



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 2. № 4(8). Декабрь, 2013

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

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

Редакционная коллегия

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

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Содержание Т. 2. № 4. 2013.

От редакции

Неустойчивое развитие 3

Аналитический обзор

Румянцев Е. А. **Об использовании паразитологических данных при изучении типологического статуса озер европейского севера** 4 - 9

Оригинальные исследования

Домрачева Л. И., Кондакова Л. В., Зыкова Ю. Н., Ефремова В. А. **ЦИАНОБАКТЕРИИ ГОРОДСКИХ ПОЧВ** 10 - 27

Лябзина С. Н., Коросов А. В. **Оценка биоразнообразия жесткокрылых-некробионтов в Карелии** 28 - 38

Шкляревич Г. А. **Таксономическая и биогеографическая структура литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря** 39 - 56

Шустов Ю. А., Белякова Е. Н., Веселов А. Е. **Сезонные особенности питания рыб в кумжевой реке Большая Уя (бас. Онежского озера)** 57 - 69

Методы экологических исследований

Сярки М. Т. **Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера?** 70 - 75

Рецензия

Линник Ю. В. **Вразумляет Эрнест Ивантер** 76 - 81

Синопсис

Коросов А. В. **Бесподобное самоподобие** 82 - 85



Неустойчивое развитие

Уважаемые читатели, авторы, рецензенты!

В прошедшем году нам многое удалось, но не все.

Очень важно, что мы получили Свидетельство о регистрации как российское СМИ.

Однако это стоило немалых усилий, и в 2013 г. мы не стали делать попыток войти в Перечень ВАК. Этот шаг запланирован на 2014 г.

Очень важно, что за прошедший год мы выпустили четыре полноценных номера с сохранением широкой географии авторов и рецензентов.

Однако ожидаемого подъема публикационной активности не произошло. Хронические задержки выпусков наших номеров связаны с отсутствием материалов для публикации. Мы выдерживаем ориентацию журнала на выявление доказанных экологических закономерностей, что сужает круг публикуемых статей как по тематике, так и по качеству обработки данных. В то же время мы совместно с рецензентами стремимся не отвергать неудачные рукописи, но помогать авторам подавать материалы должным образом. Фактически над каждой статьей работает, помимо авторов, пять человек – главный редактор, два рецензента с ученой степенью, соответствующей автору, два литературных редактора английского и русского текстов. В процессе подготовки статьи к печати среднее число обращений к ее странице на нашем сайте составляет 50. Мы помогаем.

Очень важно, что публикации в журнале бесплатны, Петрозаводский университет (в рамках Программы стратегического развития ПетрГУ) берет на себя финансирование его деятельности.

Однако в скором времени мы будем прорабатывать вопрос о присвоении публикуемым у нас статьям международного индекса DOI, который для одной статьи стоит пока 1\$. Вероятно, что эту сумму придется взимать с авторов (при их желании получить индекс).

Очень важно, что в целом число посетителей нашего сайта возрастает (см. рисунок).

Однако этот рост неустойчив и перемежается с периодами падения интереса.



Рис. Посещаемость сайта за два года (число посетителей за месяц)

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



УДК 59

Об использовании паразитологических данных при изучении типологического статуса озер европейского севера

РУМЯНЦЕВ
Евгений Алексеевич

ПетрГУ, rumyantsevea@mail.ru

Ключевые слова:

паразиты рыб
типология
развитие озер
фаунистический комплекс

Аннотация:

Данная работа посвящена исследованию типологического статуса озер европейского севера. С этой целью паразиты рыб использованы в качестве экологических критериев. Показано, что эвтрофикация и дистрофикация – это основные естественные процессы, определяющие развитие и типологию озер. Паразиты рыб служат надежными биоиндикаторами этих процессов.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 06 марта 2014 года

Опубликована: 20 марта 2014 года

Введение

Современная экологическая ситуация в озерах настоятельно требует более глубокого изучения и оценки происходящих изменений. Данная работа посвящена исследованию типологии и развития озер с использованием для этой цели паразитологических критериев. Анализ проведен с применением метода фаунистических комплексов Г. В. Никольского (1947). В качестве объектов избраны озера Карело-Кольской лимнологической области, паразитофауна рыб в которых наиболее хорошо изучена. Исследования, проведенные в этом регионе (Шульман и др., 1974), убедительно показали, что паразитофауна рыб в озерах чутко откликается на любые изменения в гидрологическом и гидробиологическом режиме водоемов.

Аналитический обзор

Первые сведения по влиянию эвтрофикации озер на паразитофауну рыб были получены С. С. Шульманом и В. Ф. Рыбак (1961). Они показали, что за четверть века олиготрофные водоемы Пертозеро и Кончозеро значительно продвинулись в сторону эвтрофикации, в результате которой произошло резкое возрастание численности рачков *Ergasilus sieboldi*. Эти ракообразные явились первыми биоиндикаторами процесса эвтрофикации озер. Одновременно было отмечено усиление зараженности рыб и некоторыми другими представителями бореального равнинного комплекса, связанными как с зоопланктоном (*Proteocephalus*, *Diphyllobothrium*), так и зообентосом (*Diplostomum spathaceum*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *Acanthocephalus lucii*). В то же время не был обнаружен целый ряд видов паразитов бореального предгорного комплекса (*Gyrodactylus cotti*, *G. nemachili*, *G. thymalli*, *Tetraonchus borealis*, *Capillaria salvelini*, *Salmincola thymalli*). Снизилась зараженность видами паразитов арктического пресноводного комплекса, в частности теми из них, промежуточными хозяевами которых служат реликтовые раки (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, *Syathocephalus truncatus*).

В дальнейшем ряд новых сведений по влиянию эвтрофикации озер на паразитофауну рыб был получен при изучении паразитов рыб Сямозера (Шульман, 1962; Малахова, Иешко, 1977; Новохацкая,

2008). Это самый крупный в Карелии водоем эвтрофированного типа. В нем наблюдались значительные многолетние изменения – снижение уровня воды, обеднение зообентоса, возрастание роли зоопланктона, сокращение численности сиговых рыб (Фрейндинг и др., 1977; Стерлигова и др., 2002). Представители бореального предгорного фаунистического комплекса паразитов рыб здесь исчезли, за исключением, может быть, единственного *Apatemon cobitidis*. В озере отсутствуют многие виды паразитов, представляющие арктический пресноводный комплекс (*Henneguya zschokkei*, *Chloromyxum coregoni*, *Crepidostomum farionis*, *Cucullanus truttae*, *Cystidicola farionis*, *Echinorhynchus salmonis*, *Salmincola*). У сиговых рыб сохранился *Discocotyle sagittata*, но зараженность им снизилась. Изменения же бореального равнинного комплекса носили преимущественно количественный характер. Произошло ослабление зараженности рыб некоторыми видами паразитов, которые связаны с зообентосом (*Raphidascaris acus*, *Ichthyocotylurus pileatus*). В то же время увеличилась численность ряда паразитов, которые развиваются при участии планктонных ракообразных (*Proteocephalus percae*, *P. torulosus*, *Triaenophorus nodulosus*, *Ligula intestinalis*, *Camallanus lacustris*).

В одном из наиболее эвтрофированных водоемов – Крошнозере – представители бореального предгорного комплекса нами не обнаружены. Арктический пресноводный комплекс выражен слабо и представлен всего лишь несколькими более эврибионтными видами паразитов, встречающимися у сиговых рыб (*Proteocephalus exiguus*, *Diphyllobothrium dendriticum*, *Ichthyocotylurus erraticus*) и налима (*Chloromyxum dubium*, *Myxobolus lotae*, *Eubothrium rugosum*). Зараженность ими рыб сократилась. Здесь мы сталкиваемся с интересным явлением, когда на наших глазах исчезают некоторые представители холодноводных и оксифильных комплексов (*Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum simile*, *Ph. conostomum*, *Haplonema hamulatum*). Еще раньше из фауны водоема выпали *Henneguya zschokkei*, *Discocotyle sagittata*, *Crepidostomum farionis*, *Salmincola*.

Бореальный равнинный комплекс Крошнозера также претерпел ряд изменений. Уменьшилась зараженность рыб рачком *Ergasilus sieboldi*. Процесс нарастающей эвтрофикации водоема оказал лимитирующее влияние на развитие этого рачка. Во всяком случае, и в других наиболее эвтрофированных озерах этот паразит либо отсутствует (Святозеро, Иматозеро), либо находится на грани исчезновения (Миккельское). Реже стали встречаться трематоды *Rhipidocotyle campanula* и *Phyllodistomum pseudofolium*. Выпадает нематода *Raphidascaris acus* (Румянцев, 1991).

В Крошнозере не произошло усиления зараженности рыб паразитами, связанными в своем жизненном цикле с зоопланктоном. Хотя по мере эвтрофикации водоема продуктивность зоопланктона и его роль в питании рыб увеличиваются, возможность заражения рыб этими паразитами не возрастает, поскольку рыбы потребляют преимущественно кладоцер, которые не являются промежуточными хозяевами паразитов (парадокс Шульмана).

Некоторые паразиты, связанные с зообентосом, увеличили свою численность. У трематод *Diplostomum spathaceum* и *Ichthyocotylurus pileatus* это было связано с возрастанием количества промежуточных хозяев – брюхоногих моллюсков. Чаще стали встречаться скребни *Acanthocephalus lucii*, так как его промежуточные хозяева – водяные ослики – весьма устойчивы к действию эвтрофикации. Инвазированность рыб некоторыми паразитами с прямым циклом развития также имела тенденцию к нарастанию (*Apiosoma*, *Trichodina*, *Dactylogyrus*, *Argulus foliaceus*).

В Онежском озере через полувековой промежуток времени (Петрушевский, 1940; Румянцев и др., 1984) для многих видов паразитов, составляющих бореальный предгорный комплекс (*Rhabdochona denudata*, *Chloromyxum thymalli*, *Ch. truttae*, *Gyrodactylus thymalli*, *G. cotti*, *G. limneus*, *Dactylogyrus borealis*), отмечена тенденция к снижению зараженности рыб. Уменьшилась интенсивность заражения гольяна трематодой *Diplostomum phoxini*. Виды паразитов, образующие арктический пресноводный комплекс, ведут себя неодинаково. Зараженность рыб некоторыми из них снизилась. Из видов с прямым циклом к таким относятся рачки рода *Salmincola*. Единичны находки моногеней *Gyrodactylus lavareti*. Не обнаружена пиявка *Acanthobdella peledina*. Среди паразитов со сложным циклом развития, зараженность которыми ослабла, выделяются *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum simile*, *Capillaria salvelini*, *Cucullanus truttae*.

Особый интерес представляет тот факт, что некоторые виды паразитов арктического пресноводного комплекса проявили явную тенденцию к увеличению численности за многолетний промежуток времени. К видам, связанным с зоопланктоном, относятся цестоды *Proteocephalus exiguus*, *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium salvelini*, *E. rugosum*. Продуктивность зоопланктона с эвтрофикацией отдельных заливов и губ возрастает, и роль его в питании рыб естественно увеличивается. Такая зависимость, на наш взгляд, устанавливается на первоначальных этапах эвтрофикации озер олиготрофного типа. Однако в эвтрофированных озерах начинает действовать другая известная

закономерность, когда количественные показатели развития зоопланктона растут, а зараженность рыб паразитами, связанными с ним, падает.

Из паразитов, связанных с зообентосом, которые дают повышение зараженности рыб, особенно обращают на себя внимание те представители, которые развиваются при участии реликтовых раков (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *E. borealis*). Судя по зараженности ими, можно полагать, что в Онежском озере, по крайней мере в отдельных его районах, за прошедшие десятилетия произошло нарастание численности реликтовых ракообразных (понтопорея). Это подтверждается гидробиологическими исследованиями (Филатов, 1999; Биоресурсы Онежского озера, 2008). Таким образом, на первых этапах эвтрофикации олиготрофных озер наблюдается рост количественных показателей зараженности рыб некоторыми видами паразитов – представителями арктического пресноводного фаунистического комплекса. Однако это нарастание происходит только до определенного предела, т. е. до тех пор, пока данный олиготрофный водоем не переходит в новое качественное состояние – эвтрофированный тип.

Среди эктопаразитов бореального равнинного комплекса наблюдалось увеличение зараженности рыб некоторыми моногенеями рода *Dactylogyrus*, рачками *Argulus foliaceus* и *Tracheliastes polycolpus*. В отношении большинства других раков существенных изменений не выявлено. Это относится и к *Ergasilus sieboldi*. Возможно, что он получает широкое распространение лишь на более поздних этапах эвтрофирования олиготрофных озер, как это имело место в Пертозере и Кончозере.

В Онежском озере усилилась зараженность рыб паразитами, связанными с зоопланктоном (*Proteocephalus*, *Triaenophorus*, *Camallanus*, *Philometra*). У многих паразитов, связанных с бентосом, также выражена тенденция к увеличению численности. Это трематоды *Bunodera luciopercae*, *Allocreadium isoporum*, *Diplostomum spathaceum*, *Tylodelphys clavata*, *Ichthyocotylurus pileatus*. Особенно заметно усилилась инвазированность рыб личинками трематод, которые заканчивают свой жизненный цикл в рыбоядных птицах. Процесс эвтрофикации не препятствует развитию их промежуточных хозяев – брюхоногих моллюсков. Зараженность рыб некоторыми нематодами также возросла (*Raphidascaris acus*, *Desmidocercella numidica*, *Capillaria tomentosa*). Чаще стали встречаться скребни *Neoechinorhynchus rutili* и *Acanthocephalus anguillae*. Изменения в зараженности рыб нематодами и скребнями скорее всего свидетельствуют о том, что в отдельных прибрежных районах (губах) Онежского озера произошло некоторое нарастание зообентоса. Наши данные вполне согласуются с результатами, полученными гидробиологами (Смирнова, 1975).

В Ладожском озере в результате влияния хозяйственной деятельности человека многолетние изменения фауны носили более выраженный характер и не были вполне идентичными с таковыми в Онежском озере (Румянцев, 2007). В последнем, как уже отмечалось выше, естественный процесс эвтрофикации сопровождался увеличением численности реликтовых ракообразных, в частности *Pontoporeia affinis*. В нем за последние 50 лет зараженность рыб паразитами, которые развиваются при участии реликтовых ракообразных, имела тенденцию к нарастанию. В Ладожском озере, в котором были более выражены процессы антропогенного эвтрофирования и загрязнения, численность и биомасса реликтовых раков, по данным Слепухиной и др. (2000), не претерпела заметного увеличения. Естественно, эта особенность не могла не сказаться на паразитах рыб, связанных в жизненном цикле с реликтовыми раками (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*). Количественные показатели зараженности ими не испытывают роста и оказываются более низкими, нежели таковые в Онежском озере.

В целом эвтрофикация озер определяет характер и направленность многолетних изменений фауны паразитов рыб. Изменения эти касаются не только количественного, но и качественного (видового) состава фауны. Они более всего выражены у видов бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов. В первую очередь исчезают наиболее оксифильные и реофильные их представители. Разнообразие видового состава этих фаунистических комплексов сокращается. Происходящие изменения фауны паразитов отражают различные стороны развития озер по пути эвтрофикации, т. е. носят направленный характер экологической сукцессии. В сравнительно стабильных озерных экосистемах, какими являются крупные олиготрофные озера, изменения фауны паразитов за многолетний период оказываются менее значительными и носят преимущественно количественный характер. Чем быстрее происходит эвтрофикация озер, тем резче эти изменения выражены. Под влиянием процесса эвтрофикации озер происходит снижение общего видового разнообразия паразитов и изменение численности отдельных видов. Другой естественный процесс – дистрофикация озер – имеет как бы обратную тенденцию развития экосистемы от основной сукцессии (олиготрофия – эвтрофия). Она вызывает снижение продуктивности озер и видового разнообразия фауны. Как и

эвтрофикация, этот процесс в первую очередь и в наибольшей степени проявляется в малых озерах как олиготрофного, так и эвтрофированного типов. Конечным этапом развития их является полигумозный дистрофный тип озер, в которых из рыб остается нередко один окунь, а паразитофауна его сильно обеднена (Румянцев, 2007).

Заключение

Эвтрофикация и дистрофикация – это основные естественные процессы, определяющие развитие и типологический статус озер. Они протекают одновременно и направленно, но проявляются в разных озерах далеко не одинаково. Паразиты рыб служат надежными экологическими индикаторами этих процессов.

Библиография

Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. 272 с.

Малахова Р. П., Иешко Е. П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977. С. 185–199.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26. Вып. 3. С. 221–232.

Новохацкая О. В. Паразитофауна рыб эвтрофируемых озер (на примере Сямозера): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2008. 26 с.

Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та, 1940. Т. 30. С. 133–186.

Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах Карело-Кольской лимнологической области (в связи с типологией озерных экосистем) // Паразитология. 1991. Т. 25. Вып. 6. С. 527–535.

Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера. Петрозаводск, 2007. 250 с.

Румянцев Е. А., Пермьяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Л., 1984. Вып. 216. С. 117–133.

Слепухина Т. Д., Барбашова М. А., Расплетина Г. Ф. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса в различных зонах Ладожского озера // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 249–255.

Смирнова Т. С. Зоопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975. С. 145–159.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2002. 119 с.

Филатов Н. Н. (ред.). Онежское озеро. Петрозаводск, 1999. 294 с.

Фрейндлинг В. А., Васильева Е. П., Литинская К. Д., Маслова Н. П., Мартынова Н. Н., Поляков Ю. К. Гидрологический и гидрохимический режим Сямозера // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977. С. 5–43.

Шульман С. С. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Труды Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1962. Т. 2. С. 173–244.

Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени // Труды Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1961. Т. 30. С. 24–54.

Румянцев Е. А. Об использовании паразитологических данных при изучении типологического статуса озер европейского севера // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 4-9.

Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 108 с.

On the usage of the data on the parasites of fishes in exploring typologic status of the lakes in the North of Europe

RUMYANTSEV
Yevgeny

PetrSU, rumyantsevea@mail.ru

Keywords:

parasites of fishes
typology
development of lakes
faunal complex

Summary:

This work is devoted to the investigation of typological status of lakes in the North of Europe (on the example of inland water bodies of Karelia and the Kola Peninsula). For that purpose, the parasites of fishes are used as ecological criteria. It is shown that the eutrophication and dystrophication are the main natural processes defining the development and typology of lakes. They occur concurrently and directionally, but they are not identical in different lakes. Parasites of fishes serve as reliable ecological indicators of these processes.



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

УДК УДК 831.466

ЦИАНОБАКТЕРИИ ГОРОДСКИХ ПОЧВ

ДОМРАЧЕВА
Людмила Ивановна

Вятская государственная сельскохозяйственная академия, dli-alga@mail.ru

КОНДАКОВА
Любовь Владимировна

Вятский государственный гуманитарный университет, kaf_eco@vshu.kirov.ru

ЗЫКОВА
Юлия Николаевна

Вятская государственная сельскохозяйственная академия, orewek7@rambler.ru

ЕФРЕМОВА
Виталина
Александровна

Вятский государственный гуманитарный университет, kaf_eco@vshu.kirov.ru

Ключевые слова:

Почвенные цианобактерии
видовой состав
городские почвы
внутрипочвенные группировки
цианофитизации фототрофов
«цветение» почвы
альгоценозы

Аннотация:

Цианобактерии являются постоянным компонентом внутрипочвенных и наземных комплексов фототрофных микроорганизмов городских почв. В наземных разрастаниях при «цветении» почвы, включая феномен зимнего «цветения», именно эта группа организмов является доминирующей в различных зонах города (промышленной, транспортной, селитебной, парковой), оставляя на минорных позициях представителей эукариотных водорослей. Для цианобактерий характерно достаточно большое видовое разнообразие с преобладанием безгетероцистных форм и высокая плотность популяций (до нескольких десятков миллионов клеток на 1 см²). Цианофитизация фототрофных микробных комплексов является характерной особенностью городских почв.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 04 февраля 2014 года

Опубликована: 26 марта 2014 года

Введение

Являясь космополитами, цианобактерии (ЦБ) заселяют практически все наземные биотопы, в том числе и городские почвы. При этом развитие микроорганизмов в урбаногемах происходит в специфических условиях, резко отличных от условий природных экосистем данного региона. Антропогенное воздействие на почву проявляется в неблагоприятных физических, химических и биологических процессах, приводящих к нарушению почвенного покрова, загрязнению, деградации.

Следовательно, формирование микробных комплексов, включая альго-цианобактериальные, в урбаногемах подчиняется воздействию не только и не столько природных факторов (влажность, температура, поток биогенных элементов), сколько мобилизации адаптационных возможностей организмов для выживания в среде, подверженной влиянию стресс-факторов. В результате формируются микробные комплексы и ценозы, обладающие рядом новоприобретенных признаков. Так, при изучении альгогруппировок урбоэкосистем, выполненном в ряде городов России: Уфа и другие города Башкортостана, Красноярск, Челябинск, Новосибирск, Новосибирский Академгородок, Ижевск, Петрозаводск (Кабиров, Суханова, 1996; Сугачкова, 1998; Хабуллина, 1998; Суханова и др., 2000;

Артамонова, 2010; Трухницкая, Чижевская, 2008; Дубовик, Климина, 2009; Аксёнова, 2010; Антипина, Комулайнен, 2010; Климина, 2011; Смирнова, 2013), выявлены их отличия от зональных. Например, было показано, что в различных урбанизированных биотопах формируются своеобразные комплексы, отличающиеся от зональных по видовому разнообразию, составу доминантов, сложности систематической структуры, численности и биомассе. В целом урбанизация обуславливает увеличение видового разнообразия почвенных водорослей за счет появления новых экологических ниш для их существования.

Изучение эпифитной флоры урбанизированной территории показало, что даже при высоком уровне аэротехногенного загрязнения сохраняется довольно высокое биоразнообразие эпифитных цианопрокариотно-водорослевых ценозов (Дубовик, Климина, 2010; Смирнова, 2013).

Цель данной работы – изучить закономерности развития почвенных цианобактериальных комплексов в различных функциональных зонах города.

Материалы

Объектами исследования были образцы почв и субстратов, отобранные в различных зонах г. Кирова: селитебной, транспортной, промышленной, рекреационной (рис. 1).

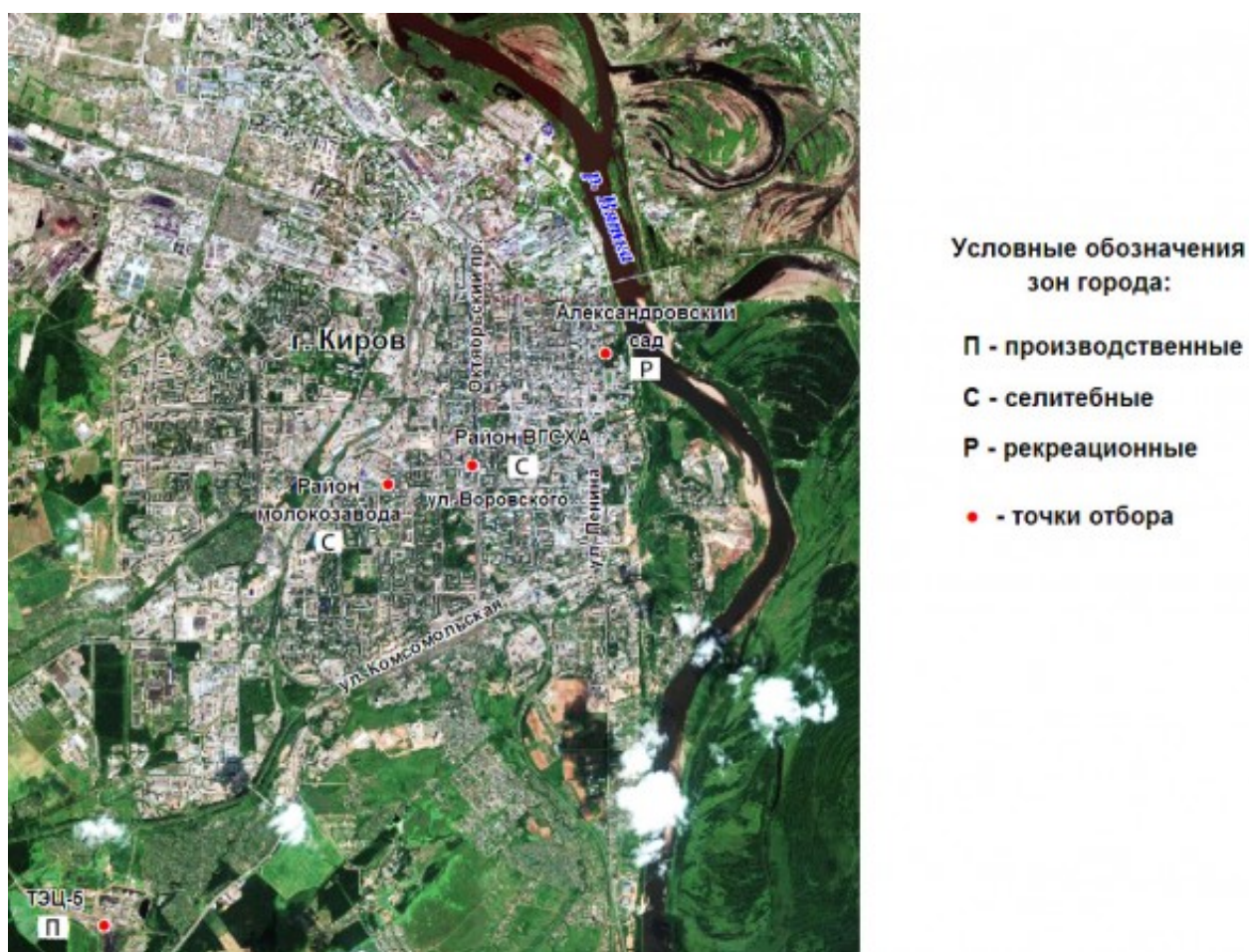


Рис. 1. Точки отбора образцов почв (г. Киров)

Fig. 1. Points of soil sampling (Kirov)

Город Киров относится к крупным промышленным городам с развитой инфраструктурой и населением более 500 тыс. человек. Естественный почвенный покров примыкающих к городу территорий представлен преимущественно дерново-подзолистыми суглинистыми и супесчаными почвами. На природный комплекс города оказывает сильное воздействие техногенная нагрузка. Модуль техногенной нагрузки территории г. Кирова оценивается в 100 тыс. т/км², что соответствует модулю таких крупных промышленных городов, как Казань, Нижний Новгород, Саранск и др. (Ашихмина, 2012). Исследования комплексного состояния территории г. Кирова показали, что 30 % ее находится в

удовлетворительном состоянии (в частности, сады и парки). Сильную антропогенную нагрузку испытывает более 27 % территории города (районы промышленных предприятий и ТЭЦ). Остальные территории испытывают среднюю антропогенную нагрузку. К основным загрязняющим веществам на территории города относятся диоксид серы, оксиды азота, ртуть и ее соединения, соединения свинца и других тяжелых металлов, нефть и нефтепродукты.

Отбор образцов для видового анализа и количественного учета водорослей и цианобактерий проводили по общепринятым методикам почвенной альгологии с глубины 0-5 см для изучения внутрпочвенных группировок фототрофов и пленки толщиной 0-2 мм при «цветении» почвы (Голлербах, Штина, 1969). Масса почвенных образцов из каждой зоны составляла не менее 1 кг. В дальнейшем для количественного анализа отбирали средние пробы по 10 г и фиксировали 4 % раствором формалина. Обычно в умеренной зоне отбор почвенных образцов для проведения альгологического анализа проводится в мае - октябре до выпадения снега. Наличие в последние годы аномально высокой температуры в зимний период позволяет легко проводить отбор почвенных образцов для выявления особенностей развития фототрофов в это время. Так, наше исследование было выполнено в конце ноября в условиях аномально теплой и бесснежной погоды, когда почва не промерзала очень долго.

Площадь отбираемых образцов «цветущей» почвы колебалась от 20 до 50 см². Для количественного анализа готовили среднюю пробу суммарной площадью 10 см² и проводили количественный учет водорослей и ЦБ в свежесобранных образцах.

Методы

Для определения видового состава водорослей и ЦБ использовали водные и почвенные со стеклами обрастания культуры (Штина, Голлербах, 1976).

Количественный учет фототрофов проводили методом прямого счета под микроскопом на мазках (увеличение окуляра x 15; объектива x 40); биомассу определяли объемно-расчетным методом (Домрачева, 2005). Для этого делают навески по 10 г или площадью 10 см² (из смешанной средней пробы). Отобранный массив или растирается непосредственно в ступке, или разбивается в гомогенизаторе.

Почвенную суспензию с водорослями после растирания без потерь переносят в мерный цилиндр на 100 мл и доливают дистиллированной водой до метки. Мерный цилиндр закрывают резиновой пробкой, суспензию встряхивают 1-2 мин., производят отбор суспензии микропипеткой объемом 0.1 мл приблизительно на уровне 50 мл (на середине водного столба). Почвенную суспензию наносят на тщательно обезжиренное предметное стекло (0,01 мл на препарат) и равномерно микробиологической петлей распределяют на площади 4 см² (квадрат 2 x 2 см) по трафарету из бумаги, подложенному под стекло. Из одной пробы, т. е. варианта опыта, готовят 9 мазков на 3 предметных стеклах. Степень разведения может изменяться в зависимости от обилия водорослей в исходном образце. Чем меньше разведение, тем выше точность полученных результатов. Используемое разведение 1:10 - минимальное для всех известных случаев количественного учета водорослей. При традиционном способе практикуется разведение в 30-40 раз.

Количество клеток фототрофов определяется по формуле: $N = 4an/S \cdot 10^{10}$, где a - среднее число клеток в одном поле зрения; n - разведение; S - площадь поля зрения (мкм²); 4 - площадь мазка (см²). Это количество клеток содержится в 0,01 мл суспензии, которую наносили на препарат, следовательно, в 1 мл данной суспензии концентрация клеток в 100 раз больше.

Определение биомассы фототрофов в природных популяциях проводили одновременно с количественным учетом их клеток без использования усредненных показателей. С помощью окуляр-микрометра измеряли линейные размеры каждой встреченной клетки и рассчитывали ее объем, уподобляя форму клетки геометрическим телам. Удельная биомасса водорослей принималась равной единице. Биомассу на гектар вычисляли, исходя из веса пахотного горизонта в случае глубинных образцов или рассчитывая площадь покрытия почвы «цветением» для пленок.

На этих же мазках определяли длину грибного мицелия и длину нитей ЦБ в микрометрах, в дальнейшем переводя этот показатель в м/см² поверхности почвы.

Результаты

Видовой состав цианобактерий почв г. Кирова

В почвах г. Кирова методом чашечных культур выявлено 123 вида и разновидности водорослей и ЦБ (Кондакова, 2012). По видовому разнообразию преобладают ЦБ (43.1 %). Это более чем в 1.5 раза

выше видового разнообразия ЦБ в почвах фоновой территории ГПЗ «Нургуш» (табл. 1).

Таблица 1. Состав водорослей в городских почвах в сравнении со сводными данными по Кировской области и фоновой территорией (1 – число видов, 2 – процент от общего числа видов)

Объект	Cyanophyta		Chlorophyta		Xanthophyta + Eustigmatophyta		Bacillariophyta		Всего
	1	2	1	2	1	2	1	2	
г. Киров	53	43.1	41	33.3	16	13.0	12	9.7	123*
ГПЗ «Нургуш»	27	26.7	44	43.6	24	23.8	6	5.9	101
Сводные данные по Кировской области (Штина, 1997)	166	27.7	239	39.9	122	20.4	66	11.0	599*

* – встретились представители других отделов (представители отдела Euglenophyta).

Видовой состав цианофлоры городских почв различных зон представлен табл. 2.

Таблица 2. Видовое разнообразие почвенных цианобактерий в различных зонах города

№ п/п	Названия отделов и видов	Жизненная форма	Зоны города			
			Промыш-ленная	Транс-портная	Рекреа-ционная	Сели-тебная
1	2	3	4	5	6	7
	Cyanophyta					
1	Anabaena cylindrica Lemm. f. cylindrica	CF	+			
2	Anabaena oscillarioides Bory f. oscillarioides	CF	+			
3	Anabaena sphaerica Born. et Flah.	CF	+		+	+
4	Borzia trilocularis Cohn.	X				+
5	Calothrix elenkinii Kossinsk. f. elenkinii	CF	+		+	+
6	Cylindrospermum catenatum Ralfs	CF		+	+	
7	Cylindrospermum licheniforme (Bory) Kütz.	CF		+	+	+
8	Cylindrospermum michailovskoesense Elenk.	CF			+	+
9	Cylindrospermum muscicola Elenk.	CF		+	+	
10	Leptolyngbya angustissimum (W. et G. S. West) Anagn. et Kom.	P	+			+
11	Leptolyngbya foveolarum (Rabenhorstex Gom.) Anagn. et Kom.	P	+	+	+	+
12	Leptolyngbya fragilis (Gom.) Anagn. et Kom.	P	+			
13	Leptolyngbya	P	+	+		+

	frigida (Fritsch) Anagn. et Kom.						
14	Microchaete tenera Thur. f. <i>tenera</i>	PF	+	+	+		
15	Microcoleus vagi natus (Vauch.) Gom.	M	+	+	+	+	
16	Microcoleus vaginatus Gom. f. <i>monticola</i>	M					+
17	Nodularia harve yana (Twait.) Thur.	CF				+	
18	Nostoc commun e (Vauch.) f. <i>commune</i>	CF	+				
19	Nostoc linckia (Roth.) Born. et Flah	CF	+			+	
20	Nostoc muscorum (Ag.) Elenk.	CF	+	+	+	+	
21	Nostoc paludosum Kütz.	CF	+	+	+	+	
22	Nostoc punctifor me (Ag.) Elenk.	CF	+	+	+	+	
23	Nostoc punctifor me (Ag.) Elenk. f. <i>populorum</i>	CF					+
24	Oscillatoria amoena (Kütz.) Grun.	hydr			+		
25	Phormidium aer ugineo-coerulea (Gom.) Anagn. et Kom.	P	+	+			
26	Phormidium ambiguum Gom.	P			+		+
27	Phormidium ang ustissimum W. Et G. S. West	P	+				
28	Phormidium animale (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom.	P	+				
29	Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	P	+	+	+	+	
30	Phormidium boryanum Kütz.	P	+	+	+	+	
31	Phormidium breve (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Kom.	P	+	+	+	+	
32	Phormidium corium (Ag.) Gom.						+
33	Phormidium formosum (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom.	P	+	+	+	+	
34	Phormidium hen ningsii Lemm.	P			+		+
35	Phormidium inte rruptum Kütz.	P					+
36	Phormidium inundatum Kütz.	P	+				
37	Phormidium jadinianum Gom.	P			+		+

38	<i>Phormidium molle</i> (Kütz.) Gom.	P		+		+
39	<i>Phormidium retzii</i> Lemm(Ag.) Gom. <i>f. retzii</i>	P				+
40	<i>Phormidium splendendum</i> (Grev. ex Gom.) Anagn. et Kom.	amph		+		
41	<i>Phormidium tenue</i> (Menegh.) Gom.	P				+
42	<i>Phormidium uncinatum</i> (Ag.) Gom.	P		+	+	+
43	<i>Plectonema boryanum</i> Gom. <i>f. boryanum</i>	P	+	+	+	
44	<i>Plectonema nostocorum</i> Born.	P	+			+
45	<i>Plectonema notatum</i> Schmidle	P	+		+	+
46	<i>Pseudanabaena bipes</i> Bocher	X		+		
47	<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb.	X	+			+
48	<i>Pseudanabaena galeata</i> Bocher <i>f. galeata</i>	X	+		+	
49	<i>Pseudanabaena tenuis</i> Koppe	X		+		
50	<i>Schizothrix friesii</i> (Ag.) Gom.	M		+		
51	<i>Scytonema ocellatum</i> (Dillw) Thur.	PF	+			
52	<i>Tolypothrix tenuis</i> (Kütz.)	PF	+	+		+
53	<i>Trichromus variabilis</i> (Kütz. ex Born et Flah.) Kom. et Anagn.	CF	+		+	
Всего видов			32	26	23	31

В целом по общему числу видов водорослей и ЦБ зоны г. Кирова имеют близкие значения (табл. 3).

Таблица 3. Видовой состав альгофлоры городских почв

Отделы	Промышленная зона	Транспортная зона	Селитебная зона	Рекреационная зона	Всего
Cyanophyta	32	26	31	23	53
Bacillariophyta	11	10	11	9	12
Xanthophyta	3	2	4	10	13
Eustigmatophyta	2	1	1	3	3
Chlorophyta	23	24	13	29	41
Euglenophyta	-	1	-	-	1
Всего	71	64	60	73	123

В изученных пробах промышленной зоны г. Кирова выявлен 71 вид почвенных водорослей и ЦБ (табл. 1), в том числе *Cyanophyta* - 32 вида (45.1 %), *Bacillariophyta* - 11 видов (15.5 %), *Xanthophyta* - 3 вида (4.2 %), *Eustigmatophyta* - 2 вида (2.8 %), *Chlorophyta* - 23 вида (32.4 %). По числу видов преобладают ЦБ и зеленые водоросли.

В состав доминирующего комплекса микрофототрофов входят цианобактерии: *Microcoleus vaginatus*, *Phormidium autumnale*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc commune*, *Nostoc punctiforme*. Встречаемость

(60–100 %) на данных территориях имеют виды: *Phormidium autumnale*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus*. Из 32 видов ЦБ данной зоны 13 видов представлены гетероцистными формами (табл. 2). Специфическими видами являются: *Anabaena cylindrica*, *A. oscillarioides*, *Leptolyngbya fragilis*, *Nostoc commune*, *Phormidium angustissimum*, *Ph. animale*, *Ph. inundatum*, *Ph. splendidum*, *Scytonema ocellatum*. Анализ цианофлоры по жизненным формам указывает на преобладание нитевидных безгетероцистных ЦБ, тяготеющих к голым участкам минеральной почвы и обладающих ксероморфной структурой. Формула экобиоморф цианобактерий $P_{15} CF_{10} PF_3 X_2 M_1 amph$.

В пробах с транспортной зоны г. Кирова обнаружено 64 вида почвенных фототрофов (табл. 1), в том числе Cyanophyta – 26 видов (40.6 %), Bacillariophyta – 10 видов (15.6 %), Xanthophyta – 2 вида (3.1 %), Eustigmatophyta – 1 вид (1.6 %), Chlorophyta – 24 вида (37.5 %), Euglenophyta – 1 вид (1.6 %). Доминантами сообществ ЦБ транспортной зоны являются: *Microcoleus vaginatus*, *Ph. autumnale*, *Ph. formosum*, *Cylindrospermum licheniforme*, *Nostoc paludosum*. Специфические виды ЦБ транспортной зоны: *Oscillatoria amoena*, *Pseudanabaena bipes*, *Pseudanabaena tenuis*, *Schizothrix friesii*. В составе жизненных форм преобладают безгетероцистные цианобактерии $P_{13} CF_6 PF_2 M_2 X_1$.

В селитебной зоне г. Кирова обнаружено 60 видов почвенных фототрофов (табл. 1), в том числе Cyanophyta – 31 вид (51.7 %), Bacillariophyta – 11 видов (18.3 %), Xanthophyta – 4 вида (6.7 %), Eustigmatophyta – 1 вид (1.7 %), Chlorophyta – 13 видов (21.6 %). Доминирующий комплекс составили ЦБ – *Ph. autumnale*, *Ph. boryanum*, *Pseudanabena catenata*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc paludosum*. Специфическими видами данной зоны являются: *Calothrix elenkinii*, *Phormidium corium*, *Ph. interruptum*, *Ph. tenue*, *Ph. retzii*.

Состав жизненных форм цианобактерий: $P_{18} CF_8 X_2 M_2 PF_1$.

При нарушении почвенного покрова разрастание цианобактерий способно формировать начальные стадии восстановительных сукцессий. По нашим наблюдениям это: *Ph. autumnale*, *Ph. uncinatum*, *Ph. boryanum*, *Microcoleus vaginatus*, *Schizothrix friesii*, *Leptolyngbya foveolarum*, *L. fragilis*, *Plectonema boryanum*, *Nostoc punctiforme*, *N. commune*, *Tolypothrix tenuis*.

В рекреационной зоне (городские парки) видовое разнообразие представлено 73 видами почвенных фототрофов (табл. 1), в том числе Cyanophyta – 22 вида (30.1 %), Bacillariophyta – 9 видов (12.3 %), Xanthophyta – 10 видов (13.7 %), Eustigmatophyta – 3 вида (4.1 %), Chlorophyta – 29 видов (39.7 %). По видовому разнообразию преобладают зеленые водоросли и ЦБ.

Доминирующий комплекс ЦБ представлен видами: *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus*, *Ph. autumnale*, *Ph. boryanum*, *Ph. formosum*, *Nostoc punctiforme*, *Cylindrospermum licheniforme*, *C. michailovskoense*. Встречаемость (более 50 %) имеют виды: *Phormidium boryanum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus* (рис. 2).

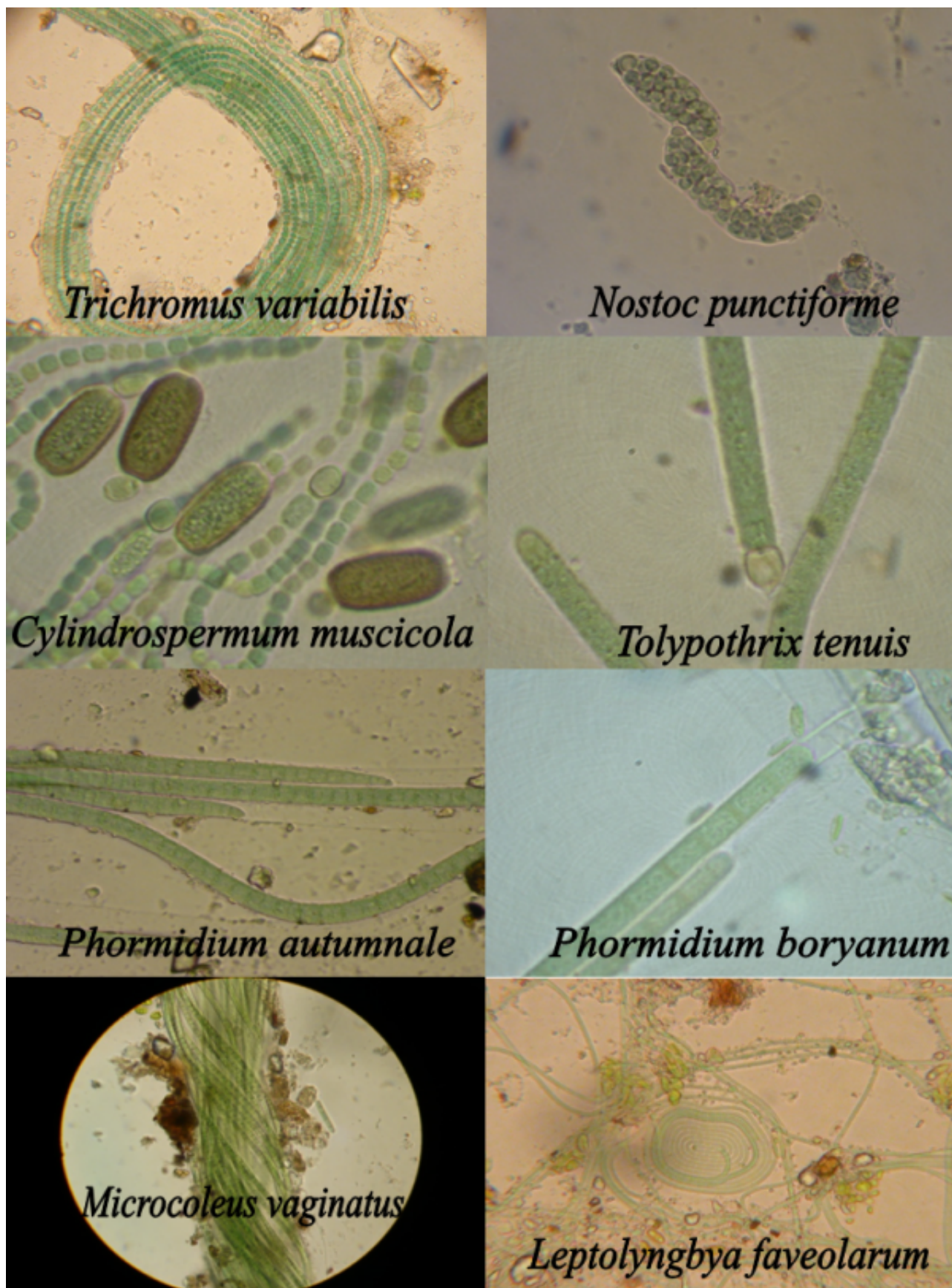


Рис. 2. Доминирующие виды цианобактерий городских почв
Fig. 2. Dominant species of cyanobacteria in urban soils

Специфическим видом парковой зоны является гетероцистная ЦБ *Nodularia harveyana*. Формула экобиоморф $CF_{12} P_8 PF_1 X_1 M_1$.

Коэффициент флористической связи Сьеренсена - Чекановского указывает на сходство альгофлоры сравниваемых зон (табл. 4).

Таблица 4. Коэффициент Сьеренсена - Чекановского зон г. Кирова

	Промышленная	Транспортная	Селитебная	Рекреационная
Промышленная				
Транспортная	0.52			
Селитебная	0.54	0.60		
Рекреационная	0.63	0.58	0.57	

Таким образом, видовой состав ЦБ г. Кирова достаточно разнообразен и представлен безгетероцистными и гетероцистными видами. Толерантность к антропогенной и техногенной нагрузке проявляют, в первую очередь, *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*.

Внутрипочвенный пул цианобактерий городских почв

Внутрипочвенные группировки фототрофов распределены во всей толще почвы с определенной плотностью и являются стабильной частью почвенной микробиоты. Численность, биомасса, видовой состав этих организмов, их сезонная динамика и продуктивность чрезвычайно подробно изучены в XX веке почвенными альгологами в различных регионах нашей страны, в разных климатических зонах и экосистемах, включая урбанизированные территории. Материалы почвенно-альгологических исследований опубликованы в многочисленных монографиях, начиная с классических работ Э. А. Штина и М. М. Голлербаха (1969; 1975), а также в сборниках и трудах съездов, конференций, симпозиумов.

Изучение зимней вегетации почвенной альгофлоры показало, что доминантами в фототрофных комплексах являются *Anabaena sphaerica*, различные виды рода *Nostoc*, *Phormidium autumnale* и *Microcoleus vaginatus*.

При проведении количественного учета водорослей методом прямой микроскопии в зимних почвенных образцах было обнаружено, что их численность ЦБ превышает миллион клеток в 1 г почвы (табл. 5).

Таблица 5. Численность клеток микрорототрофов в городских почвах в зимний период (тыс. клеток/г)

Место отбора проб	Водоросли	Цианобактерии	Всего
Районы промышленных предприятий	200-250	1217-2983	1467-3183
Улицы города	330-400	1180-2117	1580-2417
Парки	320-330	1180-2743	1510-3063

Таблица 6. Соотношение водорослей и цианобактерий в почве в зимний период (%)

Место отбора проб	Водоросли	Цианобактерии
Районы промышленных предприятий	7.8-13.6	86.4-92.2
Улицы города	16.5-20.9	79.1-83.5
Парки	10.8-21.2	78.8- 89.2

Минимальные и максимальные значения численности фототрофов во всех обследованных районах близки. Доминируют в почвах по численности ЦБ (до 92,2 %), в то время как вклад эукариотных водорослей не превышает 22 %. Максимальное представительство ЦБ обнаружено в зоне действия промышленных предприятий (табл. 6). Высокая численность ЦБ в почве явно свидетельствует об их активном размножении зимой в период с аномально теплой погодой, длительным отсутствием снежного покрова и непромерзанием почвы. Вероятно, длительный теплый период после непродолжительного снегопада в начале ноября и таяния выпавшего снега спровоцировал выход водорослей из периода покоя, аналогично тому, как в конце ноября - начале декабря происходило набухание почек на деревьях.

«Цветение» городских почв

Феномен «цветения» характерен как для сельскохозяйственных, целинных, так и для городских почв, в которые от различных источников поступают самые разнообразные вещества: тяжелые металлы, органические отходы, синтетические соединения, соли, пластмассы и т. д. Степень их токсичности варьирует в широком диапазоне в зависимости от их химической природы, количества и качества гумуса, аэрации, кислотного режима, скорости микробного разложения поллютантов и т. д. Вследствие этого жизнь микробиоты в городских почвах постоянно сопровождается высоким шансом перехода в стрессовые ситуации и необычайной пестротой загрязнителей. Вероятно, поэтому провести четкую корреляционную зависимость развития ЦБ от конкретного поллютанта практически невозможно.

Чтобы оценить вклад ЦБ в «цветение» почвы, мы изучали структурные особенности поверхностных альго-цианобактериальных разрастаний в районах города с различной степенью техногенной нагрузки. Помимо численности клеток ЦБ и водорослей, определяли длину грибного мицелия, поскольку именно ЦБ, водоросли и микромицеты составляют основу наземных микробных ценозов и могут рассматриваться как единое целое.

Анализ видового состава показал, что выделяются определенные доминанты сообществ при «цветении» почвы разных зон (табл. 7). Видно, что для всех зон, кроме промышленной, на естественных нарушенных и ненарушенных почвах преобладают безгетероцистные ЦБ. Только на субстратах (опилки с песком - промышленная зона в районе ТЭЦ-5) лидирующие позиции занимают азотфиксирующие гетероцистные ЦБ, видимо, настолько обогащая субстрат связанным минеральным азотом, что это приводит и к массовому развитию зеленых водорослей, которые в других очагах «цветения» обнаруживаются лишь в незначительных количествах (табл. 7, 8).

Таблица 7. Доминанты пленок «цветения»

Зона обследования	Виды-доминанты
Промышленная	<i>Nostoc muscorum</i> , <i>N. paludosum</i> , <i>Trichromus variabilis</i>
Селитебная	<i>Phormidium uncinatum</i> , <i>Ph. aeruginocoeruleum</i> , <i>Ph. autumnale</i> , <i>Ph. boryanum</i>
Парковая	<i>Ph. formosum</i> , <i>Ph. breve</i> , <i>Trichromus variabilis</i> , <i>Leptolyngbya augustissima</i>
Транспортная	<i>Schizothrix friesii</i> , <i>Ph. aeruginocoeruleum</i> , <i>Ph. ambiguum</i> ,

Плотность клеток в цианобактериальных разрастаниях чрезвычайно велика и колеблется в разных зонах города от 18 до 47 млн/см² (табл. 8).

Таблица 8. Показатели численности клеток водорослей и ЦБ в пленках «цветения» в различных зонах города (тыс./см²)

обследования	Зеленые водоросли	Диатомовые водоросли	БГЦ циано-бактерии	ГЦ цианобактерии	Всего
Промышленная	1265 ± 40	515 ± 20	5850 ± 150	18600 ± 1000	26300
Селитебная	446 ± 42	2050 ± 57	17978 ± 781	0	20474
Парковая	0	540 ± 30	10660 ± 500	7070 ± 213	18270
Транспортная	200 ± 10	610 ± 20	43360 ± 900	3500 ± 210	46860

Различные группы фототрофов принимают различное участие в формировании структуры наземных разрастаний (рис. 3). Особенно показателен факт доминирования безгетероцистных ЦБ (от 60 до 100 % в структуре популяций ЦБ) во всех случаях, если имеем дело с почвой, а не с урбаноэмом, где явно складываются другие условия развития фототрофов. Кроме того, вероятно, что опилки и песок, которые и составляют субстрат вокруг ТЭЦ, не накапливают того количества поллютантов, как в почвах, которые выбивают азотфиксирующие виды ЦБ из наземных сообществ.

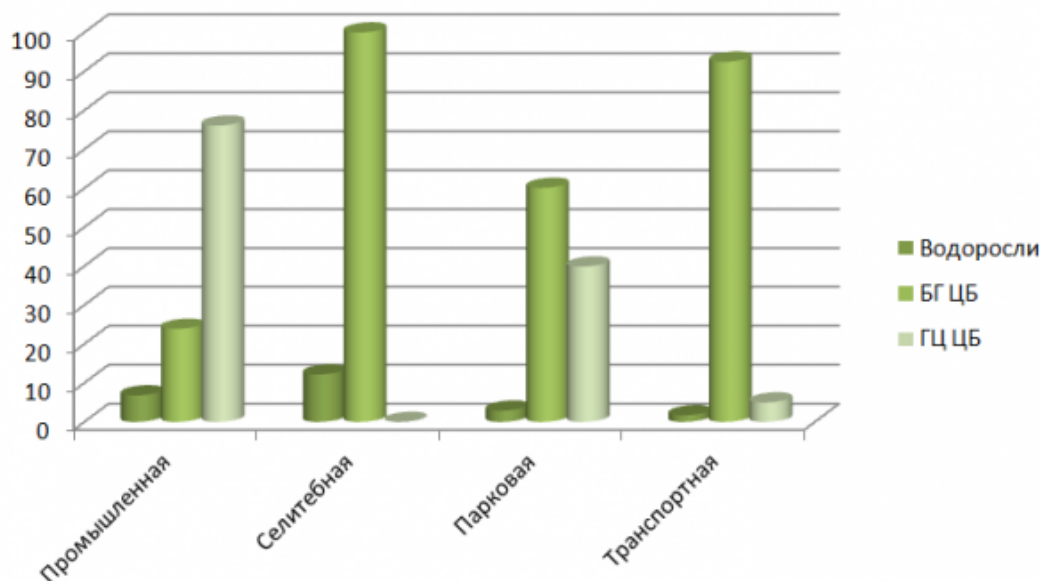


Рис. 3. Структура популяций фототрофов в пленках «цветения» (%) в различных зонах города. Условные обозначения: БГ ЦБ –безгетероцистные цианобактерии, ГЦ ЦБ –гетероцистные цианобактерии
Fig. 3. Phototrophic population structure in 'blooming' films (%) in different parts of the city (Industrial zone, Settlement zone, Park zone, Transport zone). Symbols: NH CB – non-heterocystic cyanobacteria, HC CB – heterocystic cyanobacteria

Хотя во всех городских экотопах при «цветении» почвы преобладают не водоросли, а ЦБ (в структуре популяций фототрофов их численность колеблется от 87.8 до 98.3 %), уровень развития самих ЦБ, их безгетероцистных и гетероцистных форм резко различен в разных местообитаниях (табл. 2). Так, в почвах транспортной и селитебной зон наблюдается абсолютное господство безгетероцистных ЦБ (92,5 и 100 % соответственно). В парковой зоне – почти паритетное представительство (60.1 % – безгетероцистные, 39.9 % – гетероцистные ЦБ). Но в промышленной зоне на искусственном субстрате из древесных опилок и песка азотфиксирующие гетероцистные ЦБ в структуре популяций составляют 76.1 %, а безгетероцистные – 23.9 %. Вероятно, длительное воздействие на почву городских поллютантов, которые с воздухом попадают и в парковые, и в селитебные зоны, селекционирует популяции ЦБ в сторону преимущественного развития безгетероцистных форм, так как высокая чувствительность фермента нитрогеназы к загрязнителям у азотфиксирующих ЦБ может блокировать их размножение. В то же время безазотистый субстрат, который периодически обновляется у ТЭЦ, не успевает адсорбировать и накапливать поллютанты в количестве, опасном для их развития.

Включение в количественную характеристику наземных разрастаний, помимо биомассы фототрофов, биомассы микромицетов, являющихся составной частью подобных ценозов, показывает, что данная величина колеблется от 2.7 мг/см² в парковой зоне до 4.8 мг/см² в транспортной (рис. 4). При этом во всех зонах свыше 95 % приходится на долю фототрофного компонента. Суммарная длина нитей ЦБ и грибного мицелия колеблется от 49 до 110 м/см², что указывает на их большую роль в скреплении частиц почв и субстрата (рис. 5).

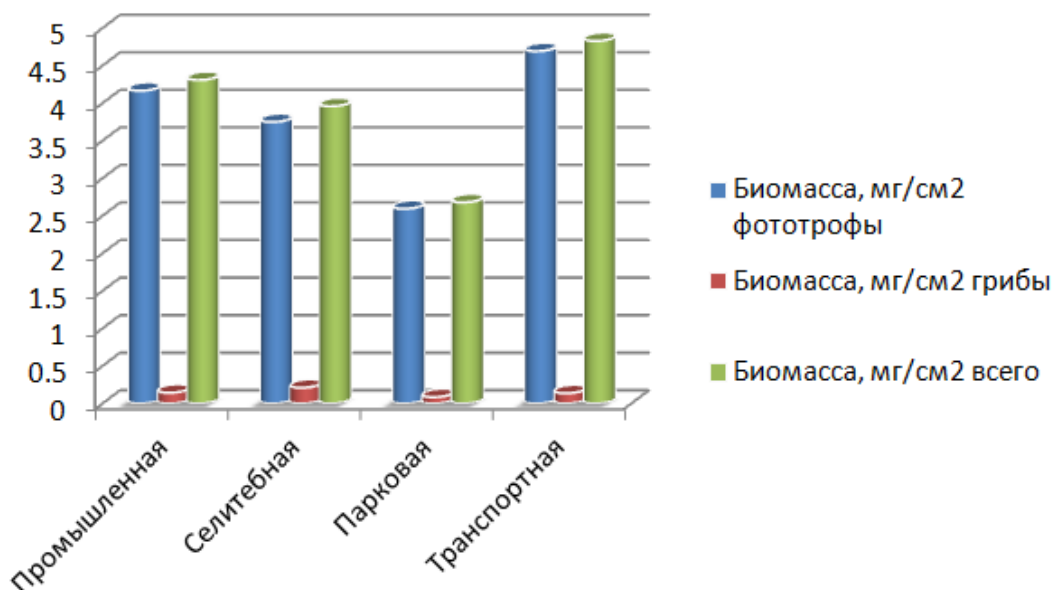


Рис. 4. Биомасса почвенных микроорганизмов при «цветении» почвы в различных зонах города, мг/см²

Fig. 4. Biomass of soil microorganisms in soil 'blooming' in different parts of the city (Industrial zone, Settlement zone, Park zone, Transport zone), mg/cm²

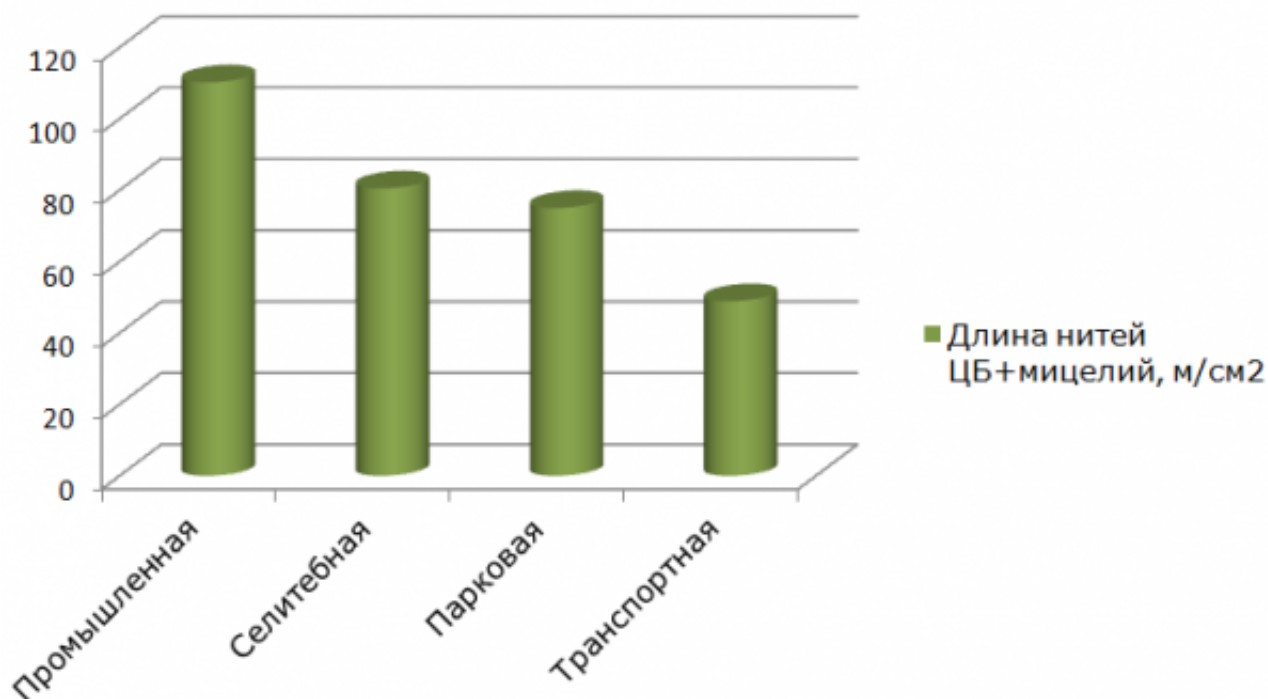


Рис. 5. Длина нитей цианобактерий и мицелия микромицетов в поверхностных разрастаниях в различных зонах города, м/см²

Fig. 5. The length of cyanobacteria filaments and micromycete mycelium in the surface growth in different zones of the city (Industrial zone, Settlement zone, Park zone, Transport zone), m/cm²

Исследование «цветения» почвы на городской территории показало, что сроки «цветения», по сравнению с природными экотопами, являются более длительными. Например, отмечен феномен зимнего «цветения» почвы, которое продолжалось почти две недели (с 29 ноября до 10 декабря) на

дворовой территории в условиях устойчивого снежного покрова в местах, где проходит теплоцентраль (табл. 9).

Таблица 9. Особенности зимнего «цветения» почвы

Показатель	Водоросли		Цианобактерии		Всего
	Зеленые	Диатомовые	БГЦ	ГЦ	
Численность клеток, тыс./см ²	1270 ± 200	180 ± 9	3017 ± 130	6020 ± 190	10487 ± 529
Структура популяций фототрофов, %	13.8		86.2		100
Структура популяций ЦБ, %			33.4	66.6	100
Биомасса, мг/см ²	0.115	0.201	0.238	0.975	1.529

Примечание. БГЦ – безгетероцистные цианобактерии; ГЦ – гетероцистные цианобактерии.

В один и тот же период характер «цветения» почвы может резко различаться в промышленных зонах города. Так, был проведен сравнительный анализ пленок «цветения», отобранных в конце октября 2011 г. около биохимзавода (северный район города) и около ТЭЦ-5 (южный район города). Флористический состав комплексов «цветения» представлен в табл. 10.

Таблица 10. Видовой состав фототрофов позднеосеннего «цветения» почвы

Район биохимзавода	Район ТЭЦ-5
1. <i>Nostoc commune</i>	1. <i>Nostoc commune</i>
2. <i>Anabaena sp.</i>	2. <i>N. muscorum</i>
3. <i>Phormidium boryanum</i>	3. <i>Phormidium sp.</i>
4. <i>Leptolyngbya foveolarum</i>	4. <i>Schizothrix sp.</i>
5. <i>Nostoc sp.</i>	5. <i>Microhaeta tenera</i>
6. <i>Phormidium henningsy</i>	6. <i>N. punctiforme</i>
7. <i>Phormidium ambiguum</i>	7. <i>Microcoleus vaginatus</i>
8. <i>Hantzschia amphioxys</i>	8. <i>Hantzschia amphioxys</i>

Как видно из табл. 10, в обоих случаях микроценозы сформированы 8 видами фототрофов. При этом наблюдается редкий случай, когда в составе альгоценоза полностью отсутствуют вездесущие зеленые водоросли, а диатомеи представлены только одним видом – *Hantzschia amphioxys*. Фактически в комплексах фототрофов присутствуют только ЦБ.

Количественно-структурные особенности «цветения» почвы в техногенных зонах города отражены в табл. 11.

Общие признаки пленок «цветения» в обоих экотопах следующие:

- необычайно высокая плотность популяций фототрофов (68–93 млн клеток/см²), которая ранее никогда не фиксировалась нами и другими исследователями в наземных разрастаниях;
- полное отсутствие зеленых и желтозеленых водорослей, которые, как правило, встречаются постоянно;
- абсолютное доминирование ЦБ (97–98 %);
- высокая суммарная длина нитей ЦБ (171–187 м/см²);
- преобладание в структуре популяций микромицетов с окрашенным (меланизированным) мицелием (60–72 %);
- большой вклад в формирование сетчато-нитчатой структуры разрастаний фототрофов нитей ЦБ и мицелия микрогрибов (187–252 м/см²).

Таблица 11. Сравнительная характеристика группировок «цветения» почвы в техногенных зонах г. Кирова

Показатель	Район биохимзавода	Район ТЭЦ-5
Численность клеток фототрофов, млн/см ²		
Гетероцистные ЦБ	32.2 ± 6.0	19.7 ± 2.6
Безгетероцистные ЦБ	28.8 ± 0.8	72.2 ± 4.4
Диатомеи	1.8 ± 0.2	1.22 ± 0.027

Всего фототрофов	62.8 ± 7.0	93.12 ± 7.0
Длина нитей ЦБ, м/см ²		
Гетероцистные ЦБ	128.0	78.8
Безгетероцистные ЦБ	43.2	108.3
Суммарная длина	171.2	187.1
Структура популяций ЦБ, %		
Гетероцистные ЦБ	52.79	21.4
Безгетероцистные ЦБ	47.21	78.6
Структура популяций фототрофов, %		
ЦБ	97.13	98.7
Водоросли	2.87	1.3
Длина мицелия микромицетов, м/см ²		
Окрашенный	48.96 ± 9.6	36.8 ± 2.3
Бесцветный	32.0 ± 3.2	14.4 ± 0.6
Всего	80.96 ± 12.8	51.2 ± 2.9
Структура популяций микромицетов, %		
Окрашенный	60.47	71.87
Бесцветный	39.53	28.13
Суммарная длина нитей ЦБ и мицелия микромицетов, м/см ²		
Длина нитей ЦБ + длина мицелия	252.2	187.1

Эти результаты свидетельствуют об оптимальных условиях даже в конце октября для развития ЦБ на поверхности. Сформированные цианобактериальные комплексы совместно с микромицетами создают плотный поверхностный покров, скрепляющий почвенные частицы. Однако преобладание окрашенных популяций микромицетов указывает на повышенный уровень загрязнения почвы. Одновременно выявлены существенные различия в структуре комплексов микроорганизмов «цветения» почвы двух техногенных зон города:

- плотность популяций фототрофов в районе ТЭЦ-5 примерно в полтора раза выше, чем в районе биохимзавода;

- преобладание в структуре популяций ЦБ гетероцистных форм в районе биохимзавода (52.79 %) и явное доминирование (78.6 %) безгетероцистных форм в районе ТЭЦ-5;

- в районе ТЭЦ-5 наблюдается и более высокий процент участия меланизированных форм (почти 72 %) в структуре популяций микромицетов.

Вероятно, в этих техногенных зонах характер развития ЦБ и микромицетов обусловлен разницей в химическом составе попадающих в почву поллютантов.

Сравнительная характеристика структурных особенностей любых наземных разрастаний городских почв приведена в табл. 12.

Таблица 12. Специфика количественных показателей биопленок «цветения» городских почв

Зона обследования	Биомасса, мг/см ²			Структура популяций, %		Длина нитей ЦБ + мицелий, м/см ²
	Фототрофы	Грибы	Всего	Фототрофы	Грибы	
Промышленная	4.165	0.143	4.308	96.7	3.3	110.2
Селитебная	3.749	0.210	3.959	94.7	5.3	80.5
Парковая	2.594	0.085	2.679	96.8	3.2	75.0
Транспортная	4.692	0.136	4.828	97.2	2.8	48.9

Анализ полученных данных показывает, что для данных микробных комплексов, развивающихся в различных зонах города, характерны следующие особенности: преобладание в структуре биомассы фототрофного компонента (до 97.2 %), а не микромицетов, и существенная длина нитей ЦБ и мицелия (до 100 м/см²), скрепляющих частицы почвы и субстрата.

Обсуждение

Фототрофные микробные комплексы городских почв формируют как эукариотные водоросли, так и ЦБ. Видовое обилие внутрипочвенных группировок представлено 123 видами и разновидностями, преобладают цианобактерии (43,1 %), при этом в число доминантов входят безгетероцистные ЦБ: *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Ph. formosum*, *Ph. uncinatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus* и азотфиксаторы: *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. muscorum*, *Cylindrospermum licheniforme*, *Trichromus variabilis*, *Tolypothrix tenuis*.

Явным доказательством развития фототрофных микроорганизмов в городских почвах служит

феномен «цветения» почвы – явление массового размножения этих организмов на поверхности. Возникновение «цветения» связано не только с комплексом благоприятных экологических условий, которые дают сигнал массовому размножению. Существует наличие критической численности клеток (внутрипочвенные сгустки), своеобразные «окна для инвазии», через которые и происходит миграция клеток снизу вверх на поверхность, лишенную высшей растительности (Домрачева, 2005). Места массового размножения фототрофов становятся центрами повышенной биологической активности, так как в виде экзометаболитов в окружающую среду выделяется значительное количество продуктов фотосинтеза. Вследствие этого вокруг клеток и их комплексов создается особая зона повышенной концентрации органических веществ.

Как сами клетки фототрофов, так и их выделения представляют субстрат питания для других организмов и источник биохимического влияния на них. Поэтому возникает сеть трофических и аллелопатических взаимоотношений с сапротрофами и биотрофами. Текстура фототрофных микробных комплексов – величина непостоянная. Характер отношений между разными группами фототрофов меняется в связи с изменением их плотности, возраста, физиологического состояния и экологической обстановки.

Анализ альгологических работ показал, что «цветение» почвы имеет ряд характерных свойств, независимо от места возникновения, сезона, типа почвы, доминирующих группировок: 1. Массовое размножение на поверхности характерно для немногих видов: в описанных наземных сообществах их структуру формируют всего от 5 до 27 популяций фототрофных микроорганизмов. 2. Количество видов, формирующих наземные альгоценозы, намного меньше видового пула в почве. Пресс экологических и антропогенных факторов позволяет вегетировать и размножаться на поверхности от 10 до 50 % видов, выявляемых в глубине. Таким образом, на уровне фототрофных микробных сообществ проявляется общая экологическая закономерность: флористическая емкость экотопов всегда выше флористической емкости фитоценозов, формирующихся в этих экотопах. 3. Роль отдельных видов, формирующих «цветение», различна. Выделяются популяции фототрофов, способные в геометрической прогрессии увеличивать свою численность, что приводит к доминирующей роли данной популяции в сообществе. Среди доминантов наиболее часто встречаются нитчатые формы ЦБ р.р. *Cylindrospermum*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Oscillatoria* и др.

Однозначно судить о состоянии городских почв по особенностям развития фототрофов в пленках «цветения», видимо, невозможно. Однако в качестве надежного критерия, указывающего на повышенный уровень загрязнения, выступают популяции микромицетов, а именно преобладание в их структуре меланизированных форм. В то же время анализ «цветения» почв урбанизированных территорий указывает, что наиболее устойчивыми к городским поллютантам являются отдельные виды безгетероцистных цианобактерий, которые в перспективе являются биоагентами-ремедиаторами.

Заключение

Наиболее ярко экологически значимые функции ЦБ и водорослей проявляются при «цветении» почвы. Исследование феномена «цветения» почвы на урбанизированной территории (территория г.

Кирова) показало, что для «цветения» городских почв и субстратов характерны следующие особенности.

1. Наиболее интенсивное «цветение», как правило, наблюдается в конце лета и осенью, вплоть до декабря в аномально теплые зимы. Наземные альгоценозы при этом представляют многовидовые сообщества с доминированием различных видов водорослей и цианобактерий.

2. Видовая насыщенность фототрофных наземных сообществ различна в разных районах города. Максимальное видовое обилие фототрофов характерно для промышленной (29 видов) и парковой (20 видов) зон. Минимальная численность видов обнаружена в пленках «цветения» почв транспортной (8 видов) и селитебной (7 видов) зон.

3. Комплексы доминантов на нарушенных и ненарушенных почвах состоят из безгетероцистных цианобактерий родов *Phormidium* и *Leptolyngbya*. На урбаноземах в промышленной зоне (районы ТЭЦ) лидирующие позиции занимают гетероцистные азотфиксирующие ЦБ *Nostoc muscorum*, *N. paludosum*, *Trichromus variabilis*, настолько обогащая субстрат связанным минеральным азотом, что это приводит к массовому развитию зеленых водорослей (8 видов), которые в других пленках «цветения» обнаруживаются единично.

4. Плотность фототрофных популяций в пленках «цветения» колеблется в разных зонах города от 18 до 47 млн клеток/см² (в отдельных случаях – свыше 90 млн клеток/см²).

5. Различные группы фототрофов принимают различное участие в формировании наземных

разрастаний. Доля эукариотных водорослей сравнительно невелика и составляет от 2 до 12 %. При абсолютном доминировании цианобактерий в поверхностных альго-цианобактериальных комплексах различается степень участия в сложении сообщества их безгетероцистных и гетероцистных форм. Безгетероцистные ЦБ доминируют во всех зонах города, кроме промышленной, со степенью участия от 60 до 100 % в структуре популяций цианобактерий. В то же время в промышленной зоне на урбаноземе доминирование азотфиксирующих цианобактерий в биопленках достигает 76 %.

6. Кроме фототрофов, постоянным значимым компонентом в биопленках являются микромицеты, имеющие формы с бесцветным и окрашенным мицелием. Длина мицелия грибов в пленках «цветения» колеблется от 14 до 35 м/см². Преобладание меланизированных форм в структуре популяций микромицетов (68,3 % в промышленной зоне и 76,4 % – в транспортной) указывает на напряженную экологическую обстановку в данных районах города.

В целом «цветение» почвы или субстратов на урбанизированных территориях можно рассматривать как положительное явление, так как наземное массовое размножение фототрофов приводит к быстрому обогащению урбаноземов мобильным, доступным для сапротрофов, органическим веществом; присутствие в альго-цианобактериальных ценозах нитчатых цианобактерий и мицелия грибов способствует укреплению субстрата, выполняя противоэрозионные функции.

Библиография

- Аксёнова Н. П. Материалы к флоре эдафотрофных водорослей и цианопрокариот кладбищ г. Ижевска (Удмуртская Республика) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы Междунар. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Э. А. Штиной. Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 18-21.
- Антипина Г. С., Комулайнен С. Ф. Структура и сравнение альгофлористических комплексов урбанизированных экосистем (на примере города Петрозаводска) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы Междунар. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Э. А. Штиной. Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 25-30.
- Артамонова В. С. Влияние урбанизации на микробное население почв // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы Междунар. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Э. А. Штиной. Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 30-35.
- Ашихмина Т. Я. Экологические проблемы и особенности урбоэкосистем (на примере г. Кирова) // Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. С. 6-24.
- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- Домрачева Л. И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.
- Дубовик И. Е., Климина И. П. Эпифитные водоросли древесных растений в городах Предуралья // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 10. С. 1527-1534.
- Кабиров Р. Р., Суханова Н. В. Почвенные водоросли городских газонов (Уфа, Башкортостан) // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 3. С. 46-57.
- Климина И. П. Эпифитные сообщества цианопрокариот, водорослей и микроскопических грибов древесных растений г. Уфы и возможность их использования в биоиндикации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2011. 18 с.
- Кондакова Л. В. Альго-цианобактериальная флора и особенности ее развития в антропогенно нарушенных почвах (на примере почв подзоны южной тайги Европейской части России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2012. 34 с.

Домрачева Л. И. , Кондакова Л. В. , Зыкова Ю. Н. , Ефремова В. А. ЦИАНОБАКТЕРИИ ГОРОДСКИХ ПОЧВ // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 10-27.

Смирнова Н. Г. Особенности развития почвенных и эпифитных водорослевых ценозов в сообществах широколиственных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2013. 19 с.

Сугачкова Е. В. Альгогруппировки рекреационных экосистем // Проблемы ботаники на рубеже 20-21 вв. 1998. С. 116-117.

Суханова Н. В., Фазлутдинова А. И., Хайбуллина Л. С. Диатомовые водоросли почв городских парков // Почвоведение. 2000. № 7. С. 840-846.

Трухницкая С. М., Чижевская М. В. Альгофлора рекреационных территорий Красноярской урбоэкосистемы. Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. 135 с.

Хайбуллина Л. С. Почвенные водоросли в городских сообществах рудеральных растений // Проблемы ботаники на рубеже 20-21 вв. 1998. С. 120.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

CYANOBACTERIA OF URBAN SOILS

DOMRACHEVA
Lyudmila

Vyatka state agricultural Academy, dli-alga@mail.ru

KONDAKOVA
Lyubov

*Vyatka state University of Humanities,
kaf_eco@vshu.kirov.ru*

ZYKOVA
Julia

Vyatka state agricultural Academy, orewek7@rambler.ru

EFREMOVA
Vitalina

*Vyatka state University of Humanities,
kaf_eco@vshu.kirov.ru*

Keywords:

Soil cyanobacteria
species composition
urban soils
soil grouping of phototrophs
soil "blooming"
cyanophytisation of algocenoses.

Summary:

Cyanobacteria constantly exist in the soil and ground complexes of phototrophic microorganisms in urban soils. In soil "blooming", including the phenomenon of the winter "blooming", it is this group of organisms that dominates in terrestrial growth in different areas of the city (industrial, transport, residential, park areas), leaving the representatives of eukaryotic algae in the minor position. Cyanobacteria are characterized by rather wide species diversity, with the predominance of non-heterocystic forms as well as high-density of populations (up to tens of million cells per 1 cm²). Cyanophytization of phototrophic microbial complexes is a characteristic feature of urban soils.



УДК 57.081:595.76

Оценка биоразнообразия жесткокрылых-некробионтов в Карелии

ЛЯБЗИНА

Светлана Николаевна

*Петрозаводский государственный университет,
slyabzina@petsu.ru*

КОРОСОВ

Андрей Викторович

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

Ключевые слова:

биоразнообразие
некробионты
труп
Карелия

Аннотация:

В работе дана оценка биотопической специфики фауны некробионтов с помощью разнообразных математических средств обработки данных по встречаемости этих животных на трупах. Представлен список видов жесткокрылых-некробионтов.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. В. Пушкин

Рецензент: В. К. Шитиков

Получена: 27 декабря 2013 года

Опубликована: 23 марта 2014 года

Введение

В некрофильном комплексе жесткокрылые представлены достаточно большим числом видов. Например, в Чехии на трупах животных выявлено 145 видов из 22 семейств (Kočárek, 2003). В зоне средней тайги Карелии число некрофильных видов также высоко (Лябзина, 2011). На трупе жуки присутствуют всегда, и на протяжении всего процесса разложения численность их высока. Трофические взаимосвязи с трупом у жуков разнообразны. Встречаются некрофаги, кератофаги, кожееды, хищники, паразитоиды, сапрофаги, детритофаги, мицетофаги и др. Большая часть из них относятся к факультативным некробионтам и кроме трупа встречаются на других эфемерных органических субстратах (навоз, грибы). В этой связи возникает вопрос: оказывают ли влияние на некробионтов факторы внешней среды, различающиеся в разных местообитаниях, или же определяющим является только наличие трупного материала?

Целью работы являлось изучение биотопической специфики фауны некробионтов с помощью разнообразных математических средств обработки данных по встречаемости этих животных на трупах. Для придания работе большей прозрачности ограничили анализом учетов в трех контрастных типах биотопов – сосняк, березняк, луг.

Материалы

Исследования проводили в весенне-осенние периоды 2000–2012 гг. в окрестностях биологической станции ПетрГУ (с. Кончезеро, Кондопожский р-н) (34°00'Е 62°06'N). В сообщении приводятся данные по трем типам биотопов: сосняк чернично-зеленомошный, березняк разнотравный и влажно-разнотравный луг. Выбранные биотопы типичны для средней подзоны тайги (Раменская, 1958; Волков, 2008). Жуков-мертвоедов собирали с трупных приманок, выложенных в разные годы, – по 9 в каждом биотопе (всего 27). Всего было собрано более 4 тысяч экземпляров жуков, относящихся к 85 видам.

Исходные данные для статистических расчетов представляют собой таблицу, составленную из 28 столбцов (название вида и 27 приманок) и 85 строк (по одной для каждого из 85 видов), в которую

занесены значения количества жуков каждого вида, отловленных во время разового учета на каждой трупной приманке.

Методы

В работе применяли общепринятую методику по сбору фауны некробионтов. Трупы выкладывали на поверхность почвы либо помещали в почвенные ловушки (банки диаметром входного отверстия 7.5 см и объемом 500 мл). Все приманки раскладывали на расстоянии более 100 м друг от друга. Приманками служили трупы беспозвоночных и позвоночных животных массой от 30 г до 4 кг (навеска трупной массы брюхоногих моллюсков, дождевых червей или отдельные тушки плотвы, гадюки, сороки, вороны, чайки сизой, полевки рыжей, крота, белки, куницы, кошки). В каждом исследованном биотопе раскладывали по девять приманок. Сбор насекомых производился с самого трупа и с подстилки под ним. Отлов жуков осуществляли в течение всего периода разложения.

В разных процедурах расчета использовали разные значения оценок обилия животных. Для расчета индексов видового богатства относительное обилие видов оценивали по 4-балльной логарифмической шкале (Песенко, 1982). Сначала общее число жуков всех видов, встреченных на каждом трупе, усредняли по всем трупам для каждого биотопа. Затем полученные величины общего обилия N преобразовывали в баллы. Балльная шкала представлена последовательно увеличивающимися значениями границ для серии классовых интервалов, которые рассчитывались по формулам:

Верхняя граница класса на шаге a :

$N^{a/k}$, ($a = 1, 2, \dots, k$), где N - объем всей выборки, a - шаг шкалы, k - число классов.

Формула длины интервала a -го шага шкалы:

$$b_a = N^{a/k} - N^{(a-1)/k}$$

Балл обилия i -го вида с числом особей в выборке n_i является целым числом, заключенным в интервале значений:

$$K \log_N n_i < a < (k \log_N n_i + 1).$$

Вычисленные значения границ классового интервала при сборе 4499 особей жесткокрылых-некробионтов при четырех баллах обилия представлены в таблице 1.

Таблица 1. Четырехбалльная шкала относительного обилия жесткокрылых-некробионтов
Table 1. Four-point scale relative abundance beetles collected from carcasses of animals

Балл, a	Вид (по обилию)	Граница классового интервала	
		нижняя	верхняя
1	Редкий (единично)	1	8
2	Обычный	9	67
3	Многочисленный	68	549
4	Массовый	550	4499

Разнообразие жесткокрылых-некробионтов оценивали с помощью часто используемых индексов, характеризующих сообщества в биоценозе (Мэггаран, 1992; Коросов, 2007). Индекс Шеннона (H_2) определяет видовое богатство: чем больше его значения, тем выше видовое разнообразие сообщества. Индекс Пиелу (E) характеризует выравненность видов в сообществе. Величина индекса Пиелу изменяется от 0 до 1, при единице сообщество характеризуется равным обилием всех видов. Индекс доминирования Бергера - Паркера (d) выражает относительную значимость наиболее обильного вида. Увеличение индекса Бергера - Паркера означает уменьшение разнообразия и увеличение степени доминирования одного вида. Число доминирующих видов («эвивалентного сообщества») определяли по формуле $s^H = 2^H$ (Песенко, 1982; Коросов, 2007).

Для всех прочих расчетов использовали значения количества жуков-мертвеедов, встреченных на каждой трупной приманке. Показатели обилия (n_i) предварительно были нормированы (автошкалированы) с целью устранить влияние размера трупного объекта на число встреченных мертвеедов. Сначала для жуков всех видов на одном трупе рассчитывали среднее значение численности M и стандартное отклонение S . Затем для каждого вида на данном трупе определяли величину $n_i' = (n_i - M) / S$.

Сопоставление нормированных оценок обилия жуков позволило выявить виды как с очень высокими показателями, так и близкими к нулю. Большой разрыв между значениями может привести к

появлению очень высоких корреляций между столбцами исходной матрицы и, как следствие, к искажению результатов компонентного анализа. Исходя из этих соображений была составлена дополнительная таблица, в которую вошли виды со средним (по всем спискам) нормированным значением обилия больше -0.3 и меньше 2; исходное число видов 85 сократилось до 29. Так получили таблицу нормированных значений встречаемости 29 видов на 27 приманках.

Эти данные были использованы для выполнения компонентного анализа (Коросов, 1996, 2007) и для статистической оценки значимости различий показателей обилия некробионтов в разных биотопах с помощью бутстрепа (Шитиков, 2012).

Компонентный анализ изучает корреляцию между характеристиками (столбцами матрицы), в роли которых выступали трупы животных. Благодаря процедуре разложения корреляций на агенты влияния (факторы) на их фоне удается выявить группы показателей, обладающих более тесными связями, т. е. сходно реагирующих на выявленные факторы. Эта процедура использована нами для иллюстрации различия видового состава некробионтов в разных биотопах.

Бутстреп-анализ позволяет оценить значимость различия между выборками безотносительно к законам распределения численных характеристик; в нашем случае - проверить нулевую гипотезу о равенстве показателей обилия фауны мертвеедов трех биотопов. Выполняли попарное сравнение биотопов. В качестве меры различий между двумя группами трупов (биотопами) взяли евклидово расстояние между средними значениями нормированной численности животных: $d_{12} = (\sum(n_{1s}' - n_{2s}')^2)^{1/2}$, где n_{1s}' , n_{2s}' - нормированные значения обилия вида s в биотопах 1 и 2. Таким образом, процедура расчета исходных расстояний d_{ij} состоит из двух этапов. Сначала рассчитываются три столбца средней нормированной численности всех видов n_{is}' - по одному для каждого биотопа. Затем для каждой пары столбцов рассчитываются три значения расстояний: d_{i12} , d_{i13} и d_{i23} .

Технология бутстрепа состоит в следующем. Из общего набора данных (27 столбцов) случайным образом формировались две группы из 9 векторов оценок численности мертвеедов с разных приманок. Для каждой группы вычислялись векторы средней оценки численности жуков, между которыми вычислялось «случайное» евклидово расстояние d_c . Процесс случайного извлечения выборок выполнялся по 3000 раз. Полученные наборы случайных оценок евклидовых расстояний d_c использовались для построения их распределения и расчета квантилей для $p = 95$ %. Поскольку метрика d положительна и симметрична, в качестве критической границы брали только правую (квантиль $d_{c0.95}$). Далее оценка расстояния между выборками из разных биотопов d_{ij} сравнивалась со значением квантили $d_{c0.95}$, полученным бутстрепом. Если величина d_{ij} превышала значение квантили, различие между выборками считали значимым и рассматривали как доказательство реальности влияния биотопов на структуру населения. Все расчеты выполнены в среде пакетов Excel и R.

Результаты

На трупах животных в трех исследуемых биотопах выявлено 85 видов жесткокрылых из 14 семейств (табл. 2).

Таблица 2. Видовой состав и балл обилия жесткокрылых-некробионтов
Table 2. Species composition and abundance score of Coleoptera species collected during the study of carcass decomposition in Karelia and their point scale relative abundance

	Сосняк	Березняк	Луг
Сем. Carabidae			
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	0	1	1
Сем. Hydrophilidae			
<i>Cryptopleurum crenatum</i> (Kugelan, 1794)	0	1	0
<i>C. minutum</i> (Fabricius, 1775)	2	1	2
<i>Cyceron impressus</i> (Sturm, 1807)	3	2	2
<i>C. lateralis</i> (Marsham, 1802)	3	2	2
<i>C. unipunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1
<i>Megasternum concinnum</i> (Marsham, 1802)	0	1	0
Сем. Histeridae			
<i>Gnathoncus nanus</i> (Scriba, 1790)	1	0	0
<i>Hister unicolor</i> (Linnaeus,	0	1	1

1758)			
<i>Margarinotus cadaverinus</i> (Hoffmann, 1803)	3	3	3
<i>Saprinus aeneus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	1
<i>S. immundus</i> (Gyllenhal, 1808)	0	0	1
<i>S. planiusculus</i> (Motschulsky, 1849)	0	0	2
<i>S. semistriatus</i> (Scriba, 1790)	2	2	3
Сем. Leiodidae			
<i>Apocatops nigrita</i> (Fabricius, 1792)	0	1	2
<i>Sciodrepoides watsoni</i> (Spence, 1815)	3	3	2
<i>S. fumatus</i> (Spence, 1815)	3	3	3
Сем. Silphidae			
<i>Necrodes littoralis</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	2
<i>Nicrophorus invetstigator</i> (Zetterstedt, 1824)	2	2	2
<i>N. vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	2
<i>N. vespilloides</i> (Herbst, 1783)	3	3	2
<i>Oiceoptoma thoracicum</i> (Linnaeus, 1758)	3	3	0
<i>Silpha carinata</i> (Herbst, 1783)	0	0	0
<i>S. obscura</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1
<i>S. tristis</i> (Illiger, 1798)	0	0	1
<i>Thanatophilus dispar</i> (Herbst, 1793)	0	0	1
<i>Th. rugosus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	2
<i>Th. sinuatus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	4
Сем. Staphylinidae			
<i>Aleochara curtula</i> (Goeze, 1777)	4	4	4
<i>A. bipustulata</i> (Linnaeus, 1761)	1	0	1
<i>A. brevipennis</i> (Gravenhorst, 1806)	1	0	0
<i>Atheta corvina</i> (Thomson, 1856)	0	2	0
<i>A. crassicornis</i> (Fabricius, 1792)	3	2	3
<i>A. boleticola</i> (Sahl, 1876)	1	0	0
<i>A. divisa</i> (Märkel, 1844)	0	2	1
<i>A. europaea</i> (Likovský, 1984)	0	0	1
<i>A. fungi</i> (Gravenhorst, 1806)	0	1	0
<i>A. gagatina</i> (Baudi, 1848)	0	0	1
<i>A. nigripes</i> (Thomson, 1856)	0	0	1
<i>A. paracrassicornis</i> (Brundin, 1954)	4	4	4
<i>A. pseudotenera</i> (Cameron, 1933)	0	1	0
<i>A. strandiella</i> (Brundin, 1954)	0	1	0
<i>A. sylvicola</i> (Kraatz, 1856)	1	0	0
<i>Gyrophypnus angustatus</i> (Stephens, 1833)	0	1	1
<i>G. punctulatus</i> (Paykull, 1789)	1	0	0
<i>G. fracticornis</i> (Müller, 1776)	1	0	0
<i>Lathrobium</i> sp.	0	1	0
<i>Liogluta microptera</i> (Thomson, 1867)	0	0	0
<i>Creophilus maxillosus</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	2
<i>Deliphrum tectum</i> (Paykull, 1789)	2	2	2
<i>Megarthus denticollis</i> (Beck,	1	2	1

1817)			
<i>Omalium rivulare</i> (Paykull, 1789)	1	2	2
<i>O. septentrionis</i> (Thomson, 1857)	2	2	0
<i>Ontholestes murinus</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	3
<i>O. tessulatus</i> (Geoffroy, 1785)	2	2	2
<i>Anotylus rugosus</i> (Fabricius, 1775)	2	2	1
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)	2	2	3
<i>Philonthus addendus</i> (Sharp, 1867)	1	2	2
<i>Ph. fumarius</i> (Gravenhorst, 1806)	2	0	0
<i>Ph. laminatus</i> (Creutzer, 1799)	0	0	1
<i>Ph. marginatus</i> (Stroem, 1768)	0	1	0
<i>Ph. nitidus</i> (Gravenhorst, 1802)	0	0	2
<i>Ph. politus</i> (Linnaeus 1758)	2	1	0
<i>Ph. sanguinolentus</i> (Gravenhorst, 1802)	0	2	1
<i>Ph. succicola</i> (Thomson, 1860)	4	2	4
<i>Ph. varians</i> (Paykull, 1789)	2	0	2
<i>Platystethus arenarius</i> (Geoffroy, 1785)	0	0	1
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)	1	2	1
<i>Rugilus rufipes</i> (Germar, 1836)	2	0	0
<i>Tachinus laticollis</i> (Gravenhorst, 1802)	2	4	1
<i>T. marginellus</i> (Fabricius, 1792)	3	2	1
<i>T. signatus</i> (Gravenhorst, 1802)	0	2	2
<i>T. proximus</i> (Kraatz, 1855)	0	1	0
Сем. Ptiliidae			
<i>Acrotrichis parva</i> (Rosskothén, 1935)	2	0	0
Сем. Aphodiinae			
<i>Aphodius rufipes</i> (Linnaeus, 1785)	0	0	1
Сем. Geotrupidae			
<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	1
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	2	1	2
Сем. Dermestidae			
<i>Dermestes ater</i> (De Geer, 1774)	1	0	0
<i>D. murinus</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0
Сем. Cleridae			
<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus, 1758)	2	1	2
Сем. Elateridae			
<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	0
Сем. Nitidulidae			
<i>Omosita depressa</i> (Linnaeus, 1758)	2	1	2
<i>O. colon</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	1
<i>Nitidula</i>	0	2	1

bipunctata (Linnaeus, 1758)

Сем. Cryptophagidae

<i>Atomaria fuscata</i> (Schönherr, 1808)	0	1	0
---	---	---	---

На лугу отмечено наибольшее число жуков-мертвоедов – 58 видов, в березняке – 53, в сосняке – 49. Однако индекс разнообразия (H) луговых биоценозов имеет наименьшее значение по сравнению с лесными биотопами (табл. 3). Это связано с большим числом встреченных здесь видов, которые относятся к первому баллу обилия, т. е. редко (табл. 4). Луга всегда граничат с лесом, поэтому единично встречаются виды из других биотопов, т. к. при длительном гниении крупной падали они активно передвигаются в поисках субстрата и находят приманку. Так, лесные виды навозников сем. Geotrupidae встречаются в лесу и на лугах (см. табл. 1).

Лесные биоценозы по сравнению с луговыми характеризуются более выровненным количественным составом жесткокрылых-некробионтов: индекс Пиелу E здесь выше. Это обусловлено большей долей обычных и многочисленных видов.

Таблица 3. Количественные данные видового богатства жесткокрылых-некробионтов в биотопах южной Карелии

Table 3. Quantitative data of Coleoptera species collected from animal carcasses in different habitats of southern Karelia

Индексы	Березняк	Сосняк	Луг
Всего видов	53	49	58
Индекс видового разнообразия Шеннона (H _e)	3.42	3.35	3.31
Индекс выравнивания Пиелу (E)	0.86	0.86	0.81
Индекс доминирования Бергера – Паркера (d)	0.09	0.08	0.1
Число доминирующих видов (S ^H)	10.63	10.21	9.92

Сопоставление фаунистических показателей трех биотопов показывает, что из 85 видов жесткокрылых-некробионтов общими оказываются всего 30 (35 %) (рис. 1). Сходство обеспечено обычными (2-й балл обилия) и многочисленными (3-й балл обилия) видами (см. табл. 1). Наибольшее качественное сходство имеет фауна луга с березняком разнотравно-черничным: для них отмечено 39 общих видов (68 %). Близость лесных биотопов подчеркивает и расчет евклидова расстояния, учитывающего обилие видов: большее сходство наблюдается между березняком и сосняком – $d_{б/с} = 8.77$, а меньшее – этих биотопов с лугом: 8.89 и 8.83. То же показывает и корреляционный анализ: $r_{б/с} = 0.59$, $r_{л/с} = 0.56$, $r_{б/л} = 0.53$, хотя различия коэффициентов незначимы.



Рис. 1. Сходство жесткокрылых-некробионтов между биотопами по числу общих видов. В скобках количество видов, отмеченных в данном биотопе

Fig. 1. The resemblance of the biotopes of beetles collected from animals carcasses in the number of similar species. In brackets the number of species identified in every biotope is given

Таблица 4. Оценка встречаемости и относительного обилия видов жесткокрылых-некробионтов
Table 4. Evaluation of the occurrence and relative abundance of species of beetles collected from animal carcasses

Балл, а	Вид по обилию	Количество видов, попадающих в диапазон интервала		
		В сосняке	В березняке	На лугу
1	Редкий (единичный)	17	20	27
2	Обычный	20	25	21
3	Многочисленный	6	5	6
4	Массовый	5	3	4

Еще более рельефно визуализируются межбиотопические особенности фауны с помощью метода главных компонент (рис. 2).

Первая компонента регистрирует различие обилия животных на приманках разного размера. Так, например, средняя численность для М1 составляет 4.03 (максимальное удаление вправо), для В2 – 1.87 (максимальное удаление влево). Поскольку вариация размеров приманок по биотопам была практически одинакова, первая компонента (как и третья) почти совсем не различает сравниваемые списки.

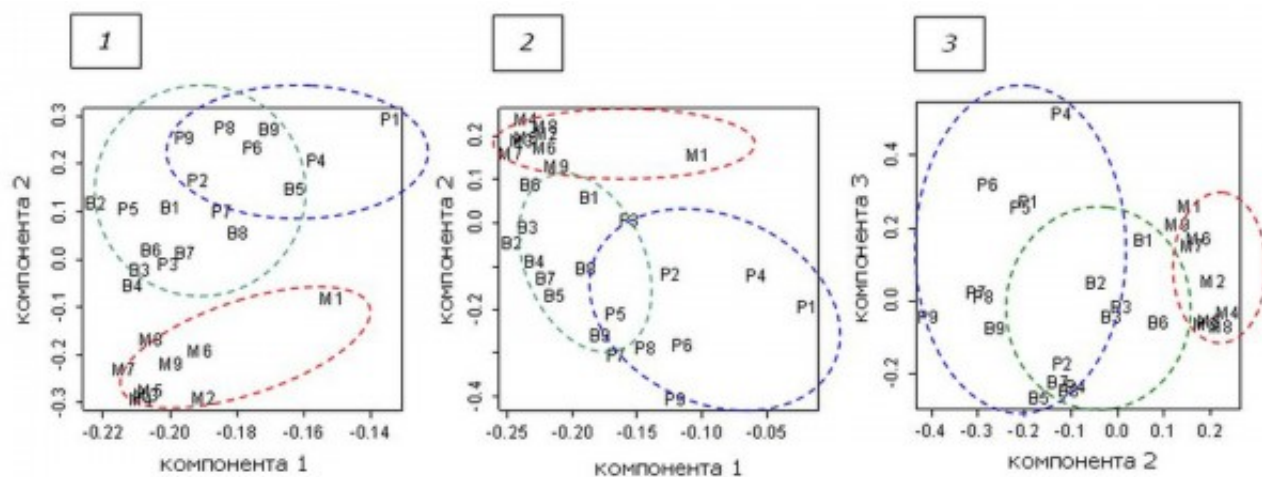


Рис. 2. Ординация фаунистических списков в осях факторных нагрузок. 1 – по всем данным (85 видов, абсолютные оценки), 2, 3 – без видов с очень высокой и нулевой численностью (29 видов, нормированные оценки обилия). Одна метка соответствует одной трупной приманке, расположенной в сосняке (P), березняке (B), на лугу (M)

Fig. 2. Ordination of faunal lists on the axes of the factor loadings. 1 – all data (85 species, the absolute value), 2, 3 – without species with a very high and zero abundance (29 species, normalized abundance estimates). One mark corresponds to one carcass bait located in a pine wood (P), birch wood (B), meadow (M)

По второй компоненте наблюдается хорошее разделение видовых списков. Луг занимает совершенно обособленное положение и не перекрывается с сосняком. Березняк занимает промежуточное положение, частично перекрывается и с сосняком, и с лугом. Нормирование (автошкалирование) почти не изменило картину, хотя сделало более определенной дифференциацию березняка и сосняка: степень трансгрессии снизилась – из области перекрытия списки B5 и B9 подтянулись ближе к центру своей группы.

Доказательство значимости наблюдаемых различий выполнялось с помощью бутстреп-анализа. Использована усеченная таблица нормированных данных по видам с невысоким и низким обилием (27 приманок, 29 видов). Всего выполнено три сравнения между тремя биотопами. В каждом случае различия по составу и обилию некрофагов оказались значимыми (табл. 5). Локальные фауны жуков-мертвоедов сосняка, березняка и луга различны.

Таблица 5. Сравнение редуцированных нормированных видовых списков некрофагов сосняка (P), березняка (B) и луга (M) методом бутстрепа (3000 циклов)

Table 5. Comparison of normalized reduced species lists of necrophages in a pine wood (P), birch wood (B) and meadow (M) by bootstrap method (3000 cycles)

Биотопы	Расстояние				
	расчетное	мин.	квантиль 2.5 %	квантиль 97.5 %	макс.
Сосняк / березняк	4.388	1.000	1.582	3.280	4.388
Сосняк / луг	5.059	1.000	1.566	3.468	4.944
Березняк / луг	3.949	1.000	1.324	2.948	3.789

Обсуждение

Наблюдаемые различия имеют, на наш взгляд, вполне ясное экологическое объяснение.

Луговые биоценозы отличаются биотопической приуроченностью некоторых видов. Так, падальники р. *Thanatophilus* являются обитателями исключительно открытых ландшафтов. Виды р. *Silpha* в наших исследованиях встречались на лугах и в экотопах. Напротив, на Урале сильфы отмечают в лесных биоценозах (Козьминых, Есюнин, 1990). На лугах также чаще отлавливается могильщик рыжебулавый *Nicrophorus vespillo*. Однако среди других двух видов жуков-могильщиков численность его

низкая. Редко этот вид встречается и в Финляндии (Otronen, 1988). Напротив, в средней полосе *N. vespillo* довольно обычен в лесу (Трофимов, 2008).

Лесные биоценозы характеризуются высокой численностью трупоеда черного *Necrodes littoralis*, поверхностно-падального мертвоеда *Oiceoptoma thoracicum*, сапрафагов, обитающих в лесной подстилке, *Deliphrum tectum*, *Tachinus marginellus*. В сосняке в сухие годы на крупных приманках встречаются хищник *Gnathonus nanus* и кожеед *Dermestes ater*, которые не отмечены в других биотопах.

Общими видами между биотопами являются жесткокрылые-сапрофаги *Atheta paracrassicornis*, *A. crassicornis*, хищник *Ontholestes murinus*, паразитоид *Aleochara curtula*, кератофаг *Necrobia violacea* и др.

Заключение

В южной Карелии отмечено 85 видов жесткокрылых-некробионтов, из которых 35 % (30 видов) встречаются в любом биотопе. Наибольшее число видов выявлено во влажноразнотравном лугу – 58, здесь же обнаружено и наибольшее число оригинальных видов (12).

Своеобразные экологические условия в каждом биотопе формируют определенный комплекс жесткокрылых-некробионтов, различающийся видовым составом, численностью и соотношением таксономических групп.

Библиография

Волков А. Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 180 с.

Козьминых В. О., Есюнин С. Л. Жуки-мертвоеды рода *Silpha* L. (Coleoptera, Silphidae) фауны Урала // Фауна и экология насекомых Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1990. С. 94-105.

Коросов А. В. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1996. 152 с.

Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск, 2007. 364 с.

Лябзина С. Н. Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. 2011. № 4 (117). С. 10-19.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1958. 400 с.

Трофимов И. Е. Некоторые результаты популяционно-фенотипического анализа *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) из Калужского городского бора // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 658-664.

Шитиков В. К. Использование рандомизации и бутстрепа при обработке результатов экологических наблюдений // Принципы экологии. 2012. № 1. С. 4-24.

Kočárek P. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic // Eur. J. Soil. Biol. 2003. Vol. 39. P. 31-45.

Otronen M. The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*) // Ann. Zool. Fen. 1988. Vol. 25. № 2. P. 191-201.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В. Б. Семенову (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е. И. Марциновского, ПМГМУ им. И. М. Сеченова г. Москва) за проверку и определение жуков сем. Staphylinidae.

The assessment of biodiversity of the beetles collected from animal carcasses in Karelia

**LYABZINA
Svetlana**

Petrozavodsk State University, slyabzina@petsu.ru

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Keywords:

biodiversity
carrion beetles
carcass
decomposition
Karelia

Summary:

In this paper we evaluated the biotopic diversity of insects on carcasses using various mathematic methods. To describe the Coleoptera patterns, field studies on different animal carcasses were conducted in Karelia in 2000 and 2012. A total of 85 Coleoptera species belonging to 14 families were observed on the carcasses. There were more species collected in meadows than in woods.



УДК 591.524.11: 574.52

Таксономическая и биогеографическая структура литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря

ШКЛЯРЕВИЧ
Галина Андреевна

Петрозаводский государственный университет, gash@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

Белое море
литоральные беспозвоночные
таксономический состав

Аннотация:

В работе представлен сравнительный анализ таксономического состава населения литорального макрозообентоса двух заливов Белого моря. Показано, что особенности хронологического размещения литоральных беспозвоночных в исследованном регионе соответствуют специфике местных экологических условий, главным из которых является гидрологический режим водных масс, определяющий эдафические условия и температурно-солевой режим мелководий. Сообщества литоральных беспозвоночных животных в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря образуют самостоятельные биохронологические фаунистические комплексы.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. В. Максимович

Рецензент: В. Ф. Брызгин

Получена: 25 февраля 2014 года

Опубликована: 22 марта 2014 года

Введение

Литораль – это экотон трех сред: лито-, гидро- и атмосферы. Как экотоп она трехмерна: донная часть ее имеет длину вдоль линии прилива или отлива, ширину (между вдольбереговой границей (перпендикулярно ей) и линией уреза воды в отлив) и толщину, состоящую из обитаемого слоя грунта и слоя воды над дном (глубину во время прилива). Этот трехмерный экотоп предоставляет гидробионтам Белого моря различные условия, значительно более резко колеблющиеся (в суточном, сезонном и межгодовом режимах), чем в бентали, расположенной ниже нуля глубин (сублиторали и псевдобатиали). Тем не менее литоральный бентос высокопродуктивен и играет важную роль в трофической составляющей экосистемы Белого моря в целом. Систематическое изучение Белого моря ведется со второй половины XVIII столетия. Особенно в последнее время опубликовано множество работ, посвященных исследованиям бентоса Белого моря, а также конкретно Онежского и Кандалакшского его заливов, например тематический сборник «Экосистемы Онежского залива Белого моря» (1985); монографии «Гидробиокомплексы Белого моря» (1984), «Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования» (1995); масса отдельных статей и монографий, а также диссертаций и многое другое. Однако исследования, посвященные литоральному бентосу, весьма фрагментарны и далеко не достаточны.

Объектом наших исследований выбран макрозообентос литорали двух самых крупных заливов Белого моря исходя из современной его актуальности как важной мелководной трофической и в целом биотической составляющей экосистем Белого моря.

Цель работы заключалась в исследовании распределения различных систематических групп

литорального зообентоса в двух самых крупных районах Белого моря – Кандалакшском и Онежском заливах с анализом биохорологической иерархической структуры фаунистических комплексов.

Материалы

Проводилось обследование литорали материковой части и островов Белого моря. По климатическим условиям исследованные нами районы не могут иметь существенных различий, так как в географическом широтном направлении они отстоят всего примерно на 2° друг от друга. Специфические черты биологического облика Кандалакшского и Онежского заливов определяются гидрологическими условиями, обусловленными геоморфологическим их строением, которые и создают довольно существенные отличия условий обитания литоральных беспозвоночных в этих двух крупнейших акваториях Белого моря.

Открытая часть Кандалакшского залива по геологическому строению идентична с центральной частью моря, называемой Бассейном. Здесь берет начало Кандалакшский глубоководный желоб, пролегающий вдоль всего залива до самой его вершины. В Кандалакшском заливе (у Турьего мыса) располагается самая большая глубина всего моря – 340 м, его средняя глубина составляет 109 м.

Бассейн – это гигантская ковшевая и глубоководная (средняя глубина 125 м) часть Белого моря, в которой содержится около половины всей водной массы. Течения, преобладающие здесь, направлены по концентрическим окружностям. Бассейн разделяет соседствующие Кандалакшский и Онежский заливы (рис. 1). Геологическое строение и гидрологический режим Бассейна обеспечивают своеобразие и относительную самостоятельность литоральной фауны исследованных акваторий. Онежский залив почти в 2 раза больше Кандалакшского по площади, но значительно более мелководный, средняя его глубина составляет 19 м, максимальная – 87 м. Солнечная радиация в Белом море проникает до глубины не более чем 25–30 м, поэтому в Онежском заливе в летний период водные массы прогреваются до 15 °С (Бабков, 1985). Вследствие мелководности, а также приливно-отливных и ветроволновых процессов водные массы перемешиваются, образуя гомогенные термогалинные условия для всей населяющей этот залив биоты, в том числе и литоральной. В Кандалакшском заливе водные массы имеют контрастную стратифицированность – у дна температура всегда отрицательная (от -0,1 до -1,3 °С) и соленость до 30 ‰ (Бабков, Голиков, 1984); у поверхности летом – всегда положительная (около +9–12 °С, зимой до -1,7 °С). Соленость поверхностных слоев воды в разных местах акватории от 5 до 27–29 ‰ (Бабков, Голиков, 1984). В результате непрерывно происходящих приливно-отливных, а в летнее время и ветроволновых процессов отдельные потоки и струи холодных глубинных вод подходят к поверхности, особенно в отдельных местах (апвеллинг).



Рис. 1. Картограмма Белого моря (Наумов, Оленев, 1981). Стрелками показана циркуляция вод, черными полосами – места сбора материалов

Fig. 1. Schematic map of the White Sea (Naumov, Olenev, 1981). The arrows indicate the water circulation, black stripes – places of material collection

В 2000–2010 гг. была обследована литораль материковой части Кандалакшского залива (Лувеньга, Порья Губа, Турий мыс) и ряда крупных островов: Олений, Большой Березовый, Лодейный, Вороний, Ряшков, Девичья луда. В 2010–2011 гг. литоральный бентос изучался в Онежском заливе: на материковой части в районе поселка Колежма и на островной – на Большом Соловецком острове (мыс Толстик и губа Долгая).

Методы

Качественные учеты и сборы беспозвоночных проводились маршрутным способом вдоль литоральной полосы. Через каждые 100–200 м от 0 глубин до супралиторали поперек литоральной полосы трансектным способом проводились описания и сборы беспозвоночных. Для исследования эпифауны беспозвоночные собирались с поверхности всех типов грунтов и водорослей. Для изучения обитателей литоральной инфауны грунт выбирался на глубине 30–40 см, собранные пробы промывались через сито с ячейей 1 мм²; верхние слои грунта промывались через более мелкое сито с размером ячейи 0,7 мм² с целью обнаружения ювенильных стадий организмов некоторых видов, не имеющих равномерного распространения, таких, например, как *Mya arenaria*, *Acanthogammarus loricatus* и некоторых других. В случае отсутствия взрослых форм таких беспозвоночных эти виды вносились в списки обнаруженных по их легко идентифицируемым молодым особям.

Всего было выполнено в Кандалакшском заливе 200, в Онежском – 189 разрезов.

Идентификационная, систематическая и биогеографическая аналитическая работа проводилась по различным источникам: Определитель..., 1948; Колтун, 1959; Клюге, 1962; Цветкова, 1975; Цетлин, 1980; Моллюски..., 1987; Малахов, Адрианов, 1999; Иллюстрированный..., 2006; Каталог..., 2008; Флора..., 2010).

Результаты

В результате составлен список всех беспозвоночных, обнаруженных на литорали Кандалакшского и Онежского заливов (табл. 1).

Таблица 1. Аннотированный список беспозвоночных, обитающих на литорали Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря

Таксономический статус беспозвоночных										
Тип	Класс	Отряд	Род	Вид						
Porifera Губки					Эп; 2	A-b	Kos в	+	+	
					Эп; 2	A-b	Ср, рас	+	+	
Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria			Эп, он; 2	A	Ср	+	+	
					(Verrill, 1864)					
					Эп; 1	B	Atl, рас	+		
					Rathke, 1806)					
			Hydrozoa	Clavidae	Clava	<i>Clava multicornis</i> (Forskai, 1775)	Эп; 2	B	Atl	+
	Thecatae		Obelia	<i>Obelia geniculata</i> (L., 1758)	Эп; 2	B	Atl-рас	+	+	
<i>Obelia loveni</i> (Allman, 1859)				Эп; 2	B	Atl	+	+		
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)				Эп; 2	A-b, bp	Atl-рас,	+	+		
				(L., 1758)	Эп; 2	B	Atl	+	+	
	Anopla	Lineidae	Poseidon	<i>Poseidon ruber</i>	Ин; 2	?	Неизв?	+	+	

		(Müller, 1774)					
Enopla			Ин; 2	?	Неизв?	+	+
			Он; 2	A-b	Atl, pac	+	
				A-b	Cp, ws	+	+
Eulalia	<i>Eulalia bilineata</i>		Он; 2	B	Cp	+	
Eteone	<i>Eteone longa</i> (Fa bricius, 1780)			A-b	Cp	+	+
			Он; 2	A-b	Pac	+	+
Nereidae	Nereis <i>Nereis pelagica</i>		Ин; 2	B	Kos	+	+
	Alitta <i>Alitta virens</i> M. Sars, 1835		Ин; 2	B	Atl, pac	+	+
			Ин; 2	A	A	+	
Orbiniida	Theel Scoloplos <i>Scoloplos armiger</i> (Ин; 2	Cp	Wos	+	+
	Polydora <i>Polydora</i>		Ин; 2	B-a	Ws cp	+	+
	Jacobi, 1883. Pygospio <i>Pygospio elegans</i>		Ин; 3	Amb	Amb	+	+
	Arenicola <i>Arenicola marina</i> (Ин; 2	B	Atl	+	+
			Ин; 2	B-a	Ws cp	+	+

			Ин; 2	St-b	Atl eur	+	
Sabellida	Fabricia	<i>Fabricia sabella</i> (Ин; 2	A-b	Atl	+	+
	Spirorbis	<i>Spirorbis spirorbis</i>	Эп; 2	A-b	Pac	+	
	Clitellio	<i>Clitellio arenarius</i> (O.F. Muller, 1776)	Ин; 2	?	?	+	
	Tubifex	<i>Tubifex costatus</i>	Ин; 2	?	?	+	
			Ин; 2	?	?	+	
Naididae	Paranais	<i>Paranais Litoralis</i> (O.F. Muller, 1784).	Ин; 2	?	?	+	
			Ин; 2	?	?	+	
			Ин; 2	?	?	+	
			Ин; 2	?	?	+	
Mollusca	Lottiidae		Он; 2	B	Ws atl eur	+	+
		(Muller, 1776).					
	Trchidae		Он; 3	B	Amb atl pac	+	+
		Phipps, 1774).					
	Epheria	<i>Epheria vincta</i>	Он; 3	B	Amb ws atl pac	+	+

	Lacuna	<i>Lacuna n eritoidea</i> Gould, 1840.	Он; 3	H-b	Atl	+	+	
	Littorina	<i>Littorina saxatilis</i>	Он; 2	B	Atl	+	+	
		<i>Littorina obtusata</i>	Он; 2	B	Atl ws	+	+	
		<i>Littorina littorea</i> (Он; 2	B	Atl ws	+	+	
	Onoba	<i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841).	Он; 2	H-b	Atl	+	+	
	Hydrobia	<i>Hydrobia ulvae</i> (Pe	Он; 2	B	Atl ws	+	+	
			Он; 2	B	Atl ws	+	+	
	Naticidae		Он; 2	B-a	Ws atl pac	+	+	
		(Gmelin, 1791).						
	Lunatia	<i>Lunatia pallida</i> (Broderip et Sower	Он; 2	B-a	Cp atl pac	+	+	
			Он; 3	B	Ws atl	+	+	
Bivalvia	Mytilidae	Musculus	<i>Musculus</i>	Он; 2	B-a	Ws atl pac	+	+
		(Grey, 1824).						
	Mytilus	<i>Mytilus edulis</i>	Эп, он; 2	B	Amb ws atl pac	+	+	
	Macoma	<i>Macoma balthica</i> (Ин; 2	B	Amb atl pac	+	+	

	Myidae	Mya	Mya arenaria	Ин; 2	B	Atl	+	+
				Эп; 2	A-b	Ws	+	+
				Он; 2	A-b	Ws atl pac	+	
				Он; 2	A-b	Ws atl pac	+	+
	Atylidae	Atylus	<i>Atylus carinatus</i>	Он; 2	A	Cp ws	+	
				Он; 2	B	Ws atl	+	+
				Он; 2	B	Ws atl	+	+
				Он; 2	B	Ws atl	+	
				Он; 2	B-a	Ws cp atl pac	+	
				Он; 2	B	Ws atl	+	
			, 1912	Он; 2	A-b	Atl	+	
			(Sabine, 1821 et 1824)	Ин; 1	A-b	Ws	+	+
			(Kroyer, 1845)	Он; 2	B	Amb ws	+	+

				Ин; 2	A-b	Kos atl pac	+	+
			(Milne Edwards, 1830)					
Isopoda	Janiridae	Jaera	Jaera albifrons Leach, 1814	Он; 2	B	Ws atl	+	+
		Crangon	Crangon crangon	Ин; 1	B	Atl	+	+
<hr/>								
Enoplea	Enoplida	Enoplus	<i>Enoplus</i>	Ин; 1	A-b	Atl	+	
			(Bastian, 1865).					
				Ин; 1	A-b	Atl	+	
			(Bastian, 1865).					
		Priapulus	<i>Priapulus caudatus</i>	Ин; 2	A-b	Cp	+	+
				Ин; 2	A-b	Cp	+	
			Siebold, 1849					
Bryozoa				Эп; 1	A-b	Atl pac	+	+
		Electra	<i>Electra pilosa</i>	Эп; 2	A-b	Atl	+	+
				Эп; 2	A-b	Atl	+	+
			Borg, 1931.					
		Asterias	<i>Asterias rubens</i> (L innaeus, 1758)	Он; 3	B	Ws atl	+	+

Примечание. Названия биогеографических категорий приведены под рис. 4 и 6.

Фауна беспозвоночных литорали Кандалакшского и Онежского заливов насчитывает всего 83 вида, относящихся к 71 роду, 56 семействам, 32 отрядам, 17 классам и 10 типам (табл. 2; рис. 2).

Таблица 2. Фауна беспозвоночных литорали Кандалакшского и Онежского заливов
Исследованные Количество таксономических рангов

регионы Белого моря	Типов	Классов	Отрядов	Семейств	Родов	Видов
Кандалакшский залив	10	17	32	56	71	83
Онежский залив	10	14	26	43	50	56
Вся фауна исследованных заливов	10	17	32	56	71	83
Коэффициент Жаккара, %	100	82	81	77	70	67
Коэффициент общности Сьёренсена, %	100	90	90	87	83	81

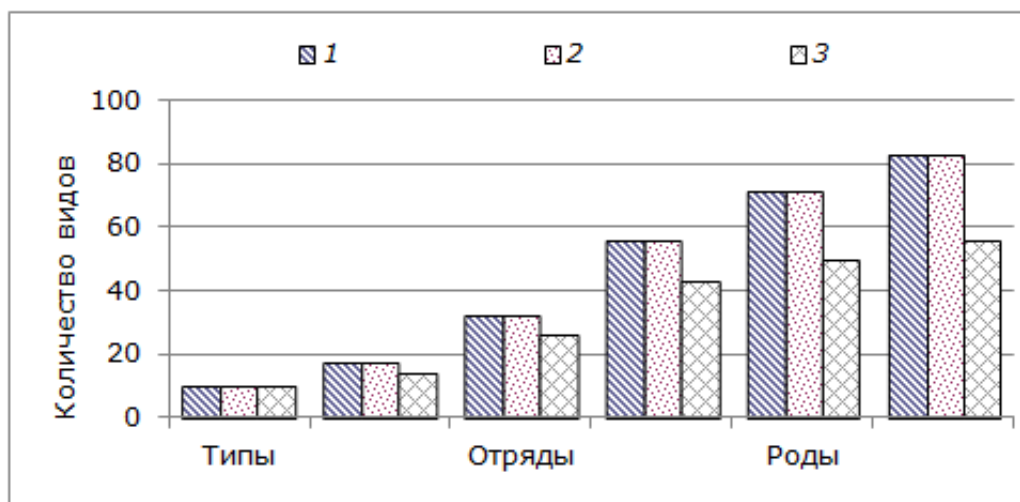


Рис. 2. Таксономическая представленность морских беспозвоночных на литорали всей исследованной акватории (1), Кандалакшского (2) и Онежского (3) заливов Белого моря
 Fig. 2. Taxonomic representation of marine invertebrates in the intertidal zone within the investigated area (1), Kandalaksha (2) and Onega (3) Bay of the White Sea. The ordinate axis – the number of species

На рис. 2 хорошо видно, что наименьшим относительным разнообразием таксонов по мере снижения ранга обладают беспозвоночные литорали Онежского залива.

Обсуждение

Существует известная гипотеза о том, что в Белом море, оформившемся как самостоятельный морской водоем только в послеледниковое время и не испытавшем больших перестроек физико-химического режима, процессы дифференциации населения беспозвоночных на видовом и надвидовом уровнях не происходили (Дерюгин, 1928; Зенкевич, 1956; Бабков, Голиков, 1984). Соотношение в нем числа таксонов различного ранга в пределах каждой из систематических групп является лишь следствием дивергенции, прошедшей в прошлые геологические времена, в бассейне Северного Ледовитого и в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

При сравнении таксономического состава бентосных беспозвоночных Белого моря с таковым в сопредельном Баренцевом необходимо отметить, что в Белое море затруднено проникновение различных видовых генотипов и морфофункциональных уровней организации в виде высших таксонов различных систематических групп. Одной из причин этого явления служит имеющийся гидрографический барьер в его Горле (проливе, соединяющем эти два водоема). Такая относительная изоляция с течением времени выражается в увеличении различий в таксономическом составе беспозвоночных между Баренцевым и Белым морями по мере снижения рангов таксонов. Другой причиной является значительно более низкая соленость беломорских вод в результате поступления большого объема пресных вод (около 200 км³ в год). В результате в целом фауна Белого моря существенно обеднена по сравнению с баренцевоморской и составляет в среднем 50–70 % (Бабков, Голиков, 1984). Обеднение коснулось в различной степени видов всех систематических и биогеографических групп. В наибольшей степени уменьшение числа видов наблюдается у

стеногалинных систематических групп. В результате происходит обеднение Белого моря на родовом и особенно на видовом уровнях. В то же время подавляющее большинство семейств и отрядов в обоих морях оказываются общими.

Отношение числа видов к числу родов (среднее число видов в роде) в Белом море несколько меньше и составляет у большинства систематических групп около 2, а в более древнем и открытом Баренцевом море – 3 (Бабков, Голиков, 1984).

Если сравнивать таксономический состав литорального населения беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов, то, по нашим данным, получается, что более глубоководная акватория Кандалакшского залива имеет большее видовое богатство литорального зообентоса, чем таковое в более мелководном Онежском заливе. Эта тенденция, вероятно, аналогична той, в результате которой наблюдается обеднение видового состава более мелководного Белого моря в целом по сравнению с более глубоководным Баренцевым.

Подтверждения нашим выводам содержатся в работе А. А. Голикова (1985), посвященной распределению и экологии амфипод, где на основании полученных материалов Онежский залив выделяется в отдельный биогеографический район Белого моря, а также в сводке по моллюскам Белого моря (Моллюски..., 1987), в которой отмечается, что наибольшим разнообразием малакологической таксономической группы беспозвоночных отличается Кандалакшский залив.

Распространено мнение (Белое море..., 1995), что на участках литорали, представленных твердыми грунтами (скальными и каменистыми различных модификаций), литоральное население Кандалакшского и Онежского заливов близко по составу. Нашими исследованиями в этих заливах зарегистрированы большие различия для инфауны (на мягких грунтах) и сессильной онфауны (рис. 3).

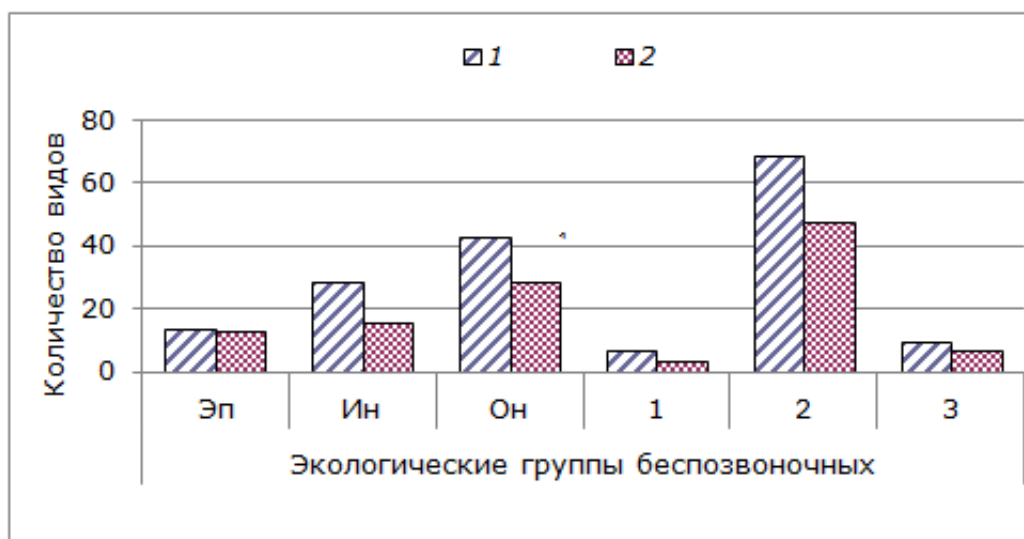


Рис. 3. Представленность различных экологических групп литорального макрозообентоса в Кандалакшском (1) и Онежском (2) заливах Белого моря. Экологические группы литоральных организмов: Эп – эпифауна – это обитатели твердых субстратов (они заселяют в первую очередь нижний и средний горизонты литорали, а на прибойных участках поднимаются и в верхний горизонт); Ин – инфауна – обитатели толщи грунта, глубина их распространения до 40 см в зависимости от характера грунта (виды инфауны заселяют почти всю литораль, избегая самого верхнего горизонта); Он – онфауна – подвижная, способная в большей или меньшей степени избегать неблагоприятных условий с использованием стратегии преферентного поведения (представители обитают по всем горизонтам литорали); 1 – виды, относящиеся к собственно литоральной фауне, весь жизненный цикл которой разворачивается на периодически осушаемой литоральной полосе; 2 – фауна, общая для литорали и sublиторали или литорали и супралиторали; 3 – виды, периодически посещающие литораль, например *Buccinum undatum*, *Asterias rubens*, некоторые голожаберные моллюски и др.

Fig. 3. Representation of different ecological groups of littoral macrozoobenthos in Kandalaksha (1) and Onega (2) Bay of the White Sea. The ordinate axis – the number of species. Ecological groups of intertidal organisms: Ep – epifauna – inhabitants of solid substrates; (they inhabit primarily the lower and middle littoral horizons, and in surf line rise even to the upper horizon); In – infauna - inhabitants of soil strata, the depth of their distribution is up to 40 cm depending on the nature of the soil (infauna species inhabit almost all the

littoral avoiding the uppermost horizon); On - onfauna - mobile, capable of avoiding adverse conditions to a greater or lesser extent using the strategy of preferential behavior (onfauna representatives dwells on all horizons of littoral); 1 - species pertaining to the intertidal fauna proper, its entire life cycle passes inside the intertidal zone periodically drained; 2 - fauna, common to intertidal and subtidal zones or littoral and supralittoral; 3 - species, periodically visiting the littoral, such as *Buccinum undatum*, *Asterias rubens*, some nudibranchs, etc.

Фауна беспозвоночных литорали преобладающей части прибрежной зоны морской части гидросферы, в том числе и беломорской, является «амфибиотичной». Белое море относится к бассейну Северного Ледовитого океана и с ним сообщается через открытое Баренцево море, с которым непосредственно соединено проливом, называемым Горлом, со средней глубиной 37 м. В Белом море наблюдаются правильные и мелководные полусуточные приливы. Приливная волна входит в Белое море и выходит из него через Горло, в результате уровень воды в Кандалакшском и Онежском заливах поднимается в среднем на 1.5-2 м дважды в сутки. Литораль во время отлива обсыхает, и некоторые представители инфауны выдерживают отсутствие воды максимально до 16 часов в сутки, например полихета *Arenicola marina*, и даже до 20 часов в сутки, например двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Свешников, 1963). Фауна литорали не так богата видами, как sublittorali (ниже уровня максимального отлива), где вода всегда присутствует, но количественно - более обильна. Обитатели литорали широко адаптированы к переживанию времени отсутствия воды и обуславливаемого им комплекса резко колеблющихся факторов окружающей среды.

На рис. 2 хорошо видно, что ин- и онфауна развиты лучше эпифауны в обоих заливах. Это закономерно, так как во время отливов физиологически в более выгодных условиях оказываются беспозвоночные, обладающие способностью глубже уйти во влажный грунт (представители инфауны) или переместиться во влажные укрытия - под камни или среди водорослей (представители подвижной онфауны).

На исследованной осушной полосе преобладает фауна, общая для литорали и sublittorali. Мало собственно литоральных форм и несколько больше видов, периодически посещающих эту прибрежную зону моря.

Интересен широтный анализ распределения различных экологических групп литорального зообентоса (рис. 4).

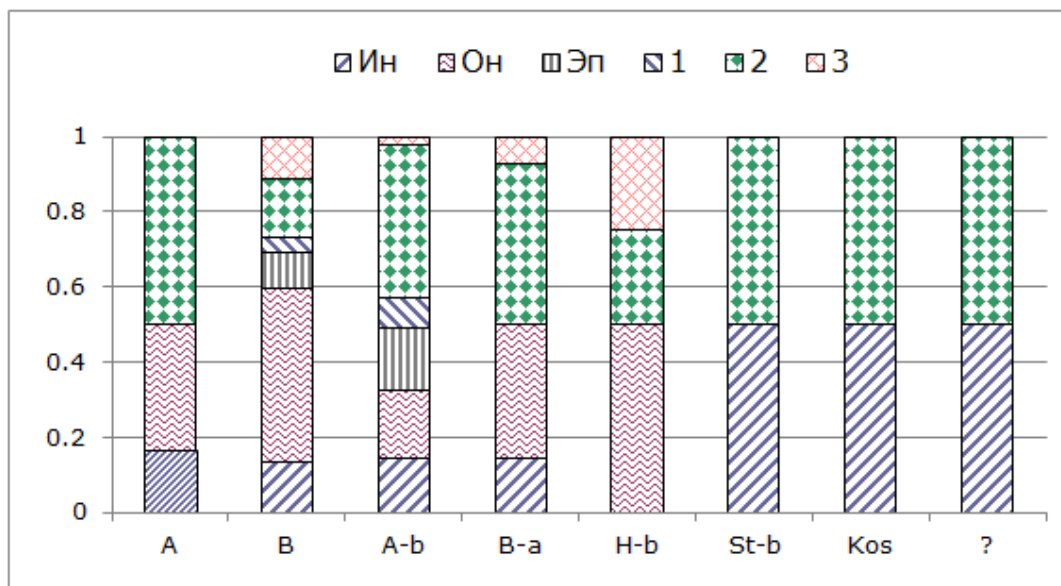


Рис. 4. Соотношение биогеографических и экологических групп литоральных беспозвоночных. Биогеографические категории: А - арктический вид, В - бореальный, А-в - арктическо-бореальный, В-а - бореально-арктический, H-b - высокобореальный, St-b - субтропическо-бореальный, Kos - космополит, ? - виды с пока неизученной биогеографической природой

Fig. 4. Ratio of biogeographical and ecological groups of intertidal invertebrates. Biogeographical categories: A - Arctic species, B - boreal species, A-b - arctic-boreal species, B-a - boreal-Arctic species, H-b - highly boreal species, St-b - subtropical-boreal species, Kos - a cosmopolitan, ? - species of unexplored

biogeographical nature

Анализ показал, что арктическую фауну на литорали представляют инфаунные, онфаунные и виды, общие для литорали и sublиторали. Наиболее богато представлены все экологические группы беспозвоночных бореальной, арктическо-бореальной и бореально-арктической природы.

Наиболее распространены среди всех экологических групп литоральных беспозвоночных виды бореальной и арктическо-бореальной биогеографической природы.

Виды, входящие в состав эпифауны (эп) и относящиеся к собственно литоральной фауне (группа 1), являются преимущественно прикрепленными организмами, поэтому они имеют только бореальную и арктическо-бореальную природу. Представители ин- и онфаун, а также виды, общие для литорали и sublиторали, и виды, периодически посещающие литораль в небольшом количестве, имеют чаще всего другую биогеографическую природу.

Широтное распределение групп беспозвоночных представлено на рис. 5.

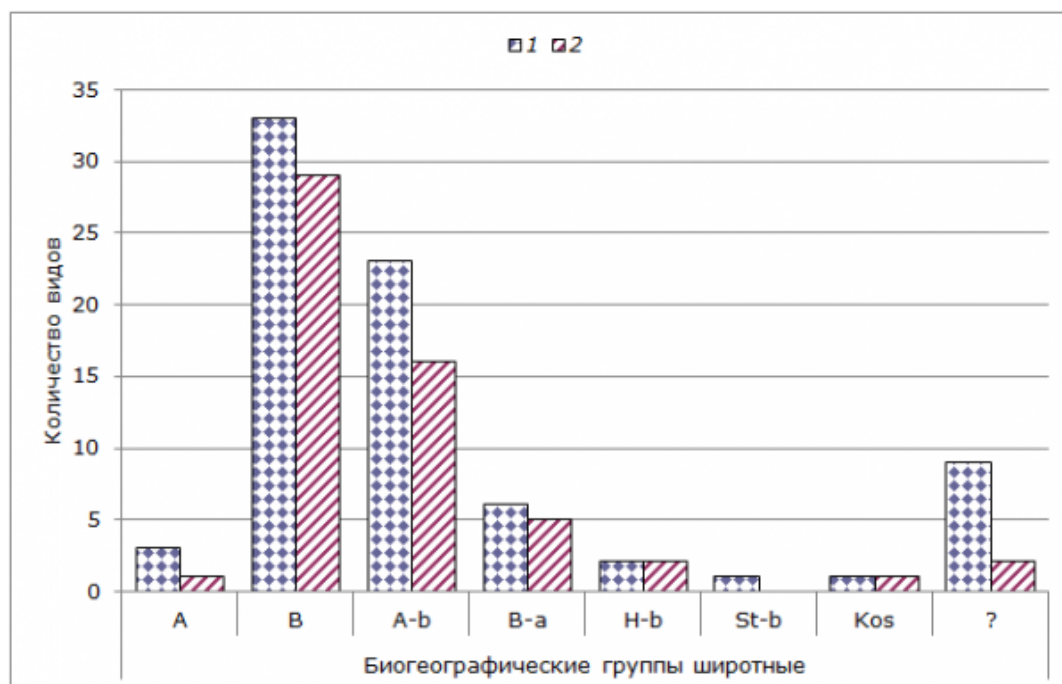


Рис. 5. Распределение биохорологических (по общности биоценологических адаптивных связей) групп беспозвоночных на литорали Кандалакшского (1) и Онежского (2) заливов. По оси ординат – количество видов

Fig. 5. Distribution of biochorologic groups (according to common biocenological adaptive relations) in the intertidal zone of Kandalaksha (1) and Onega (2) bay. The ordinate axis – the number of species.

Анализ распределения биогеографических широтных групп выявил наиболее распространенные – бореальные и арктическо-бореальные. Также довольно существенной группой являются бореально-арктические виды. Аналогичная закономерность распределения проявляется и для всего Белого моря в целом.

Арктических видов на литорали Кандалакшского залива зарегистрировано всего 3 (Cnidaria - *Aulactinia stella*; Annelida - *Micronephthys minuta*; Arthropoda - *Atylus carinatus*), а в Онежском заливе – 1 (Cnidaria - *Aulactinia stella*). Арктические условия поддерживаются в Белом море благодаря зимней конвекции и поступлению охлажденных в зимний период прибрежных баренцевоморских вод через Горло.

Большую долю составляют беспозвоночные с неопределенной пока биогеографической природой. Это недавно определенные до вида трудно идентифицируемые виды олигохет и немертин. В целом анализ биогеографического состава фаун исследованных акваторий в широтном спектре показал относительную их однородность в обоих заливах.

Распределение биогеографических долготных групп на литорали Кандалакшского и Онежского

заливов приведено на рис. 6.

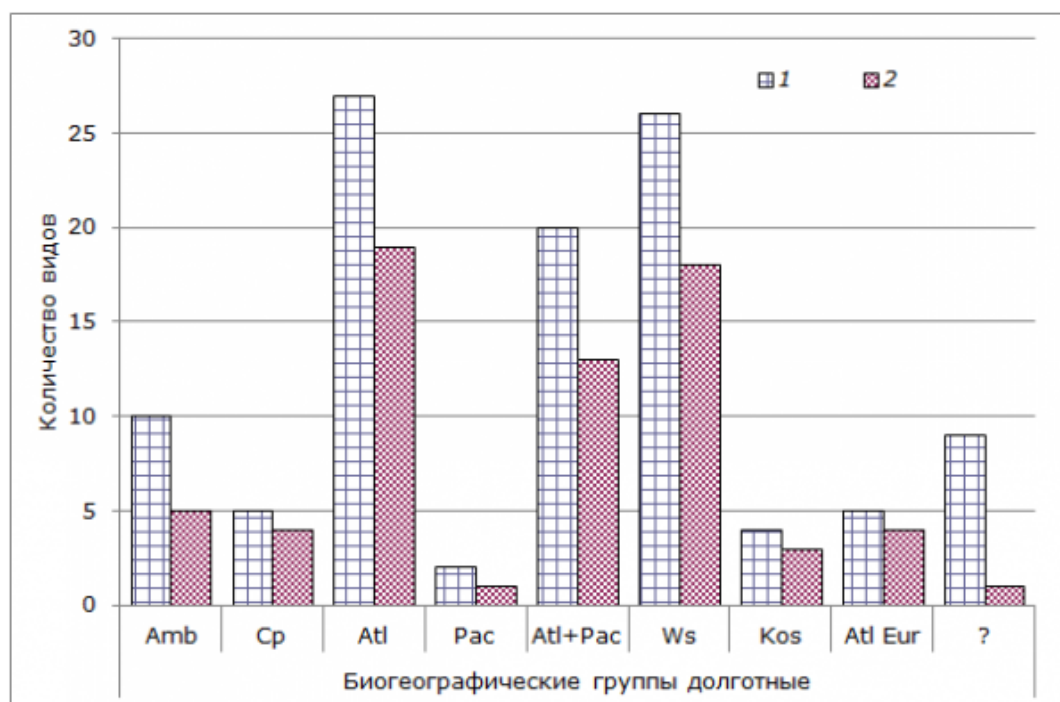


Рис. 6. Распределение биохронологических (по общности филогенетических связей) групп беспозвоночных на литорали Кандалакшского (1) и Онежского (2) заливов. Биогеографические категории: Amb – амфибореальный, Cp – циркумполярный, Atl – атлантический, Pac – тихоокеанский, Atl + Pac – атлантический и тихоокеанский, Ws – широкораспространенный, Kos – космополит, Atl Eur – атлантический европейский, ? – виды с пока неизученной биогеографической природой

Fig. 6. Distribution of biochronologic groups (according to common phylogenetic relations) in the intertidal zone of Kandalaksha (1) and Onega (2) bay. Biogeographical categories: Amb – amphiboreal, Cp – circumpolar, Atl – Atlantic, Pac – Pacific, Atl + Pac – Atlantic and Pacific, Ws – the widespread, Kos – kosmopolit, Atl Eur – Atlantic European, ? – Species of unexplored biogeographical nature

Анализ биогеографических групп, обитающих на литорали Кандалакшского и Онежского заливов, показал, что основу исследованной фауны составляют группы атлантической фауны, широко распространенные (широко эврибионтные) и смешанного атлантическо-тихоокеанского происхождения.

Заключение

На основании анализа литоральных беспозвоночных, собранных в двух заливах, было обнаружено сходство комплексов организмов на уровне таксонов от семейства и выше; различие – на уровне родовых и видовых.

Видовой и биогеографический состав типов Porifera, Nemertea, Bryozoa и Echinodermata в Кандалакшском и Онежском заливах аналогичны; типов Cnidaria, Nematoda и Cephalorhyncha – имеют незначительное различие. Видовой и биогеографический состав фауны литоральных червей, моллюсков и членистоногих в исследованных регионах имеет значительные различия.

Вслед за рядом исследователей (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946; Зенкевич, 1947; Левушкин, 1974 и 1975; Тимофеев-Рессовский, 1961) мы считаем, что любой комплекс организмов, выделенный в пространстве по его положению, можно назвать биохронологическим. В результате биохронологического анализа границы комплексов литоральных организмов мы выделяли двумя взаимосвязанными между собой способами:

1 – по распространению различных систематических групп с их биохронологической иерархией (географическое распространение);

2 – по параметрам экологических условий среды в пределах распространения таксономической структуры комплексов организмов соответственно с их спектром жизненных форм (экологическое распределение).

Периодически обсыхаемое и затопляемое местообитание литоральных беспозвоночных лентовидной полосой различной ширины (от нескольких десятков до сотен метров) опоясывает изрезанное многочисленными губами и бухтами побережье Кандалакшского и Онежского заливов. На протяжении около 100 км (по прямой) оно прерывается литоральной полосой, окаймляющей Бассейн по Карельскому берегу Белого моря. Является ли этот локальный участок географической изоляцией или преградой для взаимного распространения популяций видов литоральных беспозвоночных из Кандалакшского в Онежский залив и наоборот? Находятся ли биотопы литорального населения каждого из двух исследованных нами заливов за пределами расселения, учитывая и разделение литоральной их полосы Бассейновой литоралью, и специфику водных масс, а также существенное отличие бассейнового гидрологического режима от такового в Кандалакшском и Онежском заливах?

Ответ и на первый, и на второй вопросы, по всей вероятности, в основном отрицателен. У большинства морских беспозвоночных, в том числе и литоральных беломорских, в процессе размножения образуется личиночная планктонная стадия развития, которая выполняет расселительную функцию. Радиус разноса личинок, например, отдельного массового поселения двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* в Белом море составляет около 280 км (Бабков, Голиков, 1984). Кроме мидий планктонную личинку имеют Mollusca: *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Tonicella marmorea*, *Testudinalia tessellata*; Arthropoda: *Semibalanus balanoides*, *Crangon crangon*; Cephalorhyncha: *Priapulius caudatus*; все найденные нами на литорали виды типа Bryozoa и Echinodermata, а также некоторые Annelida.

В соответствии с одной из гипотез вселения полихеты *Alitta virens* в Белое море из Атлантического океана, проникновение произошло постепенно путем многократного поэтапного переноса ее пелагических стадий (нерестящихся особей и их личинок) нордкапской струей теплого течения Гольфстрим (Шкляревич, 1993) от мелководья у мыса Берген, являющегося восточной границей ареала вида этой полихеты. Вместе с тем среди литоральных беспозвоночных многих типов есть и живородящие формы, например *Halichondria panacea*, *Aulactinia stella*, *Littorina saxatilis*, *Gammarus duebeni*, и откладывающие кладки, например *Phyllodoce maculata*, все виды отряда Nudibranchia, *Littorina obtusata*, *Hydrobia ulvae*, *Buccinum undatum* и др. Кроме расселения с помощью пелагических стадий развития, переносимых течениями, литоральные беспозвоночные могут перемещаться, примерзая к нижней поверхности льда, лежащего во время отливов на субстрат литорали в осенне-зимний период образования ледового покрова. Во время разрушения ледового покрова весной отдельные фрагменты сообществ *Mytilus edulis*, например, уносит за пределы массовых поселений этих моллюсков (Шкляревич, 2009). Таким образом, с помощью льда могут перемещаться особи живородящих и откладывающих кладки видов с литорали Кандалакшского залива в Онежский по направлению прибрежных течений (см. рис. 1).

Выводы

В результате проведенного нами таксономического и биогеографического анализа литоральной фауны Кандалакшского и Онежского заливов можно констатировать значительное их сходство, и в то же время есть различие. Наибольшее сходство отмечается в таксономической структуре высших рангов, наименьшее – низших: видов и родов. Вместе с тем беспозвоночные литоральной фауны Кандалакшского и Онежского заливов обнаруживают определенные различия жизненных форм, которые ярко выражаются в морфологических и фенотипических отличиях особей популяций многих видов, обитающих в них. Например, двустворчатые моллюски *Mya arenaria* отличаются размерами, структурой поверхностного слоя раковины: кандалакшские – более крупные, внешняя поверхность раковины более ровная и гладкая, онежские – более мелкие, внешняя поверхность раковины более складчатая и морщинистая (Смолькова, 2012).

В результате наших исследований выявлено, что таксономическое и биохронологическое, а также биохронологическое распространение комплексов литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов обуславливается экологической ситуацией в них. Эти комплексы обособлены как самостоятельные типы пространственного распределения организмов. Таким образом, мы считаем, что в исследованных нами регионах на литорали со времен конца последнего оледенения идет процесс становления двух относительно самостоятельных элементарных биохронологических фаунистических комплексов, внутри которых нельзя провести какой-либо зоогеографической границы.

Библиография

Бабков А. И., Голиков А. Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 104 с.

Бабков А. И. Гидрологическая характеристика Онежского залива Белого моря // Экосистемы Онежского

Шкляревич Г. А. Таксономическая и биогеографическая структура литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 39–56.

залива Белого моря. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 3–10.

Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования / под ред. О. А. Скарлато; изд. Зоол. ин-та АН СССР. Ч. I. СПб., 1995. 249 с.

Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А. География животных. М.: Сов. наука, 1946. 456 с.

Голиков А. А. К распределению и экологии амфипод Онежского залива Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1985. С. 150–170.

Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. 1928. Вып. 7–8.

Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26. Вып. 3. С. 201–220.

Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Гос. учебно-педагогическое изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1956. 424 с.

Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря / под общ. ред. Н. Н. Марфенина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 312 с.

Клюге Г. А. Мшанки северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 584 с.

Колтун В. М. Кремнегоровые губки северных и дальневосточных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 236 с.

Левушкин С. И. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 5. С. 692–709.

Левушкин С. И. Об экологических фаунистических комплексах (на примере подземных фаун) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 37. № 6. С. 814–828.

Малахов В. В., Адрианов А. В. Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового океана: (Определитель морской фауны). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 1999. 328 с.

Моллюски Белого моря. Л.: Наука, 1987.

Наумов А. Д., Оленев А. В. Зоологические экскурсии на Белом море: пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных / под ред. А. А. Стрелкова. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. 176 с.

Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. № 151. 328 с.

Свешников В. А. Биоценотические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып 4; Тр. ББС МГУ. Т. 2. Воронежское кн. изд-во, 1963. С. 114–134.

Смолькова О. В. Биология двустворчатого моллюска *Mya arenaria* в экосистемах литорали Белого моря: дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 125 с.

Тимофеев-Рессовский Н. В. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц // Тр. УРФАН СССР. 1961. Т. 27. С. 23–28.

Фауна и флора северных морей СССР. Определитель / ред. Н. С. Гаевская. М.: Сов. наука, 1948. 740 с.

Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас / под ред. А. Б. Цетлина, А. Э. Жадан, Н. Н.

Шкляревич Г. А. Таксономическая и биогеографическая структура литоральных беспозвоночных Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 39–56.

Марфенина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 471 с.

Цетлин А. Б. Практический определитель многощетинковых червей Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1980. 114 с.

Цветкова Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1975. 257 с.

Чесунов А. В., Калякина Н. М., Бубнова Е. Н. (ред.). Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 384 с.

Шкляревич Г. А. Особенности биологии и жизненного цикла *Nereis virens* Sars в Белом море: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1993. 24 с.

Шкляревич Г. А. Сообщества мидий на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. 2009. № 11. С. 26–30.

Taxonomic and biogeographic structure of intertidal invertebrates in Kandalaksha and Onega Bay of the White Sea

**SHKLYAREVICH
Galina**

PetrSU, gash@psu.karelia.ru

Keywords:

White Sea
intertidal invertebrates
taxonomic composition

Summary:

This paper presents a comparative analysis of the taxonomic composition of the littoral macrozoobenthosis population in two bays of the White Sea. It is shown that in the investigated region the peculiarities of chorologic placement of intertidal invertebrates correspond to the specificity of local environmental conditions, primarily the hydrological regime of water masses which defines the edaphic conditions and temperature-salt regime of shallows. Communities of intertidal invertebrates form independent biochorological faunistic complexes in Kandalaksha and Onega Bay of the White Sea.



УДК 574.523

Сезонные особенности питания рыб в кумжевой реке Большая Уя (бас. Онежского озера)

ШУСТОВ

Юрий Александрович

Петрозаводский государственный университет,
shustov@petsu.ru

БЕЛЯКОВА

Елена Николаевна

Петрозаводский государственный университет,
belyakovalena@yandex.ru

ВЕСЕЛОВ

Алексей

Елпидифорович

Ключевые слова:

кумжевая река
сезонные особенности питания
речных рыб
спектры питания
накормленность

ФГБУН Институт биологии КарНЦ РАН,
salmo@sampo.ru

Аннотация:

Исследования сезонных особенностей питания пяти видов рыб (молодь кумжи, голец усатый, бычок-подкаменщик, колюшка и голянь) в одной из многочисленных притоков Онежского озера, в которых обитает кумжа, показали, что не все экологические ситуации оказываются благоприятными для питания рыб. В период летней межени из-за снижения уровня воды голец усатый с трудом перемещается в поисках пищи; в результате интенсивность питания рыб крайне низкая, а больше половины из них (60 %) даже имеют пустые желудки. В нагульный летний период потенциальными пищевыми конкурентами молоди кумжи могут быть практически все речные рыбы: голянь за «воздушную» фракцию – имагинальные и субимагинальные стадии амфибиотических, воздушных и наземных насекомых, а усатый голец, бычок-подкаменщик, колюшка за «водную» – личинок и нимф амфибиотических беспозвоночных.

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. В. Ильмаст

Получена: 13 февраля 2014 года

Опубликована: 08 апреля 2014 года

Введение

Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) и кумжа (*Salmo trutta* L.) на ранних стадиях развития – от личинок до смолтов – обитают преимущественно в реках и ручьях горного типа. Вместе с молодь этих видов рыб в лососевых и кумжевых нерестовых реках на порогах и перекатах постоянно или только в некоторые сезоны года живут и другие представители ихтиофауны, которые вступают с сеголетками и пестрятками атлантического лосося и кумжи в определенные территориальные и пищевые взаимоотношения. Установлено, что на Европейском Севере России в реках подобного типа постоянно обитают такие виды рыб, как хариус (*Thymallus thymallus* L.), голец усатый (*Barbatula barbatula* L.), обыкновенный подкаменщик (*Cottus gobio* L.), а также в реки на нерест могут мигрировать: речная минога (*Lampetra fluviatilis* L.), обыкновенный голянь (*Phoxinus phoxinus* L.), трехглазая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) и некоторые другие рыбы (Никольский и др., 1947; Рыбы..., 1966; Лососевые..., 1978; Атлас..., 2002 и др. работы).

В то же время, если питанию молоди атлантического лосося на Европейском Севере России

посвящено достаточное количество научных публикаций – изучены возрастные, сезонные и суточные особенности, их пищевые взаимоотношения с другими речными рыбами (Заболоцкий, 1959; Корнилова, 1964; Соловкина, 1964; Гринюк, Шустов, 1977; Сидоров и др., 1977; Шустов, 1983; Шустов, Белякова, 2012 а, б; Шустов и др., 2012; Белякова, 2011, 2013; Shustov, 1990; Erkinaro et al., 1995, 1998), то питание молоди кумжи, а тем более ее пищевые взаимоотношения с туводными рыбами практически не исследованы. Известны лишь сведения о том, что кумжа – всеядная рыба, спектр питания которой включает не только беспозвоночные организмы, но и молодь рыб, а также мелкие млекопитающие (Сулова, 1969; Евсин, Иванов, 1979; Шустов, Веселов, 2007). Так, например, в р. Стрельна (Кольский п-ов) молодь атлантического лосося и кумжи, обитая совместно в основном русле реки, все же имеет существенные различия в питании. Если молодь лосося предпочитает личинок и куколок насекомых, а также их имагинальные формы, то кумжа – рыбу (до 92 % массы содержимого желудка) (Кашин, 1997). Сведения о питании кумжи в реках и ручьях Карелии практически отсутствуют. Единственно, имеется статья о питании озерной кумжи в реках бас. Онежского озера (в том числе и р. Большая Уя) в осенний период (Шустов и др., 2008)

Цель данного сообщения – исследовать особенности питания речных рыб в разных экологических условиях в течение года в типичной кумжевой реке (бас. Онежского озера), а также оценить их пищевые взаимоотношения с молодь кумжи.

Материалы

Известно, что многие притоки Онежского озера относятся к кумжевым рекам и ручьям, где происходит нерест озерной кумжи, а в некоторых обитает и жилая форма кумжи – ручьевая форель (*Salmo trutta trutta* L.) (Временные правила..., 2000). В этих реках вместе с молодь кумжи постоянно обитают такие виды рыб, как хариус, усатый голец и обыкновенный подкаменщик, а после весеннего паводка в реку на нерест мигрируют речная минога, обыкновенный голянь, трех- и девятиглая колюшка (Веселов и др., 1998; Веселов, Ефремов, 2010).

Изучение питания рыб проводилось нами с мая 2006 г. по январь 2007 г. на типичной кумжевой реке Большая Уя (см. рисунок). Бассейн реки расположен на западном побережье Онежского озера, исток происходит из болота. Протяженность реки 16 км, средний уклон 8.62 ‰, впадает в Уйскую губу. Отлов рыбы производился на участке реки, расположенном в 800 м от устья. Протяженность облавливаемого участка около 350 м, он состоит из чередования небольших перекатов и порожков с галечно-валунным грунтом, а также бочажков с песчаным грунтом. Ширина реки до 10 м, глубина на ямах не более 1 м, скорость течения на перекатах 0.3-0.6 м/с.

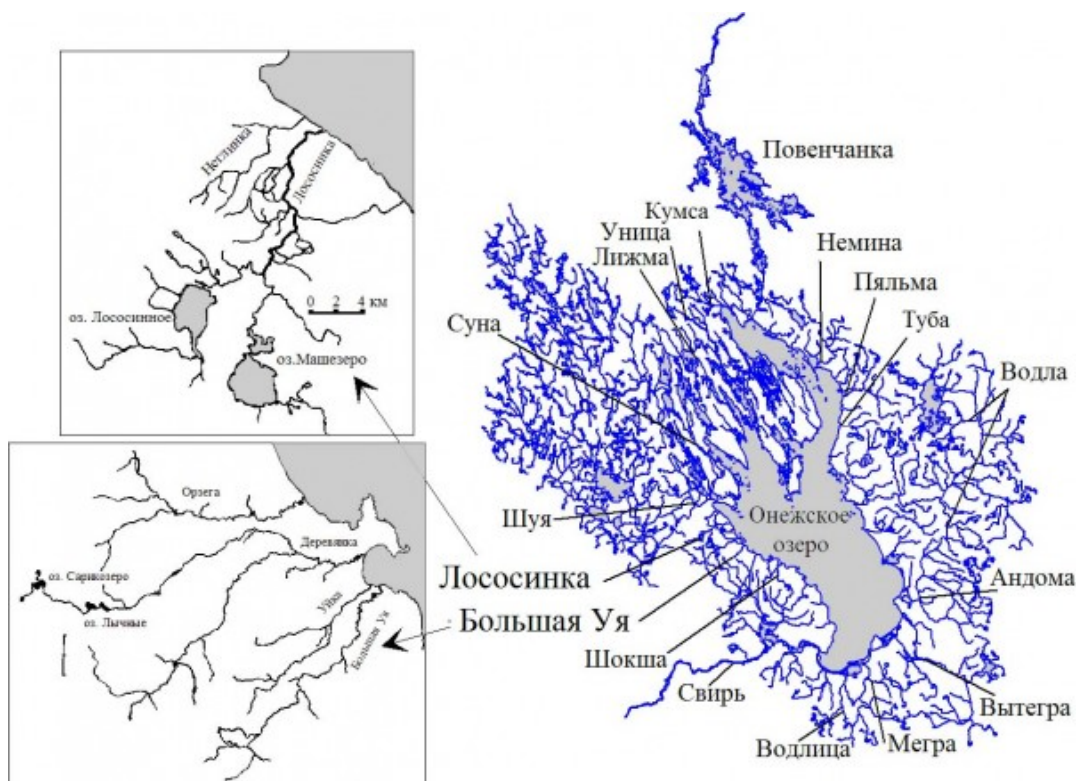


Рис. Карта-схема расположения обследуемых рек
Fig. Schematic map of the investigated rivers

Рыб для изучения питания отлавливали с помощью специального электроловного аппарата Fa-2 норвежского производства по общепринятой методике (Karlstrom, 1976; Маслов, 1989). У отловленных рыб измеряли полную длину (АВ) и вес (Правдин, 1966), затем фиксировали целиком в 4 % растворе формалина, дальнейшую обработку проводили в лабораторных условиях.

Отлов рыб проводился нами в следующие сроки: весна (11 и 26 мая 2006 г.); лето, 1-я половина (30 июня 2006 г.); лето, 2-я половина (29 августа 2006 г.); осень (8 и 21 ноября 2006 г.); зима (11 января 2007 г.).

Учитывая малые размеры р. Большая Уя и соответственно незначительную численность обитающих в ней рыб, для изучения сезонных особенностей питания рыб нами в каждый сезон года отлавливалось не более десятка экземпляров каждого вида рыб. Также принимали во внимание, что кумжа пресноводных водоемов Европейского Севера, в том числе и Карелии, занесена в «Красную книгу» (2007), поэтому ее молодь отлавливали только в нагульный период (июнь – август) – в момент активного питания, то есть в сезон ожидаемых напряженных пищевых взаимоотношений с другими речными рыбами. Если проблем с отловом нужного количества рыб в весенний и летний сезоны у нас не возникало, то осенью и зимой мы не смогли поймать ни одного экземпляра усатого гольца, хотя, как известно, этот вид в течение всей жизни постоянно обитает в реках на стремнинах. Вполне вероятно, что усатый голец, как и подкаменщик, на участке отлова рыб в р. Большая Уя зарылся в грунт и не был доступен для электролова. В связи с этим пополнение необходимого сравнительного материала проведено нами в соседнем притоке бас. Онежского озера – р. Лососинке, где в конце зимы с началом появления свободных ото льда участков реки (16 марта 2007 г.) были отловлены усатые гольца и подкаменщики.

Размеры отловленных на питании рыб были в следующих пределах: кумжа (молодь) длиной АВ (min-max) 7.7–15.7 см и весом (min-max) 5.0–46.0 г; усатый голец длиной АВ 7.8–14.5 см и весом 3.5–25.0 г; подкаменщик длиной АВ 5.8–10.5 см и весом 2.5–20.0 г; голянь длиной АВ 5.0–9.0 см и весом 1.7–8.0 г; колюшки длиной АВ 4.8–7.2 см и весом 1–4.5 г.

Методы

Камеральная обработка материалов по питанию рыб проводилась согласно общепринятым методикам (Методическое пособие..., 1974). Пищевой комок извлекали из желудков рыб (у голянов – из всего пищеварительного тракта) для определения общего индекса наполнения в процентилях ($^0/_{000}$ – отношение веса пищи (мг) к весу рыбы (г), умноженное на 10 000); подсчитывали количество организмов – общее и для основных кормовых объектов (табл. 1, 2, 3, 4). Организмы, редко встречающиеся в питании рыб (пауки, олигохеты, личинки водяных жуков, водяные клещи, земляные черви, пиявки и т. п.), с целью упрощения таблиц объединены в рубрику «Прочие». В некоторых случаях, например, если рыба съела очень крупные, нетрадиционные для питания объекты (земляной червь, гусеница, стая рыбок) или наоборот – большое количество мелких планктонных организмов (сотни экземпляров), эти данные исключались либо из расчетов среднего индекса наполнения, либо из расчетов среднего количества организмов.

Результаты

В р. Большая Уя, как и в других реках горного типа, где обитает молодь лососевых рыб, гидрологические условия в течение года сильно меняются – в весенний паводок резко повышаются уровень воды и скорость потока, в летнюю межень значительно сокращаются выростные участки и многие пороги и перекаты практически пересыхают, осенью на поверхности речного грунта образуется донный лед и шуга.

ВЕСНА (табл. 1). В это время река полностью освободилась ото льда, уже прошел основной весенний паводок, но уровень воды был еще высокий, а скорость течения на порогах более 0.7 м/с. Температура воды не превышала 10 °С; массовый лет насекомых еще не наблюдался. Не происходило также активной миграции колюшек и голянов из озера.

Таблица 1. Питание речных рыб в р. Большая Уя в весенний период (11 и 26 мая 2006 г.)

Характеристики	Вид рыб			
	усатый голец	подкаменщик	гольян	колюшка
<u>Состав пищи:</u>				
Зоопланктон	—	—	—	80.0
Chironomidae (L.)	70.0 16	30.0 1	60.0 2	80.0 4
Chironomidae (P.)	30.0 +	—	—	80.0 1
Simuliidae (L.,P.)	90.0 38	10.0 +	—	—
Ephemeroptera (N.)	10.0 +	10.0 +	30.0 +	20.0 +
Plecoptera (N.)	50.0 +	30.0 +	10.0 +	—
Trichoptera (L.)	70.0 +	60.0 2	30.0 +	20.0 +
Mollusca	10.0 +	10.0 +	—	—
Прочие	20.0 +	20.0 +	10.0 +	—
Рыбы	—	—	—	—
Водоросли (%)	—	—	80.0 42.0	—
Insecta (имаго, суб- имаго)	—	10.0 +	10.0 +	—
Кол-во организмов, экз., колебания	59 8-151	6 0-21	3 0-7	10 0-27
Индекс наполнения, ‰, колебания	196 52-400	99 0-444	68 0-160	54 0-161
Длина рыб, см, колебания	11.7 10.5-14.5	8.5 5.8-9.8	7.2 5.0-8.8	6.1 5.7-6.3
Вес рыб, г, колебания	13.7 9.5-25.0	10.0 2.5-14.5	4.5 1.7-8.0	2.6 2.0-2.8
Кол-во рыб, экз.	10	10	10	5

Примечания. Здесь и в табл. 2-4 в числителе – частота встречаемости в %, в знаменателе – среднее количество организмов в желудке; + – меньше одного организма (L.) – личинки; (P.) – куколки; (N.) – нимфы.

Усатый голец в середине и конце мая питался очень интенсивно. Среднее количество организмов в одном желудке – 59 экз., средний индекс наполнения – 196 ‰; пустые желудки не отмечены. Гольцы активно осуществляют поиск пищи в местах с большими скоплениями личинок мошек и хирономид, численность которых в некоторых желудках достигала 100-150 экз. Достаточно часто некоторыми гольцами потреблялись крупные формы личинок ручейников и нимф веснянок. В двух случаях у рыб были обнаружены крупные земляные черви. **Подкаменщик** в этот период года, по сравнению с гольцом, питался намного слабее. Среднее количество организмов составляло всего 6 экз., а средний индекс наполнения – 59 ‰. Один желудок был пустым, однако у другого подкаменщика индекс наполнения достигал 444 ‰ за счет потребления восьми крупных личинок ручейников. В питании подкаменщиков встречались также личинки хирономид (до 10 экз.), реже – крупные формы нимф веснянок (до 4 экз.), один моллюск, нимфа поденки, личинки Diptera и Sialis; из взрослых насекомых – только мелкий жук. Один желудок был пустой. **Гольяны**, по-видимому, перезимовавшие в реке, питались весной еще менее активно – среднее количество организмов в пищеварительном тракте составляло всего 3 экз., а более 40 % от веса пищевого комка (при индексе наполнения всего в 68 ‰) составляли нитчатые водоросли, детрит и слизь, что характерно для семейства карповых рыб. Из беспозвоночных в питании гольянов доминировали личинки хирономид (до 5 экз.), единично встречались нимфы поденок и веснянок, личинки ручейников, взрослые насекомые и водяные

клещи. **Трехиглая колюшка**, вероятно, не зимует в р. Большая Уя, так как 11 мая в уловах этот вид рыб отсутствовал, а 28 мая нам удалось поймать только 5 колюшек. В 4 желудках были обнаружены представители озерного зоопланктона – *Cyclops* sp., *Vosmina* sp., количество которых доходило до 10 экз. Встречались также личинки (до 12 экз.) и куколки хирономид, небольшие ручейники, нимфа веснянки. В целом питание трехиглых колюшек можно оценить как слабое.

ЛЕТО, 1-ая ПОЛОВИНА (табл. 2). Вода прогрелась до 14,4 °С, уровень воды снизился до нормального. Происходит активный лет воздушных и наземных насекомых, у голянов и колюшек наступил период массового захода в реку. У всех исследованных нами рыб (кроме кумжи) наступает период нереста.

Таблица 2. Питание речных рыб в р. Большая Уя в начале лета (30 июня 2006 г.)

Характеристики	Вид рыб				
	кумжа	усатый голец	подкамен- щик	голяян	колюшка
Состав пищи:					
Зоопланктон	—	10.0 1	—	—	50.0 6
Chironomidae (L.)	80.0 4	90.0 38	60.0 5	20.0 +	100.0 14
Chironomidae (P.)	—	10.0 +	—	—	75.0 1
Simuliidae (L., P.)	10.0 +	10.0 +	—	—	50.0 1
Ephemeroptera (N.)	30.0 1	80.0 1	40.0 +	—	50.0 1
Plecoptera (N.)	20.0 +	30.0 +	50.0 +	—	50.0 1
Trichoptera (L.)	80.0 3	30.0 +	40.0 +	—	—
Mollusca	—	10.0 +	—	10.0 +	25.0 +
Прочие	50.0 +	10.0 +	—	20.0 +	—
Рыбы	—	20.0 5	—	—	—
Водоросли (%)	—	—	—	100.0 49.0	—
Insecta (имаго, суб- имаго)	90.0 11	20.0 +	20.0 +	90.0 6	75.0 2
Кол-во организмов, экз., колебания	22 3-45	49 2-258	8 0-17	8 3-11	29 5-72
Индекс наполнения, ‰, колебания	85 15-193	112 2-343	66 0-275	165 60-300	135 40-240
Длина рыб, см, колебания	8.6 7.7-10.0	10.2 7.8-12.8	7.7 6.3-10.5	7.4 6.0-9.0	5.5 4.8-6.0
Вес рыб, г, колебания	7.9 5.0-12.0	7.3 3.5-13.0	7.1 3.0-20.0	3.9 2-6.5	1.8 1.0-2.5
Кол-во рыб, экз.	10	10	10	10	4

У **молоди кумжи** основу пищи составляли имаго и субимаго насекомых, численность которых в желудках доходила до 25 экз., из них часто встречались мелкие жуки и муравьи. Из водных объектов доминировали личинки хирономид (до 20 экз.) и личинки ручейников (до 15 экз.); в некоторых желудках были обнаружены нимфы поденок (численностью до 5 экз.) и нимфы веснянок (до 4 экз.). Из прочих пищевых объектов достаточно часто (в 4 желудках) встречались мелкие пауки, попадались сегмент земляного червя, личинки Diptera и Sialis. Среднее количество пищевых объектов в одном желудке кумжи составило 22 экз., средний индекс наполнения – 85 ‰, пустых желудков не отмечено. В целом питание молоди кумжи можно оценить как среднее. **Усатый голец** имел более высокие показатели питания (средний индекс наполнения – 112 ‰, среднее число пищевых объектов – 49 экз.).

Преимущество составляли личинки хирономид – в одном из желудков до 250 экз., масса которых определила самый высокий индекс наполнения – 343 ‰. В одном желудке было обнаружено около 50 мелких личинок рыб длиной около 0.5 см, вид которых определить не удалось. Один голец, наряду с активным потреблением личинок хирономид (80 экз.), заглотил 15 экз. крупного придонно-прибрежного рачка *Eurycercus lamellatus*. Все вышеперечисленные примеры явно свидетельствуют об активном поиске гольцами кормовых объектов. В то же время среди них встречались особи с практически пустыми желудками, в которых находилось всего по 2 экз. беспозвоночных, а индексы наполнения составили 2 и 5 ‰. Насекомые (имаго, субимаго) в питании голецов практически не встречались, вследствие чего можно сделать предположение о том, что поиск пищи осуществляется ими в первую очередь со дна или в толще воды, но не у поверхности, где больше всего сносится воздушных и наземных насекомых. **Подкаменщик** в этот период года питался в р. Большая Уя значительно слабее по сравнению с молодью кумжи и усатым голцом. В желудках было в среднем по 8 кормовых объектов; из всего пищевого спектра рыбами в первую очередь активно потреблялись личинки хирономид (до 10-15 экз.). Максимальный индекс наполнения (275 ‰) был у подкаменщика, потребившего три крупные личинки ручейников; средний индекс наполнения составлял всего 66 ‰. Три желудка из десяти оказались пустыми, что свидетельствует о затруднении поиска пищи подкаменщиками в этот сезон года. Имаго и субимаго насекомых встречались крайне редко и единичными экземплярами – всего 2 экз. на 10 рыб. По-видимому, как и усатые голцы, подкаменщики предпочитают вести поиск пищи у речного дна. **Гольяны** в начале лета наоборот активно питались воздушными и наземными насекомыми, численность которых во многих пищеварительных трактах составляла 10 экз.; другая животная пища практически отсутствовала, за исключением нескольких моллюсков, личинок хирономид, водяных клещей и паука. Около половины пищевого комка (49 %) у гольянов составляла смесь из слизи и водорослей; максимально величина этих компонентов по весу достигала 90 %. Пустые пищеварительные тракты у гольянов отсутствовали. На анализ питания в р. Большая Уя в конце июня удалось поймать всего 2 трехиглых и 2 девятииглых **колюшек**. Первое место у рыб по потреблению пищи занимали личинки хирономид, численность которых доходила до 50 особей. В 2 желудках обнаружены планктонные виды – *Cyclops* sp., до 10-15 экз., возможно, что эти колюшки недавно мигрировали из Онежского озера в реку, где и питались зоопланктоном. Средняя численность организмов в желудках составляла 29 экз.; средний индекс наполнения был также достаточно высоким – 135 ‰. Спектр питания колюшек весьма разнообразен: зоопланктон, личинки и куколки хирономид, личинки мошек, нимфы поденок и веснянок, насекомые (имаго, субимаго).

ЛЕТО, 2-ая ПОЛОВИНА (табл. 3). Происходит дальнейшее прогревание воды (16.6 °С), а из-за снижения уровня воды резко сокращаются выростные площади реки – многие перекаты практически пересохла. Воздушных и наземных насекомых много.

Таблица 3. Питание речных рыб в р. Большая Уя в конце лета (29 августа 2006 г.)

Характеристики	Вид рыб				
	кумжа	усатый голец	подкамен- щик	гольян	колюшка
Состав пищи:					
Зоопланктон	—	10.0 5	—	20.0 30	100.0 500
Chironomidae (L.)	20.0 +	40.0 4	78.6 24	20.0 +	75.0 6
Chironomidae (P.)	10.0 +	—	7.1 +	—	—
Simuliidae (L.,P.)	—	—	—	—	—
Ephemeroptera (N.)	20.0 +	—	7.1 +	—	—
Plecoptera (N.)	20.0 +	—	14.2 +	—	—
Trichoptera (L.)	80.0 5	40.0 +	14.2 +	—	—
Mollusca	—	—	—	—	—
Прочие	50.0 1	10.0 +	7.1 +	—	—
Рыбы	20.0 1	—	—	—	—
Водоросли (%)	—	—	—	90.0 75.0	—
Insecta (имаго, суб- имаго)	100.0 10	—	7.1 +	90.0 4	—
Кол-во организмов, экз., колебания	19 2-31	5 0-21	26 0-70	4 0-10	6 0-20
Индекс наполнения, ‰, колебания	98 12-200	10 0-36	48 0-157	298 0-500	190 89-280
Длина рыб, см, колебания	9.8 8.2-11.2	10.5 9.2-12.5	7.8 5.8-10.0	7.0 6.2-8.2	6.4 5.6-7.2
Вес рыб, г, колебания	10.4 6.0-14.0	8.6 5.5-14.0	8.8 2.0-13.5	3.1 2.0-4.5	2.8 1.8-4.5
Кол-во рыб, экз.	10	10	14	10	4

Несмотря на резкое снижение уровня воды и значительное сокращение выростных площадей, **молодь кумжи** в конце августа 2006 г. продолжает достаточно активно питаться, поедая пищу как с поверхности воды (воздушные и наземные насекомые), так и выедавая непосредственно с речного дна (личинки ручейников). Во многих желудках численность организмов достигала 10-15 экз. Достаточно часто (в 5 желудках из 10) встречались редкие и «нетрадиционные» пищевые объекты – личинки водных жуков, пауки, сегменты земляных червей; причем в одном из исследованных желудков был обнаружен крупный червь, индекс наполнения – 293 ‰. Также отмечен случай, когда пестрятка кумжи потребила семь личинок колюшки (размер рыбок около 2.5 см), которые определили индекс наполнения в 489 ‰. Ранее мы уже упоминали о том, что в таких ситуациях сверхвысокие индексы не учитывались при расчетах средних значений. Пустых желудков у молоди кумжи не отмечено, среднее число организмов – 19 экз., средний индекс наполнения – 98 ‰. Для **усатого гольца** экологические условия этого периода года для питания были явно неблагоприятны – из 10 голецов 6 особей имели совершенно пустые желудки; среднее количество организмов составило всего 5 экз., а средний индекс наполнения – только 10 ‰. Несколько голецов (4 экз.) потребили от 5 до 20 личинок хирономид, которые оказались сильно переваренными (обнаружены только головные капсулы). Один голец заглотил стаю планктонных рачков (*Bosmina* sp.) в количестве 50 особей. Насекомые (воздушные, наземные) в питании голецов полностью отсутствовали. **Подкаменщик** питался преимущественно личинками хирономид, численность которых во многих желудках составляла от 10 до 70 экз.; прочие беспозвоночные встречались единично. Интенсивность питания подкаменщиков можно оценить как среднюю. У **гольянов** в этих экологических условиях средний индекс наполнения пищеварительного тракта был высоким (298 ‰) за счет активного потребления водорослей, которые по весу составляли около 75 % от всего пищевого комка. Достаточно стабильно гольяны питались воздушными и наземными

насекомыми, численность которых достигала 5-10 экз. В 2 пищеварительных трактах голянов было обнаружено от одной до двух сотен экземпляров рачков *Vosmina* sp. И только у одного голяна никакой животной и растительной пищи не было обнаружено – причины не ясны. **Трехиглая колюшка** (поймано только 4 экз.) питалась достаточно интенсивно представителями зоопланктона: из Cladocera – хидоридами, из Soropoda – циклопами, а максимальная численность зоопланктона достигала одной тысячи особей. Пищевой спектр колюшек в этот период года был крайне узкий – в питании встречались также только личинки хирономид.

ОСЕНЬ (табл. 4) была аномально холодной, и уже в начале ноября на реке образовался донный лед, а в бассейне реки – высокий снеговой покров. Естественно, что лет воздушных насекомых прекратился. Температура воды не превышала 0.1 °С, уровень воды в реке имел нормальный режим.

Таблица 4. Питание речных рыб в р. Большая Уя в осенний (8 и 21 ноября 2006 г.) и зимний (11 января 2007 г.) периоды, а также в р. Лососинка (16 марта 2007 г.)

Характеристики	Период года и вид рыб					
	Осенний		Зимний			
	подкамен- щик	голян	кумжа	подкамен- щик	*усатый голец	*подкамен- щик
Состав пищи:						
Зоопланктон	—	100.0 10	—	—	—	—
Chironomidae (L.)	33.3 +	100.0 2	50.0 +	33.3 +	50.0 2	10.0 1
Chironomidae (P.)	—	—	—	—	—	—
Simuliidae (L., P.)	—	—	—	33.3 +	—	—
Ephemeroptera (N.)	16.7 +	100.0 1	—	—	50.0 1	40.0 +
Plecoptera (N.)	58.3 1	—	100.0 2	100.0 10	66.7 1	40.0 +
Trichoptera (L.)	50.0 +	—	100.0 6	100.0 6	83.3 2	70.0 2
Mollusca	—	—	—	—	—	—
Прочие	41.7 +	—	100.0 1	—	—	10.0 +
Рыбы	—	—	—	—	—	—
Водоросли (%)	—	100.0 30.0	—	—	—	—
Insecta (имаго, субимаго)	—	—	50.0 +	—	—	—
Кол-во организмов, экз., колебания	4 1-9	13	10 7-14	18 5-28	6 0-20	5 2-16
Индекс наполнения, ‰, колебания	33 7-60	28	77 36-118	130 74-163	35 0-89	145 33-413
Длина рыб, см, колебания	7.6 6.2-8.7	6,3	14.1 12.5-15.7	7.8 6.2-9.3	10.9 10.2- 11.4	6.9 4.0-8.8
Вес рыб, г, колебания	5.5 2.5-9.5	2,5	34.3 22.5-46.0	7.4 9.0-11.5	10.6 9.0-12.5	6.3 0.5-11.5
Кол-во рыб, экз.	12	1	2	3	6	10

* – рыбы из р. Лососинка.

Ранее мы уже упоминали о том, что в результате аномально холодной осени возникли проблемы с отловом нужного количества рыб. Поэтому достаточно уверенно можно судить только о питании подкаменщиков (по 12 экз.). Возможно, что из-за появления на речном грунте сплошного донного льда в несколько сантиметров толщиной **подкаменщики** в этих суровых условиях питались достаточно слабо – среднее количество организмов в желудках составило всего 4 экземпляра, а средний индекс

наполнения – 33 ‰. Единично подкаменщики потребляли личинок хирономид и ручейников, нимф поденок и веснянок. У 2 подкаменщиков в желудках были обнаружены крупные, нетрадиционные в питании речных рыб объекты – пиявка (142 ‰) и земляной червь (340 ‰). По сравнению с летним периодом у **гольяна** снизилась доля потребления растительной пищи (30 %), а из беспозвоночных в пищевом спектре присутствовали 10 особей *Vosmina* sp., 2 личинки хирономид и нимфа поденки; индекс наполнения был достаточно низким и составлял всего 28 ‰.

ЗИМА (табл. 4) наоборот оказалась весьма теплой, снеговой покров растаял, река практически освободилась ото льда и шуги, хотя температура воды не превышала 0.1 °С. Уровненный режим был нормальным.

Для анализа питания рыб в зимний период пробы собраны из р. Большая Уя (11.01.2007 г.) и р. Лососинка (16.03.2007 г.). Середина марта в Карелии – это еще настоящая зима с отрицательными температурами даже в дневное время суток, с ледовым и снеговым покровом. Исследования показали, что **молодь кумжи** зимой питалась достаточно активно – среднее количество организмов в желудке составило 10 экз., а средний индекс наполнения 77 ‰. Больше всего кумжа потребляла личинок ручейников (до 8 экз.) и нимф поденок (до 3 экз.). По одному экземпляру в питании молоди кумжи были отмечены: Chironomidae (L.), Sialis (L.), Coleoptera (L.) и Insecta (имаго). Последний объект, по-видимому, вмерз в лед и после оттаяния был съеден кумжей. Все 3 исследованных **подкаменщика** из р. Большая Уя питались зимой очень активно (среднее количество организмов – 18 экз.; средний индекс наполнения – 130 ‰), потребляя в первую очередь крупные формы нимф поденок (до 18 экз.) и личинок ручейников (до 10 экз.). В р. Лососинка подкаменщики также имели высокие индексы наполнения желудков: средний составлял 145 ‰, а максимальный, за счет крупных личинок ручейников (12 экз.), достигал 413 ‰. В одном желудке были обнаружены 10 крупных личинок хирономид; достаточно часто встречались нимфы поденок и веснянок, а одним бычком была съедена мелкая пиявка. **Усатые гольцы** из р. Лососинка питались несколько слабее бычков: средний индекс наполнения составлял всего 35 ‰, а один желудок был пуст. И все же достаточно стабильно гольцы потребляли личинок хирономид (до 10 экз.) и личинок ручейников (до 5 экз.), а также нимф поденок и веснянок в количестве 1-3 экз.

Обсуждение

Сведения о пищевой конкуренции кумжи с речными рыбами весьма скудны и противоречивы. Так, исследования пищевой конкуренции между ручьевой форелью, подкаменщиком и голянами в р. Моравка (северо-западная часть Силезии) показали, что рыбы имели четкие различия по пищевым нишам (Straskraba et al., 1966). Форель поедала более крупных беспозвоночных свободноживущих или придонных; голяны питались мелкими организмами, обитающими на поверхности дна или на растениях; бычок выедал кормовые объекты из-под камней или между гравием. Это, по мнению исследователей, несмотря на высокую численность рыб, сводило конкуренцию между ними до минимума. Пресноводные подкаменщики (*Cottu sgobio* и *Cottus poecilopus*) широко распространены в реках Скандинавии, где они часто встречаются с кумжей, и, как показали исследования (Andreasson, 1980), спектр питания рыб частично совпадает, при этом на кумжу оказывает влияние выедание подкаменщиками придонной фауны. Вид подкаменщика (*Cottus beldingi*) в 6 притоках реки Клируотер (штат Айдахо, США) достаточно слабо конкурировал с молодью стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*), так как если первый питался исключительно автохтонным материалом, то основной пищей лосося были наземные беспозвоночные (Johnson, 1985).

С другой стороны, имеются сведения о высокой конкуренции между кумжей и речными рыбами. Так, например, для субарктической реки Атна (Норвегия) отмечено перекрывание рационов подкаменщика (*Cottus poecilopus*) и молоди кумжи (Hesthagen et al., 2004). Установлено, что в горных реках США характер питания американского гольца (*Salvelinus fontinalis*) и кумжи незначительно различается – оба вида рыб потребляют преимущественно живые организмы, сносимые потоком воды (Allan, 1978), причем активно избираются крупные формы кормовых объектов. В реках Новой Зеландии у радужной форели и кумжи совпадение состава пищи велико как летом, так и зимой (McLennan, Mac Millan, 1984). Изучение содержимого желудков молоди кумжи и атлантического лосося в реке Пигуенья на севере Испании показало высокое сходство пищевых спектров рыб (личинки двукрылых, ручейников и поденок), и только в мае и ноябре были обнаружены межвидовые различия в питании (Suarez et al., 1989). В составе пищи смолтов атлантического лосося и кумжи в р. Оркла (Норвегия) наблюдалось значительное сходство, что свидетельствует о том, что эти виды рыб являются конкурентами в питании, но эти отношения обостряются только в условиях недостатка пищи (Garnas, Hvidsten, 1985).

Заключение

В р. Большая Уя молодь кумжи в нагульный летний период, как в первую, так и во вторую половину лета, питалась достаточно активно. Рыбы потребляли как водные объекты, так и насекомых из воздушной и наземной фракций, которые сносятся водой или летают около водной поверхности. Наши исследования показали, что потенциальными конкурентами за пищу молоди кумжи могут быть практически все виды речных рыб – гольяны за «воздушную» фракцию, а гольцы, подкаменщики и колюшки за «водную». В летний период все рыбы в р. Большая Уя (исключая усатых гольцов в летнюю межень) имели достаточно хорошее питание, о чем свидетельствуют высокие индексы наполнения желудков (см. табл. 2, 3). По-видимому, при таких экологических условиях в реке не возникает значительной пищевой конкуренции с молодь кумжи.

Естественно, что в кумжевых реках с высокой численностью и плотностью распределения речных рыб на участках обитания сеголеток и пестряток кумжи следует ожидать более напряженных пищевых взаимоотношений и, как результат, снижения накормленности кумжи.

Библиография

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с. Т. 2. 253 с.

Белякова Е. Н. Биологические особенности молоди лососевых рыб в реках Карелии и Кольского полуострова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2013. 24 с.

Белякова Е. Н. Питание пестряток атлантического лосося *Salmo salar* L. и обыкновенного гольяна *Rhoxinus phoxinus* в типичной малой семужьей реке // Гидробиологический журнал. 2011. Т. 47. № 6. С. 11-16.

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

Веселов А. Е., Ефремов Д. А. Особенности сезонного распределения реофильных видов рыб в малых притоках Онежского озера // Поведение рыб: материалы докладов IV Всерос. конф. с междунар. участием. 19-21 октября 2010 г., Борок, 2010. М.: АКВАРОС, 2010. С. 26-31.

Временные правила рыболовства в водоемах Республики Карелия, 2000.

Гринюк И. Н., Шустов Ю. А. Биология сеголетков семги и молоди других рыб бассейна реки Поноя // Биология промысловых рыб внутренних водоемов Северной части европейской территории СССР. Мурманск, 1977. С. 79-86.

Евсин В. Н., Иванов Н. А. Питание ручьевого форели *Salmo trutta* L. в реке Пулоньга (Кольский полуостров) в летнее время // Вопросы ихтиологии. 1979. Вып. 19. № 6. С. 1098-1104.

Заболоцкий А. А. Бентос р. Подчерем и его роль в питании молоди семги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 44-64.

Кашин Е. С. Пищевые взаимоотношения молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в р. Стрельна (Кольский полуостров) // Тез. докл. 1-го конгресса ихтиологов России. Астрахань, 1997. С. 153.

Корнилова В. П. Суточный ход питания молоди печорской семги (*Salmo salar* L.) // Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бас. 1964. Вып. 4. С. 60-63.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 2007. 368 с.

Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Биологический режим. Использование. Л.: Наука, 1978.

102 с.

Маслов С. Е. Применение электроловов ранцевого типа в ихтиологических исследованиях на лососевых реках // Тез. докл. респ. конф. Петрозаводск, 1989. С. 22–28.

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

Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. Вып. 6 (21). М., 1947. 202 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1947. 270 с.

Рыбы Мурманской области. Мурманск, 1966. 156 с.

Сидоров Г. П., Шубина В. Н., Мартынов В. Г., Рубан А. К. Биология атлантического лосося (*Salmo salar* L.) на этапе речной жизни. Сыктывкар, 1977. 47 с. Сер.: Препринт Коми филиала АН СССР. Вып. 35.

Соловкина Л. Н. Рост и летнее питание молоди семги в реке Печорская Пижма // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 10. С. 1499–1510.

Суслова Г. Н. Наблюдения над кумжей некоторых рек Белого моря // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 65. С. 135–140.

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

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

Шустов Ю. А., Белякова Е. Н. Питание молоди лососевых рыб в осенний период // Ученые записки ПетрГУ. 2012б. № 2 (123). С. 7–10.

Шустов Ю. А., Белякова Е. Н. Сравнительное изучение пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo salar* L. в бассейне субарктической реки Варзуга // Экология. 2012а. № 6. С. 442–445.

Шустов Ю. А., Веселов А. Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* в водоемах национального парка «Паанаярви» // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды КарНЦ РАН. Вып. 11. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 142–146.

Шустов Ю. А., Веселов А. Е., Барышев И. А. Питание молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. в реках бассейна Онежского озера в осенний период // Экология. 2008. № 2. С. 130–133.

Шустов Ю. А., Веселов А. Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* в водоемах национального парка «Паанаярви» // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды КарНЦ РАН. Вып. 11. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 142–146.

Allan J. D. Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in an alpine stream. Verh. Int. Ver. Theor. und angew // Limnol. 1978. Vol. 20. № 3. P. 2045–2050.

Andreasson S. Stensimpa som predator pa oringyngel. Inform. Sorvattenslab. Drottningholm. 1980. № 4. P. 11.

Erkinaro J., Shustov Yu. and Niemela E. Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the River Utsjoki, northern Scandinavia // J. Fish Biol. 1995. Vol. 47. P. 1096–2098.

Erkinaro J., Shustov Yu., Niemela E. Feeding strategies of atlantic salmon *Salmo salar* parr occupying lacustrine

and fluvial habitats in a subarctic river, northern Finland // Pol. Arch. Hydrobiol. 1998. Vol. 45. № 2. P. 259-268.

Garnas E., Hvidsten N. A. The food of atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway // Fauna norv. 1985. № 6. P. 24-28.

Hesthagen T., Saksgard R., Hegge O., Dervo B. K., Skurdal J. Niche overlap between young brown trout (*Salmo trutta*) and siberian sculpin (*Cottus poecilopus*) in a subalpine Norwegian river // Hydrobiologia. 2004. Vol. 521. № 1. P. 117-125.

Johnson J. H. Comparative diets of paiute sculpin, speckled dace and subyearling steelhead trout in tributaries of the Clearwater River, Idaho // Northwest. Sci. 1985. Vol. 59. № 1. P. 1-9.

Karlstrom O. Quantitative Methods in Electrical Fishings in Swedish Salmon Rivers // ZOOH. 1976. Vol. 4. P. 53-63.

Mc Lennan J. A., Mac Millan B. W. H. The food of rainbow and brown trout in the Mohaka and other rivers of Hawkes Bay, New Zealand // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1984. Vol. 18. № 2. P. 143-158.

Shustov Yu. A. A review of studies of habitat conditions and behaviour of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers of Karelia and Kola Peninsula // Pol. Arch. Hydrobiol. 1990. Vol. 37. № 1-2. P. 29-42.

Straskraba M., Chiar J., Frank S., Hruska V. Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown-trout // J. Animal Ecol. 1966. Vol. 35. № 2. P. 303-311.

Suarez J. L., Reiriz L., Anadon R. Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community // Pol. Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 35. № 3-4. P. 341-359.

Seasonal feeding habits of fishes in the river Bolshaya Uya (bas. Onega Lake)

SHUSTOV
Yury

Petrozavodsk State University, shustov@petsu.ru

BELIAKOVA
Elena

*Petrozavodsk State University,
belyakovalena@yandex.ru*

VESELOV
Alexey

Institut of biology KarSC RAS, salmo@sampo.ru

Keywords:

trout river
seasonal feeding habits of freshwater
fish
nutrition spectra
repletion

Summary:

The article deals with the seasonal feeding habits of five fish species (young trout, mustached loach, bullhead-sculpin, stickleback and minnow) in one of the numerous tributaries of the Onega lake, also inhabited by trout. The results of investigation showed that not all the environmental situation are favorable for fish feeding. During the summer droughty period mustached loach limps in search of food due to the low water level. As a result, the intensity of fish feeding is extremely low, and more than half of them (60%) even have empty stomach. In summer feeding period the potential food competitors of juvenile trout may be virtually all river fishes: minnow - for "air" fraction, that is imaginal and subimaginal stages of amphibiotic, aerial and terrestrial insects, and mustached loach, bullhead-sculpin, stickleback - for "water" fraction, that is larvae and nymphs of amphibiotic invertebrates.



УДК 574.583(285)

Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера?

СЯРКИ
Мария Тагевна

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

Ключевые слова:

Онежское озеро
зоопланктон
сезоны
дискриминантный анализ
межгодовые колебания

Аннотация:

Для описания реакции водных экосистем на возможные изменения климата требуется исследование фенологии сообществ. Ранее для зоопланктона Онежского озера в безледный период были выделены четыре сезона, но сезонные границы между ними, принципиально не наблюдаемые в озере, были обозначены очень приблизительно. Известно, что структура зоопланктона по сезонам закономерно изменяется, что позволило с помощью дискриминантного анализа по численности и биомассе основных групп зоопланктона выделить формальные признаки структуры сезонных состояний. Были определены границы между сезонами. Летний период для зоопланктона в Онежском озере длится 40 суток и состоит из двух сезонных фаз: ранне- и позднелетней. Лето не совпадает с календарным периодом (июль - август), начинается в первой декаде июля (190 суток с начала года) и заканчивается в середине августа (230 суток).

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Е. В. Лепская

Получена: 04 марта 2014 года

Опубликована: 21 марта 2014 года

Введение

Наблюдающиеся в последние десятилетия климатические колебания вызывают изменения гидрологического и термического режима Онежского озера (Климат Карелии..., 2004; Efremova et al., 2013), что определяет актуальность изучения фенологии планктона (Strail, 2000; Thackeray et al., 2010).

Зоопланктон Онежского озера изучен достаточно хорошо. Описан его состав, количественные и продукционно-деструкционные характеристики (Зоопланктон Онежского озера, 1971; Куликова и др., 1997; Сярки, 2008), но сезонная динамика и особенно фенология его практически не исследованы. Чаще всего сезоны ассоциируются с календарными месяцами, летним периодом для планктона в Онежском озере считается июль - август. Основные трудности в изучении фенологии планктона Онежского озера: сложность выявления сезонных фаз и недостаток сезонных регулярных наблюдений. Данная работа является частью большого исследования фенологии экосистемы Онежского озера, в частности его пелагического планктона.

Известно, что структура сообществ изменяется в процессе сезонных сукцессий. Было сделано предположение, что структура зоопланктона и соотношение количества его основных групп могут характеризовать его сезонные состояния.

Целью нашей работы было провести анализ сезонных состояний зоопланктона и с помощью дискриминантного анализа формализовать характеристики сезонов по его структуре.

Материалы

Основой для работы являются результаты комплексных съемок в центральном и глубоководных районах Онежского озера с 1989 по 2010 г. (Сярки, Куликова, 2011). Сезонные наблюдения представлены ежемесячными съемками на станции в глубоководном районе с июня по октябрь 1989, 1991 и 1993 гг. (15 проб). В остальные годы проводились одноразовые съемки в различные сроки вегетационного периода. В работе анализируются данные сетных уловов зоопланктона в слое 0-5 м с 5 станций в центральной и глубоководной частях озера.

Данные были организованы в матрицу, состоящую из 9 переменных (численности в тыс. экз./куб. м и биомассы в г/куб. м основных 4 групп зоопланктона и группирующей переменной) и 55 рядов (данные 5 станций в центральной и глубоководной частях озера с 1989 по 2010 г.). Группирующая переменная отражала сезонный период: весенний, раннелетний, позднелетний и осенний.

Традиционные методы исследований

В литературе фенология зоопланктона описана очень приблизительно, в лучшем случае с точностью до декад (Зоопланктон Онежского озера, 1971; Куликова и др., 1997). В большинстве работ сезоны ассоциированы с календарными сроками, все осреднения и описания летнего периода, как правило, производятся на основе данных за июль – август. При этом совершенно не учитывается межгодовая изменчивость температурного режима и влияние синоптической ситуации, которая может сильно изменять состояние планктона.

В Онежском озере летними считаются два месяца (июль и август), период «биологического лета» с устойчивыми температурами поверхностного слоя воды выше 10 °С начинается в первых числах июля (180 суток с начала года) и длится 90 суток (Атлас, 2010).

Оригинальные методы исследований

Ранее нами было показано, что в сезонном цикле зоопланктона происходит закономерное изменение его структуры и соотношения основных групп (Сярки, 2013). Организмы таксонов (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera и Rotatoria) отличаются по своей биологии (размерам, скорости роста и размножения, жизненным циклам, типу питания и т. д.), поэтому их значение в фазах сезонного цикла будет различным. Было сделано предположение, что соотношение групп зоопланктона является характерным признаком для сезонного состояния и воспроизводится ежегодно. Для подтверждения этого положения и выявления формализованных признаков был использован метод дискриминантного анализа.

Результаты деления на 4 сезона не удалось достичь 100 % дискриминации, так как структура весеннего и осеннего планктона оказалась очень близка (табл. 1). Действительно, и весной, и осенью преобладали веслоногие рачки. Но тем не менее фазы летнего периода были уверенно классифицированы на 100 %.

Таблица 1. Классификационная матрица*

	Процент правильной классификации	Весна	Раннее лето	Позднее лето	Осень
Весна	100 %	21	0	0	0
Раннее лето	100 %	0	16	0	0
Позднее лето	100 %	0	0	10	0
Осень	37.5 %	5	0	0	3
Всего	90.9 %	26	16	10	3

* Ряды – наблюдаемые величины, столбцы – прогнозируемая классификация.

По тесту хи-квадрат две первые компонентных оси достоверны с уровнем значимости $p < 0.001$. Первая ось связана с количеством коловраток, вторая – с ветвистоусыми (табл. 2).

Таблица 2. Корреляция переменных с каноническими осями

	Root 1	Root 2
N calanoida	0.25	0.18
N cyclopoida	0.12	0.39
N cladocera	0.19	0.60
N rotatoria	0.47	0.28
B calanoida	0.27	0.30
B cyclopoida	0.15	0.21

B cladocera	0.08	0.81
B rotatoria	0.50	0.06

Весенний и осенний периоды очень сходны. Летние данные четко разделяются на две фазы: ранне- и позднелетнюю (рис. 1).

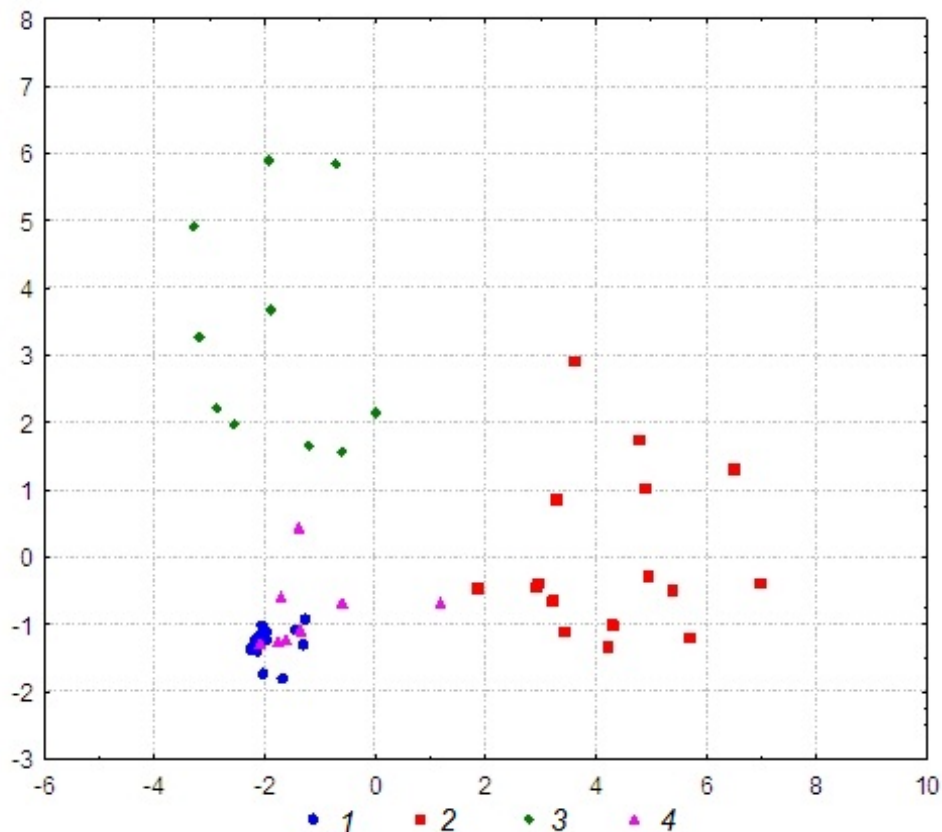


Рис. 1. Распределение данных в осях первых двух компонент. 1 – весна, 2 – раннее лето, 3 – позднее лето, 4 – осень

Fig. 1. Points distribution in the principal components axes. 1 – spring, 2 – early summer, 3 – late summer, 4 – autumn

Всего три величины: численность коловраток, биомассы кладоцер и коловраток – достоверны для дискриминантной функции с вероятностью $p < 0.05$.

Таблица 3. Коэффициенты классификационной функции

	Весна	Раннее лето	Позднее лето	Осень
N rotatoria	0.00003	0.0013	0.0002	0.00023
B cladocera	-0.00181	-0.0361	0.0566	0.00073
B rotatoria	0.00046	0.0447	-0.0057	0.00697
Константы	-1.41686	-24.2238	-13.2016	-3.23923

Обсуждение

Анализ данных по структуре показал, что в зоопланктоне существуют устойчивые состояния, связанные с сезонами.

В весенний период по численности и биомассе преобладают веслоногие рачки – копеподы. Календарное лето (июль – август) вмещает все четыре сезона. Первую декаду июля сообщество имеет весеннюю структуру. Затем следуют два периода, имеющие продолжительность примерно по 20 суток и различающиеся по структуре сообщества. Раннелетний период (190–210 суток) характеризуется преобладанием как по численности, так и по биомассе (в сыром весе) коловраток. В этот период биомасса зоопланктона вырастает до максимума. Позднелетний или просто летний период (210–228

суток) характеризуется превышением количества кладоцер над коловратками (рис. 2). Общие величины зоопланктона в этот период плавно снижаются. В середине августа с началом сильных штормов наступает осенний период, который характеризуется снижением доли коловраток и кладоцер за счет увеличения роли веслоногих рачков. Из осеннего периода сообщество зоопланктона без резких изменений постепенно переходит в зимнее состояние.

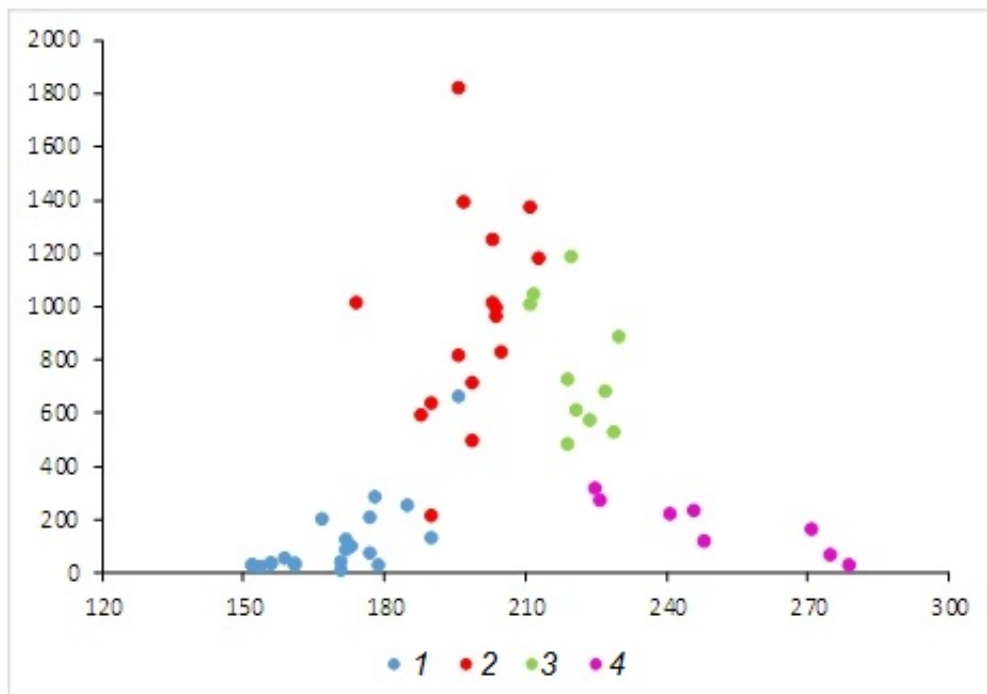


Рис. 2. Сезонная динамика по биомассе (B , $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). 1 – весна, 2 – раннее лето, 3 – позднее лето, 4 – осень

Fig. 2. Seasonal changes in zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). 1 – spring, 2 – early summer, 3 – late summer, 4 – autumn

Результаты анализа могут быть использованы для определения сезонного состояния при одноразовых съемках в системе биомониторинга Онежского озера. Основным требованием к данным является их методическое однообразие. Например, при отборе материала батометром соотношение в пробе размерных фракций, а следовательно, и таксономических групп отличается от таковых в сетных ловах.

В крупных заливах, Петрозаводском и Кондопожском, отмечается заметное антропогенное влияние на структуру зоопланктона (Куликова, Сярки, 2004; Сярки, 2008), поэтому потребуются аналогичный анализ для данных, локализованных в заливах. Можно предположить, что межгодовая изменчивость в районах с антропогенным влиянием будет выше, чем в центральных районах озера.

Заключение или выводы

В сезонном цикле зоопланктона центральной и глубоководной частей Онежского озера существуют устойчивые сезонные состояния, которые могут быть определены по структуре, в частности по соотношению количественных показателей основных таксономических групп.

Летний период для зоопланктона Онежского озера состоит из двух фаз и длится в среднем 40 суток, не совпадая с календарным и «биологическим» летом. В силу инертности водных масс крупного Онежского озера межгодовая изменчивость сроков переходов между сезонами невелика и переходные периоды непродолжительны.

Успешное применение метода дискриминантного анализа в определении сезонных состояний планктона Онежского озера позволяет рекомендовать его для изучения динамики структуры планктона других объектов.

Библиография

Сярки М. Т. Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера? // Принципы экологии. 2013. № 4. С. 70-75.

Онежское озеро. Атлас / под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.

Зоопланктон Онежского озера / Под ред. И. И. Николаева. Л.: Наука, 1971. 327 с.

Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. 224 с.

Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Влияние антропогенного евтрофирования на распределение зоопланктона в Кондопожской губе Онежского озера // Водные ресурсы. 2004. Т. 31. № 1. С. 91-97.

Сярки М. Т. Оценка рыбопродуктивности по состоянию кормовой базы. Зоопланктон // Биологические ресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 54-67.

Сярки М. Т. Изучение траектории сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1 (5). С. 61-67.

Сярки М. Т., Куликова Т. П. «Зоопланктон Онежского озера». База данных. Рег. номер 2012621150 (9/11/2012). Правообладатель Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU).

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

Efremova T., Palshin N., Zdrovennov R. Long-term characteristics of ice phenology in Karelian lakes // Estonian Journal of Earth Sciences. 2013. Vol. 62. № 1. P. 33-41.

Thackeray S. J., Sparks T. H., Frederiksen M., Burthe S., Bacon P. J., Bell J. R., Botham M. S., Brereton T. M., Bright P. W., Carvalho L., Clutton-Brock T., Dawson A., Edeards M., Elliott J. M., Harrington R., Johns D., Jones I. D., Jones J. T., Leech D. I., Roy D. B., Scott W. A., Smith M., Smithers R. J., Winfield I. J. and Wanless S. S. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments // Global Change Biology. 2010. Vol. 16. P. 3304-3313.

Strail D. Meteorological forcing of plankton dynamics in a large and deep continental European lake // OECOLOGIA. 2000. Vol. 122. Issue 1. P. 44-50. DOI: 10.1007/PL00008834.

How long does the summer last for zooplankton in the Onego lake?

**SYARKI
Maria**

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

Keywords:

Onego lake
zooplankton
seasonal period
discriminant analysis
interannual variations

Summary:

To describe the response of aquatic ecosystems to possible climate changes, the investigation of the lake phenology is needed. Earlier, four seasons in the ice-free period of the Onego lake were determined for zooplankton, but their duration was defined very approximately, because in the lake it is unable to observe this seasonal division exactly. It is well known that the composition of zooplankton has regular seasonal changes. This fact allowed us to distinguish the structural formal features of seasonal conditions using discriminant analysis on the abundance and biomass of the main groups of zooplankton. Seasonal division was defined more exactly. Summer period continues for 40 days and consists of two seasonal phases: early and late summer. This period does not coincide with calendar summer (July-August), it begins in early July (190th day of year) and ends in mid-August (230th day of year).



Вразумляет Эрнест Ивантер

ЛИННИК
Юрий Владимирович

Петрозаводский государственный университет,
yulinnik@yandex.ru

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 07 марта 2014 года

Опубликована: 14 марта 2014 года

Это книга-вразумление.

Как внушить человеку, что нельзя рубить сук, на котором сидишь?

Известно, что тоталитарные режимы не обучаемы – одни и те же ошибки они повторяют из поколения в поколение. Понятие опыта не существует для них. Горький пример тому дает наша страна.

В своей книге, волнующей до перехвата дыхания, Э. В. Ивантер бросает кость ксенофобам, выстраивая на страницах 61–66 цепочку резко контрастных альтернатив: **У НАС - У НИХ.**

Сравнение не в нашу пользу.

Как так?!

У НАС: Н. С. Хрущев убажвает И. Б. Тито, приглашая его поохотиться на оленей в Крыму, – вскоре августейшим указом знаменитый заповедник меняет профиль, превращаясь в «Крымское заповедно-охотничье хозяйство»; на той державной ловитве были бессмысленно отстреляны десятки животных.

У НИХ: о наказании нарушителя в только что созданном Йеллоустонском национальном парке Э. Сетон-Томпсон рассказывает следующее: «Его карабин был отнят и уничтожен, и он вместе со своим четвероногим другом был позорно изгнан с лишением права вернуться под угрозой тюремного заключения».

У НАС: уже в перестроечные времена генералитет Ленинградского военного округа решил досконально отработать бомбометание, избрав для этой цели один из островов Финского залива; соседние страны выразили протест, однако даже вмешательство М. С. Горбачева не остановило военщину – островная флора и фауна были уничтожены подчистую.

У НИХ: в 1943 г. Пентагон, подстегнутый вступлением США в войну с Германией, подыскивал подходящее место для испытания оружия; сгодится вот это огромное болото – естественно, безлюдное; но вот беда – мшару облюбовали лебеди; вопрос решался на самом верху; резолюция Ф. Д. Рузвельта гласила: «Вердикт вынесен в пользу лебедей и против армии».

У НАС: в 1970-е годы Генеральный секретарь ЦК КПСС Л. И. Брежнев приказал отрезать от семи крупнейших заповедников обширные участки, дабы приспособить их для высочайшей охоты; егеря со слезами на глазах загоняли, считай, ручных животных под стволы членов ленинского Политбюро – потом среди их трупов устраивался разгульный кутеж.

У НИХ: только в Кении можно увидеть носорогов, живущих на воле; их местообитание охраняется как святое святых; животные это опасные – и все-таки с оружием к ним не пускают; однажды на них захотел полюбоваться президент США; понятно, что у его охраны возникли проблемы, – однако глава Кении не сделал исключения для заморского гостя.

У НАС мало что изменилось.

9 января 2009 г. на Алтае потерпел крушение вертолет Ми-171.

Велась охота на архаров.

Ovis ammon – краснокнижный вид!

Но не для высокопоставленных чиновников.

Погибло семь человек.

Среди них – и в этом есть зловещий цинизм Рока – Виктор Каймин, *председатель комитета по*

охране, использованию и воспроизводству объектов животного мира Республики Алтай.

Банду возглавлял единорог Анатолий Банных.

Он уцелел.

И ушел от ответа.

Где антидемократия – там безнаказанность.

Доколе?!

Две самых страшных экологических катастрофы в истории планеты – Чернобыль и Арал – являются следствием порочной системы власти.

Эта система работает на танатофилию.

Как переломить летально опасную тенденцию?

Мы найдем у Э. В. Ивантера ответ на поставленный вопрос.

Ученый близок в своей методологии *позитивизму*. Эта философия много сделала для демифологизации картины мира.

Одна из глав книги называется так: *Миф о якобы преждевременности введения в России частной собственности на природные ресурсы*.

Развевая этот миф, мы неизбежно осуществим либеральный выбор. Он спасителен для России. Хотя мучительно труден. Вдруг вообще не будет сделан? Такая перспектива трагична.

Позитивизм коррелирует с либерализмом. Вкупе они создают особый стиль мышления: взвешенный – доказательный – застрахованный от крайностей и иллюзий.

Гарантом обретения истины здесь является *критический разум*.

С этой позиции и написана книга Э. В. Ивантера.

Маститый эколог помогает нам пройти между Сциллой алармизма (*отношения с природой видятся в черном цвете*) и Харибдой утопизма (*бездумно рисуются радужные перспективы*).

Вот главное в этом проблемном поле: насколько сокрушительно воздействие цивилизации на природу?

Преобладают эсхатологические настроения.

Э. В. Ивантер показывает их обоснованность.

Читаем в книге: «**Системность** – это и есть то, что сформировалось во Вселенной как организующее начало, гарантирующее от разрушительных случайностей любого масштаба» (с. 38).

Сила природы – в ее гармонии.

Возможны локальные вторжения хаоса.

Но Целое возьмет верх – и скомпенсирует урон.

Великое, могучее, бессмертное Целое!

Если это будет нужно, то оно *элиминирует человека как вид* – откроет путь к разуму для другой эволюционной линии.

Самозащита биоса – и натиск техносферы: жизнь вырабатывает все более совершенные формы иммунитета – не сдает позиций.

Мать-земля умеет и терпеть, и прощать.

Покуда – до поры.

Мы поглощаем нефть – ее кровь?

Выпьем до последней капельки?

Э. В. Ивантер далек от благодушия. Трезво сознавая, что рост потребления остановить невозможно, он не то чтобы обнадеживает нас, но высвечивает непочатое. Это касается и нефти. Если она имеет биогенное происхождение, то вероятно ее самовосстановление – быть может, следует загодя подумать о поиске катализаторов этого процесса.

Миф об исчерпании природных ресурсов и необходимости их экономии – так называется одна из глав книги – теряет в лучах здорового скепсиса свой зловещий характер.

Под прицельный анализ попадает и *миф о вымирании растений и животных исключительно по вине человека*.

Численность странствующего голубя (*Ectopistes migratorius*) достигала 5 млрд особей.



Рис. Марта, последний странствующий голубь
Fig. Martha, the last passenger-pigeon

Сколько надо было выпустить стрел и пуль, чтобы уничтожить колоссальную популяцию? В канун полного исчезновения странствующие голуби застили небо Северной Америки. Днем становилось темно. Птиц погубила эндогенная причина – нарушение баланса рождаемости. Это признак *вымирания* вида. Естественного вымирания! У человечества в данном случае полное *alibi*. Но это ведь мы должны отвечать за губительные бреши в атмосфере! Между тем как полыхнули торфяники под Москвой, озоновые дыры залатываются сами собой. В поисках причины их образования антропогенный фактор был исключен. Вот уж от вины за парниковый эффект нам не отвертеться! Опять самоговор. Промышленные выбросы CO₂ здесь не играют существенной роли. Между прочим, благодаря этому газу солнечный свет поляризуется – лишь в такой форме он пригоден для фотосинтеза. Это основа жизни на Земле. А как же глобальное потепление? В нем очень много плюсов – не только температурных, но и экономических. Во что обходится обогрев Русского Севера! Теперь будет не так затратно. Но ведь может подняться уровень Мирового океана! Зато Сахара заколосится пшеницей. *Похолодание – потепление*: климат как бы дышит – это его извечный ритм. Цивилизация не может

существенно влиять на космически масштабную пульсацию.

Мы уходим от ответственности?

И наняли Э. В. Ивантера в качестве адвоката?

Однако наш выдающийся териолог блестяще выступает и в качестве обвинителя!

Его убедительные инвективы прежде всего направлены против *государственной глупости*.

Она у нас родовая – лечению не поддается.

Н. С. Хрущев ненавидел Америку. Но завистливо и бездарно пытался подражать ей.

Провал за провалом!

Так было с кукурузой.

Так получилось и с освоением целины.

Будущие фермеры двигались на Дикий Запад вместе с тучными стадами скота.

Навоз!

Нет ему цены.

Растениеводство и животноводство повязаны друг с другом.

Как можно было забыть об этом?

Запаса витальности в поднятой целине хватило на три вспашки. Органические удобрения: откуда им взяться?

Итог плачевен: торжество дефляции.

Пылевые бури перекрыли рекорд по дальности своих набегов. Ринувшись из Казахстана, они теперь досягали Кубани и Украины.

Много было наломано дров с акклиматизацией чуждых нашей природе видов.

Зачем нам была нужна американская ондатра?

Конечно, ее хатки разнообразят озерный ландшафт – однако исконные экологические и хозяйственные отношения претерпели ущерб. К тому же появился новый очаг энцефалита и туляремии.

А рослый и ухватистый американский борщевик?

Какой там силос!

Если Америка – агрессор, то разве лишь в облики этого зонтичного растения.

Выступаю с предложением: перенести антиамериканские настроения, искусственно возгоняемые в нашем обществе, на *Heracleum mantegazzianum*. И впрямь захватчик!

Подмял под себя русские фитоценозы!

Недавно пробирался из Архангельска в Онегу – как сквозь конвой проходил: с двух сторон меня окружала зеленая ипостась дядюшки Сэма, размножившегося в невероятном количестве.

Понятно, что говорю с иронией.

Это горькая ирония!

Проблема очень и очень серьезна.

Кто освободит родную землю? Не нынешние пигмеи – им с Гераклом не совладать.

Будем уповать на лучшее.

Хотя это делать все труднее и труднее.

Физика подчас пересиливает *биологию* – *косное* начинает работать против *живого*.

Закон сообщающихся сосудов: мелиораторы пренебрегли им – и вызвали хроническую почвенную засуху. Как полыхнули торфяники под Москвой! Потери огромны.

Закон капилляров: вода пришла в пустыню – и вытянула соль на поверхность земли. Мертвящий кристаллический панцирь покрыл огромные пространства.

Помню Арал в 1964 г.

Красотища!

Теперь уровень моря упал на двадцать метров. Аму-Дарья и Сыр-Дарья не достают его – увязают километрами за сто от акватории, которая сжалась наподобие шагреновой кожи.

Черная растрескавшаяся почва – обнажившееся дно Арала: нечто подобное Данте видел в Аду.

Ради чего пожертвовали уникальным водоемом?

Вот говорят: хлопок – интересы легкой промышленности.

Людей надо было красиво одеть.

Туфта!

В Средней Азии выращивался *коротковолокнистый хлопок* – сырье для сухого ракетного топлива.

Партия Ленина активно боролась с антидарвинизмом в *теории*.

Но проводила антидарвинизм в *практике*!

Это виды *сорные* – а это виды *ценные*.

Ложная дихотомия!

Дефолиация лесов – или отравление водоемов полихлорпиненом: это ведь не что иное, как попытка отменить борьбу за существование – главный рычаг дарвиновской эволюции.

Большевики хотели повернуть северные реки!

Замышляли опреснить Белое море!

Сегодня все это кажется каким-то бредом.

Отличная книга Э. В. Ивантера открывает глаза на истину в ее экологическом измерении.

Или опять востребуем розовые очки?

Библиография

Ивантер Э. В. Размышления о проблемах современной экологии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 112 с.

Ernest Ivanter convinces

LINNIK
Yury

PetrSU, yulinnik@yandex.ru



Бесподобное самоподобие

КОРОСОВ
Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 04 марта 2014 года

Опубликована: 20 марта 2014 года

Фракталы проникли в экологию.

Этот факт имеет важный методологический смысл. В настоящее время можно говорить о трех подходах, реализуемых в экологии. Экология – это физиология надорганизменных систем, объектом которой являются процессы, протекающие в природе, – отношения как между организмами, так и между организмами и средой, т. е. экология – наука о динамике.

Первый традиционный подход экологов к объектам изучения – структурно-динамический. Экосистемы и их компоненты рассматриваются *во времени* и представляются как серии описаний отличающихся состояний. Одна из наиболее ярких форм такого рода математических обобщений – модели Лотки – Вольтерра. При этом структурные описания биосистем (характеристика состояния особей, оценки численности популяций, показатели биоразнообразия сообществ и пр.) обретают экологический смысл только при анализе их временных рядов, который показывает тренды, источники стабильности и изменчивости этих характеристик.

Второй широко распространенный подход – эколого-географический, при котором экосистемы рассматриваются *в пространстве*. В наиболее традиционной форме он состоит из описания состояния набора пространственно разобщенных, но генетически однообразных экосистем (имеющих общее происхождение), в разной степени нарушенных факторами среды или человеком. По существу, здесь реализуется тот же динамический подход, который позволяет за краткий период исследований описывать процессы, идущие в природе сотни лет. Большое внимание в экологии уделяется также пространственной организации экологических систем – зависимости биоты (населения, растительности) локальной территории от биоты окружающих территорий. В последнее время это направление получило существенное развитие в связи с использованием технологии ГИС и методов географического моделирования (в основе которого лежит описание процессов переноса, диффузии).

Третий методологический подход состоит в том, чтобы перейти от временных и пространственных линейных описаний состояния биосистем к площадным (объемным) характеристикам, связанным с изменением размера (масштаба) рассматриваемых объектов. По существу, описывается преемственность иерархической структуры экосистем (в широком смысле) при последовательном переходе от небольших (локальных) ко все более крупным (глобальным) образованиям. Выполнить такое описание можно разными путями, и один из наиболее простых – это составление графиков (и моделей) насыщения видовых списков сообществ по мере увеличения площади изученной территории.

Именно этот третий аспект рассмотрен в книге «Фракталы и мультифракталы в биоэкологии» (Гелашвили и др., 2013).

Д.Б. Гелашвили, Д.И. Иудин, Г.С. Розенберг,
В.Н. Якимов, Л.А. Солнцев

ФРАКТАЛЫ И МУЛЬТИФРАКТАЛЫ В БИОЭКОЛОГИИ



В этой книге представлен богатый опыт подобных исследований (как собственных, так и опубликованных), который выявил важную закономерность, связанную с изменением масштаба изучаемых объектов, – их самоподобие (изоморфизм). «Наша цель – продемонстрировать эффективность смены экологических “колодок мышления” при объяснении инвариантных характеристик структуры сообщества на основе принципа самоподобия» (с. 18). Как оказалось, по мере увеличения размеров (площади или времени существования) изучаемых природных сообществ их структурные характеристики остаются в определенном смысле стабильными. Несмотря на то, что при переходе от небольших ко все более и более крупным экосистемам показатели биоразнообразия постоянно увеличиваются, «правила» этого увеличения сохраняются неизменными. Таким образом, получается, что крупные образования имеют такой же структурный профиль, как и мелкие, и в этом смысле подобны друг другу. Фрактал – это и есть объект, сложенный из частей, структурно подобных ему самому. Идея самоподобия, фрактальной организации экологических объектов, позволяет предложить целый ряд количественных мер, эффективно «сворачивающих» экологическое многомерное пространство арены жизни в компактные, емкие описания.

Книга организована таким образом, чтобы читатель мог получить не только полное впечатление о

предлагаемом подходе, но и выполнить самостоятельное исследование, ориентируясь на примеры. Большую роль в этом отношении играет первая глава (объемом 44 с.), посвященная истории исследований по структуре многовидовых сообществ и методов их описания, служащая понятным введением в теорию фрактальной организации сообществ. Этому способствует и статья приложения, посвященная памяти выдающегося ученого Р. Маргалефа (объемом 29 с.). В целом основы теории фракталов изложены в достаточно доступной форме, очень интересны примеры экологических исследований, основанных на развиваемом подходе.

Всячески приветствуя выход этой книги, пожалуй, трудно только согласиться с авторами в исходном тезисе: «Звездные скопления, горные ландшафты, речные системы, поверхности облаков – все это примеры *стохастических фрактальных систем*, которыми в изобилии одаривает нас Природа» (с. 45). Здесь хочется воспользоваться второй «бритвой Поппера»: «...мы не можем утверждать, что природа устроена на английский манер, исходя из того, что можем описать ее на английском языке». Из того факта, что некоторые природные явления поддаются некоему математическому описанию, вовсе не следует, что мы выяснили закон их организации: хотя природу можно описать в терминах теории фракталов, но вряд ли для нее характерна фрактальная организация. (Или «миром правят числа»?) Мы имеем эффективный метод описания, но не теорию причинного объяснения экологических явлений. Апелляция к тому факту, что фрактальные структуры «вырастают» из степенных законов организации биосистем, указывает только на то, что мы должны обратить внимание на экологические причины столь успешной аппроксимации безликой степенной моделью. Подозрительна именно универсальность степенной функции, подходящей для описания самых разных явлений, подоплека которых должна быть различной. И кажущаяся общность многих явлений является всего лишь результатом применения однотипных приемов обработки данных, по существу – артефактом. Взять, к примеру, хрестоматийный пример геометрического самоподобия береговой линии: «Рассматривая изображения береговой линии, выполненные в разных масштабах, например 1:1000000 и 1:10000, мы не сможем сказать, какому масштабу соответствует каждая из картин: обе выглядят статистически одинаково. Это означает, что береговая линия самоподобна...» (введение ко второй главе, с. 45). Однако процедура изменения масштаба изображений от крупного к мелкому, которое в картографии называется генерализацией, выполняется человеком (или машиной по «человеческому» алгоритму). Сначала человек рисует реальную береговую линию, разрешение которой при полевой съемке физически не может быть выше 10 см, а при дешифрировании аэро- или космоснимка – 50-100 см. В процессе генерализации исследователь, поэтапно уменьшая масштаб, все больше и больше сглаживает и огрубляет береговую линию. Конечный результат всецело зависит от человека (что показывает сравнение одномасштабных карт, выполненных разными исполнителями). Разве можно после этого говорить о том, что серия разномасштабных карт соответствует какой-то объективной действительности и что береговая линия самоподобна по своей «природной сущности»? В реальности же не существует «грубой» береговой линии – это всего лишь ее человеческое восприятие с определенного расстояния. Можно ли тогда законы человеческой психики экстраполировать на вещественно заданную природу?

Последние рассуждения имеют тот смысл, что синопсис – это не рецензия, а провокация, задача которой – побудить читателя к более глубокому изучению предмета обсуждения. А разбираться с обозначенным предметом предстоит еще долгие и долгие годы. Представленная книга серьезно поможет идущим этим путем.

Библиография

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2013. 370 с. URL: http://www.bio.unn.ru/wp-content/uploads/2012/04/Gelashvili_2013_Fractals.pdf.

Matchless self-similarity

KOROSOV
Andrey

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru