+
T. crassus (Fischer, 1853)	–	–	–	–	–	–	+
Mesocyclops leuckarti (Claus, 1857)	+д	+	+			+	+д
Paracyclops affinis (Sars, 1863)	+д	+д	+д	–	–	+д	+
Cyclops scutifer Sars, 1863	+д	+д	+д	+д	+д	+д	+д
Cyclops strenuus Fischer, 1851	–	–	–	–	–	–	+
Megacyclops viridis (Jurine, 1820)	–	–	–	–	–	–	+
Eucyclops serrulatus (Fischer, 1851)	–	–	–	–	–	–	+
Ectocyclops phaleratus (Koch, 1838)	–	–	–	–	–	–	+
Cyclops sp.	+	+	–	+	–	–	–
Harpactiformes	+	–	–	–	–	–	+
Общее число видов, в том числе:	**28**	**21**	**17**	**22**	**19**	**17**	**48**
Rotifera	**7**	**6**	**7**	**6**	**5**	**5**	**12**
Cladocera	**14**	**9**	**6**	**10**	**10**	**8**	**22**
Copepoda	**7**	**6**	**4**	**6**	**4**	**4**	**14**

Примечание. «–» – вид не обнаружен, «+» – вид обнаружен, «+д» – доминирующий вид; * – обозначения каналов аналогичны табл. 1.

Изученные планктонные сообщества каналов характеризуются значительной выравненностью (табл. 3). Значения индекса видового разнообразия Шеннона – Уивера, рассчитанные по численности зоопланктона в каналах, колебались от 1.8 ± 0.19 (2-й Вазеринский) до 3.2 ± 0.18 (Топорнинский), по биомассе – от 2.3 ± 0.18 (Кузьминский) до 3.1 ± 0.29 (1-й Вазеринский), что соответствует показателям в олиго-, мезотрофных водоемах (Андроникова, 1996).

Средняя численность зоопланктона каналов Северо-Двинской системы составила 110.2 ± 11.82 тыс. экз./м^3, биомасса – 0.6 ± 0.09 г/м^3. Наибольшие величины этих характеристик отмечены в небольшом Поздышском канале (рис. 2). Доминантами по величинам численности и биомассы во всех изученных каналах являлись Copepoda (см. рис. 2). Они составляли от 68 (Кишемский) до 85 % (2-й Вазеринский) общей численности и от 67 (1-й Вазеринский и Кишемский) до 89 % (Кузьминский) общей биомассы зоопланктона.



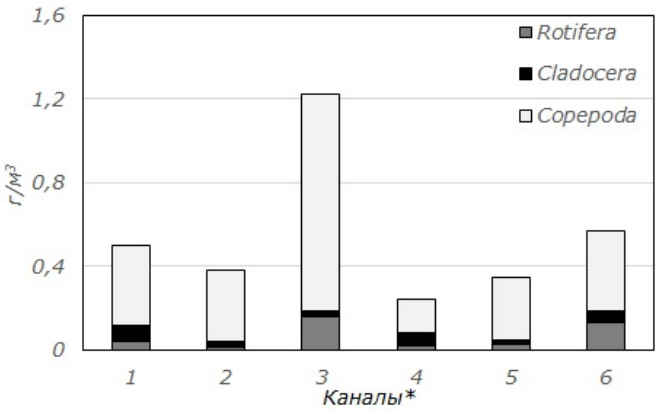


Рис. 2. Средние численность (А) и биомасса (Б) зоопланктона каналов Северо-Двинской шлюзованной системы (обозначения каналов аналогично табл. 1)
Fig. 2. The average abundance (A) and biomass (Б) of zooplankton of canals of Severo-Dvinsky water system (canals are indicated as in Table 1)

Доминирующий комплекс зоопланктона во всех каналах сходен и включает 2–3 вида. Исключением является лишь Топорнинский канал, где состав доминантов более разнообразен. В число доминантов входят преимущественно копеподы – *Cyclops scutifer, Paracyclops affinis.* В отдельных каналах (Топорнинский, Поздышский, 2-й Вазеринский, Кишемский) доминантами являются и коловратки – *Asplanchna priodonta* и *Filinia longiseta*. Хищная *Asplanchna priodonta* составляет от 5 (Топорнинский) до 21 % (Кишемский) общей биомассы зоопланктона, относительная численность *Filinia longiseta* достигает во 2-м Вазеринском и Поздышском каналах 6 и 8 % соответственно. Среди кладоцер относительно высоких численности и биомассы лишь в Топорнинском канале достигает *Bosmina longirostris*. Доля этого рачка в общей средней численности зоопланктона составляет 7 %, а в биомассе – 2 %. Особенностью зоопланктеров каналов являются малые размеры, что и обуславливает небольшие величины общей биомассы (табл. 3). Так, средняя длина половозрелых особей доминантов (*Cyclops scutifer* и *Paracyclops affinis*) не превышает 0.6–0.7 мм. Кроме того, существенную долю численности этих видов (до 10–15 % в пробе) составляют копеподиты.

Таблица 3. Показатели зоопланктона водных объектов Северо-Двинской шлюзованной системы

Показатель	Канал*						Озера водной системы
	1	2	3	4	5	6	
Индекс Шеннона – Уивера (бит/экз.)	3.2	2.8	3.1	2.1	1.8	3.2	2.8
Индекс Шеннона – Уивера (бит/г)	2.9	2.3	2.5	3.1	2.4	2.7	2.5
Отношение численностей Cladocera и Copepoda	0.36	0.10	0.03	0.14	0.06	0.19	0.22
Средняя индивидуальная масса, мг	0.006	0.005	0.007	0.002	0.002	0.004	0.012

Примечание. * – обозначения каналов аналогично табл. 1.

Обсуждение

Зоопланктон каналов Северо-Двинской шлюзованной системы представлен эврибионтными, широко распространенными в регионе организмами. Основу

сообществ составляют пелагические и придонные виды. Неразвитость зарослей макрофитов обуславливает малую долю фитофильных организмов. Зарегистрированные фитофильные организмы были представлены единичными особями, вероятнее всего, занесенными в каналы из близлежащих озер. Сходство морфологических характеристик и истории формирования обуславливают значительное сходство таксономического состава зоопланктона всех каналов, что подтверждается величинами индексов Чекановского – Серенсена (более 0.7). Наиболее специфичным, по сравнению с другими каналами, является состав зоопланктона Топорнинского канала. На отдельных участках этого водного объекта сформированы заросли макрофитов, в том числе погруженных, благоприятные для обитания некоторых кладоцер. Кроме того, происходит обогащение фауны этого канала из близлежащих участков Шекснинского водохранилища.

После создания искусственных водных объектов наблюдается их заселение организмами, способными адаптироваться к новым условиям обитания (Caley, Schluter, 1997; Louette et al., 2008; Hadasova, Kopp, 2014). Немногочисленные данные о структуре сообществ каналов Вологодской области свидетельствуют, что видовой состав и структура доминирующего комплекса зоопланктона этих водных объектов определяются водоемами-водоисточниками. Так, для Белозерского обводного канала отмечается доминирование *Kellicottia longispina*, *Bosmina longirostris, Eudiaptomus gracilis*, присутствующих в составе комплекса доминантов в озере Белом (Думнич, Лобуничева, 2016). Структура зоопланктона каналов Северного склона Волго-Балтийской водной системы также в значительной степени сходна с таковой в водохранилищах, которые они соединяют (Лобуничева, 2013). Подобные закономерности отмечаются и для других каналов (Гордеева и др., 1978, Akopian et al., 1999).

Заселение каналов Северо-Двинской водной системы происходило в первую очередь организмами из малых озер, которые и являются водоемами-водоисточниками. Для этих озер свойственен богатый зоопланктон, характерный для мезо-эвтрофных водоемов (см. табл. 2). Различия в структуре зоопланктона озер связаны с их морфологическими особенностями. Так, зоопланктон сравнительно глубоководного озера Сиверское, в котором выражен гиполимнион и отмечается самая высокая прозрачность воды (1.5–2 м), характеризуется чертами олиготрофии, в частности низкими величинами биомассы (0.3-0.4 г/м^3). Прочие озера мелководны, имеют выраженную зарослевую зону, прозрачность воды в них не превышает 1.5 м. В этих водоемах регистрируются более высокие значения биомассы зоопланктона (оз. Кишемское – 0.4 г/м^3, оз. Зауломское – 1.4 г/м^3 (Ривьер, 1978; собственные неопубликованные данные)). Структура доминирующего комплекса зоопланктона во всех естественных водоемах водной системы сходна.

Доминирующей группой организмов во всех каналах являлись веслоногие ракообразные. Преобладание циклопов среди зоопланктеров каналов непосредственно связано с особенностями формирования их сообществ. В малых озерах Северо-Двинской системы основу зоопланктона составляют преимущественно циклопы, что связано с повышенной мутностью воды (Ривьер, 1978, 1982). Кроме того, отсутствие в каналах мелководной прибрежной зоны, занятой макрофитами, не позволяет (даже в наиболее теплый летний период) массово развиваться многим видам кладоцер, характерным для большинства водных объектов региона.

Численность и биомасса планктонных животных изученных каналов несколько выше, чем в сходных по происхождению водных объектах, а также в малых реках региона. Согласно собственным исследованиям, средняя биомасса зоопланктона в Белозерском обводном канале и каналах Северного склона Волго-Балтийской водной системы в летний период равна 0.2 и 0.4 г/м^3 соответственно. По-видимому, некоторое увеличение уровня развития зоопланктона в каналах Северо-Двинской шлюзованной системы связано с более выраженным озерным режимом. Численность и биомасса зоопланктона в каналах, имеющих водоисточниками реки, значительно ниже (Гордеева

и др., 1978, Akopian et al., 1999). Для водоемов северного склона Беломорско-Балтийского канала указывается, что средняя биомасса зоопланктона озерной части трассы канала составляет 0.4 г/м^3, тогда как в речной части – лишь 0.1 г/м^3 (Гордеева и др., 1978).

Заключение

Всего в составе зоопланктона каналов Северо-Двинской шлюзованной системы обнаружено 33 вида (Rotifera – 11, Cladocera – 15, Copepoda – 7). Большинство видов являются эврибионтными. Таксономический состав зоопланктона каналов сходен (коэффициент Чекановского – Серенсена более 0.7). Первоначально заселение этих водных объектов происходило за счет организмов из малых озер и Шекснинского водохранилища, с которыми каналы непосредственно соединены. В настоящее время также происходит проникновение планктонных животных в каналы. Однако морфологические особенности каналов (упрощенный рельеф дна, отсутствие выраженной мелководной зоны) и волновое воздействие определяют структуру формирующихся в них сообществ. Практически полное отсутствие зарослей высших водных растений неблагоприятно для развития многих зоопланктеров. В результате зоопланктон каналов характеризуется низким видовым богатством с преобладанием пелагических и придонных видов.

По сравнению с малыми озерами зоопланктон каналов характеризуется невысокими численностью и биомассой, доминированием небольшого числа видов, преобладанием особей мелких размеров. При этом структура доминирующего комплекса сходна. При сравнительно невысоких величинах численности и биомассы основу зоопланктона составляют веслоногие ракообразные. Выявленные особенности зоопланктона каналов непосредственно связаны с их антропогенным происхождением и эксплуатацией как транспортных путей. Специфические морфологические и гидрологические характеристики этих водных объектов обуславливают упрощенную структуру и низкий уровень развития зоопланктона.

Библиография

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем: Монография . СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Антипов Н. П., Жаков Л. А., Лебедев В. Г., Шевелев Н. Н. Озера ландшафтов холмисто-моренных равнин // Озерные ресурсы. Вологда, 1981. С. 38–93.

Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 58–79.

Гидротехнические сооружения: Учебное пособие для вузов . М.: Стройиздат, 1978. 647 с.

Гордеева Л. И., Соколова В. А., Макаров В. П. Гидробиологический режим Беломорско-Балтийского канала // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск, 1978. С. 134–156.

Думнич Н. В., Лобуничева Е. В. Динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Материалы докладов Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Татарского отделения ГосНИОРХ (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань, 2016. С. 338–349.

Константинов А. С. Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. вузов . М.: Высшая школа, 1986. 472 с.

Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы . Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 1999. 200 с.

Крючкова Н. М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем (Тр. ЗИН АН СССР). Л., 1987. Т. 165. С. 184–198.

Лобуничева Е. В. Зоопланктон водохранилищ северного склона Волго-Балтийского водного пути // Биология внутренних вод: Материалы XV Школы-конференции молодых ученых (Борок, 19–24 октября 2013 г.). Кострома, 2013. С. 246–250.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов . М.: Наука, 1975. 240 с.

Мильков Ф. Н. Человек и ландшафты: очерки антропогенного ландшафтоведения . М.: Мысль, 1973. 224 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 287 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР . М.: Наука, 1984. 207 с.

Ривьер И. К. Зоопланктон водоемов трассы переброски северных рек // Биологические ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование: Тезисы к науч.-практ. конф. Вологда, 1978. С. 26–28.

Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.

Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Труды ИБВВ АН. Вып. 43 (46). Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 90–103.

Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги . Ижевск: Издатель Пермяков С. А., 2012. 390 с.

Ривьер И. К. Экология ветвистоусых ракообразных в зимних водоемах // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. С. 65–80.

Родионова Н. В. Суточное вертикальное распределение зоопланктона в двух мезотрофных озерах // Интенсификация рыбного хозяйства на внутренних водоемах: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 288. Л., 1988. С. 104–105.

Akopian M., Garnier J., Pourriot R. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation // Journal of Plankton Research. 1999. Vol. 21. P. 285–297.

Caley M. J., Schluter D. The relationship between local and regional diversity // Ecology. 1997. Vol. 78. P. 70–80.

Hadasova L., Kopp R. Monitoring of the initial succession of zooplankton communities in newly created ponds within the Territorial System of Ecological Stability // MendelNet 2014. Proceedings of International PhD Students Conference. Mendel University in Brno, Czech Republic, November 19th and 20th. 2014. P. 245–249.

Louette G., De Meester L., Declerck S. Assembly of zooplankton communities in newly created ponds // Freshw. Biol. 2008. Vol. 53 (11). P. 2309–2320.

Zhao Kun, Wang Lizhu, Riseng Catherine, Wehrly Kevin, Pan Yangdong, Song Kun, Da Liangjun, Pang Wanting, You Qingmin, Tian Hua, Liu Shuiqin, Wang Quanxi. Factors determining zooplankton assemblage difference among a man-made lake, connecting canals, and the water-origin river // Ecological Indicators. 2018. Vol. 84. P. 488–496.

Благодарности

Автор выражает признательность сотрудникам Вологодского филиала ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в сборе полевого материала.

ZOOPLANKTON OF ANTHROPOGENIC HABITATS OF THE SEVERO-DVINSKY SLUICE SYSTEM

LOBUNICHEVA Ekaterina *Ph.D., Vologda department FSBSI "VNIRO" (160012, Vologda, Levicheva st., 5), lobunicheva_ekat@mail.ru*

Keywords: Zooplankton, anthropogenic habitats, Severo-Dvinsky water system, canals, Vologda region

Received on: 13 March 2018
Published on: 17 June 2019

Summary: The article presents the results of studying zooplankton anthropogenic habitats of the Severo-Dvinsky sluice system (Vologda region). The research was conducted on six canals in July 2010. Sampling stations were distributed throughout the water system. Artificial water bodies of the Severo-Dvinsky water system were studied in Vologda region for the first time. In the zooplankton composition the species affiliation of rotifers (Rotifera) and crustaceans (Cladocera, Copepoda) was considered and determined. The dominant complex of species was revealed. The average number and biomass of species and groups, the Shannon-Weaver species diversity indices, and the average individual mass of organisms were calculated. The results showed that the composition of zooplankton of the canals was similar, and included 33 taxons (11 – Rotifera, 15 – Cladocera, 7 – Copepoda). Most species are typical for the water bodies of the taiga zone and have a wide ecological plasticity. Pelagic and benthic species prevail in the communities. Zooplankton of the canals is characterized by high values of species diversity index, low abundance and biomass, pronounced dominance of copepods. The colonization of the canals was carried out by organisms from small lakes and the Sheksna reservoir. Simple bottom configuration, the absence of a pronounced shallow-water zone and the wave impact determined the structure of modern communities. The absence of a vegetation zone and high turbidity of water are unfavorable for the development of a lot of organisms. Compared to small lakes, zooplankton of the canals is characterized by low species richness, abundance and biomass, the dominance of a small number of species, the predominance of small size individuals. Wherein, the structure of the dominant complex is similar. The identified features of the zooplankton of the canals are directly related to their anthropogenic origin and use as transport routes.

References

Akopian M., Garnier J., Pourriot R. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation, Journal of Plankton Research. 1999. Vol. 21. P. 285–297.

Andronikova I. N. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems. SPb.: Nauka, 1996. 189 p.

Antipov N. P. Zhakov L. A. Lebedev V. G. Shevelev N. N. The lakes of landscapes of hilly-glacier plains, Ozernye resursy. Vologda, 1981. P. 38–93.

Balushkina E. V. Vinberg G. G. The relationship between the length and weight of plankton Crustacea, Eksperimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskih osnov produktivnosti ozer. L.: ZIN AN SSSR, 1979. P. 58–79.

Caley M. J., Schluter D. The relationship between local and regional diversity, Ecology. 1997. Vol. 78. P. 70–80.

Dumnich N. V. Lobunicheva E. V. Zooplankton dynamics in the lake area of Sheksna reservoir (Vologda region), Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennih vodoemov i puti ih racional'nogo ispol'zovaniya: Materialy dokladov Vserop. konf. s mezhdunar. uchastiem,

posvyasch. 85-letiyu Tatarskogo otdeleniya GosNIORH (Kazan', 24–29 oktyabrya 2016 g.). Kazan', 2016. P. 338–349.

Gordeeva L. I. Sokolova V. A. Makarov V. P. The hydrobiological regimes of the Belomor-Baltic of the canal, Gidrobiologiya Vygozerskogo vodohranilischa. Petrozavodsk, 1978. P. 134–156.

Hadasova L., Kopp R. Monitoring of the initial succession of zooplankton communities in newly created ponds within the Territorial System of Ecological Stability, MendelNet 2014. Proceedings of International PhD Students Conference. Mendel University in Brno, Czech Republic, November 19th and 20th. 2014. P. 245–249.

Identification guide to zooplankton and zoobenthos of freshwater bodies of European Russia. Vol. 1. Zooplankton. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.

Konstantinov A. S. The general hydrobiology. M.: Vysshaya shkola, 1986. 472 p.

Krasnova A. N. Structure of hydrophilous flora in waterbodies of the North Dvina water system transformed under technogenic activity. Rybinsk: OAO «Rybinskiy Dom pechati», 1999. 200 p.

Kryuchkova N. M. The structure of zooplankton communities in water bodies of different types, Produkcionno-gidrobiologicheskie issledovaniya vodnyh ekosistem (Tr. ZIN AN SSSR). L., 1987. T. 165. P. 184–198.

Lobunicheva E. V. Zooplankton of the reservoirs of the northern slope of the Volga-Baltic Waterway, Biologiya vnutrennih vod: Materialy XV Shkoly-konferencii molodyh uchenyh (Borok, 19–24 oktyabrya 2013 g.). Kostroma, 2013. P. 246–250.

Louette G., De Meester L., Declerck S. Assembly of zooplankton communities in newly created ponds, Freshw. Biol. 2008. Vol. 53 (11). P. 2309–2320.

Mil'kov F. N. Man and landscapes: anthropogenic landscape studies essays. M.: Mysl', 1973. 224 p.

Pesenko Yu. A. Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies. M.: Nauka, 1982. 287 p.

Pidgayko M. L. Zooplankton of reservoirs of European part of the USSR. M.: Nauka, 1984. 207 p.

Procedures of studying biogeocoenoses of inland waterbodies. M.: Nauka, 1975. 240 p.

Riv'er I. K. Cold-water zooplankton of the lakes of the Upper Volga basin. Izhevsk: Izdatel' Permyakov P. A., 2012. 390 p.

Riv'er I. K. Ecology of Cladocera in winter waterbodies, Sovremennye problemy izucheniya vetvistousyh rakoobraznyh. SPb.: Gidrometeoizdat, 1992. P. 65–80.

Riv'er I. K. The features of functioning zooplankton communities in waterbodies of various types, Struktura i funkcionirovanie presnovodnyh ekosistem. L.: Nauka, 1988. P. 80–111.

Riv'er I. K. The modern state of zooplankton of the waterbodies of the Volga-Baltic and Severo-Dvina water systems, Trudy IBVV AN. Vyp. 43 (46). Ekologicheskie issledovaniya vodoemov Volgo-Baltiyskoy i Severo-Dvinskoy vodnyh sistem. L.: Nauka, 1982. P. 90–103.

Riv'er I. K. Zooplankton in the waterbodies of the route of the northern rivers transfer, Biologicheskie resursy vodoemov Vologodskoy oblasti, ih ohrana i racional'noe ispol'zovanie: Tezisy k nauch, prakt. konf. Vologda, 1978. P. 26–28.

Rodionova N. V. The daily vertical distribution of zooplankton in two mesotrophic lakes, Intensifikaciya rybnogo hozyaystva na vnutrennih vodoemah: Sb. nauch. tr. GosNIORH. Vyp. 288. L., 1988. P. 104–105.

The hydrotechnical constructions. M.: Stroyizdat, 1978. 647 p.

Zhao Kun, Wang Lizhu, Riseng Catherine, Wehrly Kevin, Pan Yangdong, Song Kun, Da Liangjun, Pang Wanting, You Qingmin, Tian Hua, Liu Shuiqin, Wang Quanxi. Factors determining zooplankton assemblage difference among a man-made lake, connecting canals, and the water-origin river, Ecological Indicators. 2018. Vol. 84. P. 488–496.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 59.087: 599.323.43/591.471.35

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ПЕРЕЗИМОВАВШИХ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК, ОБИТАЮЩИХ НА САДОВО-ОГОРОДНЫХ УЧАСТКАХ

НАЗАРОВА Галина Григорьевна	*д. б. н., Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), galinanazarova@mail.ru*
ПРОСКУРНЯК Людмила Петровна	*Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), luda_proskurnjak@mail.ru*
ПАНОВ Виктор Васильевич	*к. б. н., Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11), panovv53@mail.ru*

Ключевые слова:
Arvicola amphibius, возраст, пол, продолжительность жизни, популяция

Рецензент:
А. Д. Миронов

Получена:
24 июня 2019 года
Подписана к печати:
02 июля 2019 года

Аннотация. Роль долгоживущих особей в функционировании популяций грызунов не выяснена, что связано с трудностью определения возраста. Для изучения возрастного состава перезимовавших особей природных популяций разработан метод определения возраста по промерам костей тазовых конечностей, с точностью до года, с использованием дискриминантного анализа. Дискриминантная функция найдена на контрольной выборке виварных животных (41 самец и 42 самки известного возраста). С использованием дискриминантной функции 100 % особей контрольной выборки классифицированы правильно. Точность определения возраста особей проверочной выборки, не входящих в состав контрольной, – 89.7 % для самцов (n = 29) и 81.5 % для самок (n = 27). Надежность метода подтвердили и результаты определения возраста животных третьей группы (7 самцов и 7 самок), отловленных в природе с известным относительным возрастом и умерших в виварии, – 85.7 % правильных определений. Используя разработанный метод, сравнили возрастной состав перезимовавших водяных полевок из двух популяций, обитающих на садово-дачных участках в окрестностях Оёша и Академгородка (Новосибирская область). Численность первой популяции снижалась на протяжении нескольких лет, а второй – увеличивалась. Выяснено, что в популяции со снижающейся численностью доля особей, проживших более двух зим, была несколько выше (33.3 %), чем в популяции с нарастающей численностью (18.8 %). Обнаружены статистически значимые возрастные различия по краниометрическим и репродуктивным признакам у перезимовавших самцов. Сделан вывод, что долгоживущие особи могут играть заметную роль в поддержании длительного существования популяций в пессимальных экологических условиях.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Водяная полевка (*Arvicola amphibius*) заселяет разнообразные ландшафты, в том числе и антропогенные, и имеет большое биоценотическое и эпидемиологическое значение (Водяная полевка, 2001; Проскурняк, Назарова, 2017; Stewart et al., 2017). Демографическая структура популяции тесно связана с интенсивностью размножения и уровнем смертности, зависящими от климатических факторов и ландшафтно-экологических особенностей местообитаний (Рогов, 1999; Рогов и др., 1999; Potapov et al., 2004; Проскурняк, Назарова, 2017). В настоящее время недостаточно исследован возрастной состав взрослого населения популяций грызунов и остаются невыясненными этолого-физиологические особенности сенильных особей и их роль в жизнедеятельности популяций, распространении инфекций, что связано с отсутствием достоверных признаков и критериев определения возраста. По данным индивидуального мечения и повторных отловов, проведенных в Северной Барабе, установлено, что около 7 % особей живут не менее 2 лет (Пантелеев, 1966; Водяная полевка, 2001). В многолетнем популяционном исследования, проведенном во Франции, выяснено, что максимальная продолжительность жизни водяных полевок в природе превышает 2 года (Saucy, 1988). В литературе есть сведения, что особи старше 2 лет встречаются в популяциях *Microtus duodecimcostatus*. У других представителей семейства: *Microtus agrestis, Microtus arvalis, Microtus pennsylvanicus, Microtus townsendii, Microtus californicus, Microtus montanus, Myodes glareolus,* –

максимальная продолжительность жизни не более 20 месяцев (Paradis, Guedon, 1993). Мы предполагаем, что долгоживущие особи играют значимую роль в поддержании численности и генетического разнообразия популяций водяной полевки (Назарова, Проскурняк, 2017). В неволе водяные полевки живут до 3.5 года, сохраняя способность к размножению на протяжении всей жизни (Назарова, 2011). Эколого-эволюционная ценность долгоживущих особей может существенно повышаться в пессимальных экологических условиях, когда участие в размножении молодых особей ограничено. Снижение вклада в воспроизводство сеголеток характерно для спада численности, когда сокращается продолжительность репродуктивного периода и тормозится половое созревание молодых животных (Водяная полевка, 2001). Ограничено участие в размножении сеголеток и в популяциях, заселяющих антропогенные ландшафты (Проскурняк, Назарова, 2017) или обитающих на периферии ареала (Музыка, 1988), что связано с дефицитом пригодных для размножения территорий.

Ранее нами был разработан метод определения возраста водяных полевок с точностью до года, по промерам костей тазовых конечностей с использованием дискриминантного анализа (Zudova et al., 2017). Однако он не учитывает календарные сроки смерти животных, что может влиять на точность определения возраста, поскольку у водяных полевок сезонные ритмы роста – его весеннего ускорения и осенней регрессии – ярко выражены (Водяная полевка, 2001).

Задачи данного исследования: 1) разработать метод определения возраста водяных полевок по морфометрическим признакам тазовых конечностей с учетом календарных сроков сбора полевого материала (поздняя весна – начало осени); 2) выяснить возрастной состав перезимовавших особей в двух популяциях водяных полевок, обитающих на садово-огородных участках.

Детальное изучение демографического состава взрослого населения грызунов важно для выяснения механизмов поддержания жизнеспособности популяций и эволюции долголетия.

Материалы

Материал для исследования собран на двух участках в Новосибирской области. В августе – сентябре 2017 г. отловы проводили на территории садово-огородного товарищества «Сибсельмашевец», находящегося в 1 км от железнодорожной станции Оёш (55º03'58'' с. ш., 81º47'05'' в. д.). Место отлова представляет собой остепененный луг, расположенный между заболоченными березово-осиновыми колками. Всего было отловлено 14 зимовавших полевок (5 самцов и 9 самок) и 19 сеголеток (9 самцов и 10 самок).

Вблизи Новосибирского научного центра (ННЦ – Академгородок) зверьки отлавливалась в апреле – сентябре 2014–2018 гг. на территории садово-огородного общества «Надежда-2» (54º49'17'' с. ш., 83º09'48'' в. д.), в 100 метрах от осиново-березового леса. В оврагах и понижениях находятся заиленные пруды, соединенные ручьями. Всего здесь отловлено 22 перезимовавших особи (14 самцов и 8 самок) и 31 сеголеток (19 самцов и 12 самок). Максимальное количество животных, 30 особей, отловлено в 2018 г. Зимовавшие особи были отловлены преимущественно весной (апрель – май). После 10 июля они в отловах не встречались.

Биологическая особенность садово-огородных участков в том, что водяная полевка размножается у водоемов, а огороды использует как кормовые и зимовочные стации. До ближайших водоемов в ННЦ около 1.5 км, в Оёше – от 500 м до 1 км.

Для разработки метода определения возраста использовали водяных полевок виварного разведения (n = 139) и водяных полевок, отловленных в 2014–2017 гг. в окрестностях с. Лисьи Норки Убинского района Новосибирской области (55º52' 09'' с. ш., 80º05'03'' в. д.) и помещенных в виварий, где они содержались до конца жизни (n = 14). Выбор места отлова объясняется тем, что лабораторная колония основана особями из этой популяции.

В виварии водяные полевки содержались в индивидуальных клетках, снабженных сеном, в условиях естественного светового периода, свободного доступа к

воде и корму (зерновая смесь, морковь, проростки овса).

Методы

В Оёше водяных полевок отлавливали в цилиндры (35 х 15 см), вкопанные вдоль грядок с овощными культурами. Расстояние между цилиндрами составляло в среднем около 3 м. Для получения сведений о многолетней динамике численности использовали широко применяемый в экологических исследованиях метод анкетного опроса населения (Максимов, 1967; Методические указания..., 1974; Карасева, Телицына, 1996). Опрашивали только тех владельцев садово-огородных участков, которые в 2014–2018 гг. отлавливали вредителя самостоятельно и хорошо знали этот вид. Респонденты оценивали численность зверьков в условных единицах: 5 – очень много; 4 – много; 3 – мало; 2 – единично; 1 – отсутствуют (Проскурняк, Назарова, 2017). Всего опрошено 11 человек.

Вблизи Академгородка полевок отлавливали с помощью канавки (50 метров с 5 цилиндрами), которая располагалась вдоль границ огородного участка, находившегося около границ общества.

В качестве дополнительной информации, подтверждающей характер изменения численности, использовали интенсивность размножения прибылых зверьков (Рогов, 1999; Cerqueira et al., 2006). К размножавшимся самкам относили особей с эмбрионами или плацентарными пятнами в матке. К способным к размножению самцам – особей, имевших зрелые сперматозоиды в придатках семенников.

К перезимовавшим относили полевок, у которых длина общего медиального гребня на черепе, образованного слившимися продольными саггитальными гребнями, превышала или было равна 3 мм (Пантелеев, 1966). В качестве дополнительного критерия учитывали общую структурированность черепа: крыша черепа старых полевок «как бы утоплена среди окантовочных гребней» (Водяная полевка, 2001).

Для разделения перезимовавших животных на возрастные классы (пережившие одну зиму; более двух зим) по промерам костей тазовых конечностей применяли дискриминантный анализ. Для нахождения дискриминантных функций была использована контрольная выборка (42 самки и 41 самец), представленная полевками известного возраста – родившимися в виварии и умершими в те же месяцы, что и отловленные в природе (в апреле – сентябре). Все они прожили в виварии не менее одного года.

Поскольку по скелетным признакам имеется половой диморфизм (Somoano et al., 2017; Zudova et al., 2017), дискриминантный анализ проводили отдельно для самцов и самок, используя промеры:

1. a) **Тазовая кость**. Isl – длина седалищной кости, измеренная от края вертлужной впадины до седалищного бугра; ISW – максимальная ширина тела седалищной кости; PBL – наибольшая длинна лобка, измеренная от края вертлужной впадины; PH – высота таза вдоль линии, направленной перпендикулярно от седалищного бугра до линии длины лобка, измеряемой по внешнему краю; OFW – ширина запирательного отверстия.
2. b) **Бедренная кость, дорсальная плоскость.** CFW – ширина шейки бедренной кости; FLp – длина проксимальной части бедренной кости, включающая третий вертел; FWp – ширина проксимальной части бедренной кости в области третьего вертела; FWd – ширина дистальной части бедренной кости; FWCd – ширина дистальной части бедренной кости, измеряемая по наибольшим выступам латерального и медиального надмыщелков.
3. c) **Бедренная кость, латеральная плоскость.** FWpl – ширина проксимальной части бедренной кости; FWdl – ширина дистальной части бедренной кости.
4. d) **Голень.** TWp – ширина проксимальной части голени.

Каждое измерение выполняли с помощью электронного штангенциркуля (точность 0.01 мм) на левой тазовой конечности в трех повторах, затем рассчитывали среднее.

Уравнения классификационной функции имели вид:

$y = C_i + k_i \cdot x_i + ... + k_n \cdot x_n$,

где C_i – константа, $k_{1\text{-}n}$ – коэффициенты классификационной функции -го признака, x_i – значение признака у определяемого экземпляра.

Для проверки точности определения возраста с использованием классификационных функций использовали проверочную выборку – 29 самцов и 27 самок, родившихся в виварии. Проверочные и контрольные выборки были сбалансированы по доле животных разного возраста (Клевезаль и др., 2005). Особи проверочной выборки не входили в состав контрольной. Кроме этого, корректность определения возраста была проверена на другой выборке – 7 самцах и 7 самках, отловленных в популяции, обитающей в окрестностях с. Лисьи Норки Новосибирской области, и до конца жизни содержавшихся в виварии. Относительный возраст животных этой группы устанавливали при отлове (зимовавшие, сеголетки). Возраст определяли по календарным срокам отлова, размерам тела, состоянию шерстного покрова, репродуктивному состоянию (Водяная полевка, 2001; Карасева и др., 2008).

Для установления возраста особей проверочных выборок с учетом их пола (1 год, 2 или более лет) вычисляли значения двух классификационных функций, используя коэффициенты, рассчитанные отдельно для самцов и самок. Наблюдение относили к той группе, для которой классификационная функция имела наибольшее значение. Тот же алгоритм использовали и для определения возраста водяных полевок из природных популяций.

Для выяснения связи с возрастом краниометрических признаков были взяты следующие промеры:

CBL – кондилобазальная длина черепа – расстояние от наиболее выступающей вперед точки межчелюстной кости до наиболее выступающей назад точки затылочных мыщелков; **CHTB** – высота черепа от барабанных камер – расстояние от наиболее низкой точки обеих барабанных камер до наиболее высокой точки крыши черепа; **ICL** – длина сросшейся части межглазничных гребней; **NL** – длина носовых костей – расстояние между наиболее выступающими вперед и назад точками носовых костей; **NW** – ширина носовых костей – расстояние между наиболее выступающими точками носовых костей; **UMS** – длина верхнего ряда коренных зубов – от заднего края альвеол коренных зубов до переднего края альвеол первых коренных зубов; ZW – скуловая ширина черепа – наибольшее расстояние между наружными краями скуловых дуг.

Статистическую обработку данных выполняли с помощью пакета программ Statistica 6.1 (SAS Institut, USA). Распределение морфометрических скелетных признаков соответствовало закону нормального распределения. Однородность дисперсии в различных группах оценивалась по критерию Левена, и статистически значимых отличий не выявлено. Для нахождения коэффициентов линейных классификационных функций использовали пошаговый дискриминантный анализ с последовательным включением переменных. Для выяснения влияния конкретных факторов на изменчивость морфометрических признаков применяли одно- и двухфакторный дисперсионный анализ. Множественные сравнения средних проводили по критерию Шеффе, парные – по *t*-критерию Стьюдента. Различия между долями оценивали по методу хи-квадрат. В тексте и таблицах приведены средние значения признаков (X), стандартная ошибка (± SE) и объем выборок (*n*). Уровень статистической значимости принят $p < 0.05$.

Результаты

Численность

На рис. 1 показана среднегодовая динамика численности водяных полевок, обитающих на участках. В 2016–2018 гг. численность оёшинской популяции снижалась, а популяции из Академгородка увеличивалась.

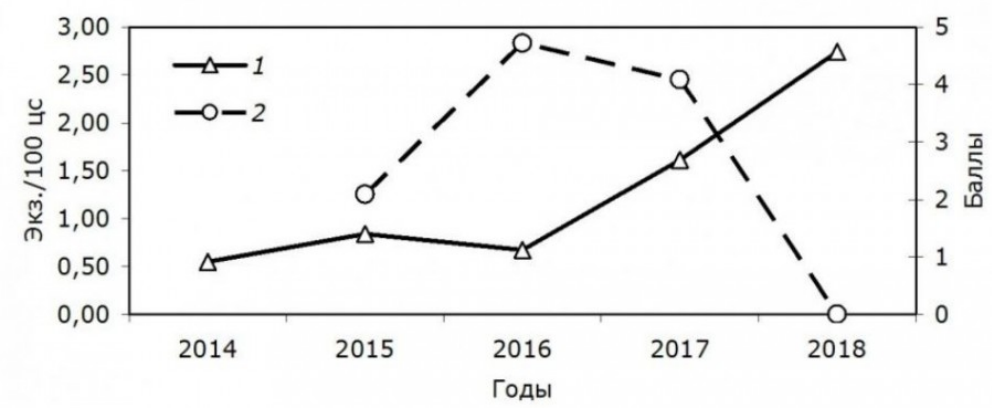


Рис. 1. Среднегодовая динамика численности двух популяций водяных полевок. *1* – Академгородок, *2* – Оёш. Оёш – балльная оценка; Академгородк – экз./100 ц. с.
Fig. 1. The average annual dynamics of the number of two populations of water voles. *1* – Academgorodok, *2* – Oyosh. Oyosh – scoring; Akademgorodok - ind./100 trap days

Размеры тела зимовавших особей

В литературе отсутствует информация об экстерьерных характеристиках водяных полевок, обитающих на садово-огородных участках. Данные о массе, длине тела и упитанности (отношение массы тела к длине) зимовавших особей исследуемых популяций приведены в табл. 1. Как показали результаты двухфакторного дисперсионного анализа, масса тела зависит от места отлова ($F_{1.32} = 17.30, p < 0.001$) и пола животных ($F_{1.32} = 5.56, p < 0.05$), а длина тела и упитанность – только от места отлова ($F_{1.32} = 35.67, p < 0.001$ и $F_{1.32} = 4.39, p < 0.05$ соответственно). Однако результаты сравнения групповых средних с использованием критерия Шеффе показали, что достоверные отличия между животными одного пола, но разных мест отлова отсутствуют.

Таблица 1. Размеры тела зимовавших особей из двух популяций, обитающих на садово-огородных участках

Место отлова	Пол	Масса тела, г	Длина тела, мм	Упитанность	*n*
Академгородок	самка	131.1 ± 4.3	173.5 ± 1.9	0.76 ± 0.04	8
	самец	143.0 ± 4.5	173.7 ± 2.4	0.82 ± 0.03	14
Оёш	самка	156.4 ± 10.2	188.3 ± 2.6	0.83 ± 0.04	9
	самец	179.3 ± 11.5	196.4 ± 5.7	0.91 ± 0.05	5

В табл. 2 приведена масса, длина тела и упитанность разводимых в виварии животных для сопоставления экстерьерных характеристик диких и виварных особей и анализа возрастных изменений. Полученные результаты свидетельствуют, что, достигнув взрослого состояния, водяные полевки продолжают расти. Влияние возраста (1, 2 или 3 года) на массу и, особенно, длину тела статистически достоверно. Самки: масса тела – $F_{2,68} = 3.93, p < 0.05$, длина тела – $F_{2,68} = 22.02, p < 0.001$, упитанность – $F_{2,68} = 1.89, p > 0.05$. Самцы: масса тела – $F_{2,67} = 6.48, p < 0.01$, длина тела – $F_{2,67} = 98.73, p < 0.001$, упитанность – $F_{2,67} = 5.46, p < 0.05$. Следовательно, промеры посткраниального скелета могут быть использованы для определения возраста взрослых животных.

Таблица 2. Экстерьерные характеристики виварных водяных полевок в разном

возрасте

Пол	Возраст, годы	Масса тела, г	Длина тела, мм	Упитанность	*n*
Самка	1	143.2 ± 5.3	177.4 ± 1.6	0.80 ± 0.02	37
	2	169.2 ± 9.4	188.8 ± 2.0	0.89 ± 0.04	24
	3	168.5 ±13.2	197.7 ± 2.3	0.85 ± 0.06	10
Самец	1	180.0 ± 5.8	185.3 ± 1.5	0.97 ± 0.02	36
	2	219.6 ± 9.7	197.8 ± 2.0	1.10 ± 0.04	27
	3	186.0 ± 22.4	205.7 ± 4.7	0.89 ± 0.09	7

Дискриминантые функции для определения возраста самцов и самок

Результаты дискриминантного анализа, проведенного на контрольной выборке, были высоко достоверны: самки – $\lambda = 0.16, F_{8.32} = 20.55, p < 0.001$; самцы – $\lambda = 0.15$, $F_{10.30} = 17.06, p < 0.001$. Коэффициенты линейной классификационной функции приведены в табл. 3.

Таблица 3. Коэффициенты линейных классификационных функций для определения возраста

Признаки	Самки		Самцы	
	возраст, годы		возраст, годы	
	1	≥ 2	1	≥ 2
Тазовая кость				
ISW	-3.867	-5.661	45.232	56.180
PH			-10.766	-15.557
PBL	20.047	23.750		
Isl	5.544	8.904	23.993	28.571
OFW			65.906	73.252
Бедренная кость				
FLp	29.413	33.426		
CFW	1.948	-16.875	187.312	201.959
FWp			-82.320	-96.654
FWpl	28.325	52.741	-81.488	-67.683
FWd	-5.827	-10.556	64.477	79.721
FWdl			2.124	-17.036
FWCd			144.265	151.284
Голень				
TWp	-35.424	-47.156		
Константа	-339.303	-444.253	-745.375	-878.396
Корректность определения, %	100	100	100	100

Точность классификации особей контрольной выборки – 100 %. Точность классификации особей проверочной выборки – 89.7 % для самцов и 81.5 % для самок. Точность классификации особей животных, отловленных в природе, а умерших в виварии – 100 % для самок и 71.4 % для самцов.

Результаты определения возраста перезимовавших водяных полевок из двух природных популяций, обитающих на садово-огородных участках, представлены в табл. 4.

Таблица 4. Возрастной состав перезимовавших водяных полевок

Возраст, годы	Академгородок		Оёш	
	самки	самцы	самки	самцы
1	8	10	7	3
≥ 2	0	4	2	2
% проживших более 2 зим	0	28.6 ± 12.1	22.2 ± 13.8	40.0 ± 21.9

В целом в оёшинской популяции 33.3 % перезимовавших особей прожили более двух зим, а в популяции из окрестностей Академгородка – 18.8 %. В обеих популяциях доля долгоживущих особей у самок ниже, чем у самцов. Суммируя данные по двум популяциям, 11.8 % самок и 31.6 % перезимовавших самцов имеют возраст более 2 лет. Различия возрастного состава самцов и самок статистически незначимы (χ^2 = 2.04, $p > 0.05$).

Краниометрические характеристики зимовавших особей разных возрастных классов

Самцы разного возраста (группы: 1 год, 2 года и старше) из популяции Академгородка достоверно различались по краниометрическим признакам – ширине носовых костей и высоте черепа (табл. 5), признакам, имеющим сильную корреляционную связь с возрастом (Назарова и др., 2015). В оёшинской популяции не обнаружено достоверных половозрастных различий по краниометрическим признакам.

Таблица 5. Краниометрические характеристики самцов разного возраста

Признаки	Возраст		*P*
	1 год	2 года и старше	
Число животных	10	4	
Ширина носовых костей	4.32 ± 0.05	4.55 ± 0.07	< 0.05
Высота черепа	12.57 ± 0.14	13.13 ± 0.22	0.05

Участие в размножении

У сеголеток, отловленных в окрестностях Академгородка, репродуктивное состояние оценено у 25 особей. Из них 40 % самцов были половозрелыми (имели зрелые сперматозоиды в придатках семенников), а 50 % самок (n = 10) участвовали в размножении (имели эмбрионы или плацентарные пятна в матке), что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале этой популяции, находящейся в фазе подъема численности.

В оёшинской популяции не было половозрелых прибылых самцов (n = 9) и только 30 % молодых самок (n = 10) принимали участие в размножении. Сходный уровень репродуктивной активности характерен для популяций в фазе спада – депрессии

численности (Водяная полевка, 2001).

В группе перезимовавших репродуктивные показатели оценены у 9 самок 5 самцов из оёшинской популяции и 7 самок и 13 самцов из популяции Академгородка. Все зимовавшие самки принимали участие в размножении.

В оёшинской популяции суммарная масса семенников у двухлетних самцов была существенно выше, чем у однолетних: 2.09 ± 0.01 и 0.36 ± 0.14 г соответственно ($F_{1.3} = 95.46, p < 0.01$). У однолетних самцов семенники имели признаки регрессии, связанные с окончанием сезона размножения (Проскурняк, Назарова, 2017). В популяции Академгородка зависящих от возраста отличий размеров семенников у перезимовавших самцов не обнаружено.

Обсуждение

Разработанный нами метод определения возраста водяных полевок по промерам костей тазовых конечностей был использован для оценки возрастной структуры двух популяций. Выяснено, что в среднем около 25 % особей переживают две или более зим. Отмечена тенденция к увеличению доли дважды зимоваших животных в популяции со снижающейся численностью, что подтверждает предсказания гипотезы старения Бунстра (Boonstra, 1994). Согласно этой гипотезе, увеличение возраста животных на спаде численности связано с торможением полового созревания сеголеток и укорочением сезона размножения. В свою очередь, увеличение возраста размножающихся животных может быть сопряжено со снижением гомеостаза физиологических функций, ослаблением устойчивости к стрессу, репродуктивным старением и снижением численности популяции. Увеличение в популяции доли животных старших возрастных классов в период спада численности водяной полевки отмечали и другие авторы (Cerqueira et al., 2006).

Обнаружены межпопуляционные отличия экстерьерных характеристик водяных полевок, населяющих садово-огородные участки. Особи из оёшинской популяции крупнее, чем из популяции Академгородка, что может быть обусловлено противофазной динамикой численности сравниваемых популяций и отличиями возрастной структуры популяций (Рогов, 1999; Рогов и др., 1999).

Результаты выполненных ранее исследований возрастных изменений репродуктивных показателей водяных полевок в условиях вивария показали, что у самок второго года жизни вероятность наступления эструса и спариваний при ссаживании с самцом выше, чем у самок первого и третьего года жизни. Признаки репродуктивного старения у водяных полевок проявляются только на третий год жизни (Назарова, Проскурняк, 2017). В исследованиях на других млекопитающих установлено, что успех размножения имеет квадратичную зависимость от возраста. Особи среднего возрастного класса обладают лучшими репродуктивными качествами (Beauplet et al., 2006).

Большую роль в возрастно-зависимой реализации репродуктивного потенциала играют ольфакторные сигналы. У *Microtus pennsylvanicus* обонятельные сигналы более взрослых самцов привлекательнее для самок, чем обонятельные сигналы половозрелых молодых самцов, при этом долгоживущие самцы проявляют больший интерес к обонятельным стимулам самок, чем молодые (Ferkin, 1999). Мы предполагаем, что в фазы пика и спада численности, когда сокращаются пригодные для размножения территории и усиливается конкуренция самцов за доступ к самкам, долгоживущие особи могут иметь селективное преимущество. В популяционных исследованиях, проведенных в Северной Барабе, показано, что в период спада более крупные самцы располагаются ближе к репродуктивно-активным самкам (Водяная полевка, 2001). Водяные полевки, согласно результатам выполненного исследования, растут на протяжении всей жизни, поэтому репродуктивный успех самцов может повышаться с возрастом. У двухлетних самцов оёшинской популяции, зимующих на садово-огородных участках (Проскурняк, Назарова, 2017), масса семенников достоверно выше, чем у однолетних. Двухлетние самцы, обитающие вблизи Академгородка, превосходят однолетних по некоторым краниометрическим

характеристикам.

Заключение

Установлен возрастной состав перезимовавших водяных полевок двух популяций, различающихся по динамике численности. Отмечена тенденция к увеличению возраста перезимовавших зверьков, отловленных в популяции, находящейся в период снижения численности, что согласуются с предсказанием гипотезы Р. Бунстра о старении популяции в период спада. Долгоживущие особи играют важную роль в поддержании жизнеспособности популяций в пессимальных экологических условиях. Результаты работы важны для понимания экологических механизмов эволюции долголетия и мониторинга состояния популяций водяной полевки в антропогенных ландшафтах.

Библиография

Водяная полевка: Образ вида . М.: Наука, 2001. 527 с. (Серия «Виды фауны России и сопредельных территорий).

Карасева Е. В., Телицына А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях . М.: Наука, 1996. 227 с.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях . М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.

Клевезаль Г. А., Мина М. В., Крушинская Н. Л. Использование методов многомерного статистического анализа при определении возраста млекопитающих (на примере лесной мышовки, *Sicista betulina*, и лесной куницы, *Martes martes*) // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 11. С. 1389–1401.

Максимов А. А. Зона вредности водяной крысы в Западной Сибири, методы учета численности и прогноз . Новосибирск: Наука, 1967. 58 с.

Методические указания по учету численности и прогнозу вспышек масового размножения водяной крысы в Западной Сибири / Минсельхоз РСФСР. Гл. упр. защиты растений. БИ СО РАН. Куйбышев (НСО): П–о Простор., 1974. 29 с.

Музыка В. Ю. Структура локальной популяции водяной полевки // Экология популяций. Ч. 1: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (4–6 октября 1988 г., Новосибирск). Новосибирск, 1988. С. 53–55.

Назарова Г. Г., Зудова Г. А., Проскурняк Л. П. Возрастная изменчивость и половой диморфизм краниометрических признаков у водяной полевки (*Arvicola amphibius*, Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 955–962.

Назарова Г. Г., Проскурняк Л. П. Возрастная изменчивость репродуктивных показателей у водяной полевки (*Arvicola amphibius* L., 1758) // Вестник ИрГСХА. 2017. № 83. С. 141–145.

Пантелеев П. А. Опыт определения возраста водяных полевок в осенней популяции // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1966. Т. 71. Вып. 4. С. 20–25.

Проскурняк Л. П., Назарова Г. Г. Численность, популяционная структура и вредоносная деятельность водяной полевки (*Arvicola amphibius* L.), обитающей на садово-огородных участках // Пест-Менеджмент. 2017. № 4 (104). С. 23–29.

Рогов В. Г. Динамика численности и демографические параметры популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в подтаежной зоне Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 1999. 19 с.

Рогов В. Г., Потапов М. А., Евсиков В. И. Половая структура популяций водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в Западной Сибири // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. № 8. С. 979–986.

Boonstra R. Population hypothesis cycles in microtines: the senescence hypothesis // Evolutionary Ecology. Vol. 8. P. 196–219.

Beauplet G., Barbraud C., Dabin W., Kűssener C., Guinet C. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality // Oikos. 2006. Vol. 112. P. 430–441.

Gelling M., Macdonald D. W., Telfer S., Jones T., Bown K., Birtles R., Mathews F.

Parasites and pathogens in wild populations of water voles (Arvicola amphibius) in the UK // European Journal of Wildlife Research. 2012. Vol. 58. No 3. P. 615–619.

Cerqueira D., de Sousa B., Gabrion C., Giraudoux P., Quéré J. P., Delattre P. Cyclic changes in the population structure and reproductive pattern of the water vole, *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 // Mamm. Biol. 2006. Vol. 71. P. 193–202.

Ferkin M. H. Attractiveness of opposite-sex odor and responses to it vary with age and sex in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // Journal of Chemical Ecology. 1999. Vol. 25. No 4. P. 757–769.

Nazarova G. G. Effects of seasonal, ontogenetic, and genetic factors on lifespan of male and female progeny of *Arvicola amphibius* // Frontiers in genetics. T. 4. № JUN. C. Article 100.

Paradis E., Guedon G. Long lifespan in a population of*Microtus (*Pitymys*)* duodecimcostatus // Mammalia, De Gruyter. 1993. Vol. 57. No 1. P. 142–144.

Potapov M. A., Rogov V. G., Ovchinnikova L. E., Muzyka V. Yu., Potapova O. F., Bragin A. V., Evsikov V. I. The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, Arvicola terrestris, in Western Siberia: the implications for population dynamics // Folia Zoologica. 2004. T. 53. № 1. P. 37–46.

Somoano A., Ventura J., Miñarro M. Continuous breeding of fossorial water voles innorthwestern Spain: potential impact on apple orchards // Folia Zool. 2017. Vol. 66. № 1. P. 37–49.

Saucy F. Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, (*Arvicola terrestris* scherman (Shaw), Mammalia, Rodentia). These Universite de Neuchatel. 1988. 366 p.

Stewart R. A., Clark T. J., Shelton J., Stringfellow M., Scott C., White S. A., McCafferty, D. J. Urban grasslands support threatened water voles // Journal of Urban Ecology. 2017. No 3. P. 1–7.

Zudova G. A., Proskurnyak L. P., Nazarova G. G. Age and sex determination in the water vole (*Arvicola amphibius*, Rodentia, Arvicolinae) based on measurements of the pelvic limb bones // Biology Bulletin. 2017. Vol. 44. No 9. P. 1115–1122.

Благодарности

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8.).

DETERMINATION OF THE AGE OF OVERWINTERED WATER VOLES INHABITING GARDEN PLOTS

NAZAROVA Galina Grigoryevna — *D.Sc., Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the RAS. Biological Sciences (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), galinanazarova@mail.ru*

PROSKURNYAK Lyudmila Petrovna — *Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the RAS. Biological Sciences (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), luda_proskurnjak@mail.ru*

PANOV Viktor Vasilyevich — *Ph.D., Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the RAS. Biological Sciences (630091, Novosibirsk, Frunze st., 11), panovv53@mail.ru*

Keywords:
Arvicola amphibius, age, sex, lifetime, population

Reviewer:
A. Mironov

Received on:
24 June 2019
Published on:
02 July 2019

Summary: The role of long-lived individuals in the functioning of rodent populations is not clear. It is associated with the difficulty in determining the age of animals. To study the age composition of the overwintered individuals in natural populations, a method to determine the age by measuring the bones of the pelvic limbs was developed. The method using discriminant analysis has an accuracy of up to a year. The discriminant function was found on a control sample of captive-bred animals (41 males and 42 females of known age). Then, the discriminant function was used to determine the age of the animals in the control sample; 100% of the individuals were classified correctly. The accuracy of age determination of individuals in the test sample, which was not part of the control sample, was 89.7% for males (n = 29) and 81.5% for females (n = 27). The reliability of the method was also confirmed by the results received in the third group (7 males and 7 females). They were caught in nature with a known relative age and died in the vivarium, the accuracy their age determination was 85.7%. Using the developed method, we compared the age composition of overwintered water voles from two populations, which inhabited the garden plots in the vicinity of Oyosha and Akademgorodok (Novosibirsk region). The number of the first population was declining for several years, while that of the second one was increasing. It was found that in the diminishing population the proportion of individuals that lived more than two winters was slightly higher (33.3%) than that in the rising population (18.8%). In overwintered males statistically significant age differences in craniometric and reproductive traits were found. It was concluded that long-lived individuals could play a significant role in maintaining the long-term existence of populations in pessimal environmental conditions.

References

Beauplet G., Barbraud C., Dabin W., Kűssener C., Guinet C. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality, Oikos. 2006. Vol. 112. P. 430–441.

Boonstra R. Population hypothesis cycles in microtines: the senescence hypothesis, Evolutionary Ecology. Vol. 8. P. 196–219.

Cerqueira D., de Sousa B., Gabrion C., Giraudoux P., Quéré J. P., Delattre P. Cyclic changes in the population structure and reproductive pattern of the water vole, Arvicola

terrestris Linnaeus, 1758, Mamm. Biol. 2006. Vol. 71. P. 193–202.

Ferkin M. H. Attractiveness of opposite-sex odor and responses to it vary with age and sex in meadow voles (Microtus pennsylvanicus), Journal of Chemical Ecology. 1999. Vol. 25. No 4. P. 757–769.

Gelling M., Macdonald D. W., Telfer S., Jones T., Bown K., Birtles R., Mathews F. Parasites and pathogens in wild populations of water voles (Arvicola amphibius) in the UK, European Journal of Wildlife Research. 2012. Vol. 58. No 3. P. 615–619.

Karaseva E. V. Telicyna A. Yu. Zhigal'skiy O. A. Methods of studying rodents in the field. M.: Izd-vo LKI, 2008. 416 p.

Karaseva E. V. Telicyna A. Yu. Methods of studying rodents in the field. M.: Nauka, 1996. 227 p.

Klevezal' G. A. Mina M. V. Krushinskaya N. L. Using the methods of multidimentional statistical analysis in determining the age of mammals (on the example of the forest mouse, Sicista betulina, and the pine marten, Martes martes), Zoologicheskiy zhurnal. 2005. T. 84. No. 11. P. 1389–1401.

Maksimov A. A. Water rat hazard zone in Western Siberia, censuring methods and forecast. Novosibirsk: Nauka, 1967. 58 p.

Methodological guidelines on accounting the number and prediction of outbreaks of mass breeding of water rats in Western Siberia, Minsel'hoz RSFSR. Gl. upr. zaschity rasteniy. BI SO RAN. Kuybyshev (NSO): P–o Prostor., 1974. 29 p.

Muzyka V. Yu. The structure of a local water vole population, Ekologiya populyaciy. Ch. 1: Tezisy dokladov Vsesoyuznogo soveschaniya (4–6 oktyabrya 1988 g., Novosibirsk). Novosibirsk, 1988. P. 53–55.

Nazarova G. G. Proskurnyak L. P. Age-dependent variability of reproductive parameters in the water vole (Arvicola amphibius, 1758), Vestnik IrGSHA. 2017. No. 83. P. 141–145.

Nazarova G. G. Zudova G. A. Proskurnyak L. P. Age-dependent variability and sexual dimorphism of craniometrical characters in water vole (Arvicola amphibius, Rodentia, Arvicolinae), Zoologicheskiy zhurnal. T. 94. No. 8. P. 955–962.

Nazarova G. G. Effects of seasonal, ontogenetic, and genetic factors on lifespan of male and female progeny of Arvicola amphibius, Frontiers in genetics. T. 4. No. JUN. P. Article 100.

Panteleev P. A. Experience in determining the age of water voles in the autumn population, Byull. MOIP. Otd. Biol. 1966. T. 71. Vyp. 4. P. 20–25.

Paradis E., Guedon G. Long lifespan in a population of Microtus (Pitymys) duodecimcostatus, Mammalia, De Gruyter. 1993. Vol. 57. No 1. P. 142–144.

Potapov M. A., Rogov V. G., Ovchinnikova L. E., Muzyka V. Yu., Potapova O. F., Bragin A. V., Evsikov V. I. The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, Arvicola terrestris, in Western Siberia: the implications for population dynamics, Folia Zoologica. 2004. T. 53. No. 1. P. 37–46.

Proskurnyak L. P. Nazarova G. G. Population, population structure and harmful activity of the water vole (Arvicola amphibius) inhabiting garden plots, Pest-Menedzhment. 2017. No. 4 (104). P. 23–29.

Rogov V. G. Potapov M. A. Evsikov V. I. Gender structure of populations of the water vole Arvicola terrestris (Rodentia, Cricetidae) in Western Siberia, Zoologicheskiy zhurnal. 1999. T. 78. No. 8. P. 979–986.

Rogov V. G. Population dynamics and demographic parameters of the water vole (Arvicola terrestris L.) population in the subtaiga zone of the Western. Novosibirsk: ISiEZh SO RAN, 1999. 19 p.

Saucy F. Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, (Arvicola terrestris scherman (Shaw), Mammalia, Rodentia). These Universite de Neuchatel. 1988. 366 p.

Somoano A., Ventura J., Miñarro M. Continuous breeding of fossorial water voles innorthwestern Spain: potential impact on apple orchards, Folia Zool. 2017. Vol. 66. No. 1. P. 37–49.

Stewart R. A., Clark T. J., Shelton J., Stringfellow M., Scott C., White S. A., McCafferty, D. J. Urban grasslands support threatened water voles, Journal of Urban Ecology. 2017. No 3. P.

1–7.

Water Vole: Species Image. M.: Nauka, 2001. 527 p. (Seriya «Vidy fauny Rossii i sopredel'nyh territoriy).

Zudova G. A., Proskurnyak L. P., Nazarova G. G. Age and sex determination in the water vole (Arvicola amphibius, Rodentia, Arvicolinae) based on measurements of the pelvic limb bones, Biology Bulletin. 2017. Vol. 44. No 9. P. 1115–1122.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 599.735.31

ДИНАМИКА И ЦИКЛЫ ЧИСЛЕННОСТИ В НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

ПЕРЕЯСЛОВЕЦ Владимир Михайлович	*кандидат биологических наук, Государственный заповедник "Юганский" (628458, с. Угут, Сургутского района, Тюменской области, ХМАО-Югра), pvm16@yandex.ru*
ЕРДАКОВ Лев Николаевич	*доктор биологических наук, Институт систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, пр. Фрунзе, 11), microtus@yandex.ru*
ХИДЕКЕЛЬ Владимир Вениаминович	*Государственный заповедник "Байкальский" (671220, Красногвардейская, 34, п. Танхой, Кабанский р-н, Республика Бурятия), vvhidekel@gmail.com*

Ключевые слова: северный олень, лесной подвид, популяция, динамика численности, цикличность

Получена: 19 марта 2019 года
Подписана к печати: 11 октября 2019 года

Аннотация. Численность лесного подвида северного оленя быстро сокращается, его ареал распался на ряд изолированных участков. В целях охраны вида и восстановления его численности необходимо изучение различных популяционных характеристик, прежде всего динамики численности. Для выявления цикличности динамики численности в разных популяциях северного оленя использовали многолетние данные его учетов в Юганском, Саяно-Шушенском, Байкальском заповедниках, заповеднике «Кузнецкий Алатау» и Верхне-Кондинском заказнике. Благодаря особому режиму на их территории исключено влияние антропогенного фактора. Кроме того, оценили воздействие среднегодовых значений температуры воздуха и количества осадков на цикличность динамики численности северного оленя в Юганском заповеднике. При проведении расчетов использовали программы спектрального анализа. Во всех заповедниках (кроме Байкальского) численность вида за период наблюдения постепенно и достоверно снижается. В Байкальском заповеднике отметили небольшой, статистически недостоверный положительный тренд численности. На всех рассмотренных территориях при достаточной продолжительности наблюдений (20–30 лет) для северного оленя характерны доминирующие по мощности 15–20-летние циклы численности. В диапазоне средних частот выявлены маломощные 5- и 7-летние колебания численности. В полосе высоких (2–4-летних) частот во всех рассмотренных случаях фиксируются устойчивые циклы. Для Юганского заповедника выявили связь цикличности динамики численности северного оленя с количеством осадков и температурой воздуха. Для каждой гармонической составляющей популяционной цикличности северного оленя имеются соответствующие, близкие по значению периода, гармоники этих климатических параметров. Наиболее точная подстройка происходит к цикличности среднегодового количества осадков, которые, возможно, имеют в жизни этого вида копытных большее значение, чем цикличность среднегодовых температур.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L., 1758) – один из самых значимых видов копытных, обитающих в северных районах Российской Федерации. Достаточно благополучный в прошлом, в настоящее время этот вид испытывает огромную антропогенную нагрузку, крайне негативно отражающуюся на состоянии его популяций, некоторые из них находятся на грани уничтожения. Особенно уязвимыми оказались лесные подвиды северного оленя. В настоящее время большинство из них занесены в Красные книги различного уровня. Северный олень охраняется в Республиках Карелия, Коми, Бурятия и Тыва, в Ханты-Мансийском, Ненецком и Ямало-Ненецком автономных округах, в Красноярском крае, в Омской, Кемеровской, Иркутской и других областях (Красная книга РФ, 2001). В последние годы в отдельных регионах отмечен некоторый рост его численности, в частности на территории ХМАО – Югры в районе Юганского заповедника. Заповедники и заказники внесли немалый вклад в процесс сохранения вида благодаря особому режиму. Северные олени, обитающие на их территории, защищены от антропогенного воздействия и могут существовать в условиях естественного хода природных процессов. Поэтому большой интерес вызывает определение экологических и биологических характеристик таких популяций, среди которых одной из наиболее значимых является динамика

численности.

Нам представилось интересным сравнить цикличность динамики численности северного оленя на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), расположенных в различных частях его ареала. В пределах равнинной тайги находятся Верхне-Кондинский заказник (241.6 тыс. га) и Юганский заповедник (648.6 тыс. га), в зоне горной тайги лежат Саяно-Шушенский (390.4 тыс. га) и Байкальский (165.7 тыс. га) заповедники, а также заповедник «Кузнецкий Алатау» (401.8 тыс. га).

Верхне-Кондинский заказник и Юганский заповедник расположены на территории ХМАО – Югры. Северный олень, обитающий на их территории, относится к немногочисленному подвиду – лесной северный олень (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnberg, 1909) (КК ХМАО, 2013). Популяция северного оленя в ХМАО за последние 50 лет испытала сильнейшее антропогенное воздействие. Если во второй половине 1960-х гг. ее численность составляла 15.5–16.5 тысячи особей, то уже к 2006 г. она снизилась до критической отметки в 310 особей (Новиков, 2011). Распространение северного оленя носит очаговый характер. Стремительное развитие нефте- и газодобывающей промышленности вызвало масштабное уничтожение его местообитаний. Приток населения стимулировал стремительный рост браконьерства, которое является главным лимитирующим фактором для этого вида. Из-за изуродованных рубками и пожарами лесов значительно уменьшилась кормовая база. Особенно пострадали кондинские леса – в 1960–1970-х гг. площадь вырубок в них составила 81 % от всех вырубок в ХМАО (Волков, Ларин, 2007). Территория Юганского заповедника (до заповедания) была трансформирована в значительно меньшей степени. Благодаря природоохранным мероприятиям в последнее десятилетие темпы снижения численности северного оленя замедлились (Переясловец, Стариков, 2016), а в некоторых районах Югры даже отмечен ее небольшой рост.

В Алтае-Саянском регионе (в заповедниках «Кузнецкий Алатау» и «Саяно-Шушенский») обитает сибирский лесной северный олень (*Rangifer tarandus Valentinae* Flerov, 1933). История существования его популяции практически совпадает с историей популяции лесного северного оленя в ХМАО – Югре. К середине XX в. его ареал в этом регионе был сплошным, а численность достигала высоких значений (Соколов, 1975, 1983). В дальнейшем численность популяции резко снизилась, а ареал распался на изолированные участки. На сегодняшний день Алтае-Саянская популяция лесного северного оленя включена в Красные книги федерального и регионального уровня. Ситуация улучшилась с организацией нескольких заповедников, наметилась тенденция к восстановлению численности популяции (Бондарь, 2015).

Цель настоящей работы – изучение цикличности в многолетней динамике численности лесного северного оленя. Задачи сводились:

– к расчету спектров цикличности численности;

– определению параметров периодических составляющих многолетней динамики численности;

– выяснению возможных внешних синхронизаторов, придающих устойчивость колебаниям численности лесного северного оленя.

Материалы

Материалом послужили данные многолетних (в большинстве заповедников) учетов численности северного оленя. В Юганском заповеднике и Верхне-Кондинском заказнике численность северного оленя определяли по результатам зимних маршрутных учетов (Приклонский, 1973; Кузякин, 1979), проводимых ежегодно в феврале – марте. В Юганском заповеднике за 1988–2018 гг. пройдено с учетами 6832.4 км. Для оценки связи климатических параметров среды обитания (среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры воздуха) и динамики численности северного оленя в Юганском заповеднике использовали данные метеостанции «Угут», расположенной в 25 км от его границы. В Верхне-Кондинском заказнике за 1971–2010 гг. пройдено с учетами 10 631 км (Воробьев, 2015).

В горных заповедниках Алтае-Саянского региона в качестве основного метода

использовали метод визуального учета северных оленей (Новиков, 1954; Насимович, 1963). Ежегодно подсчитывали запас вида на охраняемой территории (Васильченко и др., 2008). Самый длинный ряд наблюдений (1988–2008 гг.) в Саяно-Шушенском заповеднике, в заповеднике «Кузнецкий Алатау» он значительно меньше (2002–2008 гг.). Данные по численности северного оленя в Байкальском заповеднике собраны В. В. Хидекелем, который лично проводил учетные работы в течение 2012–2017 гг.

Методы

Для выявления скрытых колебаний в численности применяли быстрый анализ Фурье. Эмпирически определяемые параметры счета – шаг суммирования, длина автокорреляционной функции, форма и ширина корреляционного окна. Вычисления проводили стандартными методами (Ердаков, 2011; Телепнев, Ердаков, 2014). Использовали счетные программы, находящиеся в собственности ИСиЭЖ СО РАН. Оценку спектральной плотности мощности проводили методом Уэлча (Welch) (Марпл-мл., 1990).

Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2. Полученные значения отражали в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывалась. В противном случае линейная регрессия исключалась из модели процесса. Для оцифровки графиков применяли программу WebPlotDigitizer. Для статистических расчетов использовали пакет программ Past.

Результаты

Общее представление о состоянии популяций лесных северных оленей в каждом районе исследования дают некоторые статистические характеристики (табл. 1). Средние величины численности соизмерить трудно из-за различий в учетных методах, но по размаху варьирования эти географические популяции вполне сравнимы. Достаточно объективно и сравнение по постепенному изменению их средней численности из года в год. Последнее характеризует их полиномиальный тренд.

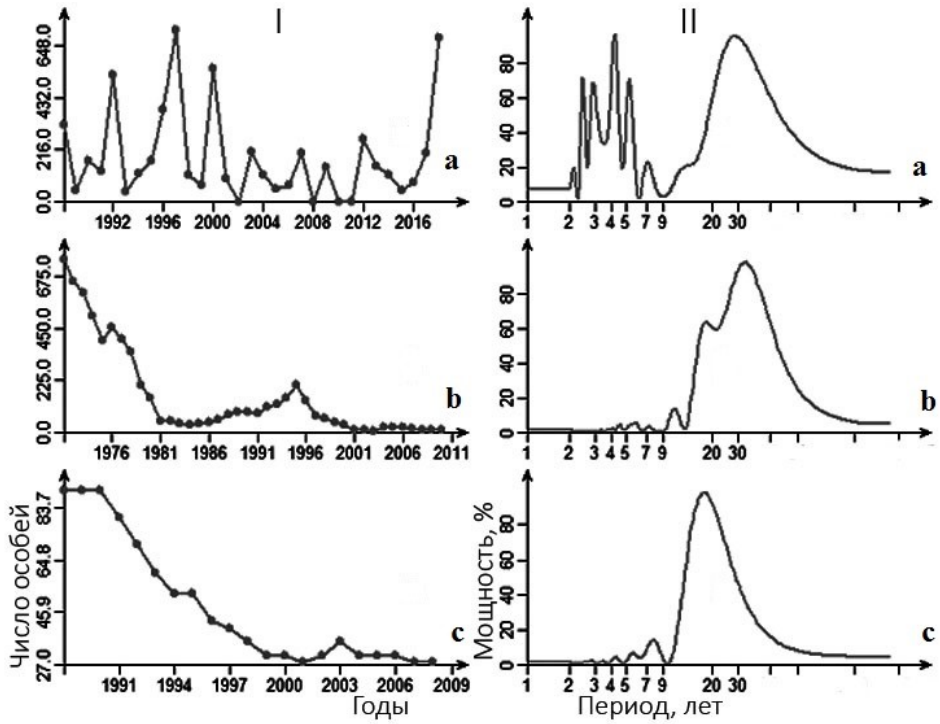
Таблица 1. Статистические характеристики параметров многолетней динамики численности лесного северного оленя на территории различных ООПТ

ООПТ	n, лет	Численность $M \pm m$, особей	σ	CV, %	Тренд
Юганский заповедник	31	184.3 ± 34.80	193.73	105.12	217.591 – 2.222 * t; $\alpha > 0.05$
Верхне-Кондинский заказник	40	152 ± 31.39	198.54	130.62	402.120 – 12.827 * t; $R^2 = 0.570$; $\alpha \leq 0.01$
Саяно-Шушенский заповедник	21	47.62 ± 5.03	23.04	48.38	81.158 – 3.354 * t; $R^2 = 0.816$; $\alpha \leq 0.01$
Заповедник «Кузнецкий Алатау»	5	85.8 ± 18.13	40.53	44.24	84.400 – 16.00 * t; $\alpha > 0.05$
Байкальский заповедник	6	23 ± 1.81	4.43	19.26	4.567 + 0.085 * t; $\alpha > 0.05$

Примечание. n – число рассматриваемых лет, M – среднее, m – ошибка среднего, σ – квадратичное отклонение, CV – коэффициент вариации, R^2 – коэффициент детерминации.

Для имеющих наиболее длинный ряд наблюдений ООПТ рассчитали хронограммы хода численности северного оленя (рисунок), которые позволяют приблизительно

оценить возможные многолетние циклы, а также сравнить синхронность изменений численности северных оленей на общем промежутке времени (1988–2011 гг.).



Динамика численности популяции (I) и спектр ее колебаний (II) у северного оленя в заповедниках «Юганский» (a), «Саяно-Шушенский» (c) и заказнике «Верхне-Кондинский» (b)

Chronogram of the population number (I) and spectra of its long-term fluctuations (II) in the reindeer (*Rangifer tarandus*): a – Yugansky Nature Reserve, b – Reserve "Verkhne-Kondinsky", c – Sayano-Shushensky Nature Reserve (I – X-axis – Time, year; Y-axis – number, individuals; II – X-axis – Period, year; Y-axis – Power, %)

Данные хронограмм перенесли на шкалу времени (II) и таким образом оценили скрытые периодические составляющие хода численности северных оленей, что позволяет визуально сравнивать совокупность многолетних циклов в разных популяциях. Для уточнения спектральных оценок динамики численности северного оленя на территориях ООПТ их характеристики сведены в табл. 2. Это позволяет сравнивать периодические составляющие, не только доминирующие по мощности, но и слабо проявленные на графических изображениях.

Таблица 2. Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики численности в различных популяциях лесного северного оленя

ООПТ	Период, лет							
	15–20	10–14	7–9	5.1–6	4.1–5	2.9–4	2.0–2.8	
Байкальский заповедник	-	-	-	-	-	3.0 0.507	-	-
Заповедник «Кузнецкий Алатау»	-	-	-	-	-	3.2 43.51	-	-

Верхне-Кондинский заказник		20.9 74.89	-	7.4 18.28	-	4.7 20.09	3.5 12.32	2.8 8.66	2.3 5.15
Саяно-Шушенский заповедник		17.4 6.43	-	7.6 2.40	5.5 1.60	4.2 1.29	3.4 0.84	2.8 0.87	-
Юганский заповедник		28.4 51.67	-	7.0 25.23	5.2 44.35	4.1 51.99	2.9 43.72	2.4 44.82	2.2 23.31
Погода	Осадки	15.3 31.39	-	-	5.9 24.92	-	3.7 26.81	2.8 30.56	2.4 15.01
	Температура	16.5 0.142	-	7.2 0.173	-	4.0 0.26	-	2.9 0.129	-

Примечание. Погодные характеристики даны только для Юганского заповедника; в строках верхняя цифра – период, лет; нижняя – мощность (амплитуда).

Обсуждение

В Байкальском заповеднике отметили небольшой, но статистически недостоверный положительный тренд численности. Возможно, стадо северного оленя в этом заповеднике медленно растет. Однако, несмотря на особый режим, исключающий влияние антропогенного фактора, численность лесного северного оленя в большинстве ООПТ (за период наблюдения) постепенно и достоверно снижается. Подобная картина наблюдается на большой части его ареала. Так, в Архангельской области численность лесного северного оленя (в первую очередь по причине массового браконьерства с использованием снегоходов) стала быстро сокращаться с конца 1980-х гг. К началу XXI в. ареал обитания лесного северного оленя в этом регионе вновь приобрел очаговый характер (Мамонтов, Ефимов, 2011). В последние пять лет этот вид практически исчез в восточных районах Карелии (Панченко, Блюдник, 2009). В аналогичном состоянии находится якутская популяция лесного северного оленя, которая под влиянием антропогенного воздействия (браконьерство, разработка месторождений полезных ископаемых, лесные пожары и трансформация местообитаний вида) значительно сократила свою численность (Мордосов, Кривошапкин, 2008). Для таких растительноядных млекопитающих, как северный олень, изменения растительного покрова в результате антропогенных воздействий или климатических смен, сопровождающиеся изменениями кормового качества растительности, всегда сопровождаются колебаниями (пульсацией) границ ареала или численности (Абатуров, 2005).

Средняя многолетняя численность северного оленя в рассматриваемых ООПТ значительно отличается в связи с невысокой численностью вида в заповедниках Алтае-Саянского региона (АСР). Однако это не препятствует сравнению статистических параметров разных популяций. В ХМАО – Югре численность северного оленя имеет значительный размах варьирования, тогда как в АСР этот показатель относительно стабилен.

Многолетняя динамика численности часто представляет собой на хронограмме сложную кривую пилообразной формы (см. рисунок, Ia), и по расстояниям между максимумами или минимумами можно определить множество циклических колебаний. Может такая хронограмма представляться в виде сглаженной траектории, но и тогда на ней будут проявлены хотя бы небольшие локальные пики (см. рисунок, Ib, c). Для более точного их установления нужно представить данные учетов не на шкале времени, а на частотной шкале. Тогда на полученном спектре колебаний проявится их значение и соотношение их мощностей (см. рисунок, IIb).

Визуально на спектре динамики численности северного оленя в Юганском заповеднике (см. рисунок, IIa) хорошо заметно ~2-3-летнее колебание, далее (близкие к нему) ~4- и ~6-летние колебания (см. рисунок, IIa). Из низкочастотных колебаний проявлены на спектре ~10-20-летние и 30-летние периодические составляющие. Спектр колебаний численности северных оленей из Верхне-Кондинского заказника (см.

рисунок, IIb) имеет абсолютно доминирующее по мощности ~20-30-летнее колебание. Его пик с очень широким основанием, видимо, маскирует несколько низкочастотных циклов. Все остальные цикличности, а на спектре они тоже присутствуют, незначительны по мощности, и многие из них совпадают по периоду с колебаниями, зафиксированными в Юганском заповеднике (см. рисунок, IIa), что делает динамику численности северного оленя в этих районах вполне соизмеримой. Динамика численности северного оленя в Саяно-Шушенском заповеднике почти повторяет таковую из Верхне-Кондинского заказника (см. рисунок, IIc). Здесь также абсолютно доминирует по мощности низкочастотный ритм, но отдельные пики проявлены и в средних частотах.

Для уточнения картины произвели расчет некоторых параметров обнаруженных колебаний (см. табл. 2). У динамики численности северного оленя в Юганском заповеднике проявились несколько периодических составляющих. В полосе высоких (2–4-летних) частот отмечены 2.1, 3.6 и 4.1-летние колебания (в порядке убывания мощности). Довольно значительные по мощности циклы есть и в средних (5–6-летних) частотах. В низких (10–17-летних) частотах спектра периодические составляющие незначительны по мощности, однако далее (в 20–30-летних частотах) этот показатель значительно возрастает и становится доминирующим.

В расположенных в одном регионе Юганском заповеднике и Верхне-Кондинском заказнике спектральные характеристики цикличности динамики численности северного оленя совпадают в большинстве частотных полос спектра (см. табл. 2). Наиболее точное совпадение ритмов наблюдается в средней полосе частот (7.4-летняя цикличность), а также в высоких частотах (от 2- до 5-летних циклов). Проявлены и особенности спектров динамики численности вида для этих территорий. Они выражены как в несовпадениях одинаковых колебаний плотности по мощности, так и в проявленности некоторых колебаний. Так, в Юганском заповеднике присутствуют ~10- и 5.5-летние ритмы, не зафиксированные для заказника (см. табл. 2).

Спектр колебаний численности северного оленя в Саяно-Шушенском заповеднике близок к таковому в Верхне-Кондинском заказнике, как по набору гармонических составляющих, так и по соотношению их мощностей (см. рисунок, IIb, c; табл. 2). Доминируют на обоих территориях низкочастотные колебания, приблизительно 20-летние, следующий по мощности ~7-летний цикл. Кроме того, практически совпадают гармонические составляющие в высоких частотах. И это несмотря на заметное различие территорий как по широте, так и по рельефу местности.

По численности популяции и ее вариабельности близки группировки северного оленя в заповедниках «Саяно-Шушенский» и «Кузнецкий Алатау». Незначительная продолжительность наблюдений в заповедниках «Байкальский» и «Кузнецкий Алатау» позволила уверенно выделить только один цикл – 3-летний (см. табл. 2).

На колебания численности северного оленя могут оказывать влияние погодные факторы. Например, для Юганского заповедника при анализе данных непараметрическими методами значимых коэффициентов корреляции между численностью лесного северного оленя и погодой (количеством осадков и температурой воздуха) выявить не удалось. Обнаружили слабую положительную связь между численностью северного оленя и среднегодовой температурой воздуха ($r = 0.30895; P_{0.05} = 0.388, P_{0.01} = 0.496$) и слабую отрицательную связь между численностью северного оленя и количеством осадков ($r = -0.12888, P_{0.05} = 0.388, P_{0.01} = 0.496$). Однако анализ скрытых гармонических составляющих колебаний этих параметров показал, что колебания численности северного оленя могут сохранять свою устойчивость, синхронизируясь с близкими по значениям ритмами погоды. В Юганском заповеднике такая синхронизация хорошо соответствует температурным ритмам в каждой полосе частот. Кроме того, особенно успешно колебания численности северного оленя синхронизируются с колебаниями среднегодового количества осадков. Практически все ритмы количества осадков имеют соответствующий близкий цикл с колебаниями численности вида (см. табл. 2). Это и не удивительно, принимая во внимание, что в данном районе большую часть года осадки выпадают в виде снега.

Глубина снежного покрова в зимний период играет важную роль в жизни северного оленя. От нее зависят энергетические затраты и на передвижение этих копытных, и, отчасти, на добычу ими корма. Кормовые и погодные условия существенно воздействуют на состояние популяции диких северных оленей (Колпащиков, 2000). Суровая и многоснежная зима в сочетании с высоким фактором беспокойства могут вызывать падеж или сильное истощение животных, негативно сказывающееся на процессе размножения.

Заключение

Ход многолетней динамики численности в популяциях лесного северного оленя описывается кривой неправильной формы. Такая картина динамики численности обусловлена многими периодическими составляющими, которые в ней присутствуют.

Для многолетней цикличности численности северного оленя на всех рассмотренных территориях при достаточной продолжительности наблюдений (20 и более лет) характерны доминирующие по мощности 20–30-летние циклы численности. В средних частотах проявлены маломощные 5- и 7-летние колебания численности. Кроме того, во всех рассмотренных случаях фиксируются устойчивые циклы в полосе высоких (2–4-летних) частот.

Колебания численности лесного северного оленя могут синхронизироваться с периодическими составляющими климата в регионе обитания. В Юганском заповеднике для каждой гармонической составляющей популяционной цикличности северного оленя имеются соответствующие, близкие по значению периода, гармоники климатических параметров. Наиболее точная синхронизация происходит с цикличностью среднегодового количества осадков, которые, возможно, имеют в жизни этого вида копытных большее значение, чем цикличность среднегодовых температур.

Библиография

Абатуров Б. Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 10. С. 1251–1271.

Бондарь М. Г. Многолетняя динамика и современное состояние популяции лесного северного оленя (*Rangifer tarandus valentinae*) Алтае-Саянской горной страны // Вестник КрасГАУ. 2015. № 5. С. 40–44.

Васильченко А. А., Истомов С. В., Волков С. В., Бондарь М. Г., Захарченко В. Н. Современное состояние популяции лесного северного оленя на ООПТ Алтае-Саянского региона: Отчет о выполнении НИР . 2008. 41 с.

Волков М. А., Ларин Е. Г. Факторы, влияющие на состояние кондинской популяции дикого северного оленя на территории ХМАО – Югры // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. № 1. С. 73–74.

Воробьев В. Н. Многолетняя динамика численности охотничье-промысловых животных заказника «Верхне-Кондинский» (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Фауна Урала и Сибири. Региональный фаунистический журнал. 2015. № 1. С. 107–118.

Ердаков Л. Н. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах . LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2011. 152 с.

Колпащиков Л. А. Таймырская популяция дикого северного оленя (Биологические основы управления и устойчивого использования ресурсов): Автореф. дис. … д-ра биол. наук . Норильск, 2000. 48 с.

Красная книга Российской Федерации (животные) . М.: Изд-во АСТ: Астрель, 2001. 862 с.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы . Изд. 2-е / Под ред. А. М. Васина, А. Л. Васиной. Екатеринбург: Баско, 2013. 460 с.

Кузякин В. А. Охотничья таксация . М.: Лесн. пром-сть, 1979. 200 с.

Мамонтов В. Н., Ефимов В. А. Экологические и этологические особенности

изолированных группировок лесного северного оленя в Архангельской области // Вестник охотоведения. 2011. Т. 8. № 2. С. 139–147.

Мордосов И. И., Кривошапкин А. А. Состояние численности лесных популяций дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* Linneaus, 1758) Якутии // Вестник ЯГУ. 2008. Т. 5. № 4. С. 5–10.

Марпл-мл. С. Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения . М.: Мир, 1990. 584 с.

Насимович А. А. Основные направления в разработке методов количественного учета диких копытных // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 64–83.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных . М.: Сов. наука, 1954. 490 с.

Новиков В. П. Проблемы сохранения и восстановления кондинской популяции лесного северного оленя // Вестник охотоведения. 2011. Т. 8. № 2. С. 148–154.

Панченко Д. В., Блюдник Л. В. К вопросу о распространении и условиях обитания лесного северного оленя в Карелии // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы науч.-практ. конф. Рязань, 2009. С. 254–256.

Переясловец В. М., Стариков В. П. Современное распределение и численность северного оленя в Юганском заповеднике // Вестник СурГу. Биологические науки. 2016. Вып. 3 (13). С. 49–53.

Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Труды Окского заповедника. 1973. Вып. 9. С. 35–49.

Соколов Г. А. Распространение, численность и экология дикого северного оленя в центральной части Западного Саяна. Дикий северный олень в СССР . М.: Сов. Россия, 1975. С. 191–198.

Соколов Г. А. Дикий северный олень гор юга Сибири // Дикий северный олень: экология, вопросы охраны и рационального использования. М., 1983. С. 122–130.

Телепнев В. Г., Ердаков Л. Н. Описание цикличности динамики численности в популяции глухаря (*Tetrao Urogallus* L., 1758) при многолетнем ее мониторинге // Сибирский экологический журнал. 2014. № 5. С. 703–710.

DYNAMICS AND LONG-TERM CYCLIC CHANGES IN THE NUMBER OF SOME POPULATIONS OF FOREST SUBSPECIES OF THE REINDEER

PEREYASLOVETS Vladimir Mikhailovich — *Ph.D., State Nature Reserve "Yuganskiy" (628458, Ugut, Surgut district, Russian Federation), pvm16@yandex.ru*

ERDAKOV Lev Nikolaevich — *D.Sc., Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (630091, 11 Frunze St., Novosibirsk, Russian Federation), microtus@yandex.ru*

HIDEKEL Vladimir Veniaminovich — *State Nature Reserve "Baikalskiy" (671220, 34 Krasnogvardeyskaya St., Tanhoi, Kabanskiy district), vvhidekel@gmail.com*

Keywords: reindeer, forest subspecies, population, population dynamics, long-term cycle

Received on: 19 March 2019
Published on: 11 October 2019

Summary: The population of the forest subspecies of the reindeer is declining rapidly; its range has divided into several isolated areas. For conservation purposes, a full study of its population characteristics is necessary, with an emphasis on population dynamics. To reveal the cyclical fluctuations in different populations, we used long-term data from the Yugansky, Sayano-Shushensky Baikalsky and Kuznetsky- Alatau nature reserves (zapoveniks) and from the Verkhne-Kondinsky sanctuary (zakaznik).The influence of the anthropogenic factor is excluded due to the strict protection rules in these territories. Besides, we estimated the influence of annual average air temperature and precipitation on the forest reindeer population dynamics in the Yugansky Nature Reserve. In calculations we used spectral analysis software. In all the studied territories except for the Baikalsky Nature Reserve, the populations are gradually and reliably declining. In the Baikalsky Nature Reserve a slight, statistically unreliable increase in the reindeer numbers is noted. In all the examined territories during a sufficient observation period of at least 20–30 years, the reindeer populations demonstrate power-dominant 15–20 year cyclic fluctuations. In the mid-frequency range, we revealed low-power 5- and 7-year cycles. In the high-frequency range (2–4 years), stable cycles are observed in all territories. In the Yugansky Nature Reserve, the correlation between the reindeer population dynamics cycling and precipitation and air temperatures was revealed. For each harmonic component of the population cycling, there are corresponding harmonics of these climatic parameters similar in period value. The most accurate adjustment is observed to the average annual precipitation values, which probably play a more significant role in the life of these ruminants compared to average annual temperatures.

References

Abaturov B. D. Food resources, food provision and the survivability of the populations of herbivorous mammals, Zoologicheskiy zhurnal. 2005. T. 84. No. 10. P. 1251–1271.

Bondar' M. G. Long-term dynamics and current state of the forest reindeer population

(Rangifer tarandus valentinae) of the Altai-Sayan mountain country, Vestnik KrasGAU. 2015. No. 5. P. 40–44.

Digital spectral analysis and its applications. M.: Mir, 1990. 584 p.

Erdakov L. N. Biological rhythms: individual, population, community. Cyclicity in living systems. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2011. 152 p.

Kolpaschikov L. A. Taimyr population of wild reindeer (Biological basis of management and sustainable use of resources). Noril'sk, 2000. 48 p.

Kuzyakin V. A. Game taxation. M.: Lesn. prom-st', 1979. 200 p.

Mamontov V. N. Efimov V. A. Ecological and ethological features of isolated groups of forest reindeer in Arkhangelsk region, Vestnik ohotovedeniya. 2011. T. 8. No. 2. C. 139–147.

Mordosov I. I. Krivoshapkin A. A. The status of forest populations of wild reindeer (Rangifer tarandus Linneaus, 1758) in Yakutia, Vestnik YaGU. 2008. T. 5. No. 4. P. 5–10.

Nasimovich A. A. The main directions in the development of the methods of quantitative censuring of wild ungulate animals, Resursy fauny promyslovyh zverey v SSSR i ih uchet. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. P. 64–83.

Novikov G. A. The field studies of ecology of terrestrial vertebrate. M.: Sov. nauka, 1954. 490 p.

Novikov V. P. The problems of conservation and restoration of the Konda population of forest reindeer, Vestnik ohotovedeniya. 2011. T. 8. No. 2. P. 148–154.

Panchenko D. V. Blyudnik L. V. On the issue of distribution and habitat of forest reindeer in Karelia, Ekologiya, evolyuciya i sistematika zhivotnyh: Materialy nauch, prakt. konf. Ryazan', 2009. P. 254–256.

Pereyaslovec V. M. Starikov V. P. Modern reindeer distribution and population size in Yugansky nature reserve, Vestnik SurGu. Biologicheskie nauki. 2016. Vyp. 3 (13). P. 49–53.

Priklonskiy S. G. The winter route accounting of game animals, Trudy Okskogo zapovednika. 1973. Vyp. 9. P. 35–49.

Sokolov G. A. Distribution, number and ecology of reindeer in the Central part of the Western Sayan. Wild reindeer in the USSR. M.: Sov. Rossiya, 1975. P. 191–198.

Sokolov G. A. Wild reindeer in the mountain of southern Siberia, Dikiy severnyy olen': ekologiya, voprosy ohrany i racional'nogo ispol'zovaniya. M., 1983. P. 122–130.

Telepnev V. G. Erdakov L. N. Urogallus L. The description of cyclicity of population dynamics in the capercaillie population (Tetrao Urogallus L., 1758) under its Long-term monitoring, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2014. No. 5. P. 703–710.

The Red Book of Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Yugra: animals, plants, mushrooms. Izd. 2-e, Pod red. A. M. Vasina, A. L. Vasinoy. Ekaterinburg: Basko, 2013. 460 p.

The Red Book of the Russian Federation (animals). M.: Izd-vo AST: Astrel', 2001. 862 p.

Vasil'chenko A. A. Istomov S. V. Volkov S. V. Bondar' M. G. Zaharchenko V. N. Current state of the forest reindeer population in the specially protected natural areas of Altai-Sayan region. 2008. 41 p.

Volkov M. A. Larin E. G. The factors affecting the state of the Konda reindeer population in the territory of KHMAO – Yugra, Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, ohotovedeniya i zverovodstva. 2007. No. 1. P. 73–74.

Vorob'ev V. N. Long-term dynamics of the number of game animals in the reserve "Verkhne-Kondinsky" (KHMAO – Yugra), Fauna Urala i Sibiri. Regional'nyy faunisticheskiy zhurnal. 2015. No. 1. P. 107–118.

Смирнов Л. П., Суховская И. В., Кочнева А. А. Вариабельность некоторых показателей антиоксидантной защиты и концентрации белка у молоди колюшки трехиглой (Gasterosteus aculeatus) Белого моря в летний период // Принципы экологии. 2019. № 2. С. 98–109. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8542

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.52:574.38:577.127

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ И КОНЦЕНТРАЦИИ БЕЛКА У МОЛОДИ КОЛЮШКИ ТРЕХИГЛОЙ (GASTEROSTEUS ACULEATUS) БЕЛОГО МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

СМИРНОВ Лев Павлович	*д. б. н., Институт биологии Карельского научного центра РАН (185910 РК, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), levps@rambler.ru*
СУХОВСКАЯ Ирина Викторовна	*к. б. н., Институт биологии Карельского научного центра РАН (185910 РК, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), sukhovskaya@inbox.ru*
КОЧНЕВА Альбина Александровна	*Институт биологии Карельского научного центра РАН (185910 РК, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), ko4neva93@yandex.ru*

Ключевые слова: колюшка трехиглая, белок, глутатион, глутатион-S-трансфераза, гваякол-пероксидаза, каталаза

Рецензент: Д. Л. Лайус

Получена: 14 декабря 2018 года

Подписана к печати: 02 июля 2019 года

Аннотация. Содержание белка и глутатиона в тканях мальков трехиглой колюшки, а также активность глутатион-S-трансферазы и гваякол-пероксидазы изменялись в процессе роста от июля к августу и отличались у личинок из лагуны Колюшковая от рыб из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма. В губе Сельдяная и проливе Сухая Салма кормовая база достаточна для питания и роста мальков, в то время как биоразнообразие и численность пищевых объектов в лагуне чрезвычайно низки, что оказало негативное воздействие на личинок из лагуны Колюшковая, которое отразилось на весовых характеристиках, накоплении белка и приводило к активации обоих ферментов антиоксидантной защиты (глутатион-S-трансферазы и гваякол-пероксидазы). Изменение таких показателей, как снижение среднего веса, уровня глутатиона и активности глутатион-S-трансферазы, выявленное у личинок из пролива Сухая Салма, связано, вероятно, с более низким температурным режимом в этом биотопе. Поэтому в августе превалировали мальки, вылупившиеся в июле, для которых характерны более низкие значения вышеуказанных показателей.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* – признанный модельный объект эволюционной биологии и смежных областей (Barber, 2013). В последние годы собрана существенная информация по экологии этого вида в Белом море. Изучена

долговременная динамика численности вида (Лайус и др., 2013), роль в трофических цепях (Демчук и др., 2018), морфологическая изменчивость (Доргам и др., 2018). Эти исследования важны для корректной интерпретации других данных, получаемых на колюшке, включая биохимические.

Жизненный цикл *G. aculeatus* включает резкую смену условий обитания, например, в ходе нерестовых миграций из открытого моря в прибрежные и пресноводные биотопы со свойственным им специфическим комплексом абиотических (температура, соленость, состав грунта, скорость течений и др.) и биотических (кормовые объекты, хищники, паразиты) факторов. Нерест колюшки происходит обычно в мае – июне. Молодь в течение июля – сентября пребывает в районе нерестилищ, где активно питается и достигает массы около 150–200 мг и длины тела 25 мм.

На изменение условий среды организм в первую очередь отвечает активацией биохимических систем антиоксидантной защиты. Процессы возникновения свободных радикалов, активных форм кислорода (АФК) и ответных реакций на них в нормальных физиологических условиях в организме сбалансированы. При воздействии различных факторов как экзогенного (физические, химические, биологические), так и эндогенного (дефекты митохондриального дыхания, специфические ферменты) происхождения взаимодействие между прооксидантами и антиоксидантными системами приходит в неустойчивое состояние, при котором баланс может сдвигаться в сторону роста концентрации свободных радикалов и АФК. В этих случаях возникает окислительный стресс, для защиты от которого и предназначена сложная многоуровневая система антиоксидантной защиты, состоящая из низкомолекулярных антиоксидантов, в частности глутатиона (Zhang, Forman, 2012), и комплекса специфических ферментов, в состав которого входят глутатион-S-трансфераза, различные пероксидазы и каталаза.

Изучение вариабельности компонентов антиоксидантной защиты в процессе активного роста, когда физиологическое состояние рыбы очень лабильно, а также под воздействием различных факторов внешней среды внесет вклад в понимание фундаментальных основ локальных адаптаций эктотермных организмов.

В задачу настоящей работы входило определение концентрации водорастворимого белка, глутатиона, активности глутатион-S-трансферазы, гваякол-пероксидазы и каталазы у молоди колюшки трехиглой, отловленной в июле – августе в трех акваториях Кандалакшского залива Белого моря, отличающихся по условиям среды.

Материалы

Для исследования выбрано три достаточно типичных биотопа, существенно отличающихся условиями среды (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика мест взятия проб (по Доргам и др., 2018)
Table 1. The description of sampling places (by Dorgam et al., 2018)

Места вылова	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
Географические координаты	66°33'80.66" N, 33°62'25.16" E	66°31'32.62" N, 33°64'59.53" E	66°31'16.96" N, 33°64'73.70" E
Общая характеристика	Треугольная губа с широким входом (глубина около 8 м) и мелководной вершиной	Соединена с морем только в полную воду. Глубина до 4 м	Биотоп с довольно быстрым нарастанием глубины до 5 м
Амплитуда прилива, м	2.5	0.3	2.5

Водная растительность	Фукусы на литорали, очень густая зостера на большей части акватории	Зостера в районе, прилегающем к главному входу, в других частях лагуны ее мало. Фукусов практически нет	Фукусы на камнях, разреженная зостера в более глубокой части
Зоопланктон	Прибрежное сообщество с массовыми для Беломорья видами	Со второй половины июня абсолютное доминирование рачка *Acartia longiremis*. К концу августа он исчезает	Прибрежное сообщество с массовыми для Беломорья видами

Методы

Сбор и первичная обработка проб. Личинки трехиглой колюшки отловлены 31 июля и 18 августа 2017 г. Немедленно после поимки рыб замораживали в жидком азоте и хранили в нем до начала анализа. Перед анализом мальков взвешивали, затем измельчали ножницами, добавляли буферный раствор 50 мМ трис-HCl, pH 7.5, в соотношении 1:4 (вес:объем) и гомогенизировали в гомогенизаторе Disruptor Genie (USA). Гомогенат центрифугировали при 60000 g 1 час в рефрижераторной центрифуге Allergra 64r (Beckman, USA). Полученный супернатант использовали для экспериментов.

Концентрацию восстановленного глутатиона (GSH) определяли по Hissin, Hilf (1976) с модификациями. Растворимые белки гомогената осаждали с помощью 5 % трихлоруксусной кислоты. Образовавшийся осадок отделяли центрифугированием при 2500 g в течение 15 мин. Надосадочную жидкость доводили до pH 8.5 с помощью 5N NaOH, затем добавляли 0.4 М трис-HCl буфер (pH 8.5), содержащий 5 мМ EDTA. Затем в реакционную смесь добавляли 0.01%-ный раствор ортофталевого альдегида (Sigma-Aldrich) в метаноле, приготовленный непосредственно перед использованием. После перемешивания смесь инкубировали при комнатной температуре в течение 15 мин и затем измеряли его флуоресценцию (Em – 420 нм, Ex – 350 нм). Концентрацию глутатиона вычисляли с помощью калибровочного графика, построенного по результатам измерений растворов GSH (Sigma-Aldrich) с концентрацией от 0.5 до 20 мкг/мл (0.0016 до 0.065 μМ/мл) в 0.4 М трис-HCl буферном растворе (pH 8.5), содержащем 5 мМ EDTA.

Активность глутатион-S-трансферазы (GST) определяли по скорости связывания восстановленного глутатиона (GSH) с субстратом 1-хлор-2,4-динитробензолом (CDNB) (Habig et al., 1974). В лунку планшета вносили 225 мкл реакционной смеси, содержавшей 1 мМCDNB и 1 мМGSH в 0.125 М фосфатном буфере (pH 6.5). Реакцию начинали добавлением 25 мкл раствора гомогената. Увеличение оптической плотности раствора при длине волны 340 нм фиксировали непрерывно в течение 5 мин при 25 °C с помощью планшетного ридера CLARIOstar Basic Unit (BMG Labtech, Germany). Относительная активность фермента в тканях рыб представлена как количество μМ продукта реакции, образовавшегося за минуту в пересчете на мг растворимого белка в ткани (μM/mgprotein * min).

Активность гваякол-зависимой пероксидазной активности (GuPx) определяли по Chance, Maehly (1955) с модификациями. В день анализа готовили реакционную смесь, которая содержала 10 мМ гваякола, 25 мМ перекиси водорода в 0.05 М фосфатном буфере, pH 7.4. Реакцию начинали добавлением реакционной смеси к супернатанту. Измерение проводили при длине волны 470 нм в течение 3 мин при 25 ºC на планшетном ридере CLARIOstar Basic Unit. Относительную активность выражали в μМ продукта реакции/мг растворимого белка в ткани * мин.

Активность каталазы (CAT) определяли по Beers, Sizer (1952) с модификациями.

В день анализа готовили реакционную смесь, которая содержала 25 мМ перекиси водорода в 0.05 М фосфатном буфере, pH 7.4. После добавления супернатанта дегенерацию перекиси водорода измеряли по падению оптической плотности раствора при длине волны 240 нм в течение 3 мин при 26 ºС. Относительную активность выражали как μM H_2O_2/mg protein * min.

Концентрацию растворимого белка в супернатанте определяли спектрофотометрически по поглощению пептидной связи при длине волны 220 нм при 26 ºС (Суховская и др., 2010). Для построения калибровочного графика в день анализа готовили растворы бычьего сывороточного альбумина различной концентрации (0.02–0.1 мг/мл) в буферном растворе 50 мМ трис-HCl, pH 7.5.

Математическую обработку результатов проводили общепринятыми методами (Ивантер, Коросов, 2014). Достоверность различий определяли с помощью непараметрического теста Манна – Уитни (программа Past 3) с поправкой на множественные сравнения Беньямини – Хохберга (Benjamini, Hochberg, 2000). Различия считали достоверными при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

У молоди, отловленной 18 августа в губе Сельдяная, масса тела увеличилась на 20 % ($p = 0.02$) по сравнению с особями, собранными 31 июля (табл. 2). Изначально этот показатель был достоверно ниже, чем у особей из лагуны Колюшковая и пролива Сухая Салма ($p = 0.001$ и $p = 0.01$ соответственно). В двух других биотопах изменение массы тела было несколько иным. В лагуне масса мальков в июле – августе практически не изменилась, а в проливе даже снизилась ($p = 0.03$) и в августе была достоверно ниже, чем у молоди из губы Сельдяная ($p = 0.045$) и июльских мальков из лагуны Колюшковая ($p = 0.006$).

Таблица 2. Масса молоди колюшки (г) в разные месяцы
Table 2. The weight of threespine stickleback juveniles (g) in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	0.14* ($n = 7$)	0.18 ($n = 7$)	0.18* ($n = 6$)
Ошибка среднего	0.008	0.004	0.008
Медиана	0.14	0.18	0.17
Стандартное отклонение	0.019	0.011	0.019
Минимум	0.11	0.16	0.16
Максимум	0.17	0.19	0.21
		август	
Среднее	0.17* ($n = 7$)	0.17 ($n = 6$)	0.14* ($n = 7$)
Ошибка среднего	0.009	0.007	0.009
Медиана	0.18	0.17	0.14
Стандартное отклонение	0.024	0.017	0.025
Минимум	0.14	0.14	0.12
Максимум	0.21	0.19	0.18

В июле концентрация белка в тканях молоди не зависела от места вылова и имела близкие значения (табл. 3). В августе содержание белка в тканях у мальков, пойманных в губе Сельдяная и проливе Сухая Салма, увеличилось на 13 и 28 % соответственно, а в лагуне Колюшковая осталось без изменений. Оценка по тесту Манна – Уитни не показала статистически значимых различий.

Таблица 3. Концентрация водорастворимого белка (мг/мл) у молоди колюшки в разные месяцы
Table 3. The content of water-soluble proteins (mg/ml) in threespine stickleback juveniles in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	57.75 (*n* = 7)	56.37 (*n* = 6)	54.71 (*n* = 12)
Ошибка среднего	5.17	3.12	5.88
Медиана	59.04	56.08	49.34
Стандартное отклонение	12.66	8.24	14.40
Минимум	44.02	44.05	39.75
Максимум	74.02	66.13	79.18
Счет	6	7	6
		август	
Среднее	65.06 (*n* = 7)	57.64 (*n* = 6)	69.99 (*n* = 12)
Ошибка среднего	6.11	3.47	8.53
Медиана	60.89	58.04	62.00
Стандартное отклонение	16.18	8.49	29.55
Минимум	43.35	45.17	42.73
Максимум	92.40	67.86	154.01

Как видно из табл. 4, уровень GSH в тканях июльских мальков из всех исследованных биотопов в среднем был несколько выше, чем в августе, однако различия статистически недостоверны.

Таблица 4. Содержание глутатиона (μM/мг белка) у молоди колюшки в разные месяцы
Table 4. The content of glutathione (μM/mg protein) in threespine stickleback juveniles in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	0.23 (*n* = 6)	0.24 (*n* = 7)	0.26 (*n* = 12)
Ошибка среднего	0.024	0.009	0.021

Медиана	0.23	0.25	0.27
Стандартное отклонение	0.059	0.026	0.052
Минимум	0.15	0.2	0.18
Максимум	0.32	0.28	0.31
		август	
Среднее	0.24 (*n* = 7)	0.23 (*n* = 6)	0.25 (*n* = 12)
Ошибка среднего	0.011	0.02	0.008
Медиана	0.23	0.24	0.26
Стандартное отклонение	0.029	0.050	0.027
Минимум	0.20	0.16	0.21
Максимум	0.28	0.3	0.3

В июле наиболее высокая активность GST (табл. 5) зарегистрирована у личинок из лагуны Колюшковая и пролива Сухая Салма. Тем не менее статистически достоверные различия по этому показателю между особями из всех трех биотопов отсутствовали. Стоит отметить, то лагуна и пролив соединены между собой и в период прилива между ними происходит водообмен. Возможно, имеет место частичное перемешивание личиночных стад в местах отбора материала.

В августе активность фермента у мальков из лагуны Колюшковая увеличилась в 1.7 раза ($p = 0.006$) по сравнению с июлем. У личинок из губы Сельдяная также отмечен некоторый, но статистически недостоверный, рост активности в августе. Обращает на себя внимание тот факт, что уровень активности GST в тканях рыб из лагуны в августе был достоверно выше, чем у июльских и августовских особей из других биотопов ($p < 0.016$). А у рыб из пролива отмечен противоположный эффект. Активность GST в августе была в 1.8 раза ниже, чем в июле ($p = 0.005$).

Таблица 5. Активность глутатион-S-трансферазы (μM продукта реакции/mg белка*мин) у молоди колюшки в разные месяцы

Table 5. The activity of glutathione S-transferase (μM of reaction product /mg protein*min) in threespine stickleback juveniles in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	6.44 (*n* = 6)	7.80 (*n* = 7)	7.17 (*n* = 6)
Ошибка среднего	1.32	0.89	1.07
Медиана	5.38	8.19	8.27
Стандартное отклонение	3.23	2.37	2.63
Минимум	3.22	5.38	3.33
Максимум	11.21	11.31	9.73
		август	
Среднее	7.91 (*n* = 7)	13.27* (*n* = 6)	4.32* (*n* = 12)

Ошибка среднего	1.26	1.4	0.55
Медиана	9.33	12.43	3.95
Стандартное отклонение	3.34	3.43	1.89
Минимум	2.7	8.89	1.97
Максимум	11.65	17.32	8.42

Как видно из табл. 6, в июле самый высокий уровень активности GuPx обнаружен у мальков из лагуны Колюшковая, который в 3.0–5.8 раза был выше, чем у рыб из пролива и губы Сельдяная (p = 0.007 и 0.003 соответственно). В августе между мальками из лагуны и рыбами из пролива и губы сохранилась трехкратная достоверная разница (p = 0.005 и 0.007).

Таблица 6. Гваякол-пероксидазная активность (nM продукта реакции/mg protein*min) у молоди колюшки в разные месяцы
Table 6. The guajacol peroxidase activity (nM of reaction product /mg protein*min) in threespine stickleback juveniles in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	0.11 (n = 3)	0.64* (n = 5)	0.21 (n = 6)
Ошибка среднего	0.018	0.099	0.042
Медиана	0.12	0.70	0.16
Стандартное отклонение	0.03	0.22	0.10
Минимум	0.08	0.03	0.11
Максимум	0.14	0.83	0.35
		август	
Среднее	0.19 (n = 5)	0.59* (n = 6)	0.40 (n = 8)
Ошибка среднего	0.038	0.099	0.072
Медиана	0.16	0.58	0.17
Стандартное отклонение	0.09	0.24	0.53
Минимум	0.12	0.29	0.07
Максимум	0.32	0.95	1.67

У мальков из лагуны Колюшковая были более низкие показатели активности каталазы по сравнению с рыбами из двух других биотопов, но статистически значимых различий не обнаружено (табл. 7). По-видимому, существенной разницы по температуре между акваториями на момент взятия материала не было.

Таблица 7. Активность каталазы (μM H_2O_2/mg protein*min) у молоди колюшки в разные месяцы
Table 7. The activity of catalase (μM H_2O_2/mg protein*min) in threespine stickleback

juveniles in different months

	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
		июль	
Среднее	1.03 (*n* = 5)	0.71 (*n* = 4)	0.98 (*n* = 5)
Ошибка среднего	0.14	0.21	0.09
Медиана	1.22	0.87	1.05
Стандартное отклонение	0.32	0.48	0.19
Минимум	0.53	0.52	0.71
Максимум	1.28	1.29	1.16
		август	
Среднее	1.04 (*n* = 5)	0.72 (*n* = 4)	1.06 (*n* = 10)
Ошибка среднего	0.22	0.10	0.13
Медиана	0.88	0.68	1.00
Стандартное отклонение	0.49	0.20	0.43
Минимум	0.62	0.52	0.55
Максимум	1.85	0.99	1.78

Обсуждение

Изменение показателей массы за период с 31 июня по 19 августа отличалось у мальков из разных акваторий. Если в губе Сельдяная средняя масса рыб достоверно увеличивалась ($p = 0.02$), то у мальков из лагуны Колюшковая почти не изменилась, а у рыб из пролива Сухая Салма достоверно снижалась ($p = 0.03$). Представляется вероятным, что стадо мальков в губе Сельдяная достаточно однородно, в отличие от двух других биотопов. Отсутствие роста массы у рыб из губы Колюшковая и ее снижения в проливе Сухая Салма может быть связано с тем, что в улове превалировали личинки, вылупившиеся в июле. Установлено (Демчук и др., 2018), что в первой декаде июля численность взрослых колюшек в лагуне Колюшковая была очень низкой (нерест закончился), в то время как в проливе отмечена высокая плотность самцов на 1 м^2, что указывает на активный нерест. Лагуна и пролив соединены между собой, и во время прилива между ними происходит активный водообмен. Возможно, имело место частичное перемешивание стад в местах отбора материала.

Концентрация водорастворимого белка в тканях обычно используется как вторичный показатель для пересчетов при определении активности ферментов. На наш взгляд, сравнительное изучение вариабельности уровня водорастворимых белков в тканях рыб может дать дополнительную информацию о влиянии различных факторов внешней среды на состояние организма в целом. Несмотря на то что оценка по тесту Манна – Уитни не показала статистически значимых различий между мальками из исследованных акваторий по этому показателю, тем не менее можно предположить, что тенденция к более быстрому росту в августе уровня белка у личинок из Губы Сельдяная и пролива Сухая Салма по сравнению с особями из лагуны Колюшковая связана с кормовой базой данных биотопов. Биоразнообразие зоопланктона в лагуне чрезвычайно низкое, кроме того, к августу численность объектов питания падает до минимальных значений (Демчук и др., 2018), что, вероятно, нашло свое отражение в накоплении белка у колюшек из лагуны Колюшковая.

В качестве неэнзиматического маркера окислительного стресса в клетках используют такой показатель, как концентрация GSH (Grim et al., 2013). Известно, что при колебаниях температуры окружающей среды изменяется интенсивность окислительно-восстановительных процессов и, соответственно, количества АФК, что отражается на уровне глутатиона в тканях (Yuksel et al., 2008; Суховская и др., 2014). Показано, что у нототений *Notothenia rossii* и *N. coriiceps* в процессе акклимации от 0 до 8 ºС концентрация GSH в тканях увеличивалась (Machado et al., 2014). Другой коллектив авторов (Souza et al., 2018), проводивший аналогичные исследования, не выявил статистически значимых изменений в содержании GSH у этих видов рыб. Возможно, отсутствие изменений в содержании GSH в тканях мальков связано с близкими значениями температуры (в диапазоне 21–24 ºС) во всех исследованных биотопах в июле и августе.

GSH-зависимые антиоксидантные ферменты, в частности GST и GuPx, используются как маркеры окислительного и температурного стресса (Leggatt et al., 2007; Grim et al., 2013). В августе отмечен рост активности GST у рыб из губы Сельдяная и лагуны Колюшковая. Если у особей из губы изменения были статистически недостоверны, то у мальков из лагуны обнаружено статистически значимое увеличение активности фермента, что может быть связано с ухудшением экологических условий в августе. У мальков из пролива Сухая Салма зафиксировано достоверное снижение активности GST. Природа этого феномена пока неясна. Но можно предположить, что он не связан с температурным режимом акватории вылова. В частности, установлено, что на активность фермента у креветок *Crangon crangon* L. ни температура, ни соленость не оказывали влияния (Menezes et al., 2006). У нототений *N. rossii* повышение температуры на 4˚ приводило к росту активности GST уже через сутки (Klein et al., 2017). А другими исследователями показано снижение активности фермента у этого вида при повышении температуры (Machado et al., 2014) либо отсутствие реакции (Souza et al., 2018). Сравнительный анализ активности GST в зимний (+12 ºС) и летний (+24 ºС) периоды у пяти видов рыб, обитающих в Tagus эстуарии в Португалии, показал рост активности при повышении температуры у четырех видов, а у пятого (черный бычок *Gobius niger*) были характерные циклические колебания (Madeira et al., 2013).

GuPx – один из ферментов, защищающих клеточные мембраны от избыточного количества перекиси водорода и перекисного окисления липидов, превышающих физиологический уровень при различного рода стрессовых воздействиях (Grim et al., 2011), одним из которых является температурный фактор. Несмотря на то что оценка по тесту Манна – Уитни не показала статистически значимых различий между мальками из исследованных акваторий по этому показателю, тем не менее можно предположить, что тенденция к более быстрому росту в августе уровня белка у личинок из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма по сравнению с особями из лагуны Колюшковая связана с кормовой базой данных биотопов. Биоразнообразие зоопланктона в лагуне чрезвычайно низкое, кроме того, к августу численность объектов питания падает до минимальных значений (Демчук и др., 2018), что, вероятно, нашло свое отражение в накоплении белка у колюшек из лагуны Колюшковая.

CAT – фермент, нейтрализующий перекись водорода, являющуюся одной из АФК, которые возникают в организме в ответ на разного рода стрессовые воздействия, в том числе и температурные. Показано, например, что активность каталазы в мышцах молоди морского окуня *Dicentrarchus labrax* на 15-й день эксперимента при температуре воды 24 ºС была в 2 раза выше, чем при 18 ºС (Vinagre et al., 2012). В процессе тепловой акклимации у *N. coriiceps* и *N. rossii,* по данным одних авторов, отмечено снижение активности CAT (Forgatti et al., 2017), а по данным других – стимуляции активности CAT не происходило (Klein et al., 2017; Souza et al., 2018). На период сбора материала температура воды в исследованных биотопах не имела существенных различий, поэтому этот фактор не оказывал влияния на активность CAT. У молоди из лагуны Колюшковая среднестатистическая активность фермента была

ниже, чем у рыб из других акваторий. Возможно, экологическая обстановка в лагуне оказывает негативное воздействие на мальков. Это видно на примере GST и GuPx, имевших более высокие показатели активности у рыб из лагуны по сравнению с таковыми из других биотопов. Тем не менее обстановка не является критической и не стимулирует образование очень высоких концентраций перекиси водорода в результате окислительного стресса, которые успешно нейтрализуются GuPx и не требуют дополнительной активации каталазы.

Заключение

Экологические условия трех исследованных биотопов Белого моря (губа Сельдяная, лагуна Колюшковая, пролив Сухая Салма) оказали влияние на содержание белка, глутатиона, а также активность GST и GuPx в тканях мальков колюшки трехиглой. Изменения биохимических показателей в процессе роста с июля по август отличались у личинок из лагуны Колюшковая от такового рыб из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма. Экологическая ситуация в лагуне оказывала негативное воздействие на молодь колюшки, выразившееся в отсутствии накопления средней массы, увеличения уровня водорастворимого белка и активации двух ферментов антиоксидантной защиты (GST и GuPx). В проливе Сухая Салма основной нерест колюшки происходит позднее, чем в других акваториях, поэтому в августовском улове превалировали мальки, вылупившиеся в июле, что отразилось на показателях средней массы, уровня глутатиона и активности GST.

Библиография

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 4. С. 1–17. DOI: 10.17076/them818.

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Савельев П. Д., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. DOI: 10.17076/them819.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учебное пособие . 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с.

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52. http://ras.ru/publishing/nature.aspx

Суховская И. В., Борвинская Е. В., Смирнов Л. П., Немова Н. Н. Сравнительный анализ методов определения концентрации белка – спектрофотометрии в диапазоне 200–220 нм и по Бредфорд // Труды КарНЦРАН. Сер. Экспериментальная биология. 2010. № 2. С. 68–71.

Суховская И. В., Борвинская Е. В., Бахмет И. Н., Немова Н. Н., Смирнов Л. П. Влияние термошока на уровень глутатиона и активность глутатион S-трансферазы в тканях мидии *Mytilus edulis* L. // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 150–156.

Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology // Trends Parasitol. 2013. Vol. 29 (11). P. 556–566. DOI: 10.1016/j.pt.2013.09.004.

Beers R. F., Sizer I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // Biol. Chem. 1952. Vol. 195. No 1. P. 133–140.

Benjamini Y., Hochberg Y. On the Adaptive Control of the False Discovery Rate in Multiple Testing With Independent Statistics // Journal of Educational and Behavioral Statistics. 2000. Vol. 25. No 1. P. 60–83. DOI: 10.3102/10769986025001060

Chance B., Maehly A. C. Assay of catalase and peroxidases // Methods Enzymol. 1955. Vol. 2. P. 764–775.

Forgati M., Kandalski P. K., Herrerias T., Zaleski T., Machado C., Souza M. R. D. P., Donatti L. Effects of heat stress on the renal and branchial carbohydrate metabolism and antioxidant system of Antarctic fish // J. Comp. Physiol. B. 2017. Vol. 187. P. 1137–1154. DOI:

10.1007/s00360-017-1088-3.

Grim J. M., Hyndman K. A., Kriska T., Girotti A. W., Crockett E. L. Relationship between oxidizable fatty acid content and level of antioxidant glutathione peroxidases in marine fish // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 3751–3759.

Grim J. M., Simonik E. A., Semones M. C., Kuhn D. E., Crockett E. L. The glutathione dependent system of antioxidant defense is not modulated by temperature acclimation in muscle tissues from striped bass, Morone saxatilis // Comp. Biochem. Physiol. 2013. Vol. A 164. P. 383–390.

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation // J. Biol. Chem. 1974. Vol. 249. No 22. P. 7130–7139.

Hissin P. J., Hilf R. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues // Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 74. No 1. P. 214–226.

Klein R. D., Borges V. D., Rosa C. E., Colares E. P., Robaldo R. B., Martinez P. E., Bianchini A. Effects of increasing temperature on antioxidant defense system andoxidative stress parameters in the Antarctic fish *Notothenia coriiceps* and *Notothenia rossii* // Journal of Thermal Biology. 2017. Vol. 68. P. 110–118. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2017.02.016.

Leggatt R. A., Brauner C. J., Schulte P. M., Iwama G. K. Effects of acclimation and incubation temperature on the glutathione antioxidant system in killifish and RTH-149 cells // Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. Vol. 146. P. 322–328.

Machado C., Zaleski T., Rodrigues E., Carvalho C. S., Cadena S. M. S. C. G., Gustavo J., Krebsbach P., Rios F. S., Donatti L. Effect of temperature acclimation on the liver antioxidant defence system of the Antarctic nototheniids Notothenia coriiceps and Notothenia rossi // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 2014. Vol. 172–173. P. 21–28.

Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Vinagre C., Diniz M. S. Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2013. Vol. 166. P. 237–243.

Menezes S., Soares A. M. V. M., Guilhermino L., Peck M. R. Biomarker responses of the estuarine brown shrimp *Crangon crangon* L. to non-toxic stressors: Temperature, salinity and handling stress effects // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. Vol. 335. P. 114–122.

Souza M. R. D. P., Herrerias T., Zaleski T., Forgati M., Kandalski P. K., Machado C., Silva D. T., Piechnik C. A., Moura M. O., Donatti L. Heat stress in the heart and muscle of the Antarctic fishes Notothenia rossii and Notothenia coriiceps: Carbohydrate metabolism and antioxidant defence // Biochimie. 2018. Vol. 146. P. 43–55. DOI: 10.1016/j.biochi.2017.11.010.

Vinagre C., Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Diniz M. Effect of temperature on oxidative stress in fish: Lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* // Ecological Indicators. 2012. Vol. 23. P. 274–279.

Yuksel S., Asma D., Yesilada O. Antioxidative and methabolic responses to extended cold exposure to extended cold exposure in rats // Acta Biol. Huang. 2008. Vol. 59. No 1. P. 57–66. DOI: 10.1556/ABiol.59.2008.1.5.

Zhang H., Forman H. J. Glutathione synthesis and its role in redox signaling // Semin Cell Dev Biol. 2012. Vol. 23. P. 722–728.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках бюджетной темы № 0221-2017-0050 (№ г. р. АААА-А17-117031710039-3) «Биохимические механизмы, определяющие сходство и различия в развитии адаптаций у гидробионтов морских и пресноводных экосистем». Авторы выражают благодарность сотрудникам СПбГУ Д. Л. Лайусу за консультативную помощь, Т. С. Ивановой, М. В. Иванову, Н. В. Поляковой, А. Е. Бахваловой и П. В. Головину за сбор материала.

VARIABILITY OF SOME ANTIOXIDANT DEFENSE PARAMETERS AND CONCENTRATION OF PROTEIN IN THE LARVAE OF THE THREE-SPINED STICKLEBACK (GASTEROSTEUS ACULEATUS) IN WHITE SEA IN THE SUMMER

SMIRNOV Lev	*DSc, Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk Karelia 185910, Russia), levps@rambler.ru*
SUKHOVSKAYA Irina	*PhD, Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian (11 Pushkinskaya St. Petrozavodsk Karelia 185910, Russia), sukhovskaya@inbox.ru*
KOCHNEVA Albina	*Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian (11 Pushkinskaya St. Petrozavodsk Karelia 185910, Russia), ko4neva93@yandex.ru*

Keywords: threespine stickleback, protein, glutathione, glutathione S-transferase, guajacol peroxidase, catalase

Reviewer: D. Lajus

Received on: 14 December 2018

Published on: 02 July 2019

Summary: The content of protein and glutathione in the tissues of fries of the three-spined stickleback and the activity of glutathione S-transferase and guaiacol peroxidase changed in the process of growth from July to August. They were different in larvae from the lagoon Kolyskovaya , in those from the Bay Seldjanaja and from the channel Sukhaya Salma. In the Bay Seldjanaja and the channel Sukhaya Salma, the food reserve is sufficient for feeding and growth of fries, while the biodiversity and the number of food objects in the Kolyushkovaya lagoon are extremely low. It has a negative impact on the larvae, which affect their weight, protein accumulation, and lead to the activation of both enzymes of antioxidant protection (glutathione S-transferase and guaiacol peroxidase). In the larvae from the channel Sukhaya Salma the decrease in the average weight as well as in the levels of glutathione and activity of glutathione S-transferase were revealed. These changes are probably related to the lower temperature in this biotope. Therefore, in August fries hatched in July prevailed; they are characterized by lower values of the above indicators.

References

Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology, Trends Parasitol. 2013. Vol. 29 (11). P. 556–566. DOI: 10.1016/j.pt.2013.09.004.

Beers R. F., Sizer I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase, Biol. Chem. 1952. Vol. 195. No 1. P. 133–140.

Benjamini Y., Hochberg Y. On the Adaptive Control of the False Discovery Rate in Multiple Testing With Independent Statistics, Journal of Educational and Behavioral Statistics. 2000. Vol. 25. No 1. P. 60–83. DOI: 10.3102/10769986025001060

Chance B., Maehly A. C. Assay of catalase and peroxidases, Methods Enzymol. 1955. Vol. 2. P. 764–775.

Demchuk A. S. Ivanov M. V. Ivanova T. S. Polyakova N. V. Golovin P. V. Layus D. L.

Feeding of the threespine stickleback Gasterosteus aculeatus (Linnaeus, 1758) in spawning grounds, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2018. No. 4. P. 1–17. DOI: 10.17076/them818.

Dorgam A. C. Golovin P. V. Ivanova T. S. Ivanov M. V. Savel'ev P. D. Layus D. L. Morphological variation of threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus) at different stages of spawning period, Trudy KarNC RAN. 2018. No. 4. P. 59–73. DOI: 10.17076/them819.

Forgati M., Kandalski P. K., Herrerias T., Zaleski T., Machado C., Souza M. R. D. P., Donatti L. Effects of heat stress on the renal and branchial carbohydrate metabolism and antioxidant system of Antarctic fish, J. Comp. Physiol. B. 2017. Vol. 187. P. 1137–1154. DOI: 10.1007/s00360-017-1088-3.

Grim J. M., Hyndman K. A., Kriska T., Girotti A. W., Crockett E. L. Relationship between oxidizable fatty acid content and level of antioxidant glutathione peroxidases in marine fish, J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 3751–3759.

Grim J. M., Simonik E. A., Semones M. C., Kuhn D. E., Crockett E. L. The glutathione dependent system of antioxidant defense is not modulated by temperature acclimation in muscle tissues from striped bass, Morone saxatilis, Comp. Biochem. Physiol. 2013. Vol. A 164. P. 383–390.

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation, J. Biol. Chem. 1974. Vol. 249. No 22. P. 7130–7139.

Hissin P. J., Hilf R. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues, Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 74. No 1. P. 214–226.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction in the quantitative biology: study guide. 3-e izd., ispr. i dop. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. 298 p.

Klein R. D., Borges V. D., Rosa C. E., Colares E. P., Robaldo R. B., Martinez P. E., Bianchini A. Effects of increasing temperature on antioxidant defense system andoxidative stress parameters in the Antarctic fish Notothenia coriiceps and Notothenia rossii, Journal of Thermal Biology. 2017. Vol. 68. P. 110–118. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2017.02.016.

Layus D. L. Ivanova T. S. Shatskih E. V. Ivanov M. V. “Waves of Life” of the White Sea stickleback, Priroda. 2013. No. 4. P. 43–52. http://ras.ru/publishing/nature.aspx

Leggatt R. A., Brauner C. J., Schulte P. M., Iwama G. K. Effects of acclimation and incubation temperature on the glutathione antioxidant system in killifish and RTH-149 cells, Comp. Biochem. Physiol. A. 2007. Vol. 146. P. 322–328.

Machado C., Zaleski T., Rodrigues E., Carvalho C. S., Cadena S. M. S. C. G., Gustavo J., Krebsbach P., Rios F. S., Donatti L. Effect of temperature acclimation on the liver antioxidant defence system of the Antarctic nototheniids Notothenia coriiceps and Notothenia rossi, Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 2014. Vol. 172–173. P. 21–28.

Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Vinagre C., Diniz M. S. Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish, Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2013. Vol. 166. P. 237–243.

Menezes S., Soares A. M. V. M., Guilhermino L., Peck M. R. Biomarker responses of the estuarine brown shrimp Crangon crangon L. to non-toxic stressors: Temperature, salinity and handling stress effects, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2006. Vol. 335. P. 114–122.

Souza M. R. D. P., Herrerias T., Zaleski T., Forgati M., Kandalski P. K., Machado C., Silva D. T., Piechnik C. A., Moura M. O., Donatti L. Heat stress in the heart and muscle of the Antarctic fishes Notothenia rossii and Notothenia coriiceps: Carbohydrate metabolism and antioxidant defence, Biochimie. 2018. Vol. 146. P. 43–55. DOI: 10.1016/j.biochi.2017.11.010.

Suhovskaya I. V. Borvinskaya E. V. Bahmet I. N. Nemova N. N. Smirnov L. P. The influence of thermostress on the level of glutathione and the activity of glutathione S-transferase in mussels Mytilus edulis L., Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2014. No. 5. P. 150–156.

Suhovskaya I. V. Borvinskaya E. V. Smirnov L. P. Nemova N. N. Comparative analysis of the methods for determining protein concentration – spectrophotometry in the range of 200–220 nm and the Bradford protein assay, Trudy KarNCRAN. Ser. Eksperimental'naya biologiya. 2010. No. 2. P. 68–71.

Vinagre P., Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Diniz M. Effect of temperature on oxidative stress in fish: Lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile sea bass, Dicentrarchus labrax, Ecological Indicators. 2012. Vol. 23. P. 274–279.

Yuksel S., Asma D., Yesilada O. Antioxidative and methabolic responses to extended cold exposure to extended cold exposure in rats, Acta Biol. Huang. 2008. Vol. 59. No 1. P. 57–66. DOI: 10.1556/ABiol.59.2008.1.5.

Zhang H., Forman H. J. Glutathione synthesis and its role in redox signaling, Semin Cell Dev Biol. 2012. Vol. 23. P. 722–728.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.2

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (BETULA PENDULA ROTH) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (УФА, РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

ТАГИРОВА Олеся Васильевна	*кандидат биологических наук, Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы (450008, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Октябрьской революции, 3-а), olecyi@mail.ru*
КУЛАГИН Алексей Юрьевич	*доктор биологических наук, Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН (450054, Республика Башкортостан , г. Уфа, Проспект Октября, д. 69), coolagin@list.ru*
ЗАЙЦЕВ Глеб Анатольевич	*доктор биологических наук, Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН (450054, Республика Башкортостан , г. Уфа, Проспект Октября, д. 69), forestry@mail.ru*

Ключевые слова: береза повислая, промышленный центр, морфология листа, изменчивость

Рецензент: Г. Э. Кудинова

Получена: 16 января 2019 года

Подписана к печати: 02 июля 2019 года

Аннотация. В работе представлены данные о сезонных изменениях морфологических параметров листьев в насаждениях березы повислой (Betula pendula Roth) в пределах Уфимского промышленного центра. Постоянные пробные площади выбирались с учетом уровня загрязнения и были заложены в зоне непосредственного воздействия промышленного производства (северная часть г. Уфы) и в зоне относительного контроля (западная часть города, рекреационная зона). Для характеристики особенностей роста листьев березы был выполнен корреляционный анализ и оценена глубина корреляционной связи между площадью и массой листьев. Теснота корреляционной связи в зоне загрязнения и характер связи в мае относится к категории «слабой», в июне – «сильной»; в июле и сентябре – «умеренной». По количественным характеристикам тесноты связи в зоне относительного контроля характер корреляционной связи относится к категории «сильной». Значения массы листа и площади листа березы свидетельствуют о том, что в условиях промышленного загрязнения наблюдается равномерное развитие листьев в течение вегетационного периода 2016 г. Однако корреляционный анализ позволил установить неоднозначную связь между массой листа и площадью листа, что можно объяснить адаптивными реакциями березы повислой, которые проявляются при сезонном развитии листьев.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

В границах крупных промышленных центров происходят нарушения формирования

структурных компонентов экосистемы. В техногенных условиях произрастания древесные растения испытывают угнетение роста и развития (Кулагин, 1974, 1980). Показано, что древесные растения, произрастающие в условиях преимущественного углеводородного загрязнения окружающей среды, характеризуются такими адаптивными реакциями, как увеличение сезонной продолжительности роста, формирование повышенной массы ассимиляционных органов, изменение архитектуры корневой системы и массы корней (Кулагин, Зайцев, 2008).

Объект исследования – насаждения березы повислой (*Betula pendula* Roth).

Цель исследования – выявление сезонной динамики морфологических параметров листьев березы повислой по количественным характеристикам тесноты корреляционной связи.

Материалы

Исследования осуществлялись в 2016 г. на территории Уфимского промышленного центра. В лесных насаждениях г. Уфы заложены постоянные пробные площади (ПП) в контрастных лесорастительных условиях.

Площадка ПП 1 (зона загрязнения) заложена вблизи нефтеперерабатывающих заводов на территории Орджоникидзевского района в лесных культурах. Формула древостоя 10 Б. Средний диаметр 24 см, средняя высота 21 м, полнота 0.8, средний возраст 43 года. Подрост: *Populus balsamifera* L., *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill. Сомкнутость 0.4. Подлесок: *Sorbus aucuparia* L., *Padus avium* Mill., Euonymus verrucosus SCOP, *Corylus avellana* L., *Acer platanoides* L. Проективное покрытие 30 %. Травяной покров: *Plantago major* L., *Arctium lappa* L., *Aegopodium podagraria* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.). Druce (*Polygonatum officinale* All.), *Poa angustifolia* L., *Geum urbanum* L., *Paris quadrifolia* L., *Galium odioratum* (L.) Scop., *Artemisia glauca* Pall., *Arctium nemorales* Lej., *Urtica dioica* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Chelidonium majus* L., *Poa supine* Schrad. Общее проективное покрытие 35 %.

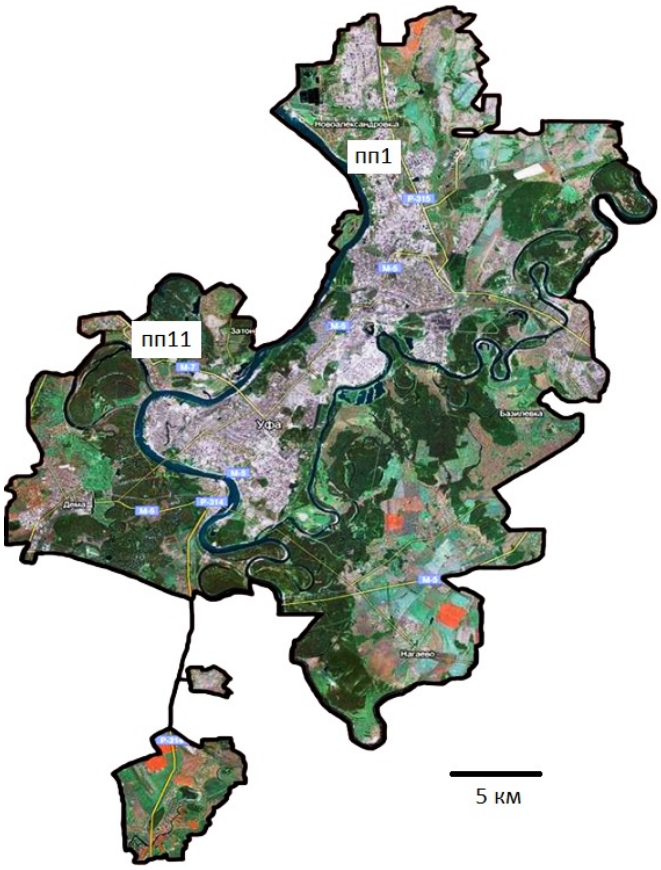


Рис. 1. Размещение пробных площадок в г. Уфа
Fig. 1. Placing trial plots in Ufa

Площадка ПП 11 (зона относительного контроля – без воздействия промышленных выбросов) заложена в сквере Волна на территории Ленинского района г. Уфы в лесных культурах. Формула древостоя 10 Б. Средний диаметр 25 см, средняя высота 23 м, полнота 0.8, средний возраст 46 лет. Подрост: *Populus balsamifera* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. Сомкнутость 0.4. Подлесок: *Sorbus aucuparia* L., Euonymus verrucosus SCOP. Проективное покрытие 30 %. Травяной покров: *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Cynoglossum officinalis* L., *Achillea millefolium* L., *Geum urbanum* L., *Galium odioratum* (L.) Scop., *Aegopodium podagraria* L., *Artemisia vulgaris* L., *Agrimonia pilosa* Lebed., *Dryopteris lilix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L., *Urtica dioica* L., *Arctium nemorales* Lej., *Plantago major* L., *Campanula trachelium* L., *Taraxacum oridinalis* Wigg., *Chelidonium majus* L., *Linaria vulgaris* Mill. Общее проективное покрытие 70 %.

Методы

Работы по характеристике породного состава и состояния древесной растительности проводили по стандартным методикам, при этом были использованы:

1. Методы изучения лесных сообществ (Методы изучения…, 2002).

2. Методы исследования морфологических параметров листьев (Bradshaw et al., 2007; Tech et al., 2018) с помощью программы AreaS.

3. Статистическая обработка (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984; Mathematics…, 2007) результатов исследований производилась в программах STATISTICA, Excel и GraphPad Prism (Ивантер, Коросов, 2014).

По условиям произрастания листья должны быть собраны с растений, находящихся в одинаковых экологических условиях (уровень освещенности, увлажнения и т. д.). Выбирали растения, произрастающие на открытых участках, достигшие генеративного возрастного состояния. Листья были собраны из одной и той же части кроны с разных сторон (север, юг, запад, восток), с максимального количества доступных веток относительно равномерно вокруг дерева (с каждой пробной площади ежемесячно отбиралось по 100 листьев). Использовали листья с укороченных побегов. Размер листьев был сходным, средним для данного растения (Cornelissen et al., 2003).

Исследования проводились на гербарном материале. Из каждой партии листьев рандомизированно (Cornelissen et al., 2003) выбирались листья, у которых измерялись следующие параметры: площадь листа (см^2), масса листа (г). Масса листовой пластинки определялась в воздушно-сухом состоянии на электронных лабораторных весах ВЛТЭ-150 (Госметр, Россия). Площадь листа измеряли с использованием программы по определению площади сложных фигур «AreaS» 2.1, работа которой основана на сканировании двух фигур, площадь одной из них известна (шаблон), с последующим их сравнением и расчетом площади другой фигуры. Погрешность определения площади не превышает 0.001 %. Для определения площади фигур с помощью программы «AreaS» было использовано оборудование и программное обеспечение: ПК Aquarius Pro P30 S42, сканер (Canon LaserBase MF6560PL), графический редактор с возможностью сканировать изображения (IrfanView).

Погодные характеристики года исследований приведены по метеорологической станции Уфа-Дема (широта – 54°43¢, долгота – 55°50¢) по данным ВНИИ гидрометеорологической информации – мировой центр данных (ВНИИГМИ-МЦД) (Индекс ВМО – 28722) и National Climatic Data Center, National oceanic and atmospheric administration (NCDC NOAA) (GHCND:RSM00028722).

Результаты

Ранее было установлено (Кулагин, Тагирова, 2015), что относительное жизненное состояние березовых насаждений, подвергающихся воздействию выбросов нефтеперабатывающих предприятий, харктериризуется как «ослабленное». Деревья березы на ПП 1 имеют плохо сформированную ажурную крону (густота кроны – 55–65 %), стволы плохо очищаются от мертвых сучьев (доля мертвых сучьев – 20–45 %). Отмечаются повреждения стволов энтомопоражениями (кладка яиц, стволовые заселения), фитопатологические повреждения (образование на стволе плодовых тел грибов) и суховершинность. Относительное жизненное состояние насаждений в зоне относительного контроля (ПП 11) характеризуется как «здоровое». Густота кроны составляет 85–95 %.

Наличие на стволе мертвых сучьев – от 1 до 15 %. Степень повреждения листьев токсикантами и насекомыми составляет 0–10 %. Суховершинность не выражена, фитопатологические повреждения отсутствуют, повреждения стволов энтомопораженими (кладка яиц, стволовые заселения) незначительные.

В результате проведенных исследований в зоне загрязнения (ПП 1) и в зоне относительного контроля (ПП 11) на основании расчетов были получены средние значения площади и массы листьев в период вегетации (табл. 1).

Таблица 1. Сезонные изменения площади и массы листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) в 2016 г. в разных условиях произрастания (Уфимский промышленный центр)

Сроки	ПП 1 (зона загрязнения)		ПП 11 (зона относительного контроля)	
	Площадь листа, см2	Масса листа, г	Площадь листа, см2	Масса листа, г
Июнь	12.46	0.07	14.09	0.08
Июль	13.89	0.10	13.58	0.09
Август	14.03	0.10	15.34	0.11
Сентябрь	-	-	12.85	0.10
Октябрь	15.88	0.12	15.14	0.11

Установлено, что в 2016 г. на фоне среднемесячных значений температуры и осадков (табл. 2) в зоне загрязнения (ПП 1) прослеживается равномерное увеличение площади и массы листьев березы с июня по октябрь. При этом в зоне относительного контроля (ПП 11) такая динамика была выявлена только по массе листьев. Полученные значения по площади листьев березы в зоне относительного контроля в течение вегетационного периода различаются. Максимальные значения площади листьев были выявлены в августе, а минимальные значения – в сентябре.

Таблица 2. Краткая характеристика погодных условий года исследований по данным метеостанции Уфа-Дема

Месяц	Температура, 0С			Влажность, %		Сумма	Количество (макс.)	Число дней
	ср.	мин.	макс.	ср.	мин.	осадков	выпавших осадков, мм	с осадками
I	-12	-29.9 (02.01.2016)	+0.8 (09.01.2016)	74	33 (23.01.2016)	50	9.0 за 12 ч. (20.01.2016)	22
II	-4.6	-18.8 (12.02.2016)	+6.3 (25.02.2016)	80	46 (21.02.2016)	42	5.0 за 12 ч. (17.02.2016)	16
III	-1.2	-17.2 (21.03.2016)	+11.0 (26.03.2016)	73	32 (16.03.2016)	30	5.0 за 12 ч. (17.02.2016)	19
IV	9.1	-3.4 (09.04.2016)	+24.1 (16.04.2016)	66	21 (25.04.2016)	44	10.0 за 12 ч. (03.04.2016)	18
V	14.3	-1.3 (09.05.2016)	+30.3 (27.05.2016)	54	16 (05.05.2016)	26	8.0 за 12 ч. (13.05.2016)	12
VI	17.8	+2.3 (02.06.2016)	+30.3 (21.06.2016)	61	23 (02.06.2016)	56	21.0 за 12 ч. (21.06.2016)	10
VII	21.1	+10.0 (07.07.2016)	+32.5 (31.07.2016)	62	24 (28.07.2016)	18	6.0 за 12 ч. (10.07.2016)	8
VIII	23.2	+1.9 (30.08.2016)	+35.4 (17.08.2016)	55	14 (31.08.2016)	19	14.0 за 12 ч. (12.08.2016)	9
IX	12.2	+3.3 (08.09.2016)	+24.8 (22.09.2016)	75	15 (01.09.2016)	61	11.0 за 12 ч. (13.09.2016)	23

За год	5.1	-35.6 (21.12.2016)	+35.4 (17.08.2016)	69	14 (31.08.2016)	507	21.0 за 12 ч. (21.06.2016)	210

На ПП 1 (табл. 3) отмечается более высокий коэффициент вариации (выше 30 %), что свидетельствует о высокой изменчивости листьев.

Таблица 3. Сезонные изменения площади (S, см^2) и массы (M, г) листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) в 2016 г. в разных условиях произрастания (Уфимский промышленный центр)

Показатель	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	S, см^2	M, г	S, см^2	M, г	S, см^2	M, г	S, см^2	M, г	S, см^2	M, г
ПП 1 (*n* = 10)										
Минимум	9.53	0.05	7.76	0.05	7.99	0.05	-	-	12.00	0.09
Максимум	15.93	0.09	19.21	0.18	16.99	0.16	-	-	20.44	0.18
Средний показатель	12.46	0.07	13.90	0.10	14.04	0.10	-	-	15.89	0.12
Отклонение стандартное	2.28	0.02	4.31	0.04	3.353	0.03	-	-	2.48	0.03
Ошибка станд.	0.72	0.01	1.36	0.01	1.06	0.01	-	-	0.79	0.01
Коэффициент вариации, %	18.25	22.24	**31.04**	**36.55**	23.88	**30.07**	-	-	15.62	21.93
Сумма	124.6	0.68	139	0.96	140.4	1.02	-	-	158.9	1.24
ПП 11 (*n* = 10)										
Минимум	9.13	0.04	8.66	0.06	10.07	0.08	8.60	0.06	9.66	0.06
Максимум	19.18	0.12	18.06	0.12	19.92	0.14	16.42	0.13	20.42	0.16
Средний показатель	14.09	0.08	13.58	0.09	15.34	0.11	12.86	0.10	15.15	0.11
Отклонение стандартное	3.52	0.02	2.87	0.02	3.32	0.02	2.79	0.03	3.55	0.03
Ошибка станд.	1.11	0.01	0.91	0.01	1.05	0.01	0.93	0.01	1.12	0.01
Коэффициент вариации, %	24.97	25.30	21.12	19.96	21.65	21.93	21.69	24.60	23.45	28.70
Сумма	141	0.82	135.8	0.92	153.4	1.06	115.7	0.91	151.5	1.11

Выявлен феномен неравномерного роста листьев березы в июне 2016 г. (период активного роста листьев) в условиях относительного загрязнения, что согласуется с мнением С. А. Мамаева (1973) об исключительной изменчивости листьев березы повислой и не противоречит сведениям о внутрипобеговой дифференциации листьев (Ермолова и др., 2014). Для характеристики особенностей формирования листьев березы был выполнен корреляционный анализ и оценена глубина корреляционной связи между площадью и массой листьев березы повислой (табл. 4).

Таблица 4. Корреляция (R2) между исследуемыми признаками массы и площади листьев березы повислой в различных условиях произрастания на территории Уфимского промышленного центра

Сроки	ПП1 (зона загрязнения)	ПП11 (зона относительного контроля)
Июнь	0.47	0.73

Июль	0.71	0.71
Август	0.52	0.75
Сентябрь	-	0.96
Октябрь	0.61	0.94

В зоне загрязнения (ПП 1) в июне и августе выявлена умеренная связь между площадью и массой. В июле и октябре – линейная связь между исследуемыми параметрами. В зоне относительного контроля (ПП 11) в ходе корреляционного анализа в июне, июле, августе выявлена линейная связь между площадью и массой листьев. В сентябре – связь между параметрами очень сильная, практически линейная зависимость. В октябре в ходе корреляционного анализа выявлена сильная связь между площадью и массой. В ходе исследования была выявлена прямая связь между площадью и массой листьев как в зоне относительного загрязнения, так и в зоне относительного контроля (Ивантер, Коросов, 2014).

Заключение

В условиях загрязнения отмечено равномерное увеличение площади и массы листьев березы с июня по октябрь, тогда как в зоне относительного контроля такая динамика выявлена только по массе листьев.

Показано, что теснота корреляционной связи площади листа и массы листа в зоне загрязнения и характер связи в июне относится к категории «слабая», в июле – «сильная», в августе и октябре – «умеренная». По количественным характеристикам тесноты связи площади листа и массы листа в зоне относительного контроля характер корреляционной связи относится к категории «сильная».

Числовые значения массы листа и площади листа березы повислой свидетельствуют о том, что в условиях промышленной зоны наблюдается равномерное развитие листа в течение вегетационного периода 2016 г.

Корреляционный анализ позволил установить неоднозначную связь между массой листа и площадью листа, что можно объяснить адаптивными реакциями березы повислой, которые проявляются при сезонном развитии листьев с учетом динамики климатических параметров.

Формирование ассимиляционного аппарата березы повислой в условиях преобладающего нефтехимического загрязнения окружающей среды происходит без значительных отклонений, что является специфической реакцией на углеводородный тип загрязнения.

Библиография

Ермолова Л. С., Гульбе Я. И., Гульбе Т. А. Динамика облиствения побегов ольхи серой и березы повислой в течение вегетационного сезона // Лесоведение. 2014. № 3. С. 11–22.

Зайцев Г. Н. Математическая статистка в экспериментальной ботанике . М., 1984. 424 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: учебное пособие . 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с.

Кулагин А. А., Зайцев Г. А. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала . М.: Наука, 2008. 171 с.

Кулагин А. Ю., Тагирова О. В. Лесные насаждения Уфимского промышленного центра: современное состояние в условиях антропогенных воздействий . Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2015. 196 с.

Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда . М.: Наука, 1974. 124 с.

Кулагин Ю. З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование . М.: Наука, 1980. 116 с.

Мамаев С. А. Внутривидовая изменчивость и проблемы интродукции древесных растений // Успехи интродукции растений. М.: Наука, 1973. С. 128–140.

Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева, И. Ю. Баккал, В. В. Горшков и др. СПб.: НИИХимии СпбГУ, 2002. 240 с.

Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Bradshaw J. D., Rice M. E., Hill J. H. Digital analysis of leaf surface area: effects of shape, resolution, and size // Journal of the Kansas Entomological Society. 2007. Vol. 80 (4). P. 339–347. DOI: 10.2317/0022-8567(2007)802.0.co

Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., ter Steege H., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G., Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy mesurements of plant functional traits worldwide // Australian Journals of Botany. 2003. Vol. 51. № 4. P. 335–380. DOI: 10.1071/bt02124

Mathematics for Ecology and Environmental Sciences / Eds. Y. Takeuchi, Y. Iwasa, K. Sato. Springer, 2007. 188 p. DOI: 10.1007/978-3-540-34428-5

Tech A. R. B., da Silva A. L. C., Meira L. A., de Oliveira M. E., Pereira L. E. T. Methods of image acquisition and software development for leaf area measurements in pastures // Computers and Electronics in Agriculture. 2018. Vol. 153. P. 278–284. DOI: 10.1016/j.compag.2018.08.025

Благодарности

Исследования выполнены в рамках деятельности по программе Научно-образовательного центра «Дендроэкология и природопользование» и с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Агидель» Уфимского федерального исследовательского центра РАН.

SEASONAL DYNAMICS OF CHANGES IN THE MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF SILVER BIRCH (BETULA PENDULA ROTH) LEAVES IN THE CONDITIONS OF INDUSTRIAL IMPACT (UFA, REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN)

TAGIROVA Olesya	*PhD, Bashkir state pedagogical University. M. Akmulla (450008, Republic of Bashkortostan, Ufa, October revolution st., 3-a), olecyi@mail.ru*
KULAGIN Alexey	*D.Sc., Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Science Center of the Russian Academy of Sciences (450054, Republic of Bashkortostan, Ufa, October Ave., 69), coolagin@list.ru*
ZAITSEV Gleb	*D.Sc., Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Science Center of the Russian Academy of Sciences (450054, Republic of Bashkortostan, Ufa, October Ave., 69), forestry@mail.ru*

Keywords: silver birch, industrial center, leaf morphology, variability

Reviewer: G. Kudinova

Received on: 16 January 2019
Published on: 02 July 2019

Summary: The paper presents the results of the study of seasonal changes in the morphological parameters of leaves of the silver birch (Betula pendula Roth). The investigation was carried out in the plantations within the Ufa industrial center. Permanent sample plots were selected taking into account the level of pollution and were laid in the zone of the direct impact of industrial production (the northern part of Ufa) and in the zone of relative control (the western part of the city, the recreation zone). To characterize the features of birch leaves growth, a correlation analysis was performed, and the depth of correlation between the area and the mass of leaves was estimated. The tightness of correlation in the contaminated area and the correlation in May is categorized as “weak”, in June – as "strong", in July and September – as "moderate". According to the quantitative characteristics of the correlation tightness, in the zone of relative control the correlation refers to the category of “strong”. The values of mass and area of a birch leaf indicate that in the conditions of industrial pollution the uniform development of leaves was observed during the growing season of 2016. However, the correlation analysis allowed us to establish that there was an ambiguous relationship between the mass and the area of the leaf. It can be explained by the adaptive reactions of birch that occur during the seasonal development of leaves.

References

Bradshaw J. D., Rice M. E., Hill J. H. Digital analysis of leaf surface area: effects of shape, resolution, and size // Journal of the Kansas Entomological Society. 2007. Vol. 80 (4). P. 339–347. DOI: 10.2317/0022-8567(2007)80[339:daolsa]2.0.co

Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., ter Steege H., Morgan H. D., van der Heijden M. G. A., Pausas J. G., Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy mesurements of plant functional traits worldwide, Australian Journals of Botany. 2003. Vol. 51. No. 4. P. 335–380. DOI: 10.1071/bt02124

Ermolova L. S. Gul'be Ya. I. Gul'be T. A. Dynamics of foliation of shoots of speckled

alder and silver birch during the vegetation season// Lesovedenie. 2014. No. 3. P. 11–22.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology: a study guide. 3-e izd., ispr. i dop. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. 298 p.

Kulagin A. A. Zaycev G. A. Larch Sukachev in extreme forest conditions of the southern Urals. M.: Nauka, 2008. 171 p.

Kulagin A. Yu. Tagirova O. V. Forest plantations of the Ufa industrial center: the current state in the conditions of anthropogenic impacts. Ufa: Gilem, Bashk. encikl., 2015. 196 p.

Kulagin Yu. Z. Forest-forming species, technogenesis and forecasting. M.: Nauka, 1980. 116 p.

Kulagin Yu. Z. Woody plants and industrial environment. M.: Nauka, 1974. 124 p.

Mamaev S. A. Intraspecific variability and problems of introduction of woody plants, Uspehi introdukcii rasteniy. M.: Nauka, 1973. P. 128–140.

Mathematics for Ecology and Environmental Sciences, Eds. Y. Takeuchi, Y. Iwasa, K. Sato. Springer, 2007. 188 p. DOI: 10.1007/978-3-540-34428-5

Methods of studying forest communities, E. N. Andreeva, I. Yu. Bakkal, V. V. Gorshkov i dr. SPb.: NIIHimii SpbGU, 2002. 240 p.

Plohinskiy N. A. Biometrics. M.: Izd-vo MGU, 1970. 367 p.

Tech A. R. B., da Silva A. L. C., Meira L. A., de Oliveira M. E., Pereira L. E. T. Methods of image acquisition and software development for leaf area measurements in pastures, Computers and Electronics in Agriculture. 2018. Vol. 153. P. 278–284. DOI: 10.1016/j.compag.2018.08.025

Zaycev G. N. Mathematical statistics in experimental botany in Russia. M., 1984. 424 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 504.73: 547.912

ПОЛИЦИКЛИЧЕСКИЕ АРОМАТИЧЕСКИЕ УГЛЕВОДОРОДЫ В РАСТЕНИЯХ ЕСТЕСТВЕННЫХ БУГРИСТЫХ БОЛОТ

ЯКОВЛЕВА Евгения Вячеславовна	*к. б. н., Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), kaleeva@ib.komisc.ru*
ГАБОВ Дмитрий Николаевич	*к. б. н., Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (167982, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), gabov@ib.komisc.ru*

Ключевые слова: растения, бугристые болота, полициклические ароматические углеводороды, естественные фитоценозы, лесотундра

Рецензент: О. В. Галанина

Получена: 26 февраля 2019 года
Подписана к печати: 28 июня 2019 года

Аннотация. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии определен качественный и количественный состав полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) доминантных растений бугристого болота. Установлено, что растения в естественных условиях могут содержать значительные количества полиаренов, которые в дальнейшем способны участвовать в формировании состава ПАУ тундровых торфяников. Выявлены значимые корреляционные зависимости между составом ПАУ сфагнума берегового, осок и пушиц, а также между древесными и кустарниковыми видами, что позволяет говорить о сходных закономерностях аккумуляции ПАУ внутри данных групп. Максимальным накоплением ПАУ среди болотных видов отличались мох Polytrichum strictum и ветви деревьев: Picea abies, Betula pubescens и кустарников: Salix lapponum и Betula nana. Выявлены особенности накопления ПАУ разными органами исследованных видов. В травянистых растениях полиарены преимущественно аккумулировались в подземной части. Показано снижение корневого накопления ПАУ травянистыми растениями в условиях сильного обводнения болот по сравнению с сухими участками. Во мхах ПАУ преобладали в отмершей части. В кустарниках и древесных видах полиарены концентрировались в ветвях и корнях. Исследование побегов Picea abies разных возрастов позволило установить, что побеги 1 года более обогащены полиаренами по сравнению с побегами 2-7-летнего возраста. Данный факт во многом связан с активными ростовыми процессами, способствовавшими образованию значительных количеств нафталина в хвое 1 года. Для 2-7-летних побегов характерны близкие массовые доли ПАУ. Полученные данные по фоновому содержанию ПАУ в растениях болот можно использовать при проведении мониторинговых исследований полиаренового загрязнения. В будущем при проведении дополнительных исследований содержания ПАУ в торфяниках на основании полученных результатов можно оценить вклад болотных видов растений в формирование состава ПАУ торфа на разных этапах его образования.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) – это органические соединения бензольного ряда, которые, с одной стороны, являются канцерогенными и мутагенными соединениями (Hamid et al., 2017; Liu et al., 2017), с другой – могут синтезироваться растениями и использоваться как питательные вещества (Аниськина, Яковлева, 2016). Растения естественных мест обитания, по данным ряда авторов, содержат незначительные количества, главным образом легких, полиаренов (Migaszewski et al., 2009; Dijk et al., 2015; Яковлева и др., 2016).

В высоких широтах бугристые болота занимают значительную часть поверхности суши и являются основными резервуарами углерода (Пастухов и др., 2018). При этом исследованию химического состава растительности болот уделяется мало внимания. В основном работы посвящены элементному составу макрофитов (Kufel et al., 2004; Манасыпов и др., 2012). Существуют данные о составе ПАУ растений, произрастающих на болотах, но они посвящены изучению воздействия процессов выгорания на изменение состава ПАУ и не затрагивают естественные фитоценозы (Vane et al., 2013). Исследование массовой доли полиаренов в растениях бугристых болот фоновых территорий позволит оценить естественные уровни содержания данных органических

поллютантов в лесотундровых экосистемах. Полученные данные могут быть в дальнейшем использованы при проведении экологического мониторинга воздействия промышленных объектов на фитоценозы бугристых болот. Результаты проведенных исследований дадут возможность проследить изменение состава ПАУ в разных органах растений в условиях техногенного воздействия и тем самым исследовать закономерности поглощения полиаренов разными видами.

В болотах растения долгое время находятся в неразложенном состоянии, в большей степени разложению подвергаются травянистые растения и лиственный опад, в меньшей степени мхи (Головацкая, Никонова, 2013). Исследование состава полиаренов растений бугристых болот позволит оценить вклад растений разных видов в формирование состава ПАУ почв. Изучение механизмов формирования торфяных почв как депо органического углерода является важнейшей задачей современных научных исследований.

Цель данной работы – оценить фоновые содержания полиаренов в доминирующих видах растений бугристых болот.

Материалы

Исследования проведены в лесотундровой зоне Республики Коми в бассейне р. Сейда. Видовой состав исследованного болота крайне беден, по предварительным данным, он насчитывает около 60 видов, включая высшие сосудистые растения, мхи и лишайники. Согласно комплексному гидролого-морфологическому подходу, исследованное болото относится к типу плоскобугристых. В соответствии с ботанико-географическими принципами (Юрковская, 1992), болото принадлежит к типу травяно-лишайниковых северовосточноевропейских болот: травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых на буграх, пушицево-осоково-сфагновых и осоковых в понижениях. Болото характеризуется хорошо выраженным микрорельефом, в значительной степени обусловленным мерзлотными процессами. Около 60 % массива занимают повышения, или бугры, остальное пространство – мочажины, топи, обводненные в ложбины стока и вторичные озерки. Микрорельефом вызвана и комплексность растительного покрова. Преобладают плоские бугры высотой 0.8–1 м.

Вследствие мелкокочковатой поверхности горизонтальная структура сообществ носит мозаичный характер, куртины низких кустарничков на лишайниковых подушках чередуются с высокорослыми (до 0.5 м) особями *Betula nana* или моховыми группировками микропонижений, в том числе и с участием пушиц (*Eriophotum vaginatum* и *Eriophotum russeolum*), осок (*Carex limosa, Carex rotundata*) и сфагновых мхов.

Понижения микрорельефа обводнены и образованы преимущественно пушицево-сфагновыми и осоково-сфагновыми фитоценозами. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует один из следующих видов: *Eriophorum russeolum, Carex limosa* и л и *C. rotundata*. Кроме перечисленных, в отдельных случаях, например, по краю водоема, обильны *Carex cinerea, C. rostrata* и *Comarum palustre.* Участие других видов незначительно. Напочвенный покров образован сфагновыми мхами (в основном *Sphagnum riparium, S. lindbergii, S. balticum*).

Методы

С поверхности болота отбирали доминантные виды растений в трехкратной повторности. Отбор проводился в начале августа 2018 г. На буграх были отобраны виды: *Polytrichum strictum* Brid., *Eriophorum vaginatum* L., *Betula nana* L. В мочажинах – *Sphagnum riparium* Angstr., *Carex limosa L.*, *Eriophorum russeolum* Fries, ветви и листья *Salix lapponum* L. Вблизи топи – *Comarum palustre* L., *Carex aquatilis* L., *Equisetum fluviatile* L. По краям болота – ветви и листья *Betula pubescens* Ehrh. и побеги *Picea abies* L. возраста 1–7 лет. Выбор видов растений для исследования основывался на ботаническом составе торфа исследованных бугристых болот, основой которого были *Polytrichum strictum* на буграх и *Sphagnum* в мочажинах. Другие исследованные виды представлены в ботаническом составе торфа в меньшей

степени. Координаты отбора проб – 67°03′ с. ш., 62°56′ в. д. Подстилающие почвы характеризовались кислой реакцией среды, значения pH варьировали в диапазоне от 3.4 для верхних слоев до 5.5 в нижних горизонтах торфа.

Химико-аналитические исследования растений выполняли в ЦКП «Хроматография» Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Методика анализа массовой доли ПАУ в растениях описана нами ранее (Яковлева и др., 2018). Для извлечения ПАУ из растений использовали систему ускоренной экстракции растворителями ASE-350 (Dionex Corporation, США). Пробу растения массой 1 г помещали в экстракционную ячейку и трижды экстрагировали смесью хлористый метилен : ацетон (1:1) при температуре 100 ºС. Затем экстракты концентрировали с применением аппарата Кудерна – Даниша при температуре в термостате 70 ºС и заменяли растворитель на гексан. Полученный концентрат пробы объемом 3 см^3 очищали от неорганических примесей методом колоночной хроматографии с использованием оксида алюминия II степени активности по Брокману. В качестве элюэнта использовали 50 см^3 смеси гексан : хлористый метилен (4:1). Элюат концентрировали с применением аппарата Кудерна – Даниша при температуре в термостате 85 ºС до объема 5 см^3, затем добавляли 3 см^3 ацетонитрила и упаривали при температуре 90 ºС до полного удаления гексана. Концентрат пробы в ацетонитриле анализировали на содержание ПАУ методом ВЭЖХ. Контроль точности результатов измерений проводили с использованием стандартного образца Certified reference material BCR-683 (European commission community bureau of reference). Статистическую обработку для оценки достоверности расхождений средних данных проводили при помощи *t*-критерия Стьюдента, $P = 0.95$. Для проведения корреляционного анализа использовали программу Statistica-6.

Результаты

В растениях бугристых болот идентифицировано 11 индивидуальных ПАУ: нафталин, флуорен, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, хризен, бенз[a]антрацен, бензо[b]флуорантен, бензо[k]флуорантен, бенз[a]пирен. ПАУ в растениях были представлены главным образом низкомолекулярными 2-4-ядерными структурами, их доля от общей суммы ПАУ изменялась в пределах 96–100 % для разных видов растений. Мы предполагаем, что присутствие полиаренов в растениях могло быть обусловлено рядом факторов: внутриклеточным синтезом в растениях, поглощением ПАУ растениями из почвы и поступлением полиаренов из атмосферы в процессе дальнего переноса в условиях лесотундры. Обнаружена высокая степень корреляции между составом ПАУ растений разных видов, коэффициенты варьировали от $r = 0.63$ до 1.00 (при $n = 11$, $p < 0.05$). Максимальные коэффициенты корреляции $r = 0.99$–1 (при $n = 11$, $p < 0.05$) были выявлены между *Sphagnum riparium*, осоками и пушицами, еще в одну группу выделяются деревесные и кустарниковые виды: *Betula nana*, побеги *Picea abies*, *Salix lapponum* и *Betula pubescens*. Состав ПАУ листьев кустарников *Salix lapponum* и *Betula pubescens* коррелировал между собой. Тесно коррелировал состав ПАУ *Comarum palustre* и *Equisetum fluviatile*, $r = 0.99$ (при n = 11, p < 0.05).

Максимальное содержание ПАУ среди растений болот было выявлено в *Polytrichum strictum*, побегах *Picea abies*, ветвях *Betula pubescens*, в меньшей степени в ветвях *Salix lapponum* и *Betula nana* (рис. 1).

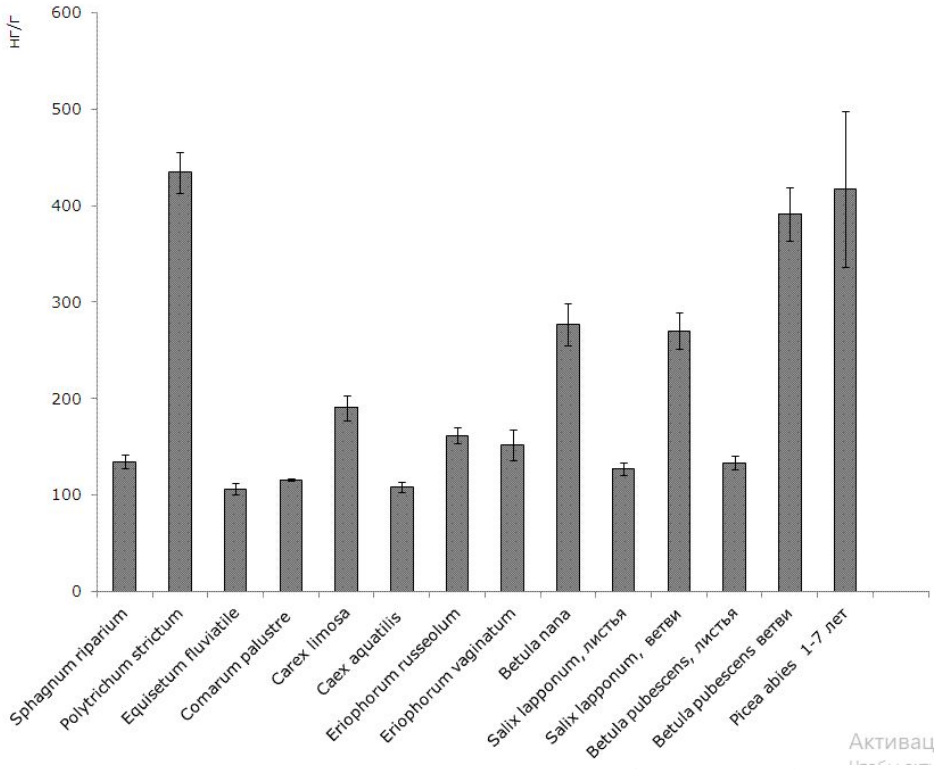


Рис. 1. Содержание ПАУ в растениях бугристых болот, нг/г
Fig. 1. PAH content in plants of frost mound bogs, ng/g

Для этих растений было характерно повышенное содержание нафталина, массовая доля которого составляла от 85 до 91 % от всей массы ПАУ в растениях. Для травянистых растений, хвоща приречного (*Equisetum fluviatile)*, сфагнума (*Sphagnum riparium)*, листьев ивы лапландской (*Salix lapponum)* и березы пушистой (*Betula pubescens)* значения содержания ПАУ были близкими, в 2–4 раза ниже по сравнению с растениями-аккумуляторами, содержание нафталина в данных видах варьировало от 31 до 53 %.

Было проведено исследование накопления ПАУ разными органами растений (рис. 2). Исследование аккумуляции полиаренов в живой и отмершей частях мхов показали, что в отмершей части суммарная концентрация полиаренов была выше в 2 раза в случае *Sphagnum riparium* и в 3 раза в случае *Polytrichum strictum*. Этот эффект можно объяснить долговременным накоплением углеводородов в отмершей части мхов, составлявшей 70 % их общей биомассы. Следует отметить, что в предыдущих исследованиях нами были выявлены сходные тенденции в накоплении ПАУ *Pleurozium schreberi* на фоновых участках южной тундры (Яковлева и др., 2016).

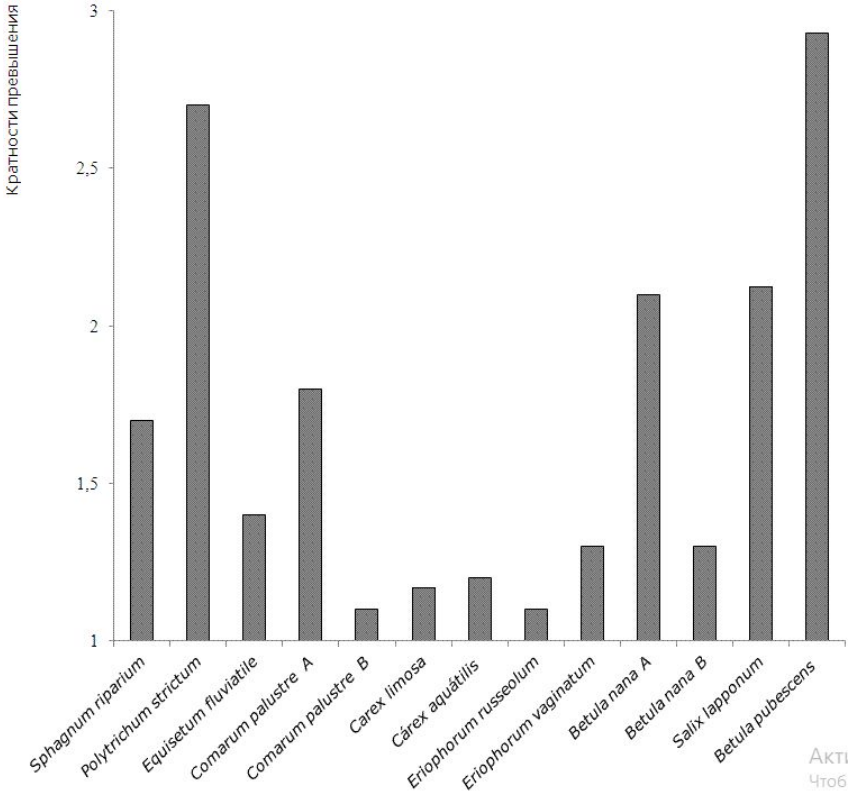


Рис. 2. Кратности превышения суммарного содержания ПАУ в разных органах растений. Для мхов – превышение содержания ПАУ в отмершей части над содержанием в живой. Для *Comarum palustre*: А – превышение содержания в листьях над стеблями, В – превышение содержания в листьях над корнями. Для *Equisetum fluviatile* – превышение содержания в боковых ветвях над стеблями. Для других травянистых растений – превышение содержания ПАУ в подземной части над надземной. Для *Betula nana*: А – в корнях над листьями, В – в корнях над ветвями. Для *Salix lapponum* и *Betula pubescens* – превышение в ветвях над листьями

Fig. 2. Multiplicity of excess of the total content of PAHs in different plant organs. For mosses – the excess content of PAHs in the dead part over the content in the living one. For Comarum palustre: A – excess content in the leaves over the stems, B – excess content in the leaves over the roots. For Equisetum fluviatile – the excess content in the side branches over the stems. For other herbaceous plants – the excess content of PAHs in the underground part over the aboveground. For Betula nana: A – in the roots over the leaves, B – in the roots over the branches. For Salix lapponum and Betula pubescens – excess in the branches over the leaves

Для осок и пушиц не установлено значительного превышения содержания ПАУ в подземной части над их массовой долей в надземной, кратности не превышали 1.3. Такие же превышения выявлены для содержания ПАУ в боковых ветвях *Equisetum fluviatile* над массовой долей в стебле. Для травянистых растений фоновых участков южной тундры нами были показаны иные закономерности накопления ПАУ. В *Festuca ovina* и *Deschampsia caespitosa* на фоновом и загрязненном участках выявлено преимущественное накопление всех ПАУ в подземной части растений (Яковлева и др., 2016). Кратности превышения суммарного содержания ПАУ для фоновых участков составляли 2–2.5 раза. Факт меньшего накопления ПАУ корнями травянистых растений болот может объясняться большой обводненностью их места произрастания, которая исключает оседание почвенных частиц на корнях.

Для *Comarum palustre* отдельно исследовались листья, стебли и подземная часть. Содержание ПАУ в листьях и корнях было близким и в 2 раза превышало массовую долю ПАУ в стеблях. Возможно, это связано с тем, что ПАУ, аккумулированные листьями из атмосферы и корнями из почвы, слабо проникали в стебли растения.

Для *Betula pubescens*, исследованными органами которой были ветви и листья, установлено трехкратное превышение содержания ПАУ в ветвях над листьями. В меньшей степени такое превышение выявлено в ветвях *Salix lapponum*, оно составило 2 раза по сравнению с листьями. Для *Betula nana*, в случае которой исследовались и корни растения, также показано превышение массовой доли ПАУ в ветвях над листьями в 2 раза. Максимальным содержанием ПАУ отличались корни *Betula nana*, концентрации ПАУ в них были больше, чем в ветвях, в 1.3 раза. Наши предыдущие исследования также показали преимущественно корневое поступление ПАУ в *Betula nana* на фоновых участках южной тундры (Яковлева, Габов, 2018). Было выявлено, что полиарены могут поступать в кустарники через корневую систему и концентрироваться на поверхности коры, при этом поступление ПАУ внутрь стеблей минимально. Незначительное содержание ПАУ в листьях обусловлено как листопадностью кустарников, так и низким уровнем атмосферного поступления полиаренов на фоновых территориях.

Для побегов *Picea abies* 1-го года установлено превышение содержания ПАУ в хвое над ветвями в 1.6 раза. Для побегов 2–7-го года выявлена обратная тенденция: содержание ПАУ в ветвях было выше, чем в хвое. Кратности превышения достигали 5 и закономерно возрастали с увеличением возраста побегов. Преобладание ПАУ в ветвях во многом объясняется наличием на ветвях хвойных мощного липидного слоя, который способен регулировать поступление ПАУ за счет их адсорбции на поверхности. На хвое формируется восковой налет, препятствующий проникновению ПАУ внутрь. Вероятно, на ветвях первого года липидный слой, как и восковой налет, находится на стадии формирования, что приводит к большему накоплению ПАУ в хвое. С возрастом также выявлено увеличение массовой доли хвои в общей биомассе побегов от 63 % для побегов 1-го года до 77 % в побегах 7-го года. В побегах *Picea abies* выявлено присутствие только легких полиаренов.

Следует отметить, что общее содержание полиаренов для побегов 2–7-го года почти не изменялось в зависимости от возраста (рис. 3).

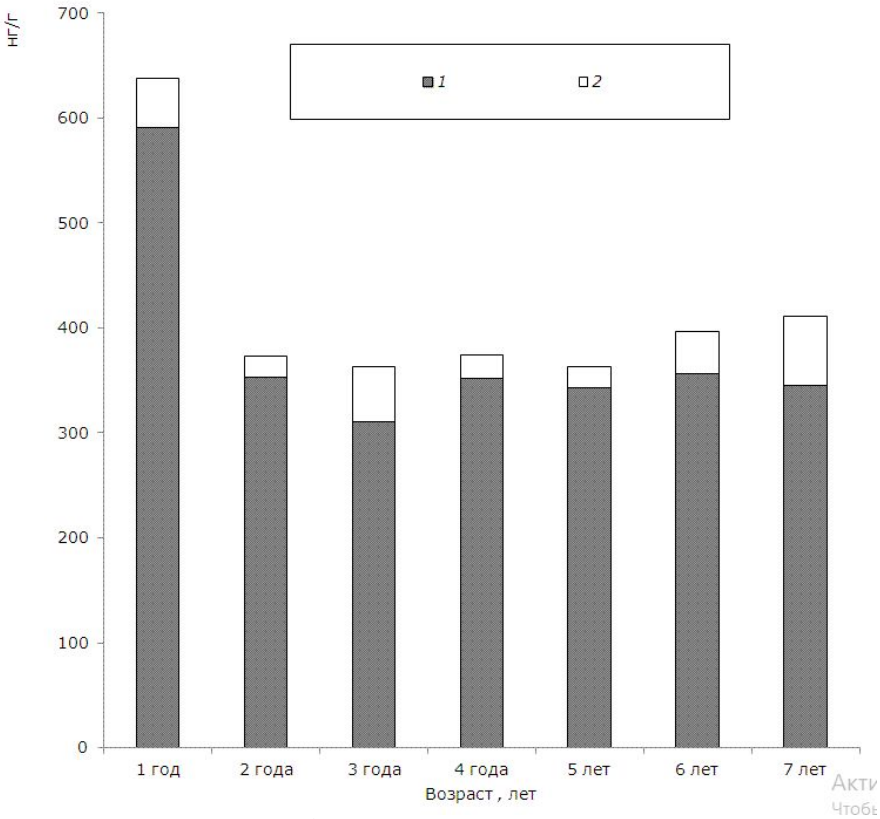


Рис. 3. Содержание ПАУ в побегах *Picea abies* в зависимости от возраста, нг/г. 1 – массовая доля нафталина, 2 – суммарная массовая доля остальных ПАУ

Fig. 3. PAH content in the shoots of Picea abies, depending on age, ng/g. 1 – naphthalene mass fraction, 2 – total mass fraction of the rest PAHs

При этом в побегах первого года массовая доля полиаренов была в 2 раза выше. ПАУ в побегах *Picea abies* на 92 % были представлены нафталином, характеризующимся сродством с витаминами и гормонами растений, по-видимому, его большое количество в побегах 1-го года связано с активными процессами роста.

Заключение

1. В растениях фоновых тундровых болот обнаружено присутствие 11 структур ПАУ. Полиарены в растениях были представлены в основном легкими структурами.
2. Выявлены высокие степени корреляции, определяющие сходные закономерности накопления ПАУ, между составом сфагновых мхов, пушиц и осок, а также между древесными и кустарниковыми видами.
3. Максимальное содержание ПАУ среди растений болот было выявлено для *Polytrichum strictum*, побегов *Picea abies*, ветвей *Betula pubescens*, *Salix lapponum* и *Betula nana*.
4. Обнаружены различия в накоплении ПАУ разными органами растений. Выявлено близкое содержание ПАУ в подземной и надземной частях осок и пушиц. Для мхов показано повышенное содержание ПАУ в отмершей части, для кустарников и кустарничков – в ветвях и корнях. Для побегов *Picea abies* 1-го года установлено превышение содержания ПАУ в хвое над ветвями, для побегов 2–7-го года выявлена обратная тенденция.
5. Среди побегов *Picea abies* максимальным содержанием ПАУ отличались побеги 1-го года, в побегах 2–7-летнего возраста массовая доля полиаренов была примерно одинакова.
6. Данные по содержанию полиаренов в растениях естественных тундровых болот могут быть использованы в целях мониторинга загрязнения болотных угодий полиаренами. В частности, для оценки уровня загрязнения ПАУ могут быть использованы мхи *Polytrichum strictum* и *Sphagnum riparium* как представители растительности бугров и мочажин.
7. На основании полученных результатов можно оценить вклад растений в формирование состава ПАУ торфа на разных этапах формирования торфяной залежи.

Библиография

Аниськина М. В., Яковлева Е. В. Особенности деструкции бензпирена элодеей канадской в водной среде pyrene destruction by *Elodea canadensis* L. in water] // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 3. С. 82–88.

Головацкая Е. А., Никонова Л. Г. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 137–151.

Манасыпов Р. М., Кирпотин С. Н., Покровский О. С., Широкова Л. С. Особенности элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых экосистем субарктики Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 186–198. DOI: 10.17223/19988591/19/15.

Пастухов А. В., Кноблаух К., Яковлева Е. В., Каверин Д. А. Маркеры трансформации органического вещества в мерзлотных бугристых болотах на европейском северо-востоке // Почвоведение. 2018. № 1. С. 48–61 DOI: 10.7868/S0032180X18010057.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий . СПб.: БИН, 1992. 254 с.

Яковлева Е. В., Габов Д. Н., Безносиков В. А. Накопление полициклических ароматических углеводородов растениями южной тундры при добыче угля открытым способом // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2016. № 4 (198). С. 24–33.

Яковлева Е. В., Габов Д. Н., Безносиков В. А., Кондратенок Б. М. Накопление

полициклических ароматических углеводородов в почвах и мхах южной тундры на разных расстояниях от тэплоэлектростанции // Почвоведение. 2018. № 5. С. 563–572. DOI: 10.7868/S0032180X18050052.

Яковлева Е. В., Габов Д. Н. Полициклические ароматические углеводороды в кустарниках *Betula nana* (Betulaceae, Magnoliópsida) под воздействием теплоэлектростанции // Поволжский экологический журнал. 2018. № 4. С. 495–512.

Dijk C., Doorn W., Alfen B. Long term plant biomonitoring in the vicinity of waste incinerators in the Netherlands // Chemosphere. 2015. Vol. 122. P. 45–51. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2014.11.002.

Hamid N., Syed J. H., Junaid M., Zhang G., Maik R. N. Elucidating the urbanlevels, sources and health risks of polycclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in Pakistan: Implications for changing energy demand // Science of the Total Environment. 2017. Vol. 619–620. P. 165–175. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.11.080.

Liu S., Liu Q., Ostbye T. Levels and risk factors for urinary metabolites of polycyclic aromatic hydrocarbons in children living in Chongqing, China // Science of the total environment. 2017. Vol. 598. P. 553–561.

Kufel L., Kufel I., Krolikowska J. The effect of lake water characteristics on decomposition of aquatic macrophytes // Polish journal of ecology. 2004. Vol. 52 (3). P. 261–273.

Migaszewski Z. M., Galuszka A., Crock J. G., Lamothe P. J., DolegowskaS. Interspecies and interregional comparisons of the chemistry of PAHs and trace elements in mosses *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. and *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. from Poland and Alaska // Atmospheric Environment. 2009. Vol. 43. P. 1464–1473. DOI: 10.1016/j.atmosenv.2008.11.035.

Vane C. H., Rawlins B. G., Kim A. W., Moss-Hayes V., Kendrick C. P., Leng M. J. Sedimentary transport and fate of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) from managed burning of moorland vegetation on a blanket peat, South Yorkshire, UK // Science of the Total Environment. 2013. Vol. 449. P. 81–94. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2013.01.043.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-05-60195 (№ ЦИТиС АААА-А18-118062090029-0) и госбюджетной темы № АААА–А17–117122290011–5.

POLYCYCLIC AROMATIC HYDROCARBONS IN PLANTS OF NATURAL FROST MOUND BOGS

YAKOVLEVA Evgenia *Ph.D., Institute of Biology of Komi SC UrB RAS (167982, Russia, Syktyvkar, Kommunisticheskaya st., 28), kaleeva@ib.komisc.ru*

GABOV Dmitriy *Ph.D., Institute of Biology of Komi SC UrB RAS (167982, Russia, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28), gabov@ib.komisc.ru*

Keywords: plants,frost mound bogs, polycyclic aromatic hydrocarbons, natural phytocenoses, forest tundra

Reviewer: O. Galanina

Received on: 26 February 2019
Published on: 28 June 2019

Summary: We determined the qualitative and quantitative composition of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) from dominating plants of tundra frost mound bogs using the method of high-performance liquid chromatography. It was stated that in natural conditions plants might contain large amounts of polyarenes. When accumulating in the plants they can further participate in the formation of PAH composition of tundra frost mound bogs. We revealed the significant correlations of the PAH composition between Sphagnum riparium, sedges, and cotton grasses, as well as between tree and shrub species. It indicates the similarity in PAH accumulation patterns inside the mentioned plant groups. The moss Polytrichum strictum and the branches of the trees Picea abies and Betula pubescens and shrubs Salix lapponum and Betula nana have a maximum accumulation of PAHs among swamp species. We identified the features of PAHs accumulation in various plant organs of the studied species. Thus, in grasses PAHs mainly accumulates in the underground parts. It was shown that in high water level conditions in frost mound bogs the PAHs accumulation decreased in grass roots in comparison with dry places. In mosses PAHs prevails in the dead parts. In shrubs and woody species polyarenes concentrate in branches and roots. The study of shoots Picea abies of different ages allowed us to reveal that 1-year-old shoots were more enriched in PAHs than 2-7-year-old shoots. This fact is largely associated with active growth processes in 1-year-old needles contributed to the formation of great amount of naphthalene. 2-7-year-old shoots are similar in PAH mass content. The obtained data on the background PAH content in swamp plants are useful for monitoring the polyarenes pollution. In the future, when conducting the additional study of PAH content in frost mound bogs on the basis of the obtained results it will be possible to assess the contribution of swamp plants to the formation of PAH composition in peats at different formation stages.

References

Anis'kina M. V. Yakovleva E. V. apirena elodeey kanadskoy v vodnoy srede [Peculiariries of Benz[a]pyrene destruction by Elodea canadensis L. in water], Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2016. No. 3. P. 82–88.

Dijk C., Doorn W., Alfen B. Long term plant biomonitoring in the vicinity of waste incinerators in the Netherlands, Chemosphere. 2015. Vol. 122. P. 45–51. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2014.11.002.

Golovackaya E. A. Nikonova L. G. Decomposition of plant residues in peat soils of oligotrophic peatlands, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2013. No. 3 (23). P. 137–151.

Hamid N., Syed J. H., Junaid M., Zhang G., Maik R. N. Elucidating the urbanlevels,

sources and health risks of polycclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in Pakistan: Implications for changing energy demand, Science of the Total Environment. 2017. Vol. 619–620. P. 165–175. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.11.080.

Kufel L., Kufel I., Krolikowska J. The effect of lake water characteristics on decomposition of aquatic macrophytes, Polish journal of ecology. 2004. Vol. 52 (3). P. 261–273.

Liu S., Liu Q., Ostbye T. Levels and risk factors for urinary metabolites of polycyclic aromatic hydrocarbons in children living in Chongqing, China, Science of the total environment. 2017. Vol. 598. P. 553–561.

Manasypov R. M. Kirpotin S. N. Pokrovskiy O. S. Shirokova L. S. Features of the elemental composition of lake waters and macrophytes in thermokarst subarctic ecosystems of Western Siberia, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2012. No. 3 (19). P. 186–198. DOI: 10.17223/19988591/19/15.

Migaszewski Z. M., Galuszka A., Crock J. G., Lamothe P. J., DolegowskaS. Interspecies and interregional comparisons of the chemistry of PAHs and trace elements in mosses Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. and Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. from Poland and Alaska, Atmospheric Environment. 2009. Vol. 43. P. 1464–1473. DOI: 10.1016/j.atmosenv.2008.11.035.

Pastuhov A. V. Knoblauh K. Yakovleva E. V. Kaverin D. A. Markers of Soil Organic Matter Transformation in Permafrost Peat Mounds of Northeastern Europe, Pochvovedenie. 2018. No. 1. P. 48–61 DOI: 10.7868/S0032180X18010057.

Vane C. H., Rawlins B. G., Kim A. W., Moss-Hayes V., Kendrick C. P., Leng M. J. Sedimentary transport and fate of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) from managed burning of moorland vegetation on a blanket peat, South Yorkshire, UK, Science of the Total Environment. 2013. Vol. 449. P. 81–94. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2013.01.043.

Yakovleva E. V. Gabov D. N. Beznosikov V. A. Kondratenok B. M. Accumulation of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in Soils and Mosses of Southern Tundra at Different Distances from the Thermal Power Plant, Pochvovedenie. 2018. No. 5. P. 563–572. DOI: 10.7868/S0032180X18050052.

Yakovleva E. V. Gabov D. N. Beznosikov V. A. Accumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in plants of the tundra zone at open coal mining, Vestnik Instituta biologii Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya RAN. 2016. No. 4 (198). P. 24–33.

Yakovleva E. V. Gabov D. N. Polycyclic Aromatic Hydrocarbons in Betula nana (Betulaceae, Magnoliópsida) under the influence of Thermal Power Plant, Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2018. No. 4. P. 495–512.

Yurkovskaya T. K. Geography and cartography of vegetation in bogs of European Russia and adjacent territories. SPb.: BIN, 1992. 254 p.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 929

ШТРИХИ К ПОРТРЕТУ. ЛЕВ ИСААКОВИЧ ХОЗАЦКИЙ

ЧЕРЛИН Владимир Александрович

д. б. н., Дагестанский государственный университет (Ул. М. Гаджиева, д. 43-а. Республика Дагестан, г. Махачкала 367000), cherlin51@mail.ru

Ключевые слова: биография, герпетология, Л. И. Хозацкий

Получена: 04 декабря 2018 года

Подписана к печати: 28 июня 2019 года

Аннотация. В статье рассказывается об очень интересном ученом, педагоге, воспитателе и человеке – о Льве Исааковиче Хозацком. В нем причудливо сочетались порой самые разные человеческие качества: серьезность и игривость, даже ребячество, строгость и удивительная душевная нежность, даже сентиментальность. Но его важнейшими чертами как серьезного ученого были: академический, научный склад ума, энциклопедическая образованность, безусловный педагогический дар и уважение, а также доступное далеко не всем умение по-настоящему любить. Так получилось, что автор этой статьи был хорошо знаком со Львом Исааковичем, с его семьей. Лев Исаакович был его научным наставником, настроившим его научную деятельность на серьезный, общебиологический подход к решению даже самых частных научных проблем. За это автор выражает ему свое глубочайшее уважение, почтение и искреннюю любовь.

© Петрозаводский государственный университет

Несколько лет назад вышла статья Льва Яковлевича Боркина о Льве Исааковиче Хозацком (Боркин, 2013). Она рассказывает о его жизненном пути и научных трудах.

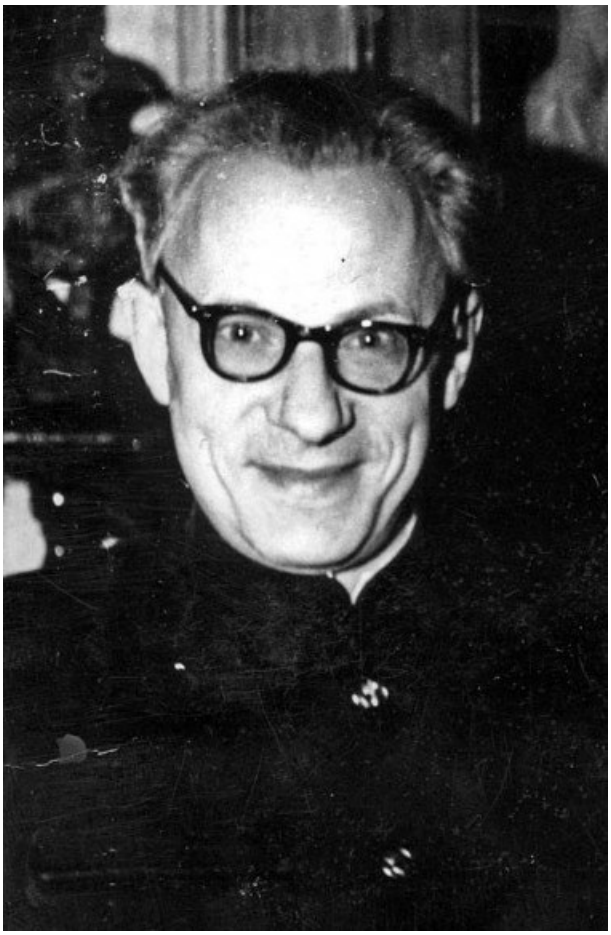
То, что написано в моей статье, не системное изложение пути ученого и не описание его научных исследований. Она не повторяет уже написанного Львом Яковлевичем. Это мои отрывочные, даже не связанные друг с другом воспоминания о нем как о человеке, который для меня очень много значил и значит до сих пор. Я написал потому, что не могу не написать. Для меня это – отдание очень важного долга человеку, благодаря которому я стал тем, кем стал, и которого я искренне люблю и уважаю.

Практически все зоологи Ленинграда, учившиеся на биофаке ЛГУ, прошли через лекции и экзамены Льва Исааковича. И все оставшиеся еще в живых его ученики до сих пор помнят его и с уважением о нем отзываются. Лев Исаакович Хозацкий был действительно большим ученым. За свою жизнь он опубликовал 267 статьей. 2/3 его публикаций касались рептилий (в основном – черепах), первое место в кругу направлений его научных интересов прочно занимает палеонтология (более трети), затем идут работы общего характера (по эволюционной теории и теории систематики), по морфологии и истории науки, экологии и физиологии (экологической), зоогеографии, есть работы по философии и преподаванию (Боркин, 2013). Но при этом за пределами Ленинграда его мало кто знал, а сейчас, после его смерти, новое поколение студентов ЛГУ его вообще не помнит. Тем не менее Лев Исаакович Хозацкий, безусловно, повлиял на воспитание нескольких поколений биологов. В этой связи он заслуживает того, чтобы о нем была написана не одна статья.

За последнее время я написал несколько статей о биологах, память о которых как-то со временем сглаживается. И в каждой статье я непременно повторяю одну и ту

же фразу: «О таких неординарных людях забывать нельзя!» Рискуя быть непонятым и укоренным в повторах, считаю своим долгом и в этой статье специально повторить: «О таких неординарных людях забывать нельзя!»

***



И первое, что я хочу вспомнить, это мои встречи с семейной парой – Львом Исааковичем Хозацким и Александрой Ивановной Щегловой. Они прожили вместе 59 лет!

Я бывал у них дома, в Ленинграде, на улице Красного курсанта, ласкался с их белым котом, пил с ними чай. Хотя сам Лев Исаакович дома предпочитал, при возможности, пить не чай, а какой-то кисель из толокна. Вся квартира пропитана была духом спокойствия, науки и… любви. Для меня последнее было ничуть не менее значимым, чем все остальное. Спокойное общение, мурлычащий кот под боком… Кот у них был особый, он принимал не всех, не ко всем шел на руки и давался гладить. Однажды мой друг и также ученик Льва Исааковича, Николай Сергеевич Голубев, наблюдал занятную картину. Лев Исаакович играл с котом, гоняясь за ним по квартире. Кот делал вид, что испуган, и бежал от него. Эта пара выскакивала в коридор, а потом забегала обратно в комнату, и уже кот бежал за Львом Исааковичем и «пугал» его.

Здесь, сидя в мягких креслах, велись серьезные, неторопливые беседы на самые разные темы, касавшиеся и науки, и обычной жизни. Очень интересны были наши беседы, касавшиеся Льва Симеоновича Берга и Александра Александровича Любищева. Я в то время очень интересовался их публикациями, а Лев Исаакович, признавая их право на свой взгляд на проблемы эволюции, предупреждал меня от поспешных суждений и считал, что их творения нужно было бы читать только уже в научно зрелом возрасте, чтобы они не внести сумятицу в научно неокрепшие умы.

Я бывал у них на даче в Комарово, где мы со Львом Исааковичем бродили по лесу, собирали грибы, а потом Александра Ивановна нам их жарила, и мы с удовольствием все вместе обедали. Мы наблюдали и ловили гадюк в посадках вдоль

железнодорожного полотна, обсуждая то, что видели.

Я имел возможность видеть, как Лев Исаакович и Александра Ивановна общаются, и это оставило неизгладимый след на всю мою жизнь. Я приведу отрывок из моего эссе, которое я написал много лет назад, будучи еще молодым человеком. В значительной мере это эссе написано было именно под впечатлением от общения с их семьей.

«…И вот, любовь молодая на волне чувственного экстаза взмывает в беспредельные выси, а затем спускается на уровень суетливой повседневности и невызревшей, неоформившейся еще ее духовности, и опять вверх – и снова вниз… В зрелости взлеты эти уже не так кружат голову, но зато любовь духовная становится крепче, ярче и намного выше, чем раньше. К старости ровный и спокойный дух двух людей, не возмущаемый так сильно плотскими вожделениями, опытный и помудревший, закаленный взлетами и падениями страстной юности и утвержденный достижениями зрелости, продолжает возрастать и крепнуть; духовная любовь, заполняя собою все пространство души, так неразрывно сливает воедино объединенных Господом супругов, что разъединить их не могут уже более ни беды, никакие искушения, ни даже сама смерть. И вновь, и вновь со слезами умиления и легкой грусти вспоминаю я слова уже умершего ныне пожилого человека, обращенные к своей тяжело больной супруге: “Не волнуйся, я всегда буду рядом с тобой… Если ты потеряешь зрение – я буду твоими глазами, если ты потеряешь слух – я буду твоими ушами, если ты не сможешь ходить – я стану твоими ногами… Не волнуйся, мы с тобой навсегда вместе…” Для мирского человека это – наивысшая точка любви, которая ближе всего к Богу и на самом деле богаче и ярче всех ее чувственно-восторженных молодых взлетов, это – то, к чему стоит стремиться, чего стоит просить у Бога. Такая высокая духовная любовь изливается в переизбытке на все вокруг, она оживляет, удивляет и умиляет, утешает и направляет, она делает людей и весь мир чище и добрее.»

Поразительно было то, что я, случайно оказавшийся рядом при этом удивительном разговоре двух пожилых людей, услышал такие пафосные, но в то же время абсолютно спокойные слова, сказанные Львом Исааковичем своей любимой супруге. Они были выражением глубинной сути человеческой. Может быть, кто-то этот текст посчитает чересчур театральным, показным, надуманным, каким-то ненатуральным. Но это было! И, зная Льва Исааковича еще и с этой стороны, я ощущал невероятное удивление как раз от того, что все им сказанное шло от чистого сердца, из самой глубины души, без малейшей тени фальши и лукавства, совершенно искренне и естественно. Я на всю жизнь запомнил этот эпизод. Он сопровождает меня с моей юности и по сей день, когда я уже сам нахожусь в зрелом возрасте. Это невозможно забыть! Два раза в жизни я сталкивался с таким потрясающим, нежнейшим, высочайшим проявлением любви супругов, доживших вместе до преклонных лет. Одной такой парой была семья профессора-токсиколога Петра Павловича Перфильева. Это были тоже очень пожилые супруги, но их нежнейшее отношение друг к другу просто завораживало! Второй была семья Льва Исааковича Хозацкого. Когда я смотрел на этих супругов, то у меня было примерно такое же состояние, как если бы я первый раз в жизни оказался перед каким-то непревзойденным творением человеческим, например перед «Сикстинской Мадонной»… Но только это намного выше – это проявление настоящей, воистину Божественной любви! И то, что я сейчас сказал, – это уже не мое избыточно пафосное утверждение. Это – истинная правда. Беззаветная, искренняя, жертвенная любовь – бесценный дар Божий, который получает человек; и если он с ним обходится правильно, если бережно и трепетно проносит ее через всю жизнь, через все испытания, именно по-божески, то об этом имеет смысл вспоминать не меньше, чем о достижениях этого человека в науке, искусстве или в социальной жизни. Это предельно важно! Это одна из самых значимых характеристик человека! Это то, за что я ценю свои встречи со Львом Исааковичем. Это – талант, и, возможно, самый главный, о котором стоит говорить и вспоминать. И я счастлив, что я это видел!

Все 80-е годы я прожил в Ташкенте. Я часто прилетал в Ленинград и каждый раз

обязательно виделся со Львом Исааковичем. Я приходил к нему на кафедру в университет, и мы порой подолгу сидели, разговаривая о самых разных вещах, начиная с термобиологии рептилий и заканчивая отношениями в семье, разными непростыми жизненными ситуациями и пр. Я очень ценил эти беседы. Они, кроме прочего, показывали мне, насколько важно иметь возможность на все эти темы разговаривать с ним, какой разносторонний это человек. Он как будто с двойным дном – кажется простым и прямолинейным, а на самом деле, когда открывается, – глубокий и чувствительный.

Когда Лев Исаакович скончался и мы после прощания в крематории большой группой пришли к ним в дом на поминки, Александра Ивановна подошла ко мне и тихо, почти на ухо, оглянувшись, чтобы никто кроме меня ее не слышал, спросила: «А вам не кажется, что он сейчас здесь?» Я замер, и у меня буквально сердце защемило. Ведь это как раз то, что я сразу почувствовал, войдя в дом. Лев Исаакович здесь. Прожив большую жизнь в этой любимой квартире среди любимых книг и мягкой старой мебели, с любимой женой, он и после смерти не покинул ни одну, ни другую. Не зря он говорил своей Александре Ивановне: «Не волнуйся, мы с тобой навсегда вместе…»

***

Почему я считаю Льва Исааковича своим главным, самым важным для себя учителем и наставником в области науки вообще и биологии в частности?

Мы встретились, когда я был еще школьником. Я пришел на биологическую олимпиаду и оказался в его кабинете. Тогда я не прошел в финал, но мой интерес к амфибиям и рептилиям приобрел некий смысл – я увидел человека, который сделал этот интерес своей специальностью. Одно это для меня тогда было очень важно. Это дало моей жизни вполне определенную направленность.

Я начал ходить на кафедру в зоологический кружок, а параллельно стал регулярно навещать и Льва Исааковича. В последних классах школы, когда я уезжал на лето на юг, мы с ним проговаривали варианты тех элементарных еще работ, которые я мог сделать, находясь на отдыхе. В основном эти работы касались наблюдений, связанных с тепловыми условиями жизни прытких ящериц. Я старался, и даже кое-что у меня получалось.

Потом я начал читать все больше литературы о рептилиях, о путешествиях зоологов в разные страны, географические описания Средней Азии и других интересовавших меня регионов. Моими самыми «читаемыми» тогда авторами были Е. Н. Павловский, Ф. Ф. Талызин, П. П. Перфильев, А. Д. Недялков, М. Д. Махлин, С. В. Пигулевский, А. Н. Формозов, О. П. Богданов и др. Когда я заканчивал школу (а школа у нас была английская), вместо производственной практики я договорился выполнить перевод с английского на русский книги о происхождении черепах для Льва Исааковича. Поступив на вечернее отделение биофака ЛГУ и одновременно придя на работу в террариум Ленинградского зоопарка, я начал много наблюдать, видеть, ставить первые эксперименты, а также ездить в экспедиции в Каракумы и Бадхыз. По многим вопросам я часто советовался со Львом Исааковичем.

И хотя по конкретным, частным научным проблемам мы не всегда находили общий язык, но для меня всегда было предельно важно услышать его мнение, даже критическое, его рассуждения, прежде всего потому, что Лев Исаакович умел смотреть даже на самые элементарные вопросы через призму глобальных общебиологических взглядов. Это мог только человек, обладающий широчайшим научным кругозором, вооруженный общенаучной методологией и культурой. Я его воспринимал (да так оно и было на самом деле) как одного из последних энциклопедистов, «осколков золотого века» российской биологической науки. Представители этой группы людей стали встречаться все реже, прямо при мне они начали быстро один за одним уходить, исчезать, это буквально висело в воздухе и очень остро чувствовалось. И тем важнее для меня было общение со Львом Исааковичем Хозацким. Несмотря на то, что мои конкретные, термобиологические физиолого-экологические исследования, которые я уже к тому времени начал вести, были совершенно самостоятельными, их планирование, методологию и пр. я

разрабатывал, реализовывал и анализировал сам, Лев Исаакович оказал огромное влияние на «общую философию» моих работ. Еще раз обращаю внимание на важный момент: хотя наши взгляды на частные проблемы, на конкретные работы и т. п. не всегда сходились, общебиологический, общенаучный подход к решению проблем мне привил, выправил, скорректировал именно Лев Исаакович, за что я ему безмерно благодарен. Наверное, именно в этом в первую очередь и должен проявляться феномен научной школы. И мое общение со Львом Исааковичем Хозацким в то время, когда я формировался как ученый, приобщило меня к этой уходящей уже школе. Наверное, только Бога можно за это благодарить, потому что этот аспект (оказаться в нужное время в нужном месте) от меня никак не зависел, в этом не было моей заслуги.

Мои исследования постепенно «расшатывали» некоторые устоявшиеся, классические представления экологической физиологии о термальных и прочих адаптациях и о других важных аспектах биологии рептилий. Не могу сказать, что Льва Исааковича это радовало. Мы спорили, каждый при этом, чаще всего, оставался при своих убеждениях, но сами эти споры с человеком такого уровня очень обогащали, давали пищу для новых размышлений, новых работ. Для меня это был просто дар Божий.

Таким образом, Лев Исаакович Хозацкий не участвовал в планировании и реализации моих исследований, но, безусловно, был для меня ценнейшим учителем и наставником в науке.

Думаю, что подобное о его роли в судьбе и в научной деятельности могу сказать не только я.

***

Меня удивила и порадовала его реакция на написанную мною книгу об организации явления жизни, об эволюции. Было это больше 30 лет назад – во второй половине 80-х. Я жил тогда в Ташкенте и в значительной степени на базе результатов моих собственных экспериментальных работ у меня сформировалась концепция отношения к явлению жизни, ее организации и эволюции. Эта концепция существенно отличалась по своей сути от общепринятой к тому времени синтетической теории эволюции. Я оформил ее в виде брошюры. Для меня это была первая большая работа, которую я написал. И я вознамерился напечатать ее в Узбекском отделении академического издательства «Наука». Для ее публикации нужны были научные отзывы.

Один положительный отзыв на нее дал Ташкентский университет. И здесь я не могу не упомянуть с глубоким уважением и благодарностью о замечательном человеке, одном из немногих, который поддержал меня в моем противостоянии устоявшейся системе взглядов – о ташкентском биологе Олеге Вильевиче Митропольском. Суть была не в том, что я направленно противостоял «устоям», а в том, что я отстаивал свою точку зрения. И именно в этом Олег Вильевич меня, тогда еще совсем молодого ученого, поддержал.

Но мне нужен был второй отзыв. И вот тут я понимал, что не могу не попросить об этом Льва Исааковича, но одновременно я этого очень боялся. Его отношения к такой радикальной позиции я предвидеть не мог. Вот и получилось: и показывать ему, и не показывать было одинаково страшно.

Тем не менее, конечно, я послал ему рукопись на отзыв. Чуть позже, во время одного из моих визитов в Ленинград, мы встретились, и я с трепетом ждал его вердикта. Реакция Льва Исааковича оказалась для меня неожиданной. В официальном отзыве от кафедры зоологии позвоночных ЛГУ, который написал он сам, были две основные мысли. Первая: моя концепция, так же как и общепринятая, по большому счету – принципиально недоказуема, поскольку поставить прямые опыты и получить прямые доказательства, по объективным причинам, невозможно. И при этом моя концепция оказывается ничуть не менее обоснованна (косвенными доказательствами и логическими доводами), чем синтетическая теория эволюции. Отсюда следовала вторая мысль: моя концепция организации и эволюции жизни имеет полное право на существование как гипотеза, и он рекомендует рукопись к публикации. Честное слово,

такая позиция была для меня неожиданной, но стала еще одним очень важным штрихом к портрету Льва Исааковича как человека и ученого, способного воспринимать новое, а главное – неожиданное в науке, и, если оно не является откровенно некорректным, не рубить с плеча и, по крайней мере, предоставлять ему право на существование, на поиск своего места. А уж найдется это место или нет – дело будущего. Правда, тогда, по ряду независящих от меня причин, эта брошюра не вышла, и я, доработав ее, опубликовал уже книгу на эту тему много позже (Черлин, 2012).

***

На кафедре зоологии позвоночных ЛГУ у Льва Исааковича был свой кабинет. Это была небольшая, сильно вытянутая в длину комнатка. С одного торца этого помещения была дверь, которая выходила в коридор кафедры зоологии позвоночных. С другого конца – окно, у которого стоял стол Льва Исааковича, а рядом с ним – стул, на который обычно обреченно садились студенты, сдающие ему страшный экзамен – сравнительную анатомию позвоночных, которого все зоологи боялись так же или даже больше, чем технари боялись экзамена по сопромату. Все помещение было разделено по всей длине шкафами с литературой и всякой всячиной, нужной в работе. Таким образом, к столу Льва Исааковича вел длинный, очень узкий проход от самой двери, а в одном месте между шкафами был оставлен проход, который вел в узенький, как щель, закуток. Там также стоял небольшой стол с лампой и стул, где можно было сидеть и работать. Как раз там иногда сидел я, читал и слушал диалоги, которые порой возникали у Льва Исааковича со студентами. Не все они, естественно, меня интересовали. Но бывали и «перлы»!

Лев Исаакович не был абсолютно серьезным человеком. Он очень любил пошутить, любил хорошие анекдоты, над которыми от души смеялся, и, как говорят, даже собирал их. Сидя в закутке, я однажды присутствовал при сдаче экзамена студенткой из Монголии. Она практически свободно говорила по-русски. Правда, привлекло меня то, что она на полном серьезе рассказывала Льву Исааковичу (это на университетском-то экзамене по сравнительной анатомии!!!) о том, что у них в глухих районах Монголии отары пасут огромные белые собаки с двумя головами. Препирательство на эту тему сначала пошло бурно, а потом стихло, сменившись не менее интересной темой, на которую разговор перевел уже Лев Исаакович: он долго, обстоятельно и весьма по-академически пытался объяснить монгольской студентке весь глубинный смысл, краски и специфическую эмоциональность русского идиоматического выражения «присобачить». К сожалению, действительно я не могу сейчас вспомнить сам разговор, но помню только, что я сидел за шкафами, держась одной рукой за живот, а другой зажимая себе рот, и трясся от беззвучного смеха… Это был импровизационный шедевр! Просто – готовый эстрадный номер! И это – в исполнении серьезного ученого – Льва Исааковича Хозацкого!

***

Занявшись исследованием температурных условий обитания обыкновенной гадюки, я пытался отыскать место, в котором было бы достаточно много гадюк, но которое при этом находилось бы недалеко от города. Такое место я обнаружил. Оно находилось около железнодорожной станции Комарово, в зарослях кустов вдоль железнодорожного полотна. Первое время я ездил туда сам, но потом как-то рассказал об этом Льву Исааковичу. Он очень удивился, потому что жил на даче как раз на ст. Комарово, т. е. постоянно ходил мимо этого места, но гадюк там никогда не замечал. Он попросил меня показать ему это место. Во время одной из первых наших с ним совместных экскурсий за гадюками я обратил внимание на то, что он ведет себя не совсем так, как привык это делать я.

Обычно я старался не привлекать внимания окружающих людей, прохожих к тому, что делаю, особенно когда это касается ядовитых змей. Во-первых, можно людей напугать. Они, скорее всего, не знали, что рядом с ними живут гадюки. Не знали, спокойно ходили тут, не волновались и никогда не видели этих змей, поскольку гадюки сами стараются не попадаться на глаза человеку. Да и несчастных случаев в

этом месте, видимо, не было. Если они узнàют о таких опасных соседях, то будут бояться ходить по окрестностям и не отпустят детей гулять. Кроме того, кому-нибудь может прийти в голову «спасительная» идея уничтожить всех змей в округе, раз они тут есть, а это может быть опасно как для гадюк, так и для того, кто решит с ними разделаться. Во-вторых, очень сложно предугадать, как будут реагировать люди на то, что они увидят. Я уже сталкивался с такими неожиданными реакциями. Так, видя, как я беру каких-нибудь ядовитых змей, как внешне это выглядит просто и буднично, некоторые люди неожиданно решают, что если у меня это так просто получается, значит это совсем не сложно и они свободно могут поступить так же. И вдруг люди, которые никогда вообще никаких змей в руки не брали, кидаются хватать опасных змей. Хорошо, если рядом окажется специалист. А если нет? А иногда случаются вообще совершенно неожиданные реакции. Как-то очень давно в зоопарке я взял в руки (т. е. жестко зафиксировал) гюрзу, и делалось это на виду у каких-то «специальных» гостей, потому что мне нужно было им что-то продемонстрировать (уже не помню, что именно). И вдруг выскакивает из группы молодая девушка, неожиданно протягивает руки к голове змеи, и я с трудом успеваю отдернуть от нее змею. Хорошо, что я не растерялся и не совершил ошибки, которая могла бы стоить не только здоровья, но даже и жизни или мне, или этой девушке, а может быть, и еще кому-нибудь. Я потом эту девушку нашел и спросил: «А ты, собственно, зачем это сделала? Чего ты хотела?» Так ведь она мне на эти вопросы даже не смогла ответить! Смысл ее ответов оказался неожиданным: «Не знаю, как-то захотелось…» Такие реакции случаются, они абсолютно алогичны, неожиданны и предугадать их посему, увы, невозможно. Поэтому, ловя гадюк и проводя с ними определенные манипуляции, я старался отворачиваться от людей и, если была возможность, вообще отойти куда-нибудь в сторону, «с глаз долой».

Но Лев Исаакович, наоборот, хотел привлечь внимание прохожих. Он просил меня повернуться и попугать их и пр. Это была какая-то детская реакция, которую я никак не ожидал от такого пожилого и серьезного человека. Я, конечно, не поддался и наоборот, к расстройству Льва Исааковича, уходил с пойманными змеями в сторону от людей.

***

Вот так в одном человеке сочетались самые разные человеческие качества: серьезность и игривость, даже ребячество, строгость и удивительная душевная нежность, даже сентиментальность. Но, на мой взгляд, важнейшими чертами Льва Исааковича Хозацкого были: академический, научный склад ума, энциклопедическая образованность, безусловный педагогический дар и уважение, а также доступное далеко не всем умение по-настоящему любить. И хотя Льва Исааковича Хозацкого уже давно нет рядом, я выражаю ему свое глубочайшее уважение и почтение, мою искреннюю любовь!

***

В заключение хочу поблагодарить моего друга Федора Аароновича Карлика, который подтолкнул меня к написанию этих воспоминаний.

Библиография

Боркин Л. Я. Лев Исаакович Хозацкий (1913–1992) как зоолог-герпетолог и палеонтолог // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317. № 4. С. 356–371.

Черлин В. А. Организация процесса жизни как системы . СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. 124 с.

STROKES TO THE PORTRAIT. LEV ISAAKOVICH KHOZATSKY

CHERLIN Vladimir Alexandrovich

PhD, Dagestan state univeersity (Gadzhieva str., 43 a, Republik Dagestan. Makhachkala. 367000), cherlin51@mail.ru

Keywords: biography, herpetology, L. I. Khozatsky

Received on: 04 December 2018

Published on: 28 June 2019

Summary: The article tells about a very interesting scientist, teacher, educator and person. This is Lev Isaakovich Khozatsky , associate Professor of the Leningrad state university. He had that odd combination of human qualities: seriousness and "playfulness," even in a certain sense, childishness, rigor and amazing emotional tenderness, even sentimentality. But the most important features of Lev Isaakovich Khozatsky as a serious scientist were: academic, scientific mind, encyclopedic education, absolute pedagogical gift and respect, as well as the ability to truly love not available to everyone. It so happened that the author of this article was well familiar with Lev Isaakovich, with his family. Lev Isaakovich was my scientific mentor, who “set up” my scientific activity on a serious general biological approach to solving even the most particular scientific problems. For this, I express to him my deepest respect, reverence and sincere love.