

	Вестник Сыктывкарского университета (научный журнал)	Серия 2 биология геология химия экология	Выпуск 3 2013
---	--	---	------------------------------------

СОДЕРЖАНИЕ

Кафедра биологии (к 40-летию образования). От редакционной коллегии	3
СТАТЬИ	
Ихтиология	
Бознак Э.И. Флуктуирующая асимметрия парных плавников гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> L. как показатель состояния некоторых водотоков Республики Коми: попытка анализа	6
Ихтиопаразитология и ихтиопатология	
Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна и структура компонентных сообществ паразитов гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> L. из бассейнов рек Кама и С. Двина	18
Степанов В.Г., Доровских Г.Н. Фауна паразитов хариуса <i>Thymallus thymallus</i> (L.) из бассейна реки Вычегды (бассейн С. Двины)	30
Доровских Г.Н., Кулик Л.Е., Мазур В.В. Бластомогенная обстановка в бассейне Верхней и Средней Печоры	38
Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Взаимосвязь видового богатства паразитов и количества вскрытых особей хозяина (на примере представителей бореального предгорного фаунистического комплекса)	51
Энтомология	
Ишкаева А.Ф., Грошева И.А. Биологическое разнообразие сапроксильных насекомых в окрестностях г. Сыктывкара	69
Физиология	
Петрова Н.Б., Турубанова В.С. Влияние экспериментального гипотиреоза на функциональные свойства эритроцитов и ретикулоциты крыс	84
Архипенко Е.И., Петрова Н.Б. Реакция агглютинации эритроцитов человека при разных концентрациях фитогемагглютининов, экстрагированных из семян <i>Pisum sativum</i> (L., 1753)	101
Иванкова Ж.Е., Петренко К.В., Людинина А.Ю. Показатели крови человека в условиях острой нормобарической гипоксии	108
Мищенко А.А., Савельева Э.М. Фагоцитарная активность нейтрофилов крови человека в гипотонических средах в присутствии антибиотиков	116

Ботаника

Шушпанникова Г.С. Сорные растения на лугах в поймах рек Печора и Вычегда. 121

Кононова О.А., Шушпанникова Г.С. Характеристика возрастного состава природных ценопопуляций и семенной продуктивности особей *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области. 133

Новаковская Т.В. Цветение, опыление и плодоношение *Colchicum autumnale* L. и *C. speciosum* Stev. в культуре ботанического сада Сыктывкарского университета 141

Гидрохимия

Доровских Г.Н., Мазур В.В. Аккумуляция металлов в рыбе и ее паразитах. 150

Доровских Г.Н., Мазур В.В. Аккумуляция металлов донными отложениями. 159

Информация об авторах 178

РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ 2

Г.Н. Доровских (ответственный редактор)

Н.Б. Петрова

Е.В. Попова

Адрес редакции

Вестника Сыктывкарского университета:

167001 Сыктывкар, Октябрьский пр., 55

Тел./факс (8212) 43-68-20

Главный редактор **В.А. Залевский**

Редактор Е.М. Насирова

Верстка и компьютерный макет А.А. Ергаковой

Корректор Л.В. Гудырева

Подписано в печать 24.05. 2013. Печать ризография.
Гарнитура Times New Roman. Бумага офсетная. Формат 70x108/16.

Усл.-печ.л. 21,0.

Заказ № 35. Тираж 50 экз.

ИПО СыктГУ

167023. Сыктывкар, ул. Морозова, 25

Кафедра биология (к 40-летию образования).

От редакционной коллегии

Биологическому направлению, развиваемому в Сыктывкарском университете, как и самому университету, исполнилось 40 лет.

Огромную помощь в становлении биологического направления в СыктГУ, в том числе и формированию «университетского духа», оказали представители Ленинградского государственного университета: профессора В.Л. Бианки, Д.В. Наумов, Б.П. Токин, В.М. Шмидт, А.И. Константинов, доценты О.В. Петров, Н.П. Акульшина, А.А. Добровольский. Неизгладимый след в душах выпускников 1970-х гг. оставили Т.А. Горбик и О.Ю. Семенов, 1980-х – А.М. Коробкова. Пришли на преподавательскую работу в СыктГУ из Горьковского государственного университета В.В. Гладилов и Л.Д. Пчеленко, Тюменского – И.В. Екимова (выпускница ЛГУ), Уральского – В.Н. Гурьев, Иркутского – Г.К. Андросов, Пермского – Б.И. Груздев и М.М. Долгин. Перешли работать в СыктГУ из Коми государственного педагогического института Л.И. Иржак, Э.И. Попова, Г.П. Рочева, Н.Н. Лобовиков, В.А. Соловьев. Практически с первых дней существования биологические кафедры тесно взаимодействовали с институтами Коми филиала АН СССР, в настоящее время Коми научный центр УрО РАН. М.В. Гецен, М.В. Фишман, Н.Е. Кочанов, А.С. Стенина, Т.А. Власова, Г.П. Сидоров, В.К. Барановская, Т.С. Остроушко и мн. др. сотрудники Коми Филиала АН СССР читали лекции, проводили практические занятия, руководили курсовыми и дипломными работами студентов-биологов.

Первая кафедра биологии СыктГУ (именно кафедра биологии) была организована одновременно с открытием университета в 1972 году (заведующий к.б.н., доцент О.В. Петров). В следующем 1973 году открыта кафедра физиологии человека и животных (заведующий д.б.н., профессор Л.И. Иржак). В 1974 году принял первых посетителей, студентов-биологов, зоологический музей (им заведовали лаборанты кафедры, с 1973 г. – С.А. Яновский, 1975 г. – Н.В. Соколов), инициаторами организации которого выступили доцент, заведующий кафедрой биологии О.В. Петров и доцент этой кафедры Э.И. Попова. Постановлением Совета министров РК в 1974 году отведен земельный участок для ботанического сада (первые сотрудники – А.И. и Т.Г.

Мелеховы). Инициатором его открытия был доцент Н.Н. Лобовиков. Неоценимую помощь в его организации и становлении оказал директор ботанического сада Ленинградского государственного университета – Д.М. Залесский. В 1975 году на базе ботанического сада СыктГУ был организован сортоиспытательный участок плодово-ягодных и декоративных культур. В течение почти 20 лет им руководила к. с-х. н. К.Н. Дулесова. В 1975 году начала свою работу биологическая станция (заведующий А.А. Беляков), расположенная в живописном месте на берегу р. Вычегды в Корткеросском районе РК (Белоярский природный заказник). И уже на следующий год там была проведена первая учебная зоологическая практика под руководством доцента В.А. Соловьева.

С 1-го сентября 1977 года начала самостоятельное существование, выделившись из состава кафедры биологии, кафедра ботаники (заведующий к.б.н., доцент Н.П. Акулышина). Чуть позже, а именно 14 сентября того же года, кафедра биологии была переименована в кафедру зоологии (заведующий к.б.н., доцент О.В. Петров).

Однако в 1988 году 12 июня кафедры ботаники и зоологии были объединены в кафедру биологии под руководством д.б.н. Г.К. Андросова, но уже 27 мая 1992 года из ее состава вновь была выделена кафедра зоологии, заведующим которой был назначен д.б.н. М.М. Долгин.

Оформились и научные тематики кафедр. Кафедра зоологии разрабатывала тему «Фауна и экология животных, имеющих важное народно-хозяйственное значение в условиях промышленного освоения Европейского Северо-Востока», кафедра ботаники – «Флора и растительность Европейского Северо-Востока», кафедра физиологии человека и животных – «Физиолого-биохимические механизмы адаптации человека и животных к условиям Севера».

Ныне действующая кафедра биологии организована в 2009 году в итоге слияния трех кафедр: зоологии, ботаники, физиологии человека и животных. На кафедре трудятся 13 преподавателей, все имеющие ученые степени, 10 из них – ученые звания. Кафедра переходит на 2-уровневую систему образования, поэтому идет подготовка будущих биологов по учебным планам и специалитета, и бакалавриата. Действуют две магистерские программы: «Гидробиология и ихтиология» и «Общая биология». Уже осуществлены два выпуска магистров, по одному по каждой из программ. Подготовлены учебные планы по магистерским программам «Зоология беспозвоночных», «Ботаника», «Биоэкология» и «Психофизиология» (совместно с кафедрой общей психологии), на которые уже можно начинать набор абитуриентов. Сохранилась на объединенной кафедре и аспирантура, где имеются четыре действующие программы по зоологии, энтомологии, ботанике и микологии. Столь разнообразную биологическую подготовку специалистов-биологов позволяет осуществлять прекрасный научно-

педагогический персонал кафедры и хорошая, отвечающая современным требованиям материальная база. Конечно, работа кафедры была бы в значительной мере затруднена, если бы не сотрудничество с институтами Коми научного центра УрО РАН, с Министерством сельского хозяйства и продовольствия РК, Министерством здравоохранения РК, Печоро-Илычским государственным природным заповедником, национальным парком «Югыд-ва» и другими организациями, расположенными на территории РК и за ее пределами.

Значительные изменения, произошедшие в последнее десятилетие в системе российского образования, сказались не только на учебно-методической и воспитательной деятельности образовательных учреждений, но и на организации научно-исследовательской работы. Следуя за этими изменениями, кафедра приняла новую научную тему «Реакции компонентов водных и наземных экосистем на антропогенные воздействия», которая является логическим продолжением предыдущих трех тематик.

Конечно не все так, как хотелось бы, имеются и проблемы, порой серьезные, но коллектив кафедры с оптимизмом смотрит в будущее!

Сборник, который Вы, читатель, держите в руках, включает 14 статей, принадлежащих перу штатных преподавателей и совместителей кафедры, научным сотрудникам академических институтов, выпускникам прошлых лет, аспирантам и студентам, выполняющим исследования под руководством своих наставников.

Тематика работ довольно разнообразна. Это ботаника (Г.С. Шушпанникова, Т.В. Новаковская, О.А. Кононова), физиология (Н.Б. Петрова, Ж.Е. Иванкова, А.А. Мищенко, К.В. Петренко, А.Ю. Людина, В.С. Турубанова, Е.И. Архипенко, Э.М. Савельева), зоология (А.Ф. Ишкаева, Э.И. Бознак, И.А. Грошева), ихтиопаразитология и ихтиопатология (Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов, Л.Е. Кулик, В.В. Мазур), гидрохимия (Г.Н. Доровских, В.В. Мазур). Это своеобразный отчет кафедры о проделанных научных исследованиях в 2012 году. О том, насколько они актуальны и соответствуют современному состоянию науки, судить Вам, дорогой читатель!

Профессор Г.Н. Доровских

Ихтиология

**ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ
ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* L. КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СОСТОЯНИЯ
НЕКОТОРЫХ ВОДОТОКОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ:
ПОПЫТКА АНАЛИЗА**

**FLUCTUATING ASYMMETRY IN PAIR FINS OF MINNOW *PHOXINUS
PHOXINUS* L. AS AN INDICATOR OF ECOLOGICAL CONDITION IN SOME
RIVERS OF THE KOMI REPUBLIC: ATTEMPT OF ANALYSIS.**

Э.И. Бознак
E.I. Voznak

В статье проанализированы основные показатели флуктуирующей асимметрии парных плавников обыкновенного гольяна, отловленного из разных водотоков Республики Коми. Показано, что интегральные показатели асимметрии свидетельствуют об относительно слабых нарушениях среды, в которой протекает онтогенез гольяна; морфогенез разных структур характеризуется неодинаковой чувствительностью к воздействию средовых факторов; повышение дисперсии асимметрии обусловлено, как правило, снижением уровня двусторонней связи признака. При использовании показателей асимметрии в качестве индикатора состояния среды обитания необходимо учитывать зависимость ряда показателей от географического положения водотока (и климатических условий), сложную структуру показателя σ^2_d и особенности биологии используемого тест-объекта.

The article contains the analysis of the basic indices of pair fins fluctuating asymmetry of the common minnow which was collected from different rivers of the Komi Republic. It is shown that the integrated parameters of the asymmetry indicate a relatively weak disturbance of the environment, where minnow ontogenesis occurs; morphogenesis of different structures is characterized by unequal sensitivities to the effects of environmental factors; generally the increasing of asymmetry dispersion is due to the bilateral correlation coefficient declining. Using the fluctuating asymmetry as an indicator of the environment state one should consider the dependence of the some asymmetry indices on the geographical location of the watercourse (and climate), the complex structure of the σ^2_d index and biological features of the test object.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, обыкновенный гольян, биоиндикация.

Key words: fluctuating asymmetry, common minnow, bioindication.

Введение

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – ненаправленные (случайные) отклонения от двусторонней симметрии у организмов – в настоящее время часто используется как индикатор состояния среды обитания организмов, степени ее антропогенного загрязнения и т.п. Считается, что отклонения от симметричного состояния признака, в норме характеризующегося симметрией, являются результатом ошибок индивидуального развития, вызванных как возмущающими воздействиями внешней среды (загрязнение, климатические условия и т.д.), так и внутренними причинами (мутации, инбридинговый стресс и др.). При нормальных условиях уровень таких ошибок минимален, но он возрастает при любом стрессирующем воздействии, что и приводит к увеличению асимметрии [6, 7, 8, 9]. Как правило, величина асимметрии различных, даже не скоррелированных между собой, признаков показывает согласованные изменения. Это позволяет использовать ограниченный набор морфологических структур для характеристики стабильности развития всего организма. В ходе многочисленных исследований показано, что к повышению уровня асимметрии могут приводить разнообразные экзогенные (техногенные и природные) и эндогенные (генетические) факторы [10, 13, 15, 16, 17]. Однако есть целый ряд примеров, когда такую зависимость выявить не удалось [2, 3]. Имеются сведения о неодинаковой устойчивости онтогенеза у разных видов, обитающих в сходных условиях [3]. Таким образом, накопление данных о проявлении флуктуирующей асимметрии у животных, обитающих в различных условиях, представляется весьма актуальным.

Обыкновенный гольян широко распространен в водоемах Европейского Севера России и характеризуется высокой экологической пластичностью, а также значительной численностью в большинстве мест обитания [1]. Все это позволяет рассматривать гольяна в качестве удобного тест-объекта для оценки состояния водоемов. Однако флуктуирующая асимметрия у этого вида рыб изучена явно недостаточно [11].

В нашей работе проанализирована асимметрия числа лучей в парных плавниках у гольяна, обитающего в водотоках, различающихся по географическому положению, уровню антропогенной нагрузки, и выявлены некоторые особенности использования параметров флуктуирующей асимметрии для оценки экологического состояния водоема.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы гольяна, отловленного в разное время из ряда водотоков, относящихся к бассейнам рек Вычегда (русло верхнего течения р. Вычегды – 42 экз. рыб, р. Човью – 42, р. Улчекша – 32 экз.), Печора

(р. Гаревка – 20 экз., р. Кожва – 42, р. Б. Кременьель – 20, р. Кырнышель – 50, р. Айюва – 40, р. Колва (ручей № 3) – 24, р. Б. Макариха – 41 экз.) и Кара (р. Хальмерью – 41 экз. рыб) (рис.1).

Оценивали наиболее легко учитываемые билатеральные признаки: число лучей в грудных (Р) и брюшных (V) плавниках. Для снижения вероятности ошибок, связанных с пропуском небольших лучей, расположенных в основании плавников, предварительно проведено окрашивание последних водным раствором ализарина [18].

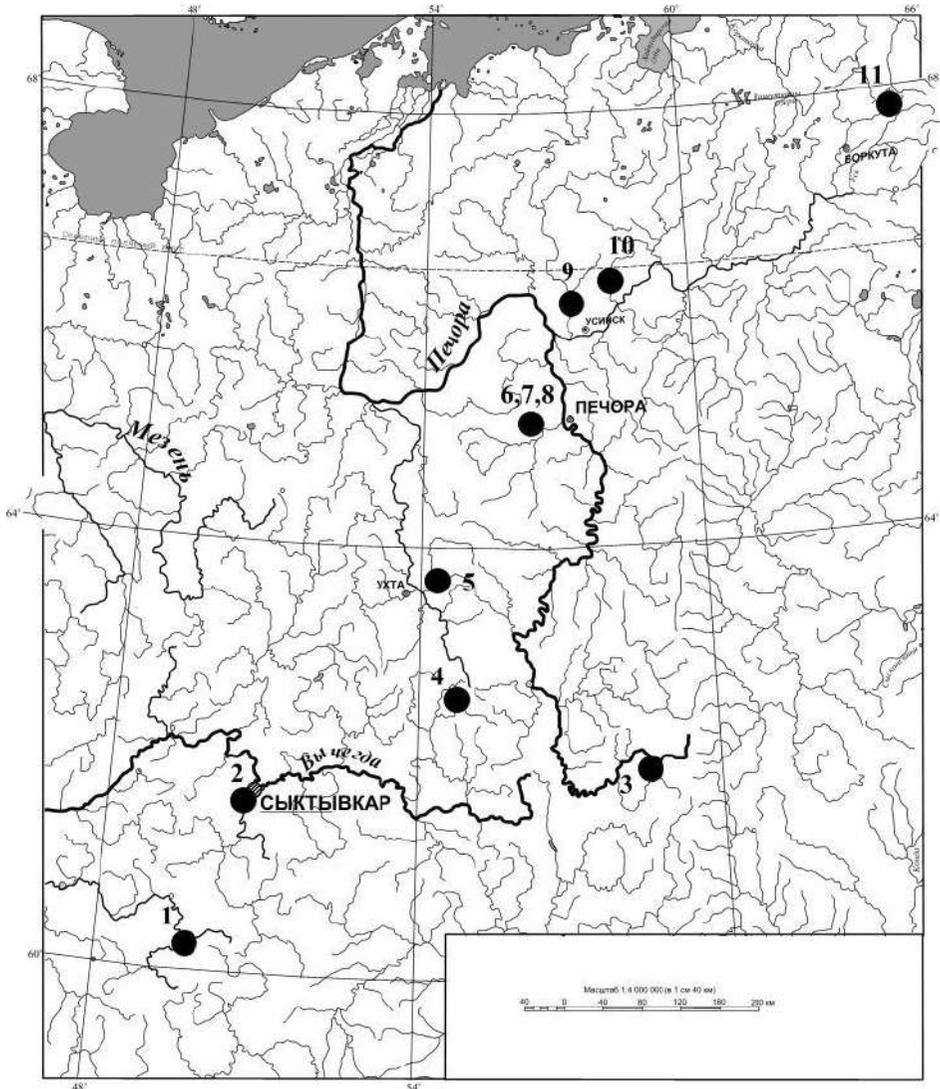


Рис.1. Карта-схема пунктов сбора материала.

1– р. Улчекша; 2 – р. Човью; 3 – р. Гаревка; 4 – р. Вычегда (верхнее течение); 5 – р. Айюва; 6 – р. Кожва; 7 – р. Кырнышель; 8 – р. Кременьель; 9 – р. Колва (ручей № 3); 10 – р. Б. Макариха; 11 – р. Хальмерью.

В качестве показателей асимметрии рассчитывали как интегральные параметры – среднюю частоту асимметричного проявления на признак (ЧАП/П) и среднюю величину асимметрии на признак (ВАП/П), так и частоту (ЧАП), величину (ВАП) и дисперсию асимметрии (σ^2_d), вычисленную для отдельных признаков [7, 9]. Достоверность различий дисперсий флуктуирующей асимметрии определяли по критерию Фишера [14].

Результаты и обсуждение

Все исследованные выборки характеризуются довольно низким уровнем асимметрии. Действительно, величины интегральных показателей укладываются в рамки условной нормы (ЧАП/П<0.3; ВАП/П<0.04), что свидетельствует об успешном протекании раннего онтогенеза гольяна во всех исследованных водотоках (табл. 1).

Таблица 1

Основные показатели асимметрии парных плавников гольяна исследованных водотоков

Водоток	ЧАП Р	ЧАП V	ЧАП/П	ВАП Р	ВАП V	ВАП/П
р. Улчекша	0.25	0.09	0.17 ± 0.05	0.008	0.006	0.007 ± 0.002
р. Човью	0.31	0.07	0.19 ± 0.04	0.010	0.005	0.007 ± 0.002
р. Гаревка	0.35	0.10	0.23 ± 0.08	0.013	0.007	0.010 ± 0.003
р. Вычегда	0.48	0.10	0.29 ± 0.05	0.017	0.006	0.011 ± 0.002
р. Айюва	0.30	0.08	0.19 ± 0.05	0.009	0.004	0.007 ± 0.002
р. Кожва	0.29	0.14	0.21 ± 0.04	0.009	0.009	0.009 ± 0.002
р. Кырнышель	0.34	0.08	0.21 ± 0.04	0.013	0.005	0.009 ± 0.002
р. Кременьель	0.25	0.10	0.18 ± 0.07	0.009	0.007	0.008 ± 0.003
р. Колва (руч.№ 3)	0.29	0.21	0.25 ± 0.07	0.014	0.013	0.013 ± 0.004
р. Б.Макариха	0.32	0.12	0.22 ± 0.05	0.009	0.011	0.010 ± 0.003
р. Хальмерью	0.24	0.24	0.24 ± 0.04	0.010	0.015	0.013 ± 0.003

Примечание. ЧАП Р – частота асимметричного проявления числа лучей в грудных плавниках; ЧАП V – частота асимметричного проявления числа лучей в брюшных плавниках; ЧАП/П – средняя частота асимметричного проявления на признак; ВАП Р – величина асимметрии числа лучей в грудных плавниках; ВАП V – величина асимметрии числа лучей в брюшных плавниках; ВАП/П – средняя величина асимметрии на признак.

Значения интегральных показателей флуктуирующей асимметрии (ЧАП/П и ВАП/П) демонстрируют согласованные изменения (значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена $r_s=0.936$; $p<0.01$). По своей сути эти показатели демонстрируют усредненный (в расчете на 1 признак) уровень асимметрии одной и той же выборки, хотя и оценивают различные характеристики (при определении ЧАП/П во внимание принимается только наличие асимметрии, показатель ВАП/П учитывает степень отклонения анализируемых структур от симметричного

состояния). Частоты проявления и величины асимметрии, рассчитанные для отдельных признаков, слабо зависят друг от друга. Достоверная корреляция ($r_s=0.77$; $p<0.01$) отмечена лишь между частотой случаев асимметрии числа лучей в брюшном плавнике (ЧАП V) и средней величиной асимметрии на признак (ВАП/П). Таким образом, отсутствие четкой взаимосвязи между отклонениями числа лучей в грудных и брюшных плавниках от симметричного состояния, видимо, указывает на неодинаковую устойчивость этих структур по отношению к факторам среды, нарушающих их морфогенез.

Таблица 2

**Дисперсия асимметрии парных плавников гольяна
исследованных водотоков**

Водоток	Признак	
	P	V
р. Улчекша	0.26	0.10
р. Човью	0.32	0.07
р. Гаревка	0.43	0.11
р. Вычегда	0.58	0.10
р. Айюва	0.30	0.08
р. Кожва	0.36	0.14
р. Кырнышель	0.65	0.08
р. Кременьель	0.41	0.11
р. Колва (руч.№3)	0.93	0.22
р. Б.Макариха	0.32	0.27
р. Хальмерью	0.44	0.24

Другим широко используемым параметром флуктуирующей асимметрии является ее дисперсия σ^2_d . Величины данного показателя, рассчитанные для грудных и брюшных плавников рыб, обитающих в одном и том же водоеме, значительно различаются (от 1.5 до 8 раз), что согласуется со сделанным выше заключением о неодинаковой стабильности процесса морфогенеза этих структур (табл. 2). При формировании меньшего числа элементов (число ветвистых лучей в брюшных плавниках гольяна чаще 8, в грудных – 13-19), видимо, снижается и вероятность ошибки их закладки. Согласованных изменений дисперсии асимметрии числа лучей в грудных и брюшных плавниках гольяна из разных водотоков также не наблюдается. Значения дисперсии ФА брюшных плавников гольяна достаточно закономерно возрастают при продвижении на север, достигая максимума у рыбы из рек Колва, Б. Макариха и Хальмерью. Величина данного показателя в выборках из этих водотоков достоверно превосходит таковую у рыбы из других водотоков (табл. 3). Изменение уровня асимметрии грудных плавников происходит без четко выраженной географической закономерности.

Таблица 3

Достоверность различий (по критерию Фишера – F) дисперсий флуктуирующей асимметрии грудных (верхняя часть таблицы) и брюшных (нижняя часть таблицы) плавников голяна

Водоток и его номер	Номер водотока										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
р. Улчекша (1)	*	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p>0.05
р. Човью (2)	p>0.05	*	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p>0.05
р. Гаревка (3)	p>0.05	p>0.05	*	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p>0.05
р. Вычегда (4)	p>0.05	p>0.05	p>0.05	*	p<0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05
р. Айюва (5)	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	*	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p>0.05
р. Кожва (6)	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	*	p<0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05	p>0.05
р. Кырнышель (7)	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	p>0.05	*	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p>0.05
р. Кременьель (8)	p>0.05	*	p<0.05	p>0.05	p>0.05						
р. Колва (9)	p<0.05	p<0.01	p>0.05	p<0.05	p<0.01	p>0.05	p<0.01	p>0.05	*	p<0.05	p<0.01
р. Б.Макариха (10)	p<0.01	p<0.01	p<0.05	p>0.05	p<0.01	p<0.05	p<0.01	p<0.05	p>0.05	*	p>0.05
р. Хальмерью (11)	p<0.01	p<0.01	p<0.05	p<0.01	p<0.01	p>0.05	p<0.01	p<0.05	p>0.05	p>0.05	*

Обращает на себя внимание повышение (в большинстве случаев достоверное) дисперсии асимметрии грудных плавников гольяна, обитающего в бассейне рек Колва, Кырнышель (приток р. Кожвы) и верхнем течении р. Вычегды. Климатические условия районов расположения данных водотоков значительно различаются. Река Колва протекает вблизи северной границы подзоны северной тайги у полярного круга; р. Б. Кырнышель (приток второго порядка среднего течения р. Печоры) находится в средней части подзоны северной тайги; территория верхней части бассейна р. Вычегды относится к среднетаежной подзоне. Неодинакова и антропогенная нагрузка на эти водотоки. Выборка гольяна из бассейна р. Колвы была отобрана через два года после крупной аварии (1994) на трассе магистрального нефтепровода «Возей – Головные Сооружения», сопровождавшейся поступлением в водотоки бассейна р. Колвы значительных количеств нефтепродуктов, концентрация которых в воде осенью 1996 г. превышала ПДК в 1-3 раза [5]. Качество воды в ручье Б. Кырнышель, находящегося в зоне добычи нефти, по-видимому, близко к естественному. В ходе исследования, проведенного в 2006 г. специалистами лаборатории ихтиологии и гидробиологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН, каких-либо признаков техногенного загрязнения данного водотока обнаружено не было (А.Б. Захаров, устное сообщение). Антропогенное воздействие на верхнее течение р. Вычегды незначительно, отмеченное превышение ПДК железа и меди (в 4-6 и 3.4 раза соответственно) обычно для большинства водотоков Республики Коми [4] и носит предположительно природный характер. По-видимому, разбалансировка онтогенеза гольяна в каждом конкретном случае вызвана разными причинами.

Для ответа на вопрос о причинах повышения дисперсии ФА, отмеченной в столь разных водотоках, проанализируем отдельные компоненты, ее составляющие. Показатель дисперсии ФА имеет сложную структуру: $\sigma_d^2 = 2\sigma^2(1-r)$, где σ_d^2 – дисперсия флуктуирующей асимметрии признака; σ^2 – обычная фенотипическая дисперсия; r – коэффициент двусторонней корреляции [12]. Использование составляющих показателя σ_d^2 позволило выявить различный уровень связи числа лучей в левых и правых грудных плавниках рыб из рек Колва и Вычегда, хотя данные выборки характеризуются близкими значениями общей фенотипической дисперсии по данному признаку (рис. 2а). Иными словами, при сохранении высокой гетерогенности в популяции гольяна из р. Колвы снижается сбалансированность процесса формирования лучей в грудных плавниках на разных сторонах тела, что в свою очередь может являться следствием антропогенного загрязнения данного водотока. На этой же диаграмме (рис. 2а) выборки гольяна из ручьев, впадающих в р. Кожва (бассейн р. Печоры), располагаются довольно близко, занимая ее нижний левый угол.

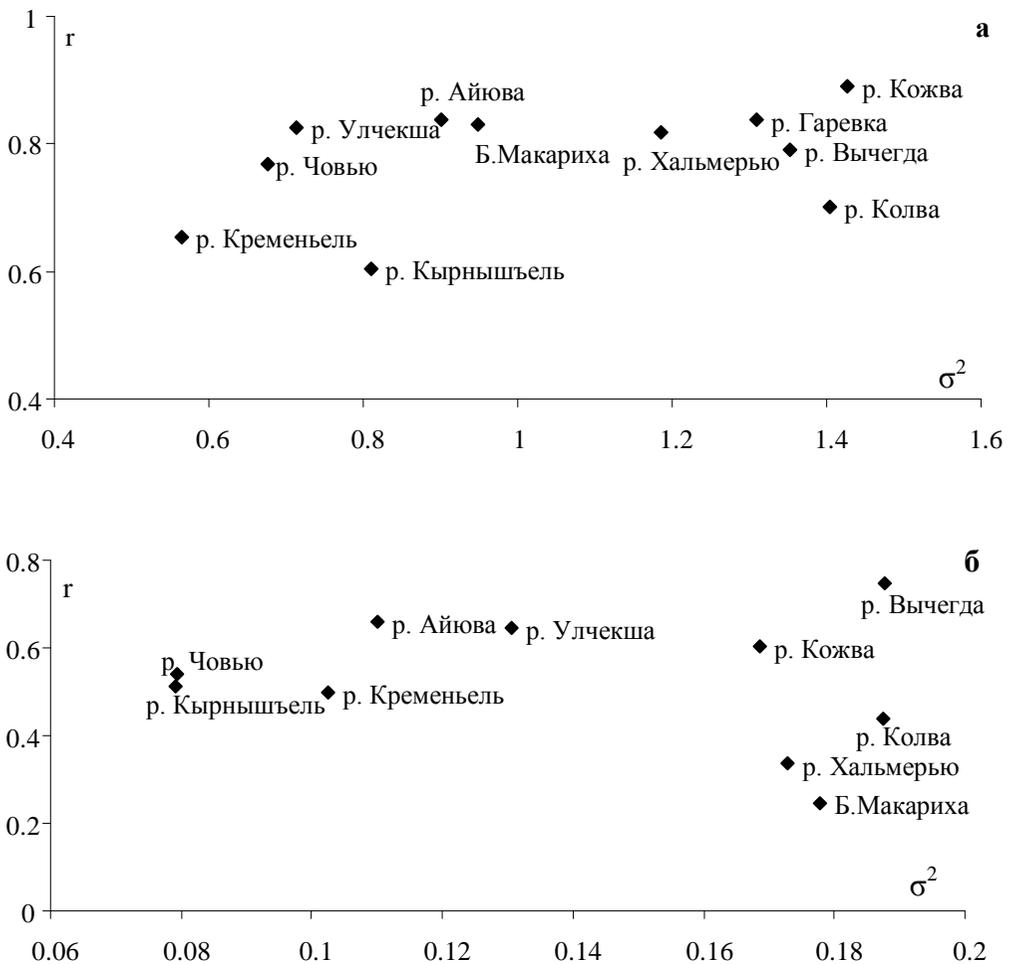


Рис. 2. Величины составляющих показателя дисперсии ФА числа лучей в грудных (а) и брюшных (б) плавниках гольяна исследованных водотоков

Такое расположение точек свидетельствует не только о малой дисперсии признака, характерного для небольших однородных группировок, но и о низком уровне связи между формирующимися симметричными структурами, вызванным наличием возмущающего фактора. Отметим, что если в случае гольяна из р. Б. Кременьель отклонения от симметричного состояния (его плавников) могут объясняться значительным антропогенным загрязнением водотока в результате деятельности буровой (в 2006 г.), то состояние р. Кырнышьель на тот период было близко к естественному (А.Б. Захаров, устное сообщение). Это позволяет предположить, что либо морфогенез грудных плавников у гольяна слабо чувствителен к изменению химического состава воды, либо к моменту сбора материала (август 2010 г.) в р. Кырнышьель уже происходило поступление поллютантов.

Отображение в системе координат $\sigma^2 - r$ данных по асимметрии брюшных плавников (рис. 1б) позволяет отметить, что повышение уровня асимметрии этого признака в северных водоемах, отмеченное ранее, происходит за счет снижения скоррелированности (r) закладки числа лучей в брюшных плавниках на разных сторонах тела (средовое воздействие). Иными словами, внешняя среда неодинаково влияет на формирование разных морфологических структур у исследованного вида рыб.

Использование показателя ранговой корреляции позволяет проанализировать взаимосвязь использованных индексов асимметрии между собой, а также проследить влияние на них основных характеристик среды обитания. На итоговой диаграмме (рис. 3) видно, что на величину дисперсии асимметрии числа лучей в брюшных плавниках гольяна оказывает воздействие географическое положение водотока (связь положительна), а точнее температурные условия, в которых протекает онтогенез (отрицательна связь со среднегодовой температурой, суммой температур за период с температурой выше 5^0 и 10^0C , числом дней в году с температурой выше 5^0 и 10^0C и испарением с поверхности суши).

Связь коэффициента двусторонней корреляции числа лучей в брюшных плавниках (rV) с перечисленными климатическими показателями практически «зеркальна». Другую взаимоскоррелированную группу составляют интегральные показатели асимметрии (ЧАП/П и ВАП/П) и общие фенотипические дисперсии числа лучей в плавниках. ЧАП/П и ВАП/П коррелируют с σ^2_d числа лучей в грудных плавниках, а ВАП/П – с географическим положением водоема и основными климатическими факторами. Подобное возрастание уровня асимметрии при продвижении к краям ареала, отмеченное у ряда организмов, хорошо согласуется с результатами, полученными в ходе экспериментов по инкубации яиц в неоптимальных температурных условиях [7]. Таким образом, для адекватного использования показателей асимметрии для оценки состояния водоема требуется калибровка данного метода с учетом географической изменчивости стабильности онтогенеза.

Несколько неожиданным оказалось отсутствие четкой связи показателей асимметрии с классом загрязненности воды. Последнее может быть связано как с относительно невысоким уровнем загрязнения исследованных водоемов (наибольший класс загрязненности – III Б), так и особенностями биологии гольяна.

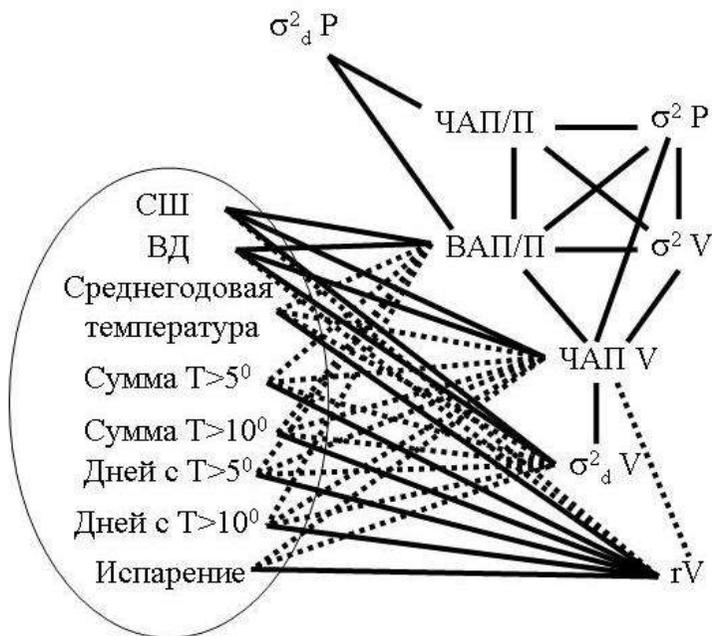


Рис. 3. Коррелятивные связи между показателями асимметрии и некоторыми характеристиками среды обитания

Примечание. На схеме отмечены коррелятивные связи, достоверные при $p < 0.05$. Сплошной линией обозначены положительные связи, пунктиром – отрицательные.

Известно, что нерест голяна происходит на быстротекущих участках небольших рек в условиях, когда загрязняющие вещества сносятся течением, а приток большого количества поллютантов, скорее всего, приведет к гибели отложенной икры. Кроме того, короткий жизненный цикл голяна может способствовать быстрой адаптации этого вида рыб к определенному характеру загрязнения.

Заключение

Таким образом, в ходе проведенного анализа показано, что интегральные показатели асимметрии числа лучей в парных плавниках голяна исследованных водоемов свидетельствуют о незначительных нарушениях среды, в которой протекает его онтогенез; морфогенез разных структур характеризуется неодинаковой чувствительностью к воздействию средовых факторов; повышение дисперсии асимметрии обусловлено, как правило, снижением уровня двусторонней связи признака.

При использовании показателей асимметрии в качестве индикатора состояния среды обитания необходимо принимать во внимание зависимость

ВАП/П и σ_d^2 числа лучей в брюшных плавниках от географического положения водотока (и климатических условий), сложную структуру самого показателя σ_d^2 , а также учитывать особенности биологии используемого тест-объекта.

1. Атлас пресноводных рыб России : В 2 т. / под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т.1. 379 с.
2. Гилева Э.А., Нохрин Д.Ю. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у восточноевропейской полевки из зоны радиационного неблагополучия // Экология. 2001. № 1. С. 44-49.
3. Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кшняев И.А. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 3. С. 221-230.
4. О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2011 году : государственный доклад / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, ГБУ РК «ТФИ РК». Сыктывкар, 2012. 188 с.
5. Захаров А.Б., Шубин Ю.П., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б. Экологическая эффективность мероприятий по механической очистке водотоков при аварийных разливах нефти // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 84-89 (Труды Коми научного центра УрО РАН. 170).
6. Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды. М.: Центр экологической политики России, 1996. 170 с.
7. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука, 1987. 215 с.
8. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3. С. 177-191.
9. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. Центр экологической политики России, Центр здоровья среды. М., 2000. 68 с.
10. Игнатьева Л.Е., Лысенков Е.В., Спиридонов С.Н. Влияние техногенных загрязнителей среды на стабильность индивидуального развития большой синицы (*Parus major*) // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 168-171.
11. Казакова Д.Д. Асимметрия парных структур обыкновенного гольяна некоторых водотоков бассейнов рек Печора и Вычегда // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера : материалы XXVIII междунар. конференции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 244-247.
12. Кожара А.В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии σ_d^2 и его пригодность для популяционных исследований // Биологические науки. 1985. № 6. С. 100-104.
13. Пустовойт С.П. Анализ взаимосвязи гетерозиготности и величины флуктуирующей асимметрии горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Вестник ВОГиС. 2010. Т.14, № 3. С. 530–536.

14. Плохинский Н.А. Биометрия. М. : Изд. МГУ, 1970. 367 с.
15. Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Сугринidae) // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 1. С. 109-117.
16. Чеботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г. Морфологическая изменчивость, флуктуирующая асимметрия и частота микроядер в эритроцитах периферической крови у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* из пруда-отстойника бытовых стоков // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 283-285.
17. Чубанишвили А.Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе средней Волги // Экология. 1998. № 1. С. 71-74.
18. Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. № 9. С. 1398-1402.

Ихтиопаразитология и ихтиопатология

ПАРАЗИТОФАУНА И СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) ИЗ БАССЕЙНОВ РЕК КАМА И С. ДВИНА

THE PARASITE FAUNA AND STRUCTURE OF COMPONENT COMMUNITY PARASITES OF THE MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (L.) OF THE KAMA AND NORTHERN DVINA RIVER BASINS

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов
G.N. Dorovskikh, V.G. Stepanov

В бассейне р. Камы, верховьях р. Вычегды и притоках верхнего течения р. С. Двины паразитофауна гольяна однородна, компонентные сообщества его паразитов зрелые (сбалансированные) (по: Пугачев, 1999). В июне они находятся в состоянии сформированности.

*The parasite fauna of the minnow is monotonous, the component community of parasites of the *Phoxinus phoxinus* as the (is) mature (balanced) (on: Pugachev, 1999) from reservoirs of the basins Kama River, from the upper stream of the Vichegda and Northern Dvina of Rivers. The component community of parasites of the minnow – the formed community at the June (This is the formed community in the June).*

Ключевые слова: *паразиты рыб, паразитофауна, компонентное сообщество, *Phoxinus phoxinus*, гольян.*

Key words: *fish parasites, parasite fauna, component community, *Phoxinus phoxinus*, minnow*

Введение

Сравнительный анализ структуры и разнообразия компонентных сообществ паразитов рыб позволил установить наличие двух их состояний: сбалансированного или зрелого сообщества и несбалансированного или незрелого сообщества, различающихся по значениям индексов видового разнообразия [20]. Выявлены

сообщества и с промежуточными значениями этих индексов [3]. Отмечено закономерное изменение индексов разнообразия компонентных сообществ паразитов рыб в географических координатах [3, 7, 20], прослежена связь состояний этих сообществ с геологическим возрастом (четвертичная история) территории [3]. Высказаны мнения о зависимости структуры сообществ паразитов рыб от множества факторов [1, 3, 20-22]. Детальные исследования таких зависимостей начались после выбора модельного объекта. Им стали сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). На их примере изучили сезонную [5, 6, 10, 13, 14, 18] и возрастную [7, 8, 9] динамики структуры компонентных сообществ паразитов рыб из бассейнов рек Кама, С. Двина, Мезень, Печора и др. Установлено, что сообщества паразитов в течение года последовательно проходят состояния формирования, сформированности и разрушения. Характеристики этих состояний перекрываются с таковыми указанными ранее для зрелых и незрелых сообществ [20]. Доказано, что итог развития сообщества – более высокое его видовое разнообразие и сбалансированность биомасс видов, входящих в его состав [3, 12].

Полученные сведения послужили базой для разработки методических основ изучения компонентных сообществ паразитов рыб [4, 11, 20]. Для получения достоверной картины состояния паразитарного сообщества конкретного водоема или бассейна сбор материала рекомендовано проводить от взрослых рыб примерно одного возраста и размера, физиологического состояния, отловленных “в один присест” в период сформированного состояния (обычно это июнь) сообщества [4, 11]. Поскольку сообщество на воздействие загрязняющих веществ реагирует перестройкой своей структуры [16], то для решения задач этой работы рыба взята из экологически благополучных водоемов.

Цель работы – показать закономерности изменения паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов рыб в направлении с юга на север. В этой публикации приведены данные по паразитофауне и сообществам паразитов гольяна из наиболее южно расположенных водотоков из числа исследованных.

Материал и методы

Гольян отловлен сачком из экологически благополучных водотоков в июне 2000–2004 гг. Р. Каменка и р. Расья, относящиеся к бассейну р. Камы, протекают по территории Висимского заповедника; р. Вычегда в своем верхнем течении – ихтиологический заказник; р. Улчекша и р. Н. Чекша – притоки р. Лузы, находятся вне зоны влияния промышленности и сельского хозяйства. Изучено 8 выборок по 15 особей гольяна в каждой. Возраст рыб 2+ – 3•. В этом возрасте у гольяна завершается процесс формирования паразитофауны и она достигает своего максимального качественного и количественного составов [7-9]. Гольяна отлавливали в течение 10-20 мин. и сразу фиксировали в 10%-м растворе

формалина в пластиковые бутылки. Обработка проб проведена общепринятыми методами с учетом особенностей вскрытия рыб фиксированных в формалине. В обязательном порядке на наличие паразитов просматривали осадок из емкостей, в которых хранилась рыба до вскрытия.

Терминология, расчеты индексов и метод построения графиков, отражающих структуру компонентного сообщества паразитов, изложены в ряде общедоступных публикаций [5-10, 13, 14]. При подсчете значений индексов видового разнообразия использованы не только данные о числе особей найденных видов паразитов (для миксоспоридий – цист), но и сведения об их условной биомассе (корень кубический из произведения длины, ширины и высоты тела паразита конкретного вида, умноженный на число найденных экземпляров этого вида паразита). Количественная оценка состояния структуры сообщества получена вычислением ошибок уравнений регрессии для полученных групп видов в отдельности с последующим их суммированием [3, 4].

Результаты и обсуждение

У гольяна из исследованных водотоков нашли 21 вид паразитов (табл. 1), 14 из которых встречаются повсеместно: *Muxobolus musculi*, *M. lomi*, *Trichodina sp.*, все моногены, за исключением *Pellucidhaptor merus*, *Allocreadium isoporum*, *Diplostomum phoxini*, *Rhipidocotyle campanula*, *Raphidascaaris acus*. Только в бассейне р. Камы были зарегистрированы *Muxobolus albovae* и *Pellucidhaptor merus*. К настоящему времени 1-й вид найден у молоди гольяна в верховьях р. Вычегды и у рыбы из р. Човью и р. Кылымью, относящихся к бассейну средней Вычегды [17]. *P. merus* отмечен в бассейнах р. Лузы [14] и р. Вычегды [17]. Ранее *Muxidium rhodei* и *Phyllodistomum folium* обнаружены в бассейне р. Вычегды, но у других видов хозяев [2]. В 2003 г. *P. folium* найден у гольяна из бассейнов р. Сысолы и р. Сухоны [17]. *Neoechinorhynchus rutili* отмечен в мае 2003 г. у гольяна из р. Улчекшы, в августе того же года – р. Н. Чекшы и р. Лузы [14]. Таким образом, общими для гольяна из рассматриваемых водотоков являются 19 видов паразитов. *Rhabdochona denudata* пока отмечен только у гольяна из верхней Вычегды, а глехидии не обнаружены у него в бассейне р. Камы, хотя найдены у других видов рыб [19].

Итак, паразитофауна гольяна из водотоков, относящихся к бассейнам рек Кама, Вычегда и Луза, однородна по видовому составу. Число видов выявленных в каждом из водоемов, колеблется от 14 до 16. Некоторые различия имеются лишь в уровне инвазии отдельными видами паразитов гольяна. Это касается *Muxobolus musculi*, максимальное заражение гольяна им отмечено в бассейне р. Лузы, *Diplostomum phoxini* – верховья р. Вычегды, *Raphidascaaris acus* – р. Улчекша и бассейн р. Камы. Большая, почти в два раза, численность и биомасса паразитов отмечены у гольяна из верховий р. Вычегды и р. Улчекша (табл. 2).

Таблица 1

Паразитофауна гольяна

Вид паразита	Бассейны рек							
	Кама		С. Двина					
	Р. Каменка 27.06.2000	Р. Расья 27.06.2000	Р. Вычегда (верхнее течение) 26.06.2004	Р. Улчекша		Р. Н. Чекша		Р. Луза 6.06.2003
				1.06.2003	15.06.2003	6.06.2003	20.06.2003	
n=15								
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	-	2(0.4)	-	-	-	-	1(0.13)	1(0.3)
<i>Myxobolus musculi</i> Keysselitz, 1908	-	1(0.2)	5(1.27)	4(0.93)	5(12.3)	5(55.7)	4(73.2)	6(78.5)
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	1(0.07)	1(0.07)	-	-	-	-	-	-
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	3(0.53)	-	2(2.73)	-	2(1.93)	2(0.47)	3(0.67)	-
<i>Trichodina</i> sp.	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	5(1.47)	4(0.8)	2(0.2)	-	1(0.13)	1(0.07)	2(0.2)	1(0.07)
<i>Pellucidhaptor merus</i> (Zaika, 1961)	?(0.13)	1(0.07)	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	?(32.80)	?(44.27)	?(31.73)	?(9.87)	?(70.8)	?(18.2)	?(22.3)	?(14.9)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	?(0.33)	?(0.73)	?(5.2)	?(2.67)	?(9.8)	?(6.27)	?(6.13)	?(3.8)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	2(0.47)	2(0.27)	?(0.13)	1(0.07)	?(0.2)	-	?(0.47)	?(0.13)

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	?(0.13)	?(0.13)	?(0.27)	?(0.47)	?(0.47)	?(0.27)	?(0.27)	?(0.8)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	?(0.6)	-	?(0.8)	?(0.33)	?(0.87)	?(0.53)	?(0.2)	?(0.2)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	1(0.07)	?(0.4)	?(2.13)	?(3.27)	?(4.13)	?(1.47)	?(1.2)	?(0.7)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	1(0.07)	-	-	-	1(0.07)	-	-	-
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	3(0.4)	1(0.07)	1(0.13)	2(0.2)	4(0.27)	1(0.07)	2(0.27)	1(0.07)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918, larvae	11(21.53)	12(26.73)	15(111.5)	15(49.6)	15(50.73)	15(8.6)	15(10.3)	15(10.5)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> . (Dujardin, 1845), larvae	7(4.8)	9(3.27)	2(0.6)	5(0.33)	1(0.07)	5(0.57)	6(1.13)	10(1.3)
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin, 1845)	-	-	2(0.33)	-	-	-	-	-
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779), larvae	12(15.47)	14(12.07)	5(0.93)	15(10.33)	15(60.5)	9(1.53)	14(3.6)	4(0.7)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller, 1780)	6(0.87)	-	7(1.8)	-	-	-	-	-
<i>Unionidae gen. sp.</i> larvae	-	-	3(3.07)	-	-	4(0.53)	-	2(0.3)

Примечание. За скобками число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках – индекс обилия; ? – паразиты собраны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия.

В сообществах паразитов из всех водотоков доминируют по числу видов, их биомассе и численности автогенные виды. Исключение составили сообщества паразитов из верховьев Вычегды и р. Улчекшы в самом начале июня, где аллогенный вид *Diplostomum phoxini* доминирует по числу особей и их биомассе. Виды-специалисты по тем же показателям преобладают в водотоках бассейна р. Камы, верховьях р. Вычегды и р. Улчекше. В сообществах паразитов гольяна из р. Лузы и р. Н. Чекшы доминируют виды-генералисты. Однако преобладание видов-генералистов не столь велико, как видов-специалистов. Видом-доминантом в сообществах паразитов из водотоков бассейна р. Камы и р. Улчекшы в середине июня является автогенный специалист *Gyrodactylus aphyae*. В сообществах паразитов из верховьев р. Вычегды и р. Улчекшы в начале июня доминирует аллогенный специалист *Diplostomum phoxini*. Видом-доминант в сообществах паразитов из р. Н. Чекшы и р. Лузы – автогенный генералист *Mухobolus musculi*. Однако уже в июле в сообществах паразитов гольяна из р. Улчекшы [10], р. Лузы и р. Н. Чекшы [11] видом-доминантом становится аллогенный специалист *D. phoxini*. Это происходит на фоне резкого падения численности гиродактилюсов. В рассматриваемых сообществах паразитов гольяна отсутствует ярко выраженный вид-доминант, чему свидетельствуют средние величины индексов Бергера-Паркера и выравненности видов. Значения индекса Шеннона во всех случаях больше единицы, что характерно для зрелых, в состоянии сформированности, сообществ паразитов половозрелых рыб [3, 5, 10, 13-15]. Число групп видов паразитов в сообществах, выделенных по соотношению их биомасс, в июне, т.е. в период взятия материала, равнялось трем (см. рисунок). Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих расположение точек значений биомасс видов в составе сообщества, за исключением одного случая, меньше своего критического значения 0.25. Только в сообществе из верховой р. Вычегды эта сумма выше, что объясняется вхождением его в состояние разрушения и некоторым нарушением взаимоотношений биомасс составляющих его видов. Эти данные также указывают на зрелость рассматриваемых компонентных сообществ паразитов гольяна и нахождении их в состоянии сформированности или близком ему.

Таблица 2

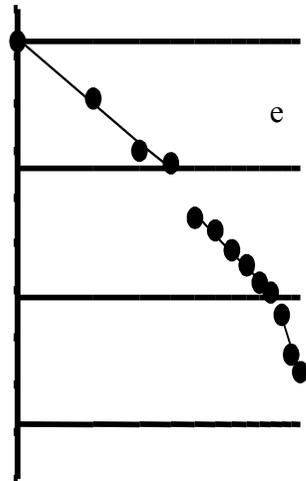
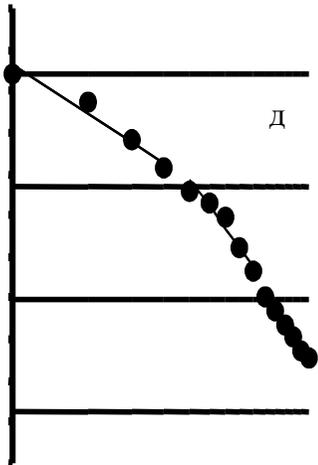
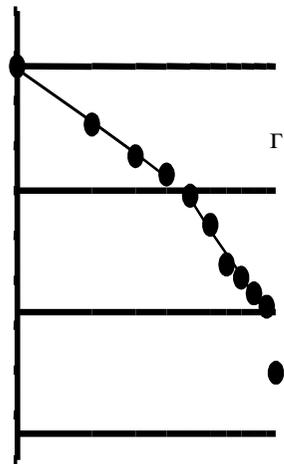
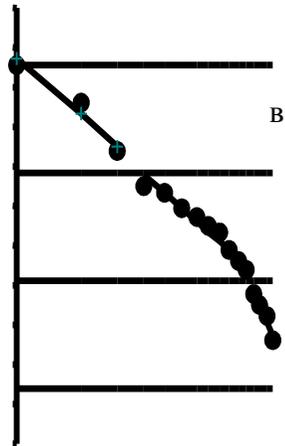
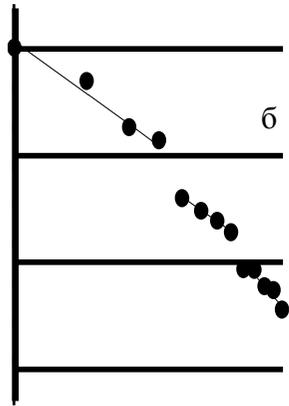
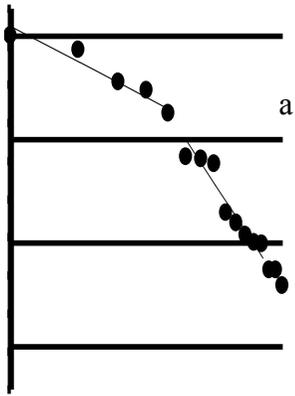
Характеристики компонентных сообществ паразитов гольяна

Показатели	Бассейны рек							
	Кама		С. Двина					
	Р. Каменка 27.06.2000	Р. Расья 27.06.2000	Р. Вычегда (верхнее течение) 26.06.2004	Р. Улчекша		Р. Н. Чекша		Р. Луза 6.06.2003
1.06.2003				15.06.2003	6.06.2003	20.06.2003		
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>
Исследовано рыб	15	15	15	15	15	15	15	15
Общее число видов паразитов	16	14	16	11	14	13	14	14
Общее число особей паразитов	1196	1339	2442	1171	2382	1419	1817	1683
Общее значение условной биомассы	228.1	248.3	439.8	186.6	454.4	312.2	401.6	380.8
Количество автогенных видов	15	12	15	10	14	12	13	13
Количество аллогенных видов	1	1	1	1	1	1	1	1
Доля особей автогенных видов	0.730	0.701	0.315	0.365	0.681	0.909	0.915	0.907
Доля биомассы автогенных видов	0.783	0.752	0.417	0.389	0.743	0.937	0.941	0.937
Доля особей аллогенных видов	0.270	0.299	0.685	0.635	0.319	0.091	0.085	0.093
Доля биомассы аллогенных видов	0.217	0.248	0.583	0.611	0.257	0.063	0.059	0.063
Количество видов - специалистов	10	8	10	7	9	8	9	8
Доля особей видов - специалистов	0.728	0.822	0.952	0.859	0.952	0.379	0.345	0.277

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Доля биомассы видов - специалистов	0.737	0.857	0.901	0.901	0.971	0.329	0.299	0.228
Количество видов - генералистов	6	5	6	3	4	5	5	6
Доля особей видов - генералистов	0.272	0.178	0.048	0.141	0.048	0.621	0.655	0.723
Доля биомассы видов - генералистов	0.263	0.143	0.099	0.099	0.029	0.671	0.701	0.772
Доминантный вид по числу особей	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>M. musculi</i>	<i>M. musculi</i>	<i>M. musculi</i>
Доминантный вид по значению биомассы	<i>G. aphyae</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>D. phoxini</i>	<i>G. aphyae</i>	<i>M. musculi</i>	<i>M. musculi</i>	<i>M. musculi</i>
Характеристика доминантного вида	ав/с	ав/с	ал/с	ал/с	ав/с	ав/г	ав/г	авт/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.411	0.496	0.685	0.643	0.492	0.589	0.613	0.699
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.468	0.580	0.583	0.622	0.577	0.648	0.671	0.748
Выравненность видов по числу особей	0.547	0.497	0.395	0.506	0.493	0.512	0.482	0.403
Выравненность видов по биомассе	0.575	0.477	0.481	0.525	0.454	0.452	0.425	0.353
Индекс Шеннона по числу особей	1.518	1.274	1.095	1.217	1.472	1.312	1.273	1.216
Индекс Шеннона по значениям биомассы	1.631	1.225	1.334	1.278	1.436	1.160	1.120	1.100
Ошибки уравнений регрессии	0.183	0.205	0.297	0.076	0.235	0.139	0.239	0.197

Примечание. *Gyrodactylus aphyae* – *G. aphyae*; *Diplostomum phoxini* – *D. phoxini*; *Myxobolus musculi* – *M. musculi*.



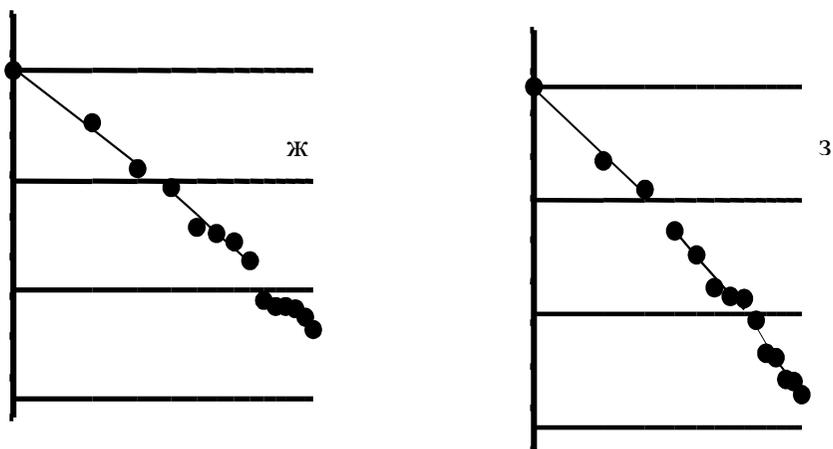


Рис. Вариационные кривые условных биомасс паразитов гольяна из ряда бассейнов

а – рыба отловлена 27.06.2000, р. Каменка; б – 27.06.2000, р. Расья; в – 26.06.2004, верхнее течение р. Вычегды; г – 1.06.2003, р. Улчекша; д – 29.06.2002, р. Улчекша; е – 6.06.2003, р. Н. Чекша; ж – 20.06.2003, р. Н. Чекша; з – 6.06.2003, р. Луза.

По оси абсцисс – натуральные логарифмы порядковых номеров последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда; по оси ординат – натуральные логарифмы значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество. Прямые, параллельные оси абсцисс, – теоретически рассчитанные критические уровни.

Зрелое, в состоянии сформированности, сообщество паразитов рыб характеризуется максимальными значениями числа видов, количества особей и биомассы паразитов, число групп видов последних, выделенных по соотношению их биомасс, равняется трем, сумма ошибок уравнений регрессии ниже 0.25. Сообщество состоит из яйцекладущих паразитов и видов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, в нем отсутствует ярко выраженный вид-доминант. Для такого сообщества характерны средние величины индексов Бергера-Паркера и выравненности видов, значения индекса Шеннона больше единицы. Значения всех индексов, вычисленных по данным о численности паразитов и их биомассе, согласованы между собой.

Итак, в бассейне р. Камы, верховьях р. Вычегды и притоках верхнего течения р. С. Двины паразитофауна гольяна однородна, компонентные сообщества его паразитов зрелые (сбалансированные) [по: 20]. В июне они находятся в состоянии сформированности.

1. Голикова Е.А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2005. 25 с.
2. Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988. 25 с.
3. Доровских Г.Н.. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 2002а. 50 с.
4. Доровских Г.Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та. 2002б. С. 50-105.
5. Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. 38 (5). С. 413-425.
6. Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2009. 43 (2). С. 161-171.
7. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Биол. внутр. вод. 2007. 1. С. 95-103.
8. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Изменение структуры компонентных сообществ паразитов с возрастом хозяина // Экология. 2008а. 39 (3). С. 227-232.
9. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Зависимость структуры компонентных сообществ паразитов от возраста хозяина // Паразитология. 2008б. 42 (2). С. 101-113.
10. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северная Двина // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 3. 2009а. С. 33-43.
11. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Методы сбора и обработки ихтиопаразитологических материалов : учебное пособие. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009б. 131 с.
12. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Воздействие паразитарного фактора на гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) разного возраста // Биол. внутр. вод. 2010. 4. С. 76-79.
13. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры. 1 // Паразитология. 2011а. 45 (4). С. 277-286.
14. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне реки Лузы // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2011б. 9. С. 41-48.
15. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Вестник Сыктывкарского ун-та. Серия 2. Биология, геология, химия, экология / отв. ред. Г.Н. Доровских. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2012. 2. С. 13-25.

16. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Голикова Е.А. Структура компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из экологически благополучных и загрязненных водоемов // Успехи соврем. биол. 2007. 5. С. 495-502.
17. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Шергина Н.Н. Паразитофауна и микобиота гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 114 с.
18. Доровских Г.Н., Терещенко В.Г. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2009. 43 (1). С. 46-56.
19. Костарев Г.Ф. Фаунистический обзор паразитов рыб бассейна Камы / Естественнауч. ин-т при Перм. ун-те. Пермь, 1974. 32 с. Деп в ВИНТИ 11 апреля 1975 г., № 1048-75 Деп.
20. Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. 50 с.
21. Русинек О.Т. Паразиты рыб озера Байкал : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2005. 48 с.
22. Степанов В.Г. Экология паразитов гольяна гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биол. внутр. вод РАН, 2007. 26 с.

**ФАУНА ПАРАЗИТОВ ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (L.)
ИЗ БАССЕЙНА РЕКИ ВЫЧЕГДЫ (БАССЕЙН С. ДВИНЫ)**

**PARASITOFAUNA OF THE GRAYLING *THYMALLUS THYMALLUS* (L.)
FROM THE VYCHEGDA RIVER**

В.Г. Степанов, Г.Н. Доровских

V.G. Stepanov, G.N. Dorovskikh

*Приведены данные о видовом разнообразии паразитов хариуса *Thymallus thymallus* (L.), исследованного из р. Вычегды и ее притоков в течение 2003, 2006, 2007 и 2011 гг. Обнаружено 20 видов паразитов.*

*The diversity of parasite fauna of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) from the Vychegda river and its tributaries recovered in 2003, 2006, 2007 and 2011 is described. 20 parasite species were found.*

Ключевые слова: рыба, паразиты, хариус.

Key words: fish, parasites, grayling, *Thymallus thymallus*.

Введение

Река Вычегда, главный приток реки С. Двины, берет свое начало в равнинной болотистой местности у восточных отрогов Тимана и впадает в р. С. Двину в районе г. Котлас. Длина ее 1130 км, площадь бассейна – 122800 км².

*В ихтиофауне р. Вычегды зафиксировано 32 вида рыб и рыбообразных [1], среди которых хариус *Thymallus thymallus* является одним из самых распространенных. В этом бассейне он встречается в верхнем течении р. Вычегды и ее малых притоках. В довольно больших количествах хариус обитает в р. Вымь, где ранее проводился его промысловый лов [9]. Первые сведения о паразитофауне этого вида рыб в названных водотоках появились в 2000-х гг. [6, 15], хотя в бассейне р. С. Двины она исследована еще в 1930-1950 гг. [8, 10].*

Цель работы – изучить паразитофауну хариуса из бассейна р. Вычегды и уточнить ее состав в бассейне р. С. Двины.

Материал и методы

Сбор материала произведен в 2003, 2006, 2007 и 2011 гг. из русла верхнего течения р. Вычегды (р-он с. Пузла); бассейна среднего течения р. Вычегды (р. М. Небь – приток р. Б. Небь); р. Эн-Ю – приток р. Вишеры; рр. Важью и Поинга – притоки р. Сысолы; из русла верхнего течения р. Вымь и ее притока р. Елвы. Даты сбора материала и объемы выборок указаны в табл. 1.

Исследовано 94 экз. хариуса возрастом от 1+–4+. Рыбу вскрывали по общепринятой методике [2] с учетом поправок для работы с фиксированной в формалине рыбой [4, 14]. На наличие паразитов просматривали и осадок, образовавшийся в материальных банках, в которых держали рыбу до вскрытия.

Названия и систематическая принадлежность паразитов даны по Определителю паразитов пресноводных рыб [11-13].

Результаты и обсуждение

Всего у хариуса из бассейна р. Вычегды обнаружено 20 видов паразитов (табл. 1) из 9 систематических групп (*Myxosporidia* – 2, *Ciliophora* – 1, *Monogenea* – 3, *Cestoda* – 2, *Trematoda* – 6, *Nematoda* – 2, *Acantocephala* – 1, *Hirudinea* – 1, *Crustacea* – 2). Из них паразитов со сложным циклом развития 13 видов, с простым – 7. Специфичных для хариуса 7 видов (*Myxobolus neurobius*, *Tetraonchus borealis f. typica*, *T. borealis f. minor*, *Gyrodactylus thymalli*, *Proteocephalus thymalli*, *Cystidicoloides ephemeridarum*, *Salmincola thymalli*), 2 вида приурочены к лососеобразным (*Crepidostomum farionis* и *Argulus coregoni*), 11 видов – к широкому кругу хозяев.

В большинстве обследованных водотоков найдены *Myxobolus neurobius*, *Tetraonchus borealis f. typica*, *Proteocephalus thymalli*, *Triaenophorus nodulosus*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum simile*, *Diplostomum spathaceum*, *Raphidascaris acus* и *Cystidicoloides ephemeridarum*. Эти паразиты составляют ядро паразитофауны [по: 4] хариуса Вычегодского бассейна.

Зараженность рыб миксоспоридиями, трематодой *Crepidostomum farionis*, взрослыми нематодами *Cystidicoloides ephemeridarum*, личинками нематоды *Raphidascaris acus*, скребнем *Neoechinorhynchus rutili* говорит о том, что хариус в основном питается бентосными организмами. Однако в его рацион входит зоопланктон и мелкая рыба, о чем свидетельствует его инвазированность цестодами *Proteocephalus thymalli* и *Triaenophorus nodulosus*.

Таблица 1

Паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды

Вид паразита	Река				
	Вычегда (р-он с. Пузла) 16.08.2007 n=10	Вычегда (ниже с. Пузла) 20.6.2011 n=11	Эн-Ю 1.08.2003 n=10	М. Небь 15.08.2003 n=10	Важью 15.08.2003 n=15
<i>Apiosoma sp.</i>	-	-	-	-	-
<i>Myxobolus neurobius</i> Schuberg et Schroder, 1905	-	2(10.2)	3(4.4)	1(0.1)	1(0.47)
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	-	-	-	1(0.2)	3(0.27)
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>typica</i>	9(7.5)	11(4.5)	9(2.7)	8(5.9)	15(4.7)
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>minor</i> Pugachev, 1983	-	-	1(0.1)	1(0.1)	4(0.47)
<i>Gyrodactylus thymalli</i> Zitnan, 1960	-	-	-	-	?(0.2)
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova-Chlopina, 1923)	2(0.6)	2(0.2)	-	1(0.6)	1(0.1)
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	-	2(0.2)	-	1(0.1)	-
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	2(0.4)	3(0.45)	1(0.2)	-	4(0.8)
<i>Phyllodistomum simile</i> Nybelin, 1926	-	1(0.09)	-	1(0.2)	1(0.1)
<i>Bunodera luciopercae</i> (Mueller, 1776)	7(4.2)	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	2(0.4)	3(0.27)	-	-	1(0.1)
<i>D. pungiti</i> Shigin, 1965	-	-	-	1(5.1)	-
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	-	-	-	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	5(1.0)	11(19.3)	10(12.6)	3(1.6)	6(0.8)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	1(0.1)	6(2.9)	8(3.3)	9(2.2)	5(2.8)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	1(0.3)	-	-	4(0.9)	1(0.1)
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	1(0.1)
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	1(0.09)	-	-	-
<i>Argulus coregoni</i> Thorell, 1864	-	-	?(0.6)	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 2: n – число вскрытых рыб; перед скобками – число зараженных рыб данным видом паразита; в скобках – индекс обилия; ? – паразиты собраны из осадка в материальной банке, в которой рыба хранилась до вскрытия.

Вид паразита	Река			
	Поинга 18.08.2003 n=10	Вымь 27.05.2006 n=2	Вымь 20.08.2006 n=15	Елва 26.03.2011 n=11
<i>Apiosoma sp.</i>	-	-	-	1(16.6)
<i>Myxobolus neurobius</i> Schuberg et Schroder, 1905	1(1.9)	-	8(67.4)	5(35.8)
<i>M. albovae</i> Krassilnikova in: Schulman, 1966	-	-	-	-
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>typica</i>	7(2.2)	2(67.5)	4(1.0)	11(42.5)
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>minor</i> Pugachev, 1983	1(0.2)	-	-	-
<i>Gyrodactylus thymalli</i> Zitnan, 1960	-	-	-	?(1.0)
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova-Chlopina, 1923)	-	-	1(0.07)	5(0.8)
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	-	-	3(0.47)	1(0.1)
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	2(0.3)	-	2(0.33)	7(1.0)
<i>Phyllodistomum simile</i> Nybelin, 1926	1(0.2)	-	3(0.33)	1(0.5)
<i>Bunodera luciopercae</i> (Mueller, 1776)	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819)	1(0.2)	-	-	3(0.3)
<i>D. pungiti</i> Shigin, 1965	-	-	-	-
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	-	1(11.5)	1(0.13)	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	1(0.1)	2(130.5)	15(131.4)	1(2.2)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	3(1.2)	2(16.5)	5(0.53)	8(0.9)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	2(35.5)	7(0.87)	2(0.2)
<i>Argulus coregoni</i> Thorell, 1864	-	-	-	-

Полученные данные указывают на различия в видовом составе и в уровне зараженности паразитами хариуса, отловленного в разных участках бассейна р. Вычегды.

У хариуса из русла р. Вычегды, в ее верхнем течении (выше и ниже с. Пузла) найдено 12 видов паразитов, среди которых отмечена паразит хищных рыб трематода *Bunodera luciopercae* (табл. 1), впервые указанная для хариуса из водотоков северо-востока европейской части России. Остальные зарегистрированные в этом районе черви, за исключением *Tetraonchus borealis f. typica* и *Cystidicoloides ephemeridarum*, имеют невысокую численность.

В бассейне среднего течения р. Вычегды, лесных речках Эн-Ю (бассейн р. Вишеры) и М. Небь (бассейн р. Б. Небь), у хариуса обнаружено 13 видов паразитов. Здесь найдены миксоспоридии, цестоды, паразитические раки, моногенеи и трематоды. Впервые для хариуса из этого региона найдены *Diplostomum pungiti*, *Muxobolus neurobius*, *M. albovae*, *Argulus coregoni*. По показателям инвазированности доминирующее положение в обследованных пунктах занимают нематоды и моногенеи.

В рр. Важью и Поинга (бассейн р. Сысолы) у хариуса отмечено также 13 видов паразитов, 10 из которых были встречены в рр. Эн-Ю и М. Небь. Сходство биотических условий в обследованных районах (малые лесные реки с каменистым дном), видимо, обуславливают и значительное сходство фауны паразитов и показателей зараженности ими хозяев. В этом районе впервые для хариуса Северо-Двинского бассейна зарегистрированы *Gyrodactylus thymalli* и *Piscicola geometra*.

В р. Выми у хариуса выявлено 13 видов паразитов, 12 из которых являются широко распространенными, а сидячие инфузории *Apiosoma sp.* впервые найдены у этого вида рыб в водотоках северо-востока европейской части России. Исследованный здесь хариус сильно заражен моногенеей *Tetraonchus borealis f. typica* нематодой *Cystidicoloides ephemeridarum* и миксоспоридией *Muxobolus neurobius*. Остальные паразиты встречены в небольшом числе.

Итак, паразитофауна хариуса в бассейне р. Вычегды несколько беднее, чем фауна паразитов этого вида рыб в целом из бассейна р. С. Двины, где у хариуса отмечено 25 видов паразитов (табл. 2) [6, 8, 10]. В Северодвинском бассейне более разнообразна фауна трематод и нематод (9 и 5 видов соответственно). В бассейне р. Вычегды не отмечены *Phyllodistomum folium*, *P. conostomum*, *Sphaerostomum bramae*, *Rhipidocotyle campanula*, *Tylodelphys clavata*, *Cystidicola farionis*, *Camallanus lacustris*, *Rhabdochona denudata*. Однако 1-й, 3-5-й, 7-й и 8-й виды найдены в бассейне р. Вычегды у других видов рыб [5, 6, 7]. Число представителей других групп паразитических организмов в обоих бассейнах примерно одинаково, но видовой состав их различен. Возможно, это связано с особенностями нижнего течения р. С. Двины и р. Сухоны, где исследования были проведены в 1930-е и 1950-е гг. [8, 10].

Таблица 2

Паразитофауна хариуса из бассейна р. С. Двины

Вид паразита	Река				
	Сухона (р-н с. Тотьма) 08.1953 и 05.1954 n=15	Сухона (р-н г. В. Устюг) 08.1952 n=5	Шарденьга 4.07.-11.08 1992 n=16	Вага 08.2007 n=15	Пинега, Явзора, Соина 08.1936 n=110
1	2	3	4	5	6
<i>Trichodina sp.</i>	-	-	-	-	+
<i>Myxobolus sp.</i>	-	-	-	-	2(0.02)
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>typica</i>	7(1.2)	2(1.0)	4(1.31)	2(0.2)	41(0.6)
<i>Tetraonchys borealis</i> (Olsson, 1893) f. <i>minor</i> Pugachev, 1983	-	-	3(1.25)	-	-
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781) <i>pl.</i>	-	1(0.2)	-	-	-
<i>Proteocephalus thymalli</i> (Annenkova-Chlopina, 1923)	8(2.7)	-	-	7(3.7)	7(1.8)
<i>Proteocephalus sp.</i>	-	2(3.4)	-	-	-
<i>Diphyllobothrium dendriticum pl.</i> (Nitzsch, 1824)	-	-	-	-	3(0.05)
<i>Crepidostomum farionis</i> (Mueller, 1780)	-	-	-	-	29(0.3)
<i>Sphaerostomum bramae</i> (Mueller, 1776)	-	-	1(0.13)	-	-
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers, 1926)	-	-	-	-	1(0.01)
<i>Phyllodistomum simile</i> Nybelin, 1926	-	-	-	1(0.6)	-
<i>Phyllodistomum conostomum</i> (Olssen, 1876)	-	-	-	-	7(0.06)
<i>Rhipidocotyle campanula</i> (Dujardin, 1845)	-	-	4(1.56)	-	-
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	1(0.07)	-	-	-	-
<i>Diplostomum spathaceum</i> (Rudolphi, 1819).	2(0.13)	2(0.8)	5(0.63)	-	36(0.6)
<i>D. volvens</i> Nordmann, 1832	-	-	2(0.13)	-	-
<i>Cystidicola farionis</i>	-	-	-	-	1(0.01)

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
<i>Camallanus lacustris</i> (Joega, 1776)	-	1(0.4)	-	-	-
<i>Cystidicoloides ephemeridarum</i> (Linstow, 1872)	2(1.7)	1(2.0)	-	15(33.5)	49(53.4)
<i>Rhabdochona denudate</i> (Dujardin, 1845)	-	-	3(0.25)	-	40(1.1)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) l.	-	-	2(0.25)	8(0.9)	-
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	-	-	-	6(2.4)	7(0.1)
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	-	-	-	-	1(0.01)
<i>Salmincola thymalli</i> (Kessler, 1868)	-	-	-	-	4(0.1)
<i>Lernaea esocina</i> (Burnmeister, 1833)		1(0.2)	-	-	-

Примечание. Столбцы 2, 3 составлены по: Е.С. Кудрявцева (1957); столбцы 4, 6 – Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов (2010); столбец 6 – В.Б. Дубинин (1936);

+ – наличие инфузорий р. *Trichodina*.

Р. Сухона – приток С. Двины; р. Шарденьга – приток р. Сухоны; р. Вага – левый приток р. С. Двины; р. Пинега – правый приток р. С. Двины; рр. Явзора, Сойна – притоки р. Пинеги.

Таким образом, паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды состоит из 20 видов паразитов 9 систематических групп.

1. Бознак Э.И. Ихтиофауна р. Вычегды (морфология, биология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2003. 24 с.
2. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб (руководство по изучению). Л.: Наука, 1985. 121 с.
3. Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. 25 с.
4. Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (Фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 69 с.
5. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Шергина Н.Н. Паразитофауна и микобиота гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 114 с.
6. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна рыб и рыбообразных из водоемов северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2010. 192 с.
7. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна карповых рыб *Syrpinidae* Bonaparte, 1832 из водоемов северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2010. 186 с.
8. Дубинин В.Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Уч. зап. ЛГУ. 1936. Сер. биол. Т. 7. Вып. 3. С. 31-48.
9. Зверева О.С., Кучина Е.С., Соловкина Л.Н. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1955. 106 с.
10. Кудрявцева Е.С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957. Т. 20. С. 69-136.
11. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1984. Т. 1. 431 с.
12. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 2. 425 с.
13. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
14. Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 50 с.
15. Степанов В.Г., Доровских Г.Н. Паразитофауна хариуса из бассейна р. Вычегды // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне : материалы V Всероссийской научно-практической конференции (8-9 декабря 2011 г.). / научн. ред. А.Г. Гущин. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2011. Ч.1 С. 244-246.

БЛАСТОМОГЕННАЯ ОБСТАНОВКА В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ПЕЧОРЫ

BLASTOMOGENOUS SITUATION IN THE UPPER AND MIDDLE PECHORA RIVER BASIN

Г.Н. Доровских, Л.Е. Кулик, В.В. Мазур
G.N. Dorovskikh, L.E. Kulik, V.V. Mazur

Гольяна на наличие опухолей проверяли из бассейна Верхней и Средней Печоры. Материал собран в 2000-2010 гг. Наибольших частоты встречаемости и размеров опухоли у гольяна достигают в конце июня – в первой половине июля. Чаще других опухолями поражен гольян конца первого – начала второго года жизни. Наиболее пораженным новообразованиями оказался гольян из низовий р. Шайтановки в районе кордона, где находится стоянка моторных лодок и в изобилии произрастает хвоц. У гольяна в бассейне Верхней и Средней Печоры найден эпителиоподобный вариант пигментной меланомы. Доля пораженных ею рыб во всех исследованных участках бассейна из года в год остается примерно одинаковой. Наиболее пораженным новообразованиями оказался гольян из мест, где в изобилии произрастает хвоц, имеются родники и мощные иловые отложения.

The fish Phoxinus phoxinus (L.) was tested for having tumors in the Upper and Middle Pechora river basin. Material for the study has been collected during the years 2000–2010. Tumor occurrence of minnow and tumor parameters are found to be greatest at the end of June – the first part of July. The minnow that is living at the end of its first year and beginning of its second year more frequently suffers from tumors. The minnow taken from the Shaitanovka river estuary (cordon place, abundant of Equisetum and anchorage for motorboats) is found to be most affected by tumors. The minnow is found of the epithelial variant of pigmentary melanoma in the Pechora river basin. Every year the percentage of fish having tumors was approximately the same. The minnow taken from the places abundant of Equisetum and with springs and powerful silt deposits is found to be most affected by tumors.

Ключевые слова: опухоль, новообразование, пигментная меланома, гольян, *Phoxinus phoxinus*.

Key words: tumor, the epithelial variant of pigmentary melanoma, minnow, *Phoxinus phoxinus*.

Введение

В Республике Коми самые высокие показатели заболеваемости населения злокачественными новообразованиями наблюдаются в Троицко-Печорском районе [6], расположенном в бассейне верхнего и среднего течения р. Печоры. В этом районе отсутствуют промышленные предприятия, не развито сельское

хозяйство, население проживает в сельской местности. Важнейшим продуктом питания людей здесь является рыба, добываемая в р. Печоре и ее притоках. В связи с этим предстояло определить онкогенную обстановку в указанном бассейне.

Для этих целей чаще используют рыб [3], т.к. большинство канцерогенных веществ, вызывающих у них рак, могут воздействовать и на человека, попадая в его организм с пищей [14]. Из рыб хорошим тест-объектом в подобных исследованиях в виду многочисленности, простоты отлова и достаточной чувствительности к растворенным в воде чужеродным примесям может служить голян [12]. Однако простая констатация наличия опухолей у рыбы на определенном участке речного русла не дает возможности оценить степень blastomagenного загрязнения данного района. Для количественной характеристики загрязнения необходимо знание фоновых величин онкогенного поражения, характерного для рыбы, обитающей на различных участках речного русла. Для получения сравнительных оценок загрязненности определенных участков водоемов широко используют отбор проб гидробионтов с заранее выбранных условно «чистых» участков (например, расположенных выше по течению от предполагаемого района загрязнения).

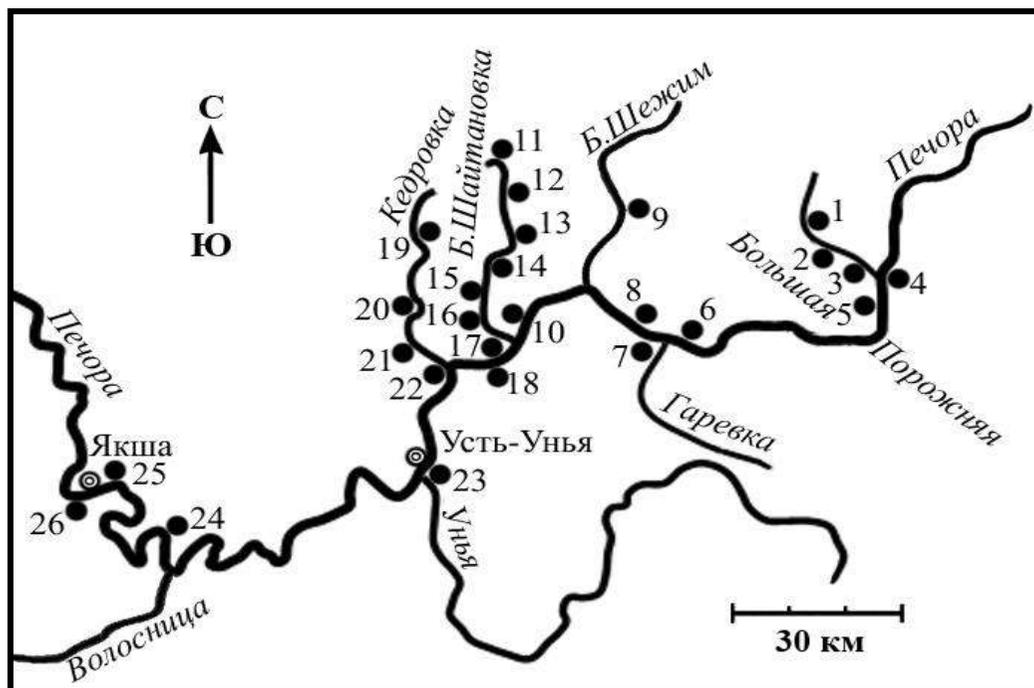
Показано [1, 11], что в экологически благополучных районах, где маловероятно воздействие на организмы большинства опухолеродных факторов, частота встречаемости опухолей у гидробионтов не превышает 3%, в водоемах, подверженных загрязнению, пораженность новообразованиями рыб нередко достигает 20%.

У голяна в бассейне Верхней Печоры найден эпителиоподобный вариант пигментной меланомы [8, 9]. Наибольших частоты встречаемости и размеров опухоли у него достигают в конце июня – первой половине июля; чаще других раковыми образованиями поражена рыба конца первого – начала второго года жизни [9]. С учетом этих сведений и был произведен сбор материала для этой работы.

Материал и методы

Голяна *Phoxinus phoxinus* L. на наличие опухолей исследовали во второй половине июня – первой половине июля 2000-2010 гг. из русла р. Печоры от ее истока и до пос. Якша, из курий Манская и Кременная, из протоки из Шайтановского оз., из бассейнов рек Б. Порожня, Б. Шежим, Б. Шайтановка и Кедровка (рисунок). Координаты мест отлова рыбы приведены в таблицах. Рыбу отлавливали сачком, а затем производили подсчет особей с меланомами. Вода в указанном участке бассейна р. Печоры характеризуется низкой минерализацией, слабощелочной или близкой к нейтральной реакции, невысоким содержанием

органических и биогенных веществ [13]. Данные свидетельствуют об удовлетворительном состоянии анализируемого водного объекта.



Карта-схема района сбора материала в бассейне верхнего и среднего течения р. Печоры

1 – р. Б. Порожня (5 км выше устья); 2 – р. Б. Порожня (3.5 км выше устья); 3 – р. Б. Порожня (1.5 км выше устья); 4 – р. Б. Порожня (приустьевой участок); 5 – р. Печора (Кедровая Яма); 6 – р. Печора (курья Манская); 7 – р. Печора (район устья р. Гаревки); 8 – р. Печора (курья Кременная); 9 – р. Б. Шежим (18 км от устья, курья); 10 – р. Печора (район протоки из оз. Шайтановское); 11 – р. Б. Шайтановка (75 км выше устья); 12 – р. Б. Шайтановка (22–28 км выше устья); 13 – р. Б. Шайтановка (12 км выше устья); 14 – р. Б. Шайтановка (7 км выше устья); 15 – р. Б. Шайтановка (4 км выше устья); 16 – р. Б. Шайтановка (2.5–3 км выше устья); 17 – р. Б. Шайтановка (200 м выше устья, заливчик, старица, район стоянки лодок, район устья); 18 – р. Печора (1 км ниже устья р. Б. Шайтановки); 19 – р. Кедровка (42 км выше устья); 20 – р. Кедровка (17–23 км выше устья); 21 – р. Кедровка (10 км выше устья); 22 – р. Печора (устье р. Кедровки); 23 – р. Печора (район устья р. Уньи); 24 – р. Печора (67 км вверх от пос. Якша); 25 – р. Печора (1–2 км вверх от пос. Якша); 26 – р. Печора (район пос. Якша).

Результаты

В русле Верхней и Средней Печоры отмечены три участка, где частота встречаемости голяна, пораженного опухолями, превышает критическое значение 3%. Это протока из оз. Шайтановское и районы устьев рек Гаревка и Б. Шайтановка. В последнем водотоке рыба с экстенсивностью поражения меланомой выше указанного процента встречена в приустьевом участке р. Б. Шайтановки и в 1 км от него вниз по течению р. Печоры. В то же время в районах устьев рек Б. Порожня, Б. Шежим, Кедровка, Унья, у Кедровой Ямы, в курьях Манская и Кременная, у протоки из оз. Шайтановское и в 70-километровой зоне вверх по течению р. Печоры от пос. Якша голян поражен опухолями незначительно (табл. 1).

В районе устья р. Гаревки частоту встречаемости рыб с меланомой, превышающей критическое значение, наблюдали в конце июня и начале июля 2004-2006 и 2010 гг. при температуре воды 17.6-19.9°C. Пораженность опухолями рыбы в эти годы была значительно выше, чем в июне 2009 г. ($\chi^2=14.327$; 17.010; 26.112 и 25.216; $P<0.001$). В течение последней декады июня 2005 г. экстенсивность поражения саркомой голяна не изменялась ($\chi^2=0.006$; $P\gg 0.05$), такой же она была и в начале июля 2004 г. ($\chi^2=0.051$ и 0.784; $P\gg 0.05$). В конце второй декады июня 2006 г., в последней декаде июня 2007 и 2009 гг. при температуре воды 9.5-11.2°C опухоли имелись менее чем у 0.5% исследованных особей голяна.

Доля рыб с новообразованиями, превышающая 4%, отмечена в первых числах июля 2010 г. в протоке из Шайтановского оз., в конце июня и начале июля 2009-2010 гг. в русле р. Печоры в 1 км вниз по течению от устья р. Б. Шайтановки. В последнем случае встречаемость голяна с опухолями оказалась статистически одинакова ($\chi^2=2.397$; 1.718; $P>0.05$). Температура воды в этих трех случаях была 14.4-25.8°C.

В устье р. Б. Шайтановки все годы наблюдений доля рыб с меланомой превышала 3%, лишь в середине последней декады июня 2009 г. она была ниже, но уже в первых числах июля ее значение превысило 8%. За эту неделю 2009 г. температура воды с 10.4°C поднялась до 14.6°C, в первых числах июля 2010 г. она равнялась 12.1°C.

Таблица 1

Пораженность опухолями гольяна в русле Верхней и Средней Печоры

Водоем и его координаты	Воз-раст рыбы	Дата отлова рыбы	Число рыб		Доля поражен- ных опухолями рыб, %
			исследо- ванных, экз.	с опухоля- ми, экз.	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Р. Б. Порожня (приустьевой участок)	0+ – 2•	28.06.2004	75	0	0
	0+ – 1•	27.06.2005	38	1	2.6 ± 2.6
	1+	27.06.2005	503	1	0.2 ± 0.2
	0+ – 2•	27.06.2006	45	0	0
Р. Печора (Кедровая Яма)	1• – 2•	28.06.2005	133	2	1.5 ± 1.1
Курья Манская, 62°02.089' с.ш., 58°33.329' в.д.	0+ – 1•	17.06.2009	270	0	0
		03.07.2010	100	0	0
Р. Печора (район устья р. Гаревки), 62°04' с.ш., 58°28' в.д.	1+	02.07.2004	267	8	3.0 ± 1.0
	0+	20.06.2005	21	1	4.7 ± 4.6
	0+ – 1•	20.06.2005	51	2	3.9 ± 2.7
	0+	29.06.2005	16	1	6.3 ± 6.1
	0+ – 1•	29.06.2005	572	20	3.5 ± 0.8
	0+ – 1•	20–29.06.2005	660	24	3.6 ± 0.7
	2•	19.06.2006	260	1	0.4 ± 0.4
	2•	28.06.2006	300	9	3.0 ± 1.0
	0+ – 1•	20.06.2007	5567	0	0
	1•	28.06.2007	2000	2	0.1 ± 0.07
	1•	20.06.2009	1000	2	0.2 ± 0.1
	1+	03.07.2010	58	2	3.4 ± 2.4
Курья Кременная, 62°04.609' с.ш., 58°26.557' в.д.	1+	20.06.2007	100	1	1.0 ± 1.0
	1+	03.07.2010	243	1	0.4 ± 0.4
Р. Печора (район устья р. Б. Шежим)	1+ – 2+	13.08.2001	15	0	0
	1+	16.06.2006	53	0	0
	1+ – 2+	16.06.2007	67	0	0
Р. Печора (район протоки из оз. Шайтановское), 62°02.393' с.ш., 58°12.220' в.д.	1+	25.06.2009	1018	3	0.3 ± 0.2
Протока из оз. Шайтановское, 62°02.393' с.ш., 58°12.220' в.д.	1+	04.07.2010	122	8	6.6 ± 2.2

1	2	3	4	5	6
Р. Печора (район устья р. Б. Шайтановка), 62°01.593' с.ш., 58°10.673' в.д.	1+	31.07.2003	50	2	4.0 ± 2.8
	1+	30.06.2005	200	15	7.5 ± 1.9
	1+	26.06.2009	458	13	2.8 ± 0.8
	1+	02.07.2009	156	13	8.3 ± 2.2
	0+	07.07.2010	63	2	3.2 ± 2.2
	1+	07.07.2010	45	6	13.3 ± 5.1
	0+ – 1+	07.07.2010	108	8	7.4 ± 2.5
Р. Печора (1 км ниже устья р. Б. Шайтановки), 62°01.426' с.ш., 58°10.241' в.д.	1+	26.06.2009	93	4	4.3 ± 2.1
	1+	02.07.2009	124	7	5.6 ± 2.1
	0+ – 1+	05.07.2010	127	14	11.0 ± 2.8
Р. Печора (устье р. Кедровки), 61°59.100' с.ш., 57°59.010' в.д.	0+ – 1+	29.06.2005	154	2	1.3 ± 0.9
	0+ – 2•	29.06.2006	200	2	1.0 ± 0.7
	0+ – 1+	04.07.2007	44	1	2.3 ± 2.3
Р. Печора (район устья р. Унья)	2+	14.08.2001	100	0	0
	0+ – 1+	24.08.2004	125	0	0
Р. Печора (67 км вверх от пос. Якша), 61°44.164' с.ш., 57°01.852' в.д.	1+	12.06.2006	100	0	0
	1+	08.07.2007	125	3	2.4 ± 1.4
Р. Печора (2 км вверх от пос. Якша, старичка), 61°49.129' с.ш., 56°50.854' в.д.	2•	30.05.2000	108	0	0
	2•	13.06.2003	83	0	0
Р. Печора (1 км вверх от пос. Якша), 61°48.797' с.ш., 56°51.858' в.д.	1+	30.05.2000	50	0	0
	1+	27.06.2010	100	0	0
Р. Печора (район пос. Якша), 61°48.999' с.ш., 56°50.951' в.д.	2•	30.05.2000	100	0	0
	0+	16.08.2001	30	0	0
	2•	06.06.2003	100	0	0
	0+ – 1+	15.06.2004	146	0	0
	2• – 2+	май 2006 – март 2007	315	0	0
	1+	3–9.01.2009	>1000	0	0
	1+	26.06.2010	127	1	0.8 ± 0.8

В районе Волосницкой старицы, расположенной в 67 км вверх по течению р. Печоры от пос. Якша, в середине июня 2006 г. гольян с опухольями не обнаружен, тогда как в первой декаде июля 2007 г. его доля составила 2.4%. В первом случае температура воды была 10.3°C, во втором – 24°C.

Рассмотрим данные по встречаемости гольяна с новообразованиями в притоках Верхней Печоры (табл. 2).

Гольян с опухолями встречен во всех, за исключением р. Б. Шежим, исследованных водотоках. Однако экстенсивность его поражения меланомой в разных речках различна. В р. Б. Порожня отловлен 1 экз. гольяна с бластомой, в р. Кедровка такая рыба встречается чаще, но уровень ее поражения раком не превышал 2.5%. Наивысшая пораженность саркомой гольяна зарегистрирована в р. Б. Шайтановке, но и здесь такая рыба встречается только в нижнем течении реки, на участке протяженностью около 3 км. Экстенсивность поражения меланомой гольяна на этом участке колеблется от 5 до 40.9%.

Таблица 2

Пораженность опухолями гольяна в притоках Верхней Печоры

Водоем и его координаты	Возраст т рыбы	Дата отлова рыбы	Число рыб		Доля поражен- ных опухолям и рыб, %
			исследо- ванных, экз.	с опухоля- ми, экз.	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Р. Б. Порожня (1.5 км выше устья)	0+ – 2•	28.06.2004	55	0	0
Р. Б. Порожня (3.5 км выше устья)	0+ – 1•	28.06.2004	60	0	0
Р. Б. Порожня (5 км выше устья)	1+	28.06.2004	127	1	0.8 ± 0.8
Р. Б. Шежим (18 км от устья, курья), 62°11.022' с.ш., 58°26.236' в.д.	1+	17.06.2006	53	0	0
	-	18.06.2007	0	0	-
Р. Б. Шайтановка (район стоянки лодок), 62°01.641' с.ш., 58°10.512' в.д.	1+	30.06.2005	200	17	10.0 ± 6.7
	0+	12.07.2005	29	3	10.3 ± 5.6
	1+	12.07.2005	57	21	36.8 ± 6.4
	0+ – 1+	12.07.2005	81	24	29.6 ± 5.1
	1+	29.06.2007	25	3	12.0 ± 6.5
	1+	03.07.2007	100	10	10.0 ± 3.0
	1+	23.06.2009	189	48	25.4 ± 3.2
	1+	1-2.07.2009	93	13	13.9 ± 3.6
	1+	04.07.2010	63	24	38.1 ± 6.1
	1+	05.07.2010	127	14	11.0 ± 2.8
	0+ – 1+	05.07.2010	254	62	24.4 ± 2.7
Р. Б. Шайтановка (заливчик),	0+ – 1+	04-05.07.2010	444	100	22.5 ± 2.0
	1+	15.06.2006	20	1	5.0 ± 4.9
	1+	23.06.2009	51	14	27.4 ± 6.3
	1+	1-2.07.2009	161	66	40.9 ± 3.9
Р. Б. Шайтановка (заливчик),	-	08.07.2010	0	0	-
	0+ – 1+	23.06.2009	104	35	33.7 ± 4.6

1	2	3	4	5	6
62°01.663' с.ш., 58°10.540' в.д.	0+	02.07.2010	285	60	21.1 ± 2.4
	1+	02.07.2010	121	33	27.3 ± 4.1
	0+ - 1+	02.07.2010	406	93	22.9 ± 2.1
	2+	02.07.2010	147	11	7.5 ± 2.2
Р. Б. Шайтановка (200 м выше устья), 62°01.780' с.ш., 58°10.510' в.д.	1+	23.06.2009	208	11	5.4 ± 1.6
	1+	02.07.2009	144	10	6.9 ± 2.1
	1+	23.06-02.07.2009	352	21	6.0 ± 1.3
	0+ - 1+	30.06.2010	19	1	5.3 ± 5.1
	1+	04.07.2010	18	1	5.6 ± 5.4
	0+ - 1+	30.06.-04.07.2010	37	2	5.4 ± 3.7
Р. Б. Шайтановка (2.5 км выше устья), 62°02.032' с.ш., 58°09.644' в.д.	0+ - 1+	02.07.2007	327	0	0
	-	04.07.2010	0	0	-
Р. Б. Шайтановка (3 км выше устья), 62°02.107' с.ш., 58°09.651' в.д.	0+ - 1•	27.06.2009	118	8	6.8 ± 2.3
	0+ - 1+	07.07.2010	207	16	7.7 ± 1.9
Р. Б. Шайтановка (4 км выше устья)	-	06.07.2010	0	0	-
	1+	07.07.2010	53	0	0
Р. Б. Шайтановка (7 км выше устья)	0+ - 2+	12.07.2005	55	0	0
Р. Б. Шайтановка (12 км выше устья)	0+ - 2+	02.07.2007	319	0	0
Р. Б. Шайтановка (22-28 км выше устья), 62°11.290' с.ш., 58°10.557' в.д.	0+ - 2+	02.07.2007	173	0	0
Р. Б. Шайтановка (75 км выше устья), 62°16.801' с.ш., 58°12.220' в.д.	0+ - 2+	6-12.07.2005	45	0	0
Р. Кедровка (10 км выше устья), 62°02.393' с.ш., 58°12.024' в.д.	0+ - 2•	29.06.2005	249	4	1.6 ± 0.8
	0+ - 1+	29.06.2005	667	2	0.3 ± 0.2
	1+	04.07.2007	87	2	2.3 ± 1.6
Р. Кедровка (17-23 км выше устья), 62°00.994' с.ш., 57°54.278' в.д.	1+	29.06.2005	312	5	1.6 ± 0.7
	0+ - 2•	29.06.2006	334	1	0.3 ± 0.3
	0+ - 2•	30.06.2006	150	3	2.0 ± 1.1
	1+	05.07.2007	150	0	0
Р. Кедровка (42 км выше устья), 63°13.475' с.ш., 58°35.228' в.д.	1+	05.07.2007	222	2	0.9 ± 0.6

Наиболее значительное канцерогенное поражение гольяна отмечено в старице. В разных его выборках, взятых в июле 2009 г., особи с новообразованиями составляли от 35.4 до 49.2%. В июне здесь экстенсивность поражения рыбы опухолями была ниже, хотя температура воды на протяжении срока наблюдений почти не менялась. Около половины пораженных экземпляров гольяна имели не одну, а от 2 до 33 меланом, в начале июля 2005 г. у него здесь отмечали до 12 новообразований [9].

В районе стоянки лодок встречаемость гольяна с очагами онкогенеза колебалась от 10% в июне 2005 г. (температура воды 7.3-10.3°C) и июле 2007 г. (13.1°C) до 36.8% в июле 2005 г. и 38.1% в июле 2010 г. (10°C).

С понижением уровня воды в реке выше стоянки лодок оформляется заливчик, где в конце июня – начале июля 2009-2010 гг. при температуре воды 9.1-11.4°C гольян с опухолями составлял до 33.7% от числа отловленных особей.

Выше указанных мест на 0.2 и 3 км встречаемость гольяна, пораженного раком, была такой же, как в районе устья р. Б. Шайтановки, в 1 км вниз от него по течению р. Печоры, в протоке из Шайтановского оз. и в районе устья р. Гаревки.

Наиболее детальные наблюдения за динамикой поражения меланомой гольяна проведены в 2009 г., поэтому сравним данные за этот год с материалами предыдущих лет и 2010 г.

За 10 суток наблюдений в конце июня – начале июля 2009 г. уровень онкогенного поражения гольяна из р. Б. Шайтановки в 0.2 км вверх от ее устья и из русла р. Печоры в 1 км ниже устья р. Б. Шайтановки не изменился ($\chi^2=0.018$ и 0.173 ; $P \gg 0.05$). В районе устья р. Б. Шайтановки процент рыб с опухолями увеличился почти в три раза ($\chi^2=7.362$; $P < 0.01$), а у стоянки лодок снизился в 1.8 раза ($\chi^2=4.144$; $P < 0.05$). В районе устья р. Б. Шайтановки уменьшилась проточность, образовались хорошо прогреваемые заливчики, где температура воды в момент отлова рыбы равнялась 24°C, появились отложения ила и заросли хвоща. В районе стоянки лодок в связи с падением уровня воды в реке заросли хвоща оказались на берегу, а проточность усилилась. В 2005 г. за период с конца июня и до середины июля в районе стоянки лодок и заливчике доля особей гольяна с опухолями выросла почти в 3-3.5 раза ($\chi^2=26.075$; $P < 0.001$). В старице за 10 дней 2009 г. встречаемость рыбы с онкогенным поражением увеличилась в 1.5 раза, но это повышение статистически недостоверно ($\chi^2=3.627$; $P > 0.05$). Температура воды в ней изменялась от 8.7°C в июне до 7.4°C в июле. В 2010 г. гольяна в старице не было.

Сравнительный анализ уровней канцерогенного поражения рыбы в районе стоянки лодок в начале июля 2005, 2009 и 2010 гг. показал, что все эти годы он был статистически одинаков ($\chi^2=0.096$; 1.544; 0.996; $P \gg 0.05$). В ряде выборок гольяна из этого участка р. Б. Шайтановки, взятых в вышеперечисленные годы, доля рыб с меланомой не отличалась от таковой, зарегистрированной в июле 2007 г. (табл. 2). Видимо, в первой декаде июля этих четырех лет доля рыб с опухолями в этом участке водотока оставалась одной и той же.

В июне 2009 г. рыба из старицы, р. Б. Шайтановки в районе стоянки лодок и из заливчика представляла собой одну совокупность особей, не различающихся по уровню поражения меланомой ($\chi^2=0.014$; 0.930; $P \gg 0.05$; $\chi^2=2.678$; $P > 0.05$). В

июле в связи с пересыханием протоки, связывающей старицу с р. Б. Шайтановкой в районах стоянки лодок и заливчика, они разделились, и доли гольяна с опухольями в этих группировках стали разными ($\chi^2=18.836$; $P \ll 0.001$; $\chi^2=5.122$; 4.748 ; $P < 0.01$). Температура воды в июне в этих точках была 8.7°C , в июле в старице она равнялась 7.4°C , в р. Б. Шайтановке – 12.3°C . Экстенсивность поражения саркомой рыбы в районе стоянки лодок и заливчике в июле 2010 г. оказалась статистически одинаковой ($\chi^2=0.067$; $P \gg 0.05$). Температура воды в этих местах во время отбора проб была $9.1-9.8^\circ\text{C}$.

Обсуждение

Рассмотренные материалы указывают на наличие какого-то опухолеродного фактора или факторов, вызывающих формирование меланомы у рыб, в русле р. Печоры в районах устьев рек Гаревка и Б. Шайтановка, в протоке из Шайтановского оз., в приустьевом участке р. Б. Шайтановки и на ее 3-м км. Наиболее интенсивно действует этот фактор или факторы в низовьях р. Б. Шайтановки в районе стоянки лодок, заливчике и особенно старице. От июня к июлю доля пораженных раковыми образованиями рыб во всех исследованных участках бассейна растет, и из года в год остается статистически одинаковой. Прямой зависимости степени поражения опухольями гольяна от температуры воды не наблюдается.

Известно [2, 3, 15], что главными причинами возникновения опухолей у рыб являются паразитарные инвазии, радиация, вирусы, канцерогенные химические вещества, нарушения генетической или гормональной природы.

Многолетние исследования паразитофауны и микробиоты гольяна в этом районе не позволяют считать паразитарный фактор и микромицеты [8], а также радиацию и какие либо гидрохимические особенности рассматриваемых водоемов в качестве бластомогенного фактора, поскольку значения этих показателей в исследованных участках бассейна примерно одинаковы (табл. 3).

Обратим внимание на особенности мест, где отмечены наиболее высокие поражения новообразованиями гольяна.

Участок нижнего течения р. Б. Шайтановки и ее 3-й км отличаются наличием зарослей хвоща *Equisetum limosum* L., мягких иловых отложений значительной мощности и родников с температурой воды $5.5-7.1^\circ\text{C}$. В устье р. Б. Шайтановки и ниже ее устья в русле р. Печоры фактор или факторы канцерогенеза могут попадать с водой из р. Б. Шайтановки и из подземных водоносных горизонтов, как и в протоку из Шайтановского оз. В русле р. Печоры в районе устья р. Гаревки этот фактор или факторы могут поступать с водой из последнего водотока. В этот участок бассейна поступают воды родников и лесных ручьев, берущих начало от подземных источников. В озерообразном расширении в низовьях р. Гаревки развиты отложения ила, расположены старицы с зарослями хвоща, вода из которых стекает в ее русло.

Таблица 3

Характеристики некоторых водоемов бассейна Верхней и Средней Печоры

Водоем и его участки	Дата	pH	Минимальная эквивалентная доза радиации, мкР/ч	Удельная электропроводность, мСм/см	Содержание в воде растворенного кислорода, мг/л	Температура воды, °С
Р. Печора (выше Манской курьи)	03.07.2010	8.9 ± 0.1	0.070 ± 0.01	38.5 ± 6.4	8.48 ± 0.1	18.8
Манская курья	03.07.2010	8.8 ± 0.1	0.066 ± 0.01	34.6 ± 1.5	9.49 ± 0.1	18.3
Р. Печора (устье р. Гаревки)	03.07.2010	8.4 ± 0.1	0.068 ± 0.02	28.0 ± 3.1	8.65 ± 0.1	17.6
Кременная курья	03.07.2010	8.9 ± 0.1	0.084 ± 0.02	22.2 ± 6.6	8.97 ± 0.3	21.3
Протока из Шайтановского оз.	04.07.2010	7.9 ± 0.1	0.064 ± 0.02	49.8 ± 7.2	5.33 ± 0.1	25.8
Р. Печора (устье р. Шайтановки)	02.07.2010	8.9 ± 0.1	0.066 ± 0.01	42.9 ± 18.1	6.66 ± 0.3	12.1
Р. Печора (1 км ниже устья р. Шайтановки)	05.07.2010	8.1 ± 0.2	0.094 ± 0.02	44.2 ± 17.9	7.22 ± 0.2	15.3
Р. Печора (2.7 км выше пос. Якша)	27.06.2010	8.1 ± 0.1	0.084 ± 0.01	41.4 ± 14.8	7.80 ± 0.3	18.9
Р. Печора (район пос. Якша)	26.06.2010	7.6 ± 0.3	0.058 ± 0.02	41.2 ± 15.6	2.25 ± 0.9	16.3 – 22.5
Р. Б. Шайтановка						
район стоянки лодок	02.07.2010	8.7 ± 0.02	0.070 ± 0.01	37.6 ± 13.8	5.47 ± 0.3	9.1
заливчик	30.06.2010	8.7 ± 0.04	0.082 ± 0.02	48.7 ± 4.4	5.36 ± 1.2	9.1
старица	01.07.2010	8.4 ± 0.03	0.080 ± 0.03	23.6 ± 6.4	4.33 ± 0.3	7.1
старица в дальней части	01.07.2010	9.1 ± 0.1	0.083 ± 0.02	44.2 ± 21.4	4.25 ± 0.7	12.1
200 м выше устья	30.06.2010	8.5 ± 0.5	0.088 ± 0.02	62.2 ± 6.7	5.89 ± 0.3	7.2
2.5 км выше устья	01.07.2010	8.7 ± 0.03	0.074 ± 0.01	48.6 ± 2.5	6.57 ± 0.3	5.9
3 км выше устья	07.07.2010	8.7 ± 0.1	0.060 ± 0.03	35.5 ± 2.2	2.69 ± 0.5	10.4
5 км выше устья	06.07.2010	8.4 ± 0.2	0.068 ± 0.02	45.6 ± 3.2	6.09 ± 0.1	8.8

Итак, в перечисленных участках бассейна р. Печоры, особенно в низовьях р. Б. Шайтановки, видимо, происходит концентрация онкогенного фактора или факторов. Одним из них могут быть выделения хвоща.

На неблагоприятное влияние зарослей хвоща на рыб и другие группы организмов уже обращали внимание [16]. Высшие водные растения выделяют в водоем биологически активные вещества [10], создающие его химический и биологический “микроклимат”, способствующий или препятствующий развитию организмов [16]. Хвощи вырабатывают и накапливают фермент тиаминазу, разрушающий в организме отравленных хвощами животных витамин В₁ (тиамин, нейрин), являющийся антиоксидантом [7]. Для перевода тиамин в его активную форму необходим магний. Только в его присутствии действует и витамин В₆. Однако содержание ионов магния в районе проведения работ незначительно, его концентрация колеблется от 0.08 до 1.28 мг/л [13]. Повышает активность тиаминазы и введение токсинов рыбе [4]. Тиамин активно осаждается дубильными веществами, в частности танинами, которые активно экстрагируются из растений в воду [4]. Тиаминаза может накапливаться в пищевых цепях и приводить к авитаминозу у консументов высоких порядков. При недостатке тиамин в организме нарушается синтез ацетилхолина, вследствие чего ухудшаются функции ряда систем, в первую очередь нервной, сердечно-сосудистой и пищеварительной [17]. Меланомы невrogenного происхождения описаны у некоторых видов рыб [5]. Именно эпителиоподобный вариант пигментной меланомы найден у гольяна в бассейне Верхней Печоры [8, 9].

Заключение

В ряде участков бассейна Верхней Печоры, прежде всего в низовьях р. Б. Шайтановки от июня к июлю с падением уровня воды, замедлением или исчезновением ее течения и ростом зарослей *Equisetum limosum*, видимо, происходит концентрация онкогенного фактора или факторов неизвестной природы, одним из которых могут быть выделения хвоща. Эти факторы вызывают формирование эпителиоподобного варианта пигментной меланомы у гольяна. Доля пораженных ею рыб во всех исследованных участках бассейна к июлю растет и из года в год остается примерно одинаковой. Хвощ может быть и просто индикатором какого-то другого канцерогенного фактора или факторов. Предполагаемый опухолеродный фактор или факторы, чью природу предстоит еще установить, видимо, растворены в воде и распространяются с ее током. Вполне вероятно, что процесс бластомогенеза как-то связан и с низкой температурой воды и наблюдается в количестве, превышающем критический уровень в местах, где имеются родники или ручьи, берущие начало от подземных источников.

1. Агапова А.И., Бутримова Н.П. Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. М.: Наука, 1984. С. 159-170.
2. Боговский С.П. Этиология и распространение опухолей рыб в связи с антропогенным загрязнением // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1997. Вып. 321. С. 17-28.
3. Боговский С.П., Худолей В.В. Опухоли рыб, их распространение, хозяйственное значение и перспективы изучения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1987. Т. 156. С. 273-279.
4. Гашев С.Н., Турбасова Н.В. О причинах возникновения Гаффской болезни в Тюменской области // Актуальные проблемы медицины и биологии. Томск, 2003. С. 156-157. № 2.
5. Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н., Головин П.П., Евдокимова Е.Б., Юхименко Л.Н. Ихтиопатология. М.: Мир, 2003. 448 с.
6. О состоянии здоровья населения Республики Коми в 2009 году : государственный доклад. Сыктывкар: Министерство здравоохранения Республики Коми, 2010. 177 с.
7. Гусынин И.Л. Токсикология ядовитых растений. М.: Изд-во с.-х. лит-ры, 1962. 624 с.
8. Доровских Г.Н., Седрисева В.А., Степанов В.Г., Бознак Э.И. Встречаемость опухолей у *Phoxinus phoxinus* (L.), их влияние на организм гольяна, его паразитофауну и компонентное сообщество его паразитов // Паразитология. 2006. Т. 40. Вып. 3. С. 225-243.
9. Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Вострикова А.В., Шергина Н.Н. Встречаемость опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северная Двина и Печора // Биология внутр. вод. 2007. № 4. С. 76-82.
10. Журавлева Л.А. Влияние высшей водной растительности на гидрохимический режим пойменных водоемов Нижнего Днепра // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 3. С. 23-31.
11. Ильницкий А.П., Королев А.А., Худолей В.В. Канцерогенные вещества в водной среде. М.: Наука, 1994. 222 с.
12. Лукьяненко В.И. Токсикология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 216 с.
13. Хохлова Л.Г., Стенина А.С. Химический состав вод и диатомовые водоросли водотоков в верхнем течении реки Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН, 2004. С. 173-176.
14. Худолей В.В. Канцерогены: характеристики, закономерности, механизмы действия. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1999. 419 с.
15. Худолей В.В., Боговский С.П. Опухоли гидробионтов и мониторинг канцерогенных загрязнений водной среды // Успехи соврем. биологии. 1982. Т. 93. № 3. С. 466-472.
16. Чернышева Н.Б. Влияние абиотических и биотических факторов среды на паразитов молоди хищных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1979. Вып. 140. С. 143-156.
17. Щербаков Ю.А. Морфологические изменения, развивающиеся в органах рыб при привыкании к токсическим веществам // Реакции гидробионтов на загрязнения. М.: Наука, 1983. С. 113-116.

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ВИДОВОГО БОГАТСТВА ПАРАЗИТОВ И
КОЛИЧЕСТВА ВСКРЫТЫХ ОСОБЕЙ ХОЗЯИНА
(на примере представителей бореального предгорного
фаунистического комплекса)**

**THE RELATIONSHIP OF SPECIES RICHNESS AND NUMBER OF PARASITES
OF EXPOSED INDIVIDUALS MASTER**

(on the example of representatives of the boreal foothill faunistic complex)

Г.Н. Доровских, В.Г. Степанов

G.N. Dorovskikh, V.G. Stepanov

Рассмотрена зависимость выявленного числа видов паразитов от количества вскрытых особей рыб и величины водоема.

We consider the dependence of the identified number of species of parasites from the number of the fish and the value of the pond.

Ключевые слова: паразиты рыб, паразитофауна, *Phoxinus Phoxinus*, голец, *Thymallus thymallus*, хариус.

Key words: fish parasites, parasitefauna, *Phoxinus phoxinus*, minnow, *Thymallus thymallus*, grayling.

Введение

Наиболее простой количественной характеристикой разнообразия или компонентом многообразия [18] является общее число видов или видовое богатство [23, 24]. Полнота выявления видового состава зависит от объема взятой выборки. Эта задача решается на основе выборочного метода, применение которого связано с рядом проблем интерпретации полученного материала: какова репрезентативность полученных выборок; каков должен быть объем выборки; как сравнивать между собой выборки различного размера? Другой аспект проблемы – существование предела ожидаемому числу видов [4]. При увеличении размеров выборки видовое богатство может возрастать иногда без видимого предела [25]. Следовательно, задача сводится к выяснению зависимости ожидаемого видового богатства паразитов от затраченного выборочного усилия, под которым можно понимать число выборок хозяина, пропорциональное площади обследованного водоема или водоемов, или суммарное число его особей.

Вопрос о необходимом объеме выборки при ихтиопаразитологических исследованиях всегда стоял достаточно остро [1-3, 5-7, 17, 19, 22]. Решался он, в основном, на примере изучения паразитофауны морских рыб и рыб арктического

пресноводного фаунистического комплекса. Однако применимы ли полученные выводы при исследовании паразитофауны рыб, принадлежащих к другим фаунистическим комплексам, предстоит еще проверить.

В случае обычных паразитолого-фаунистических исследований водоема принято обследовать по 15 взрослых рыб каждого вида [1-3, 5-7]. При этом охватываются почти все виды паразитов, за исключением редких, зараженность которыми ниже 10%, т.е. этот объем вскрытий достаточно полно освещает паразитофауну исследуемого вида хозяина [17, 19]. В рыбоводных хозяйствах при регулярных обследованиях число вскрываемых рыб может быть сокращено до 10. Такой объем выборки позволяет обнаружить 80% паразитов всех систематических групп [22].

Анализ материалов по паразитофауне нескольких видов рыб показал [19], что выявление достаточно полного набора видов паразитов может быть достигнуто при вскрытии 40-50 экз. данного вида хозяина. Для однородно и плотно зараженных рыб объем выборок может равняться 20-45 экз. Для рыб, слабо зараженных или имеющих в паразитофауне много редких видов, необходимы выборки в 60-70 экз. [19, 22]. Для решения ряда частных вопросов, например при более подробных сравнениях паразитофаун, количество вскрытий должно быть увеличено до 50 и даже 100 экз. каждого вида рыб [1-3, 5, 6, 19].

Итак, рекомендованы следующие объемы выборок: 10, 15, 25, 40-50, 60-70 и 100 экз. рыб. Попробуем выяснить применимость их при изучении видового состава паразитов рыб, относящихся к бореальному предгорному фаунистическому комплексу, обитающих в разных бассейнах и разных по величине водотоках.

Материал и методика

Основой для работы послужили материалы фаунистических исследований паразитов двух видов рыб, гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) (Salmoniformes, Thymallidae), из бассейнов рек Печора, Мезень и С. Двина:

1. Верхняя Печора, район устья р. Левобережная Гаревка, в 2001-2010 гг. исследовано 383 экз. гольяна, в 2002-2005 гг. – 105 экз. хариуса.

2. Средняя Печора, район пос. Якша (Троицко-Печорский р-н), в 2002-2010 гг. на наличие паразитов изучено 484 экз. гольяна.

3. Верхняя Печора (верхнее течение р. Печоры, р. Б. Порожня, р. Б. Шежим, р. Б. Шайтановка, р. Кедровка), Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, в 2002-2010 гг. в паразитологическом отношении изучены 1704 экз. гольяна, в 1988-2005 гг. – 267 экз. хариуса.

4. Среднее течение р. Човью (приток р. Вычегды, впадающей в р. С. Двина), район пос. В. Чов (микрорайон г. Сыктывкара), в 1996-2009 гг. на наличие паразитов исследовали 1086 гольянов.

5. Бассейн р. Луза (р. Луза, р. Н. Чекша, р. Улчекша), приток верхнего течения р. С. Двины, в 2002-2003 гг. в паразитологическом отношении исследованы 360 экз. гольяна.

6. Р. Сухона, приток р. С. Двины, в 2010-2011 гг. на наличие паразитов изучены 49 экз. хариуса.

7. Бассейн р. Мезень (верхнее течение р. Мезени, притоки р. Вашки – р. Ертом, р. Кула), в 1990-1994 гг. исследовали 54 экз. гольяна, в 1989-1994 гг. – 79 экз. хариуса (верхнее течение р. Мезень, ее притоки – р. Вашка, р. Б. Пысса).

Всего в 1983-2010 гг. вскрыто 4683 экз. гольяна (из бассейна р. Печоры – 2281 экз., р. С. Двина – 2348, р. Мезень – 54 экз.) и 587 экз. хариуса (бассейн р. Печоры – 394 экз., р. С. Двина – 155, р. Мезень – 79 экз.). Вскрытие рыб осуществлено по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Из анализируемых видовых списков паразитов гольяна и хариуса исключены инфузории.

Протоколы вскрытий рыб, составленные в указанные выше годы, были разложены по времени отлова соответствующих особей рыб. Согласно порядковым номерам вскрытых рыб в таблицах отмечали число видов паразитов, что были найдены к моменту исследования следующего экземпляра хозяина плюс новый или новые виды паразитов, если таковые были обнаружены во вскрываемой рыбе. Далее были построены графики зависимости числа найденных видов паразитов от количества вскрытых особей хозяина.

Результаты

Гольян. У гольяна из р. Човью нашли 26 видов паразитов. У первых 15 рыб отметили 38.5% видов паразитов, 25 – 53.8%, 50 – 69.2%, 100 – 76.9%, 250 – 88.5% их видов (рис. 1а). Видовой состав паразитов выявлен на 80% (21 вид) при изучении 106 экз. гольяна, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.2 вида. Материал собран с учетом сезонной динамики паразитофауны гольяна [8, 9, 16].

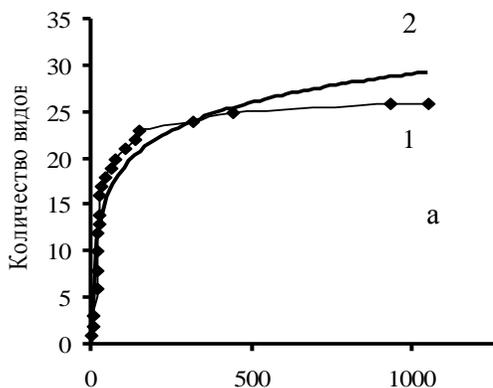
Из русла р. Печоры в районах устья р. Гаревки и пос. Якша у гольяна обнаружили по 30 видов паразитов. В 1-м случае у первых 15 рыб отметили 40% видов паразитов, 25 – 43.3%, 50 – 70%, 100 – 76.7%, 250 – 90% их видов (рис. 1б). У 114 вскрытых рыб выявили 80% (24 вида) видов паразитов гольяна из этого района, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.21 вида паразитов. Во 2-м случае у первых 15 рыб было 30% видов паразитов, 25 – 50%, 50 – 56.7%, 100 – 80%, 250 – 93.3% их видов (рис. 1в). Видовой состав паразитов гольяна в объеме 80% (24 вида) зарегистрирован на 86 вскрытии, на каждую изученную

рыбу пришлось по 0.28 вида паразитов. При сборе материала учтена сезонная динамика паразитофауны гольяна [14].

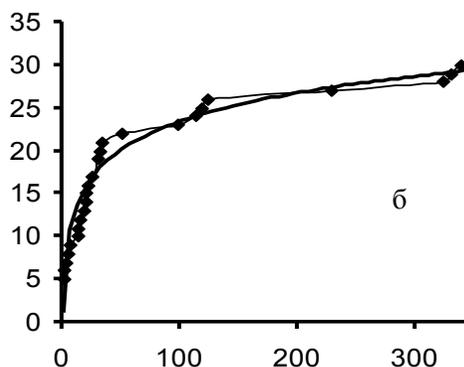
В бассейне верхнего течения р. Печоры у гольяна выявили 43 вида паразитов. У первых 15 рыб было 30.2% их видов, 25 – 32.5%, 50 – 48.8%, 100 – 69.7%, 250 – 83.7% видов паразитов (рис. 1г). Видовой состав паразитов в объеме 80% (35 видов) зарегистрирован на 170 вскрытом экземпляре гольяна, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.21 вида.

В составе паразитофауны гольяна из бассейна р. Лузы отмечено 22 вида. У первых 15 рыб нашли 72.7% видов паразитов, 25 – 77.3%, 50 – 81.8%, 100 – 90.9% их видов (рис. 1д). Видовой состав паразитов в объеме 80% (18 видов) выявлен уже на 27 вскрытии, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.67 вида паразитов. Материал собран с учетом сезонной динамики паразитофауны гольяна [11, 15, 16].

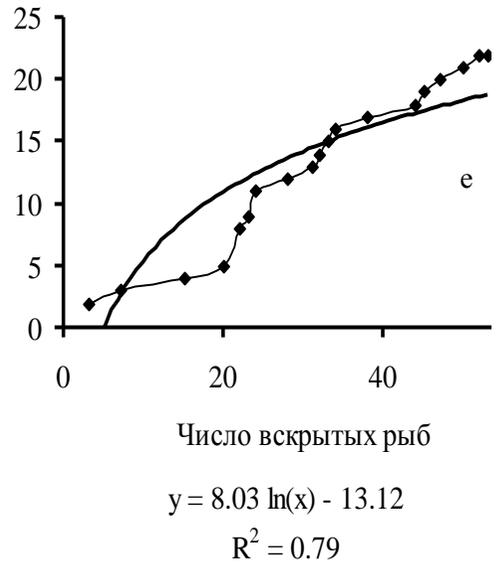
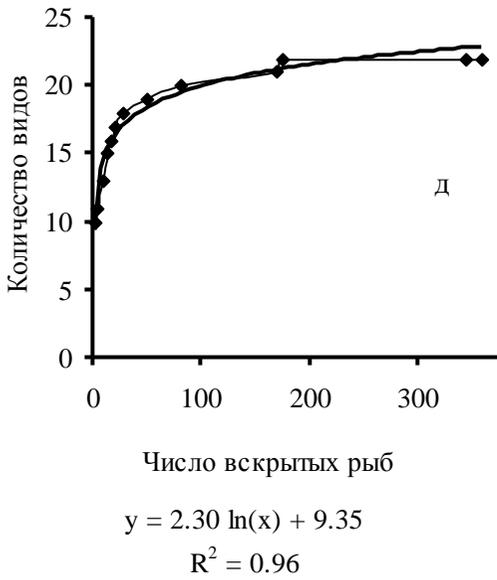
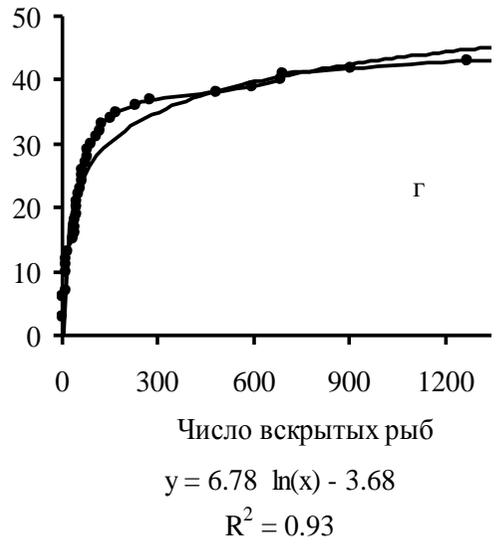
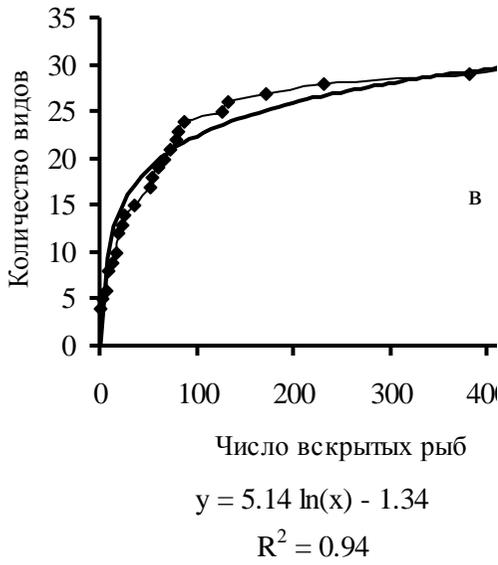
Из верхнего течения р. Мезени и притоков р. Вашки (р. Ертом, р. Кула) у гольяна нашли 22 вида паразитов. У первых 15 рыб было 54.5% их видов, 25 – 63.6%, 50 – 95.4% видов (рис. 1е). На 44 вскрытии рыб выявили 80% (18 видов) видового состава паразитофауны гольяна этого бассейна, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.41 вида паразитов. Материал собран в основном в июле и августе, когда паразиты прошлого года рождения отмирают, а новое их поколение только появляется [8, 14].

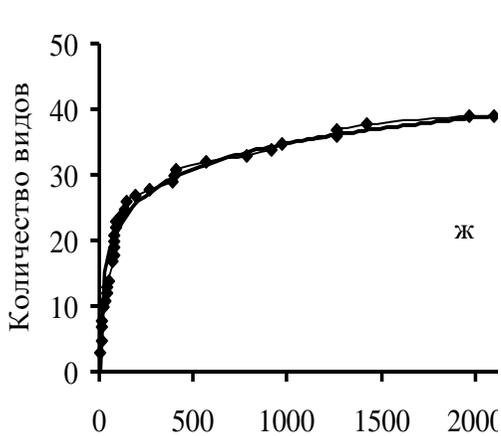


Число вскрытых рыб
 $y = 4.44 \ln(x) - 1.58$
 $R^2 = 0.88$



Число вскрытых рыб
 $y = 4.82 \ln(x) + 1.11$
 $R^2 = 0.95$

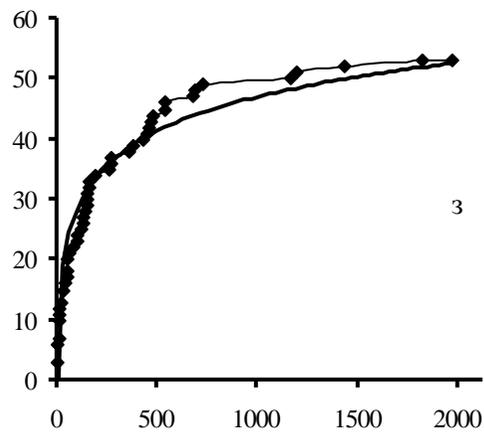




Число вскрытых рыб

$$y = 5.66 \ln(x) - 4.34$$

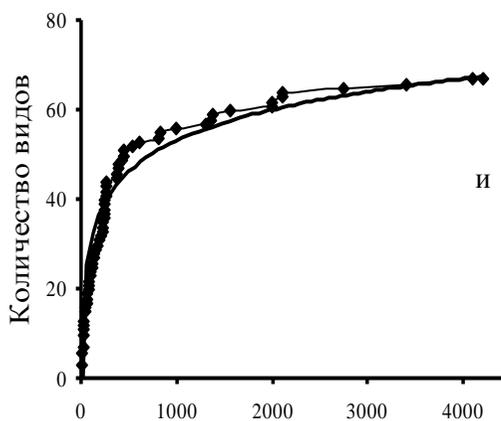
$$R^2 = 0.96$$



Число вскрытых рыб

$$y = 8.17 \ln(x) - 9.57$$

$$R^2 = 0.94$$



Число вскрытых рыб

$$y = 9.95 \ln(x) - 15.65$$

$$R^2 = 0.93$$

Рис. 1. Кривые зависимости количества обнаруженных видов паразитов у гольяна от числа вскрытий

1 – экспериментальные данные; 2 – тренд; а – р. Човью; б – р. Печора в р-не устья р. Гаревки; в – р. Печора в р-не пос. Якша; г – бассейн р. Печоры (верхнее течение); д – бассейн р. Лузы; е – бассейн р. Мезени; ж – бассейн р. С. Двины; з – бассейн р. Печоры; и – водоемы северо-востока европейской части России

В бассейне р. С. Двины у голяна обнаружено 39 видов паразитов. У первых 15 рыб нашли 23.1% их видов, 25 – 48%, 50 – 35.9%, 100 – 59%, 250 – 69.2% видов паразитов (рис. 1ж). На 564 вскрытии рыб выявили 80% (32 вида) видов из состава его паразитофауны, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.06 вида паразитов.

В бассейне р. Печоры у голяна отмечено 53 вида паразитов. У первых 15 рыб нашли 22,6% их видов, 25 – 26.4%, 50 – 32.1%, 100 – 43.4%, 250 – 64.2% вида паразитов (рис. 1з). Видовой состав паразитов голяна в объеме 80% (43 вида) от выявленных у него в бассейне р. Печоры зарегистрирован на 464 вскрытии рыбы. На каждую исследованную особь голяна пришлось по 0.09 вида паразитов.

В составе паразитофауны голяна из бассейнов главных рек северо-востока европейской части России зарегистрировано 67 видов. У первых исследованных 15 рыб обнаружили 17.9% видов паразитов, 25 – 20.9%, 50 – 25.4%, 100 – 35.8%, 250 – 61.2% видов инвадентов (рис. 1и). Видовой состав паразитов голяна в объеме 80% (54 вида) выявлен на 799 вскрытии, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.07 вида паразитов.

Хариус. Из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки у хариуса найдено 16 видов паразитов. У первых 15 рыб отметили 56.3% видов паразитов, 25 – 62.5%, 50 – 81.3%, 100 – 100% их видов (рис. 2а). На 44 вскрытии выявили 80% (13 видов) видов паразитов хариуса из этого района, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.29 вида.

В бассейне верхнего течения р. Печоры у хариуса выявили 22 вида паразитов. У первых 15 рыб было 45.5% их видов, 25 – 50.0%, 50 – 68.2%, 100 – 77.3%, 250 – 95.5% видов паразитов (рис. 2б). Видовой состав паразитов в объеме 80% (18 видов) зарегистрирован на 111 вскрытии, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.16 вида.

В бассейне р. Печоры у хариуса отмечено 25 видов паразитов. У первых 15 рыб нашли 36% их видов, 25 – 48%, 50 – 60%, 100 – 72%, 250 – 88% видов паразитов (рис. 2в). Видовой состав паразитов в объеме 80% (20 видов) от выявленных у хариуса в этом бассейне зарегистрирован на 178 вскрытии. На каждую исследованную особь хариуса пришлось по 0.11 вида паразитов.

В бассейне р. Печоры материал по паразитофауне хариуса собран с учетом ее сезонной динамики [21].

В бассейне р. С. Двины у хариуса обнаружено 23 вида паразитов. У первых 15 рыб нашли 33.3% их видов, 25 – 50%, 50 – 83.3%, 100 – 95.8%, 250 – 100% видов паразитов (рис. 2г). У первых 47 вскрытых рыб выявили 80% (19 видов) видов из состава его паразитофауны, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.4 вида паразитов.

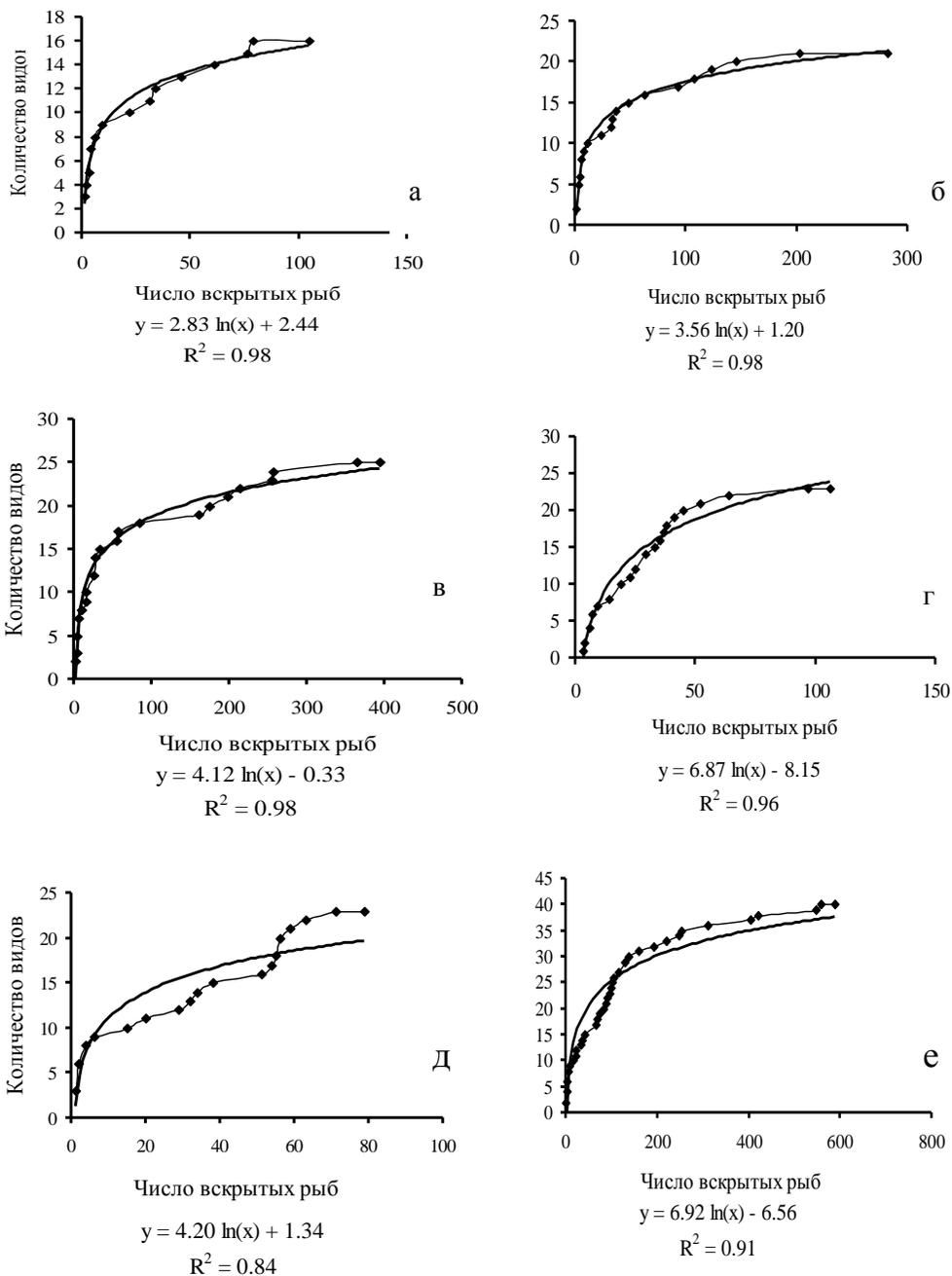


Рис. 2. Накопление видового богатства паразитов хариуса при увеличении объема выборки

а – р. Печора в районе устья р. Гаревки; б – бассейн р. Печоры (верхнее течение);
 в – бассейн р. Печоры; г – бассейн р. С. Двины; д – бассейн р. Мезени;
 е – водоемы северо-востока европейской части России. Обозначения как на рис. 1

Из верхнего течения р. Мезени и ее притоков р. Вашки и р. Б. Пыссы у хариуса нашли 23 вида паразитов. У первых 15 рыб было 43.5% их видов, 25 – 47.8%, 50 – 65.2% видов (рис. 2д). Видовой состав паразитофауны хариуса из этого бассейна в объеме 80% (18 видов) выявлен при вскрытии первых 56 рыб, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.21 вида паразитов.

В бассейнах рек С. Двина и Мезень материалы по паразитофауне хариуса собраны без учета ее сезонной динамики [12].

В составе паразитофауны хариуса из бассейнов главных рек северо-востока европейской части России зарегистрировано 40 видов. У первых 15 рыб обнаружили 23% видов паразитов, 25 – 30%, 50 – 37.5%, 100 – 60%, 250 – 85% видов инвадентов (рис. 2е). Видовой состав паразитов хариуса в объеме 80% (32 вида) выявлен на 180 вскрытии, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.18 вида паразитов.

Обсуждение

У гольяна из русла р. Печоры последние 30-е виды *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761) и *Argulus coregoni* Thorell, 1864 в составе его паразитофауны в районе пос. Якша найдены у 426 экз., в районе устья р. Гаревки у 339 экз. соответственно. В 1-м случае 29-й вид паразита отмечен у 373 экз. хозяина, т.е. через 146 вскрытий после обнаружения 28-го вида. Во 2-м случае 27-й вид паразита зарегистрирован через 108 вскрытий рыб, 28-й – через 92. На каждый исследованный экземпляр гольяна добавлялось по 0.07 и 0.09 вида паразитов соответственно. У гольяна из р. Човью последний 26-й вид *Lernaea elegans* Leigh-Sharpe, 1925 обнаружен у 930 гольяна, т.е. через 510 вскрытий рыб после находки 25-го вида. На каждый исследованный экземпляр гольяна прибавлялось по 0.03 вида паразитов. Последний 43-й вид *Piscicola geometra* у гольяна из Верхней Печоры отмечен у 1268 рыбы, а 42-й вид у 1253. На каждый исследованный экземпляр гольяна добавлялось по 0.03 вида паразитов. Следующие 58, 44, 156 и 436 вскрытия рыб соответственно сведений о новых для этих районов видах паразитов не дали.

В составе паразитофауны хариуса последние виды *Mухobolus albovae* Krassilnikovain: Schulman, 1966 и *Cucullanus truttae* Fabricius, 1794 найдены у 79 рыбы в районе устья р. Гаревки и 203 его особи из бассейна верхнего течения р. Печоры. В 1-м случае 15-й вид паразита отмечен у 76 экз. хозяина, т.е. через 16 вскрытий рыб после обнаружения 14-го вида. Во 2-м случае для обнаружения 21-го вида паразита потребовалось исследовать 201 рыбу. На каждый исследованный экземпляр хариуса прибавлялось по 0.2 и 0.11 вида паразитов соответственно. Следующие 26 и 64 вскрытия рыб сведений о новых для этого района видах паразитов не принесли.

Видимо, выявленные видовые богатства паразитов у гольяна и хариуса из изученных рек и их участков близки к своему предельному значению. Сравнимы с ними при сопоставимых значениях числа вскрытых рыб объемы фаун паразитов у гольяна и хариуса из других водотоков (табл. 1, 2). В последнем примере более всего особей гольяна на наличие паразитов изучено из р. Кылымью, здесь и выявлено наибольшее число видов его паразитов. Между находкой последнего и предпоследнего видов паразитов было вскрыто 133 его особи. При фаунистических работах такое количество рыб редко исследуют из одного водоема. Более всего особей хариуса на наличие паразитов просмотрено из р. Илыч, здесь у него выявлено и больше видов паразитов.

Последние 39-й вид *Lernaea elegans* из бассейна р. С. Двины и 53-й вид *Piscicola geometra* из бассейна р. Печоры выявлены у 1964 и 1825 экз. гольяна. У хариуса последние 24-й вид *Bunodera luciopercae* (Mueller, 1776) в бассейне р. С. Двины и 25-й вид *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1802) в бассейне р. Печоры найдены у 97 и 365 экз. рыб. На каждую исследованную особь гольяна из бассейнов рек С. Двина и Печора прибавлялось по 0.02 и 0.03 вида паразитов, хариуса – 0.25 и 0.07 вида инвадента соответственно. Дополнительно исследованные 384 и 456 экз. гольяна, 58 и 29 экз. хариуса не добавили новых видов в состав фаун их паразитов в указанных бассейнах. Выявленные видовые богатства паразитов у гольяна и хариуса из этих двух бассейнов, видимо, близки к предельному значению.

Последние 67-й вид *Lernaea elegans* и 40-й вид *Bunodera luciopercae* в бассейнах главных рек северо-востока европейской части России найдены у 4083 экз. гольяна и 558 экз. хариуса соответственно. На каждую исследованную особь гольяна и хариуса добавлялось по 0.02 и 0.07 вида паразитов. Вскрытие дополнительных 590 экз. гольяна и 29 экз. хариуса не добавило в состав их паразитофаун новых для исследуемого района видов. Указанные видовые богатства паразитов у гольяна и хариуса из этого района, видимо, близки к предельному значению.

Итак, на ограниченных по протяженности участках рек при вскрытии 15 экз. рыб выявлено менее половины видового состава паразитов гольяна и около половины видового состава паразитов хариуса. Объем в 80% видов паразитов у гольяна зарегистрирован при изучении 86, 106, 114 и 170 экз. рыб, у хариуса – 44 и 111 экз. рыб.

Таблица 1

Число видов паразитов у голяна из разных водотоков [по: 10, 13]

Реки	Число найденных видов паразитов	Количество вскрытых рыб	Номер рыбы, у которой нашли последний вид паразита	Номер рыбы, у которой нашли предпоследний вид паразита
Бассейн р. Камы				
Каменка	16	15	12	11
Расья	14	16	14	11
Бассейн р. С. Двины				
Притоки р. Сысолы	23	105	67	33
Важью	11	30	19	16
Поинга	16	30	24	16
Б. Визинга	15	180	141	123
Кылтымью	24	414	365	232
Верховья Вычегды	19	105	64	44
Бассейн р. С. Кельтма	12	30	12	9
Вычегда у с. Помоздино	18	45	39	35
Вымь	18	67	-	-
Луза	18	105	46	20
Н. Чекша	17	105	61	30
Улчекша	20	135	85	79
Бассейн р. Мезени				
Ертом	16	17	17	14
Кула	12	16	16	15
Бассейн р. Печоры				
Б. Порожня	19	120	116	106
Б. Шежим	18	15	8	7
Б. Шайтановка	18	85	72	64
Кедровка	21	90	39	37
Печора у с. Усть-Унья	12	15	15	9
Печора у с. Усть-Унья	16	45	32	31
Печора в 2 км выше пос. Якша (Старичка)	19	30	28	26
Сойва	7	15	14	13
Н. Омра	12	15	12	8
Щугор	15	36	-	-
Б. Емель	12	15	15	6
Печора у г. Печора	13	19	-	-
Бассейн р. Усы				
Бассейн р. Усы	28	203	-	-
М. Сыня	14	15	12	8
Б. Макариха	10	15	13	11
Колва	26	173	-	-

Таблица 2

Число видов паразитов у хариуса из разных водотоков [по: 12]

Реки	Число найденных видов паразитов	Количество вскрытых рыб	Номер рыбы, у которой нашли последний вид паразита	Номер рыбы, у которой нашли предпоследний вид паразита
1	2	3	4	5
Бассейн р. Камы				
Узян	9	12	-	-
Чусовая	8	12+?	-	-
Бассейн р. С. Двины				
Сухона	9	20	-	-
Луженьга	9	15	5	5
Шарденьга	9	16	14	9
Вага	7	15	15	3
Пинега и ее притоки	14	110	-	-
Пинега	5	13	3	3
Бассейн р. Вычегды				
Вычегда у с. Пузла	8	10	7	5
Эн-ю	7	10	5	2
М. Небь	11	11	10	6
Важью	13	15	15	15
Поинга	8	10	8	4
Вымь	5	2	14	8
Елга (приток р. Вымь)	12	11	8	5
Бассейн р. Мезени				
Мезень (верховья)	18	50	34	33
Пысса	9	5	-	-
Вашка	15	24	-	-
Бассейн р. Печоры				
М. Порожня	10	25	-	-
Б. Порожня	9	13	-	-
Печора (верховья)	8	12	-	-
Печора (устье р. Гаревка)	16 (7-9-10)	105	72	48
Б. Шежим	13	15	-	-
Шайтановка	11	20	-	-
Печора у кордона Полой	9	30	-	-
Печора (1940-е годы, верх)	9	38	-	-
Печора (1950-е годы, верх)	9	15	-	-

1	2	3	4	5
Печора (1940-е годы, сред)	7	44	-	-
Печора (1950-е годы, сред)	11	22	-	-
Ильч	12	45	36	34
Щугор (1970-е годы)	9	46	-	-
Б. Паток	5	10	9	5
Печора (1950-е годы, низ)	6	4	-	-
Ижма	7	15	12	10
Б. Кедва	10	30	17	16
Пижма	7	15	9	7
Шапкина	7	12	-	-
Бассейн р. Усы				
Бассейн р. Усы	11	47	-	-
Б. Макариха	4	15	4	3
Фома-Ю	7	15	11	9
Плаунты (озеро)	4	15	9	6

На каждую вскрытую особь голяна пришлось по 0.20-0.28 вида паразитов, хариуса – 0.16-0.29 их вида.

При изучении ихтиопаразитофауны бассейнов рек С. Двина и Печора вскрытие 15 экз. рыб соответствующего вида позволило выявить менее четверти видов паразитов голяна и меньше половины видового состава паразитов хариуса. Видовой состав паразитов на 80% был изучен при исследовании 564 и 464 экз. голяна, 47 и 178 экз. хариуса. На каждую вскрытую особь голяна пришлось по 0.06-0.09 вида паразитов, хариуса – 0.4-0.11 их вида.

При исследовании фауны паразитов рыб из бассейнов главных рек северо-востока европейской части России вскрытие 15 экз. соответствующего их вида позволило выявить менее пятой части видов паразитов голяна и четверти видового состава паразитов хариуса. Видовой состав паразитов голяна и хариуса в объеме 80% выявлен на 799 и 180 вскрытии, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.07 и 0.18 вида паразитов соответственно.

Полученные данные позволяют утверждать, что вероятность добавления нового вида в состав паразитофауны голяна или хариуса из какого-либо участка водотока, бассейна или водоемов всего Северо-Востока Европы выражается в виде функции накопления, зависящей от числа вскрытых рыб и от уже накопленного видового богатства. В данном случае мерой выборочного усилия прежде всего служит число исследованных особей хозяина (табл. 3).

Рассмотрим два случая изучения паразитофауны голяна и один случай исследования паразитофауны хариуса, убедительно демонстрирующих зависимость полноты изученности паразитофауны этих видов рыб от ряда факторов.

**Накопление видового богатства паразитов гольяна и хариуса
при увеличении объема выборки**

Водоем	Гольян				Хариус			
	Число вскрытых рыб, экз	Количес- тво выявлен- ных видов паразитов	R ²	Уравнения {S = a ln (N) – b} S – видовое богатство (число видов); N – объем выборки; a, b – члены уравнения	R ²	Количес- тво выявлен- ных видов паразитов	Число вскрытых рыб, экз	
Водоёмы северо-востока европейской части России	4683	67	0.92	9.95 ln (N) – 15.65	6.92 ln (N) – 6.56	0.91	40	587
Бассейн р. Печоры	2281	53	0.93	8.17 ln (N) – 9.57	4.12 ln (N) – 0.33	0.98	25	394
Бассейн р. С. Двины	2348	39	0.96	5.66 ln (N) – 4.34	6.87 ln (N) – 8.15	0.96	23	155
Р. Печора в пределах заповедника (верхняя Печора)	1704	43	0.93	6.78 ln (N) – 3.68	3.81 ln (N) + 0.74	0.98	22	267
Р. Печора, пос. Якша	484	30	0.94	5.14 ln (N) – 1.34	-	-	-	-
Р. Печора, устье р. Гаревки	383	30	0.95	4.82 ln (N) + 1.11	2.83 ln (N) + 2.44	0.97	16	105
Р. Човью	1086	26	0.88	4.44 ln (N) – 1.58	-	-	-	-
Бассейн р. Лузы	360	22	0.95	2.36 ln (N) + 9.21	-	-	-	-
Бассейн р. Мезени	54	22	0.85	4.72 ln (N) + 0.54	4.20 ln (N) + 1.34	0.84	23	79

Первый случай – выявление видового состава паразитов гольяна из бассейна р. Лузы, где рыба отловлена на ограниченном участке, но из трех водотоков: Луза, Н. Чекша, Улчекша, в весенне-летне-осенний период года [11, 15]. Каждые две недели каждого месяца вскрыто равное количество особей гольяна. Последний 22-й вид *Muxobolus cybinae* Mitenev, 1971 найден у 175 экз. гольяна, на каждый исследованный его экземпляр добавлялось по 0.12 вида паразитов. У вскрытых далее 185 рыб новых видов инвадентов для этого района не обнаружено. У первых 15 рыб нашли 16 видов паразитов, 80% их видового состава выявлены при вскрытии 27 экз. гольяна, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.67 вида паразитов.

В бассейне р. Лузы видовой состав паразитов гольяна, видимо, выявлен достаточно полно.

Второй случай – исследование паразитофауны гольяна из бассейна р. Мезени. Здесь рыба отловлена в июле и августе, когда паразиты прошлого года рождения отмирают, а новое их поколение только появляется [11, 14-16], и из участков бассейна, один из которых находится ближе к его восточной границе (верхнее течение р. Мезени), а другие к западной (реки Ертом и Кула – притоки р. Вашки). При вскрытии первых 15 экз. гольяна выявлено более половины видового состава его паразитов, 80% видов паразитов зарегистрированы при объеме вскрытий 44 экз. рыб. На каждую исследованную рыбу пришлось по 0.41 вида паразитов. Последний 22-й вид *Pellucidhaptor merus* Zaika, 1961 обнаружен у 52 рыбы, на каждый исследованный экземпляр гольяна добавлялось по 0.42 вида паразитов. Поскольку бассейн р. Мезени по площади сопоставим с бассейнами рек С. Двина и Печора, то число видов паразитов у гольяна в нем (22 вида) должно быть сопоставимо с тем их количеством, что отмечены для гольяна из последних двух рек и их притоков (39 и 53 вида). Следовательно, видовой состав паразитов гольяна из бассейна р. Мезени исследован недостаточно полно, но из каждого в отдельности водотока полнота его выявления удовлетворительна (табл. 1). Кроме того, здесь у гольяна найдены несвойственные ему виды инвадентов *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) и *Caryophyllaeides fennica* (Schneider, 1902) [10]. Это объясняется тем, что до вскрытия рыбу разных видов держали в одной емкости.

Третий – изучение паразитофауны хариуса из верхнего течения р. Мезень и ее притоков р. Вашки и р. Б. Пыссы. У первых 15 рыб отметили менее половины видов паразитов. Видовой состав в объеме 80% выявлен при вскрытии 56 хариусов, на каждую исследованную рыбу пришлось по 0.21 вида паразитов. Последний 23-й вид *Tracheliastes polycolpus* Nordmann, 1832 обнаружен у 71 экз. хариуса, на каждую вскрытую рыбу пришлось по 0.32 вида паразитов. В этом случае не только из каждого названного водотока видовой состав паразитов хариуса выявлен достаточно полно (табл. 2), но и в целом в бассейне р. Мезени у

хариуса число видов паразитов (23 вида) практически равно таковому из бассейнов рек С. Двина и Печора (24 и 25 видов). Однако уверенности в полноте выявления его паразитофауны здесь нет. Высказанное сомнение опирается на характер кривой, отражающей связь между количеством исследованных рыб и выявленным числом видов паразитов (рис. 2д).

При проведении инвентаризационных исследований важно получить меру полноты обнаруженного списка видов и эффективности продолжения инвентаризации, что нашей работой не достигнуто. Однако ясно, что чем больше исследуешь особей хозяина, тем больше выявляешь у него видов паразитов. Со временем промежутки между находками новых видов становятся все длиннее и длиннее (число рыб больше и больше). Эта зависимость количества выявленных видов паразитов от числа вскрытых особей хозяина описывается степенной зависимостью [20], но гарантии на полноту выявления видового состава паразитов нет даже при вскрытии более 4000 экз. рыб, как нет и критерия оценки полноты его выявления. Всегда существует вероятность при последующих вскрытиях рыбы найти еще вид или несколько видов паразитов.

Из полученных результатов следует, что, во-первых, в современных условиях при фаунистических исследованиях изучение 15 экз. хозяина недостаточно, во-вторых, число вскрытий для разных видов рыб должно быть разным. Для выявления одного и того же процента видового состава паразитофауны гольяна и хариуса объем выборок разнится в 2-4 раза. В-третьих, в случае выяснения видового состава паразитов рыб из малых рек, можно исследовать 15 экз. хариуса и 30 экз. гольяна, из участков крупных водотоков – 50 и 100 экз. рыб соответственно, из значительных участков бассейнов рек около 100 экз. хариуса и до 200 экз. гольяна, из бассейнов крупных рек порядка 180 экз. хариуса и 500-600 экз. гольяна. При изучении паразитофауны хариуса и гольяна из водоемов региона (нескольких бассейнов рек) следует вскрыть не менее 200 экз. хариуса и 800 экз. гольяна. Сократить объем вскрытий позволяет учет сезона проведения работ, возраста хозяина и характера участка водоема, из которого отлавливают объекты. Рыбу следует брать половозрелую, средних размеров в период сформированного состояния паразитарных сообществ [8, 14, 15].

Так, паразитофауна гольяна и хариуса в бассейне р. С. Двины беднее, чем в бассейне р. Печоры, а зараженность паразитами рыбы ниже. В связи с этим из Северо-Двинского бассейна надо исследовать большее число особей хозяина и на большей территории.

Итак, задача, сводившаяся к выяснению зависимости ожидаемого видового богатства паразитов от затраченного выборочного усилия, под которым понимается число выборок хозяина, пропорциональное площади обследованного водоема или водоемов, или суммарное число его особей, решается не просто. Рекомендованные объемы выборок: 10, 15, 25, 40-50, 60-70 и 100 экз. рыб,

применимы не всегда. Объем необходимого числа вскрытий особей рыб при инвентаризации фауны их паразитов определяется:

1. Величиной и характером водоема или бассейна.
2. Временем (сезоном) сбора материала. Лучше в апреле-июне, когда паразитофауна большинства рыб наиболее богата видами.
3. Видовой принадлежностью исследуемой рыбы.
4. Возрастом рыбы, лучше половозрелой, но не предельных возрастов.
5. Квалификацией сборщика.

1. Быховская-Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 64 с.
2. Быховская-Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1969. 109 с.
3. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб : руководство по изучению. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1985. 122 с.
4. Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Шурганова Г.В. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжский экологический журнал. 2004. №3. С. 227-245
5. Гусев А.В. Методика сбора и обработки материалов по моногенам. М.: ЗИН АН СССР, 1978. 34 с.
6. Гусев А.В. Методика сбора и обработки материалов по моногенам, паразитирующим у рыб. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1983. 47 с.
7. Догель В.А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Методика и проблемы ихтиопаразитологических исследований // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1933. Т. 62. Вып. 3. С. 247-268.
8. Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. Т. 38. Вып. 5. 2004. С. 413-425.
9. Доровских Г.Н., Голикова Е.А. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов молоди гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. Т. 43. Вып. 2. 2009. С. 161–171.
10. Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Шергина Н.Н. Паразитофауна и микобиота гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2009. 114 с.
11. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северной Двины // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 3. 2009. С. 33-43.
12. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Паразитофауна рыб и рыбообразных из водоемов северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2010. 192 с.
13. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Дополнения по паразитофауне рыб рек С. Двина и Печора // Паразитофауна окуневых рыб Percidae Cuvier, 1816 из водоемов

северо-востока европейской части России : монография. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского ун-та, 2011. С. 79-86.

14. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из реки Печоры // Паразитология. Т. 45. Вып. 4. 2011. С. 277-286.

15. Доровских Г.Н., Степанов В.Г. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне реки Луза // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 9. 2011. С. 41-48.

16. Доровских Г.Н., Терещенко В.Г. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. Т. 43. Вып. 1. 2009. С. 46-56.

17. Мамонтова О.В., Румянцев Е.А. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия : материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24-28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 320-323.

18. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

19. Петрушевский Г.К., Петрушевская М.Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Т. 19. 1960. С. 333-343.

20. Снегирева М.С., Фадеева Г.А., Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б. Анализ видовой структуры паразитофауны прыткой ящерицы на основе принципа самоподобия // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. № 2(2). 2010. С. 456-461.

21. Степанов В.Г., Доровских Г.Н. Экология паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и хариуса *Thymallus thymallus* (L.) и их компонентные сообщества в бассейнах рек северо-востока европейской части России // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 7. 2008. С. 39-48.

22. Чернышева Н.Б., Кузнецова Е.В., Воронин В.Н., Стрелков Ю.А. Паразитологическое исследование рыб : методическое пособие. СПб.: ФГНУ «ГосНИОРХ», 2009. 20 с.

23. Hurlbert S.H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // Ecology. Vol. 52. 1971. P. 577-586.

24. McIntosh R.P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. Vol. 48. 1967. P. 392-404.

25. Taylor L.R., Kempton R.A., Woivod I.P. Diversity statistics and the log-series model // J. Anim. Ecol. Vol. 45. 1976. P. 255-272.

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ САПРОКСИЛЬНЫХ
НАСЕКОМЫХ В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. СЫКТЫВКАРА**

**BIOLOGICAL DIVERSITY OF SAPROXYLIC INSECTS
IN THE VICINITY OF SYKTYVKAR**

А.Ф. Ишкаева, И.А. Грошева
A.F. Ishkaeva, I.A. Grosheva

Обнаружено 144 вида сапроксильных насекомых из шести отрядов. Наиболее разнообразными по числу видов семействами являются Staphylinidae (29 видов), Elateridae (11), Leiodidae (9) из отряда Coleoptera, а также семейство Ichneumonidae (15 видов) из отряда Hymenoptera.

Трофическая структура сообщества сапроксильных насекомых представлена девятью основными группами. Наибольшее количество видов относится к факультативным сапро-мицетофагам и факультативным хищникам и к мицето- и миксомицетофагам.

Наибольшее разнообразие видов сапроксильных насекомых отмечено на II и III стадиях разложения как хвойных, так и лиственных пород деревьев. Наиболее высокий уровень разнообразия сообществ сапроксильных насекомых отмечен в ельнике-черничнике. Сходство комплексов сапроксильных насекомых различных биотопов довольно низкое (на уровне 34 %), что говорит о достаточной их обособленности.

Material was collected in the vicinity of Syktyvkar in June and July 2010-2011 in the four different forest biotopes. More than 1370 specimens of saproxylic insects were collected. The usual methods of the entomological materials collection were used.

144 species of saproxylic insects from six orders were found. The most diverse number of species was investigated in families Staphylinidae (29 species), Elateridae (11), Leiodidae (9) (Coleoptera) and in family Ichneumonidae (15 species) (Hymenoptera).

The trophic structure of the saproxylic insects' community is represented by nine groups. The greatest number of species belongs to the optional sapro-mycetophages and facultative predators and myceto- and myxomycetofages.

The greatest diversity of saproxylic insects' species is noted at the second and the third stages of decomposition of coniferous and deciduous trees. The highest level of diversity of saproxylic insects' communities was observed in spruce-myrtillus forest. The similarity of saproxylic insects complexes of the different habitats is rather low (at 34%), it indicates their sufficient isolation.

Ключевые слова: сапроксильные насекомые, гнилая древесина, сапро-мицетофаги, жесткокрылые.

Key words: saproxylic insects, decayed wood, sapro-mycetophagous, beetles.

Введение

Насекомые, заселяющие гнилую древесину и ксилотрофные грибы, – одна из наиболее интересных и важных групп лесных насекомых, однако до сих пор она остаётся недостаточно изученной. Деятельность сапроксильных насекомых интенсифицирует процесс круговорота веществ в лесных экосистемах. Наличие их в лесу указывает на устойчивость биоценоза. Личинки и имаго насекомых данной группы участвуют в утилизации древесины на различных этапах ее разрушения. Среди этой группы есть виды, которые являются переносчиками фитопатогенных бактерий и спор грибов; они способствуют разрушению древесины и ее скорейшему разложению. В данную группу насекомых входят также хищники и паразиты, участвующие в регуляции численности стволовых вредителей. Несмотря на свою важную биоценотическую роль, сапроксильные насекомые на территории Республики Коми (РК) исследованы ещё недостаточно, поэтому изучение данной группы насекомых представляет на сегодняшний день большой практический и теоретический интерес.

Некоторые сведения по фауне и экологии сапроксильных насекомых РК можно найти в ряде работ [2, 7, 8, 14, 15, 17, 20]. Однако необходимо отметить, что при изучении насекомых, обитающих на деревьях, исследователи наибольшее внимание традиционно уделяли стволовым вредителям и их естественным врагам. Эти группы среди ксилобионтных насекомых исследованы наиболее полно. По сравнению с ними, сапроксильные виды – обитатели гнилой, разлагающейся древесины (сапро-ксилофаги, сапро-ксило-мицетофаги), а также обитатели ксилотрофных грибов и миксомицетов, менее изучены, несмотря на то, что они также играют важную роль в жизни леса.

Материал и методика

Исследования проведены в июне-июле 2010-2011 гг. в разных типах лесов в окрестностях г. Сыктывкара (Эжвинский район): сосняке-черничнике (участок № 1), елово-берёзовом разнотравном лесу (№ 2), ельнике-черничнике (№ 3), березняке разнотравном (№ 4) (рис. 1).

Для сбора материала использованы общепринятые в энтомологии методы отлова насекомых [4, 18, 19]. Производили ручной сбор имаго насекомых и их

преимагинальных стадий с различных субстратов. Для сбора летающих дендробионтных насекомых применяли оконные ловушки.

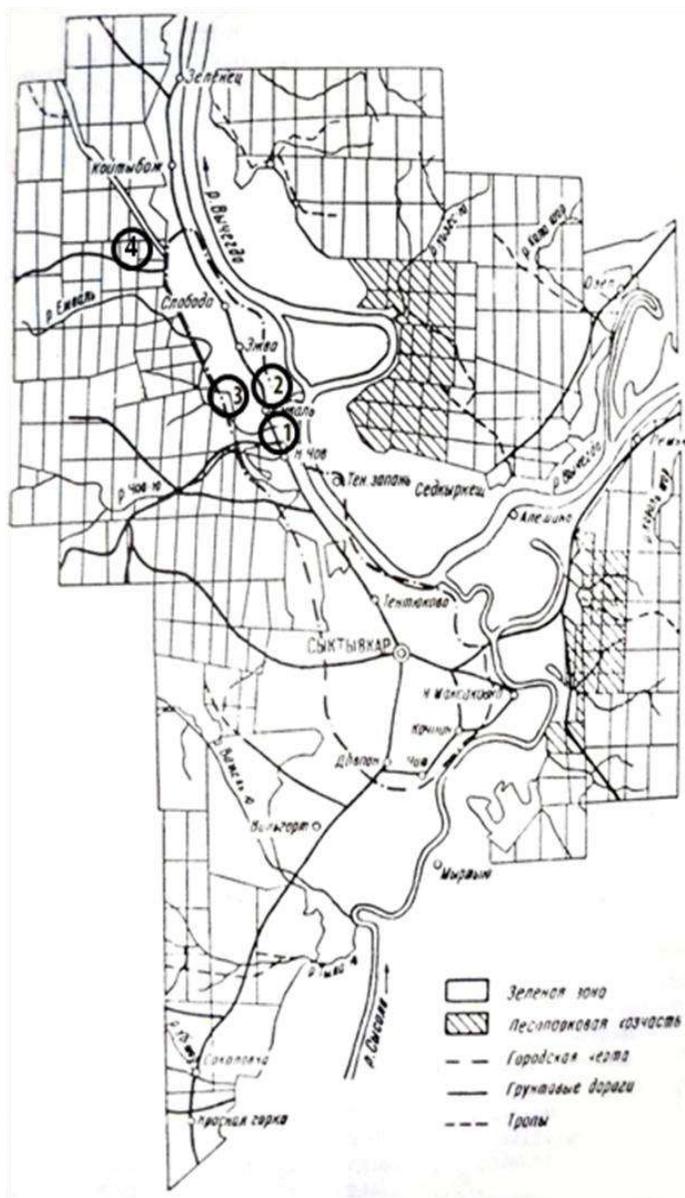


Рис. 1. Карта-схема окрестностей г. Сыктывкара.

1 – участок №1; 2 – №2; 3 – №3; 4 – № 4

Для оценки биологического разнообразия сообществ сапроксильных насекомых использовали следующие показатели:

1. Индекс разнообразия Шеннона:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i ,$$

где p_i – доля особей i -го вида.

Выравненность видов по обилию охарактеризовали с помощью показателя выравненности Шеннона (E), индексов Бергера-Паркера (d) и Симпсона (D):

2. Показатель выравненности, вычисляемый на основе индекса Шеннона (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному):

$$E = H' / H_{\max} = H' / \ln S,$$

где H' – отмеченное число видов в выборке; H_{\max} – ожидаемое число видов в выборке; S – число видов в выборке.

3. Индекс Бергера-Паркера:

$$d = N_{\max}/N,$$

где N_{\max} – число особей самого обильного вида, N – общее число особей.

4. Индекс Симпсона:

$$D = \sum \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right),$$

где n_i – число особей i -го вида, N – общее число особей.

Для выявления видового сходства сообществ сапроксильных насекомых исследованных биотопов построена дендрограмма на основе расчёта индекса Жаккара по методу простого среднего присоединения объектов [13].

5. Индекс Жаккара:

$$I_j = a / (a + b + c),$$

где a – число общих видов для двух списков; b – число видов, имеющих только во втором списке; c – число видов, имеющих только в первом списке.

Для выявления уровня доминирования различных видов сапроксильных насекомых в исследованных биотопах подсчитывали относительное обилие видов (в процентах); результаты анализировали с помощью шкалы Энгельмана [21].

Результаты

Таксономическая структура фауны сапроксильных насекомых

В ходе проведённых исследований собрано 1373 экз. сапроксильных насекомых из 6 отрядов: Coleoptera, Hymenoptera, Psocoptera, Diptera, Hemiptera, Collembola. Наибольшее количество особей принадлежат к отрядам Coleoptera (84.9%), Collembola (6.2%) и Hymenoptera (4.7%) (рис. 2).

Собранные сапроксильные насекомые относятся к 144 видам. Ведущими отрядами являются Coleoptera (122 вида из 85 родов, 30 семейств) и Hymenoptera (17 видов из 12 родов, 2 семейств).

Наиболее богаты видами семейства жуков Staphylinidae (29 видов), Elateridae (11), Leiodidae (9) и сем. Ichneumonidae (15) из перепончатокрылых.

Массовыми оказались следующие виды: *Nicrophorus vespilloides* (Hbst.), *Lordithon lunulatus* (L.), *Catops nigrita* Er., *Anisotoma humeralis* (F.), *Aspidiphorus orbiculatus* Gyll.

Кроме того, обнаружены, но не определены до вида, представители отр. Diptera из сем. Sciariidae (Сциариды) и сем. Мусетопхилидае (Грибные комарики). Сциариды встречаются на лиственных деревьях и являются сапро-ксилофагами. Для грибных комариков характерна мицетофагия.

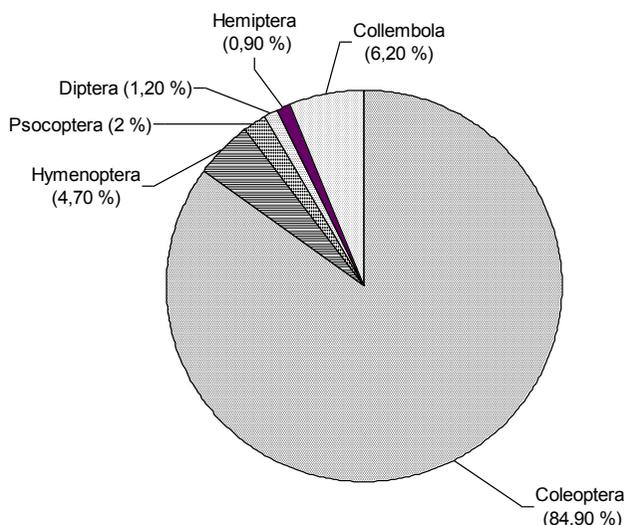


Рис. 2. Относительное обилие (в %) основных таксономических групп сапроксильных насекомых в окрестностях г. Сыктывкара

В ходе исследований также выявлены, но не определены до вида, представители отрядов Hemiptera (Полужесткокрылые) и Psocoptera (Сеноеды). Обнаруженные сеноеды относятся к семействам: Mesopsocidae, Psocidae, Peripsocidae, Stenopsocidae. Представители сем. Mesopsocidae и сем. Psocidae встречаются на различных породах деревьев, виды из сем. Peripsocidae – исключительно на берёзах, из сем. Stenopsocidae – на елях. По типу питания сеноедов можно отнести к сапро-мицетофагам.

Трофические группы сапроксильных насекомых

Разными исследователями [5, 9, 10, 11, 12] предложен целый ряд классификаций пищевых режимов ксилобионтных насекомых. Нами их трофические группы определены с использованием данных нескольких авторов [5, 11, 12, 17]. В окрестностях г. Сыктывкара выявлено 9 таких групп насекомых (рис. 3).

1. **Ксилофаги**, питающиеся древесиной (9 видов). Ксилофагами являются усачи, короеды, точильщики (*Hadrobregmus pertinax* (L.)), капюшонники (*Stephanorachys linearis* (Kug.)).

2. **Сапро-ксилофаги**, использующие в пищу подгнившую древесину (14 видов). Это некоторые Coleoptera (Curculionidae (*Hylobius abietis* (L.), *Rhyncolus ater* (L.)), представители р. *Polydrosus*, тенелюб *Serropalpus barbatus* (Schall.)) и Diptera (представители сем. Sciaridae и сем. Psychodidae).

3. **Сапро-ксило-мицетофаги** (4 вида). Питаются смесью подгнившей коры или древесины и пронизывающего ее грибного мицелия. К этой группе принадлежат представители семейств Pyrochroidae, Trogossitidae, Silphidae (*Oiceoptoma thoracica* (L.), *Nicrophorus vespilloides* (Hbst.)). К этой же группе можно отнести и сеноедов (Psocoptera).

4. **Сапро-мицетофаги** (12 видов). Питаются различными подгнившими растительными остатками, грибами, в том числе плесневыми. Эту группу составляют плоскотелки (*Pediacus fuscus* Er.), узкотелки (*Synchita humeralis* (F.)), холевиды (*Catops nigrita* Er.), а также сеноеды и коллемболы.

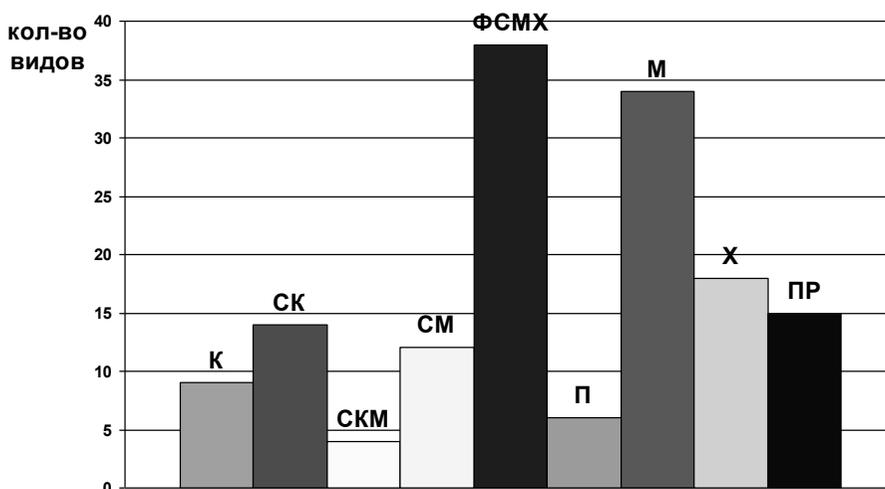


Рис. 3. Трофические группы сапроксильных насекомых в окрестностях г. Сыктывкара.

К – ксилофаги; СК – сапро-ксилофаги; СКМ – сапро-ксило-мицетофаги;
 СМ – сапро-мицетофаги; ФСМХ – факультативные сапро-мицетофаги
 и факультативные хищники; П – пантофаги; М – мицето- и миксомицетофаги;
 Х – хищники; ПР – паразиты

5. **Факультативные сапро-мицетофаги и факультативные хищники.** Представители этой группы могут питаться грибами, подгнившими растительными остатками, а также способны к факультативному хищничеству.

Эта совокупность насекомых включает наибольшее количество видов (38), многие Staphylinidae (например, из pp. *Quedius*, *Othius*, *Tachinus*, *Atheta*, *Sepedophilus*), Monotomidae, некоторые блестянки (*Epuraea marginata* (G.), *Glischrochilus quadripunctatus* (L.)), Salpingidae (*Salpingus ruficollis* (L.)). К ним можно отнести и некоторых щелкунов, например, представителей р. *Ampedus*.

6. **Пантофаги** (6 видов). Это насекомые с широким спектром питания. Они могут хищничать, поедать растительную пищу, а также питаться остатками растительного и животного происхождения. Характерными их представителями являются щелкуны *Melanotus castanipes* (Payk.), *Dalopius marginatus* (L.) и *Athous subfuscus* Mull.

7. **Мицето- и миксомицетофаги** (34 вида) используют плодовые тела грибов как среду обитания и облигатно связаны с ними на протяжении всего жизненного цикла. К данной группе можно отнести представителей следующих семейств: грибоеды (*Mycetophagus quadripustulatus* (L.)), грибовики (р. *Triplax*), скрытники, сфиндиды (*Aspidiphorus orbiculatus* (G.)), церилониды, горбатки (*Tomoxia biguttata* (Gyll.), *Mordellistena humeralis* (L.)), лейоиды (pp. *Anisotoma*, *Agathidium*). В группу входят также некоторые точильщики (*Dorcatoma dresdensis* Hbst.), тенелюбы (*Orchesia micans* (Panz.), блестянки (*Cyllodes ater* (Hbst.)) (Coleoptera) и грибные комарики (Diptera).

8. **Хищники** (18 видов). Это представители семейств Carabidae, Cantharidae, Cleridae (*Thanasimus formicarius* (L.)), некоторые Staphylinidae (*Nudobius lentus* (Grav.)) из жуков, виды из сем. Sphecoidae (*Pemphredon lugubris* (F.), *Passaloecus* sp.) из перепончатокрылых, представители сем. Empididae и сем. Rhagonidae из двукрылых.

9. Рекруты из сем. Ichneumonidae (Hymenoptera) являются **паразитами** (15 видов), на стадии личинки инвазирующими куколок и личинок других насекомых.

Проведённые исследования показали, что представители одного семейства могут принадлежать к разным трофическим группам. Например, в сем. Elateridae имеются виды, относящиеся к факультативным сапро-мицетофагам и факультативным хищникам (р. *Ampedus*), к пантофагам (р. *Melanotus*) и хищникам (*Denticollis linearis* (L.)). Тенелюбы включают сапро-ксилофагов, сапро-ксило-мицетофагов, специализированных мицетобионтов. Среди стафилинид есть облигатные хищники (*Nudobius lentus* (Grav.)), мицетофаги (*Scaphisoma subalpinum* Reitt.), факультативные сапро-мицетофаги и факультативные хищники (*Quedius*, *Othius*, *Tachinus*, *Atheta*, *Sepedophilus*).

Наиболее богатой видами является группа факультативных сапро-мицетофагов и факультативных хищников. Это объясняется тем, что преодоление основного фактора, лимитирующего развитие ксилобионтов, дефицита белков, обеспечивается поеданием любой доступной белковой пищи [10]. Поэтому

различные стадии развития насекомых-ксилофагов подвергаются нападению представителей практически всех трофических групп ксилобионтных насекомых.

Разнообразна и группа мицето- и миксомицетофагов. Это можно объяснить тем, что грибы, по сравнению с древесиной, являются более легко усваиваемой пищей, довольно богатой питательными веществами.

Приуроченность сапрокфильных насекомых к различным стадиям разложения древесины

В ходе исследования выявлена приуроченность отдельных семейств сапрокфильных насекомых к разным стадиям разложения древесины. Для определения стадии разложения древесины использовали пятибалльную шкалу П.В. Гордиенко [1]:

I – древесина с плотной корой, отмершая в текущем году;

II – древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции;

III – верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала;

IV – разложение, оцениваемое визуально, проникает на значительную глубину;

V – остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

На ослабленных хвойных деревьях и на начальных стадиях их разложения отмечены представители семейств короедов, долгоносиков (*Hylobius abietis* (L.), *Rhyncolus ater* (L.), *Polydrosus undatus* (F.), *P. ruficornis* (Bonsd.)), пестряков (*Thanosimus formicarius* (L.)), тенелюбов (*Xylita laevigata* (Hell.), *Serropalpus barbatus* Schall.), мертвоедов (*Nicrophorus vespilloides* (Hbst)), некоторых щелкунов (*Ampedus pomonae* (Steph.), стафилинид (виды из pp. *Lordithon*, *Anthophagus*, *Atrecus*, *Atheta*, *Devia*, *Megarthus*), гладкотелок (*Anisotoma humeralis* (F.), *Anisotoma orbicularis* (Hbst), *Agathidium confusum* Bris., *Catops nigrita* Er.).

На ели и сосне, достигших II и III стадий разложения, преимущественно встречаются Staphylinidae (представители pp. *Sepedophilus*, *Lordithon*, *Tachinus*, *Quedius*, *Liogluta*, *Aleochara*), Leiodidae (*Anisotoma humeralis* (F.), *Anisotoma glabra* (Kug.), *Agathidium confusum* Bris., *Agathidium discoideum* Er.), Cholevidae (*Catops nigrita* Er.), Pyrochroidae (*Schizotus pectinicornis* (L.)), Trogossitidae (*Ostoma ferruginea* (L.)), Sphindidae (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.)), некоторые Elateridae (*Ampedus nigrinus* (Hbst.), *Orithales serraticornis* (Payk.)). На IV стадии – щитовидки (*Ostoma ferruginea* (L.)), холевиды (*Catops nigrita* Er.). Обнаружена личинка щелкуна р. *Melanotus*.

На лиственных деревьях (берёза, осина), находящихся на I стадии разложения, встречаются холевиды (*Catops nigrita* Er.), лейодиды (*Anisotoma humeralis* (F.), *Anisotoma glabra* (Kug.)), стафилиниды (представители pp. *Lordithon*, *Anthophagus*, *Aleochara*, *Megarthus*), горбатки, короеды, блестянки (*Glischrochilus quadripunctatus* (L.), виды из pp. *Meligethes* и *Epuraea*), мягкотелки

(*Absidia schoenherri* (Dej.), *Rhagonycha atra* (L.)), мертвоеды, скрытники и долгоносики (р. *Polydrosus*).

Мертвоеды (*Nicrophorus vespilloides* Hbst.) и сфиниды (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.) (Coleoptera), представители семейств Sciaridae и Psychodidae (Diptera) отмечены на лиственной древесине II стадии разложения.

На лиственных деревьях, чья древесина находится на III – IV стадиях разложения, обнаружены Elateridae (*Athous subfuscus* (Müll.)), Cholevidae (*Catops nigrita* Er.), Leioididae (*Anisotoma humeralis* (F.), *Anisotoma castanea* (Hbst.)), Staphylinidae (из pp. *Lordithon*, *Aleochara*). В древесине берёзы, находящейся на IV стадии разложения, отмечена личинка усача р. *Leptura*.

В древесине лиственных и хвойных пород на поздних стадиях ее разложения обычно обитают дождевые черви, многоножки, мокрицы, а в древесине ели и сосны встречены еще щелкуны р. *Ampedus* на преимагинальной стадии развития.

На хвойных и лиственных деревьях, находящихся на начальных стадиях разложения, отмечены виды из отрядов Psocoptera и Collembola, которые, вероятно, находят здесь укрытие и необходимое питание. Переопнчатокрылые найдены на различных породах деревьев, находящихся на I, II и III стадиях разложения. В них они находят большое количество потенциальных жертв – личинок и куколок других насекомых. Распределение паразитов в древесине, находящейся на разных стадиях разложения, вероятно, связано с расположением их жертв.

Биологическое разнообразие сапроксильных насекомых в окрестностях г. Сыктывкара

Видовое разнообразие сапроксильных насекомых исследовали в 4-х типах лесных сообществ: сосняке-черничнике, ельнике-черничнике, елово-берёзовом лесу разнотравном, березняке разнотравном.

Проанализировано относительное обилие видов (в %) для каждого биотопа. Доминирование видов сапроксильных насекомых определено с использованием шкалы М.Д. Энгельмана [21]: эудоминанты составляют более 39.8% от общей численности, доминанты – 15.9 – 39.8%, субдоминанты – 6.5–15.9%, малочисленные виды – 2.5–6.5%, редкие виды – менее 2.5%.

В сосняке-черничнике обнаружено 74 вида сапроксильных насекомых.

В сосняке-черничнике наиболее обильны виды семейства стафилинид (12 видов), лейодид (7), щелкунов (6). Для этих жесткокрылых характерна связь с хвойными деревьями (ель, сосна). Довольно разнообразны (8 видов) здесь и наездники (сем. Ichneumonidae, отр. Hymenoptera). В сосняке-черничнике доминирует *Catops nigrita* Er. (17.5% от общего числа особей), субдоминантами являются *Anisotoma humeralis* (F.) (7.6%) и *Nicrophorus vespilloides* Hbst. (6.9%).

Непосредственно на хвойных деревьях обнаружены щитовидки (*Ostoma ferruginea* (L.)), сфиниды (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.)), два вида блестянок,

тенелюбы, обильны на лиственных и хвойных деревьях церилониды (*Cerylon ferrugineum* Steph.), короеды.

Отличительной чертой сосняка-черничника является наличие здесь представителей семейств Cuscijidae (*Pediacus fuscus* Er.) и Cleridae (*Thanasimus formicarius* (L.)).

В ельнике-черничнике зафиксировано 80 видов сапроксильных насекомых. Наиболее обильны представители семейств стафилинид (11 видов), щелкунов (9), лейодид (8). Эти жуки обнаружены преимущественно на ели. В ельнике-черничнике доминанты среди них не выявлены. Субдоминантом можно считать *Lioglutha granigera* Kiesw. (12.8%) (сем. Staphylinidae).

Для ели характерными обитателями ее древесины являются представители семейств тенелюбов (*Xylita laevigata* (Hell.), *Orchesia micans* (Panz.)), сфиндид (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.)), долгоносиков, огнецветок (*Schizotus pectinicornis* (L.)), щитовидок (*Ostoma ferruginea* (L.)). На сосне обнаружен только *Anthophagus omalinus* Zett. (Staphylinidae).

В этом биотопе виды из семейств Silphidae (*Nicrophorus vespilloides* Hbst.), Cantharidae, Nitidulidae, Scolytidae (*Hylurgops palliatus* (Gyll.), *Scolytus ratzeburgi* (Jans.)) встречаются и на лиственных, и на хвойных породах деревьев.

Исключительно в ельнике в ловушки попались Cryptophagidae, Cerambycidae (*Tetropium castaneum* (L.)), Salpingidae (*Salpingus ruficollis* (L.)), Anobiidae (*Hadrobregmus pertinax* (L.)), Tenebrionidae (*Mycetochara flavipes* (F.), *Mycetophagus piceus* (F.)). Здесь найдены и представители сем. Stenopsocidae из отр. Сеноеды.

В елово-берёзовом разнотравном лесу отмечены 74 вида сапроксильных насекомых. Это преимущественно Staphylinidae (21 вид), Leiodidae (7) (Coleoptera), Ichneumonidae (7) (Hymenoptera), обитающие как на хвойных, так и на лиственных (берёза, осина) деревьях.

Ярко выраженного доминирования среди зарегистрированных видов насекомых в елово-берёзовом лесу нет. В качестве субдоминантов выделены *Catops nigrita* Er. (13.4%), *Nicrophorus vespilloides* Hbst. (7.9%) и *Anisotoma humeralis* (F.) (7%) (Coleoptera). Последние два вида ту же роль выполняют и в сосняке. Исключительно на ели собраны представители семейств огнецветок (*Schizotus pectinicornis* (L.)) и стафилинид (pp. *Tachinus*, *Atheta*, *Devia*).

Анаспиды и некоторые блестянки (*Glischrochilus quadripunctatus* (L.), *Epuraea pallescens* (Steph.)) обнаружены в основном на берёзе и осине.

Достаточно большое количество видов сапроксильных насекомых встречаются как на лиственных, так и на хвойных деревьях. Сюда можно отнести представителей семейств Cantharidae (*Absidia schoenherri* (Dej.)), Sphindidae (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.)), Lathridiidae (2 вида), Scolytidae (3).

Жужелица (*Dromius agilis* (F.)) и мертвезд (*Oiceoptoma thoracica* (L.)) встречены только в елово-берёзовом разнотравном лесу.

В березняке разнотравном обнаружено 64 вида сапроксильных насекомых. Наиболее разнообразными по видовому составу являются щелкуны (6 видов),

стафилиныды (6) (Coleoptera) и наездники (11). Здесь наблюдается субдоминирование скрытника *Enicmus fungicola* Thoms. (13.4%) и короеда *Trypodendron lineatum* Oliv. (8.2%).

Исключительно в березняке разнотравном на берёзе отмечены два вида из сем. Горбатки (*Tomoxia biguttata* Gyll., *Mordellistena humeralis* (L.)), выявлены представители сем. Sciaridae (Diptera).

Усач *Necydalis major* (L.), характерный обитатель лиственных лесов, зарегистрирован в березняке и елово-берёзовом лесу.

Комплекс сапроксильных насекомых ельника-черничника характеризуется наивысшими значениями индексов разнообразия и выравненности Шеннона ($H' = 3.775$; $E = 0.862$), наименьшими величинами индексов доминирования Бергера-Паркера ($d = 0.129$) и Симпсона ($D = 0.035$) (табл. 1), что свидетельствует о наиболее высоком уровне разнообразия сообществ сапроксильных насекомых ельника-черничника по сравнению с таковыми из других биотопов. Вероятно, это объясняется тем, что в данном биотопе присутствует гораздо больше поваленных стволов мёртвых деревьев, пней. Таким образом, для насекомых данной группы этот биотоп более богат пищевыми субстратами и микроместообитаниями, чем другие типы лесов.

Разнотравные березняк и лес елово-берёзовый характеризуются средними показателями индексов разнообразия и доминирования.

Наименьшие величины индексов видового разнообразия и выравненности видов по обилию ($H' = 3.419$; $E = 0.794$) и наибольшие значения индексов доминирования Бергера-Паркера и Симпсона ($d = 0.182$; $D = 0.06$) наблюдаются в сосняке-черничнике, что говорит об уменьшении видового разнообразия насекомых и увеличении степени доминирования одного их вида в этом биотопе.

Сходство сообществ сапроксильных насекомых различных биотопов графически представлено на дендрограмме, построенной с использованием индекса Жаккара методом простого среднего присоединения (рис. 4).

Таблица 1

Индексы биоразнообразия сообществ сапроксильных насекомых окрестностей г. Сыктывкара

Показатели	С	Е	СМ	Б
Число видов	74	80	74	64
Индекс разнообразия Шеннона [H']	3.419	3.775	3.502	3.527
Индекс выравненности Шеннона [E]	0.794	0.862	0.814	0.848
Индекс Бергера-Паркера [d]	0.182	0.129	0.139	0.142
Индекс Симпсона [D]	0.06	0.035	0.049	0.047

Примечание. С – сосняк-черничник; Е – ельник-черничник; СМ – смешанный елово-берёзовый разнотравный лес; Б – березняк разнотравный.

Сравнивая сообщества сапроксильных насекомых исследованных биотопов, отмечаем, что, их сходство невысоко и находится на уровне 34%. Несколько выше сходство комплексов этих насекомых в разнотравных березняке и елово-берёзовом лесу (41%), а также в ельнике-черничнике и сосняке-черничнике (38%).

Обсуждение

Наблюдается определенное сходство видовых составов сапроксильных насекомых исследуемого района, РК [17], европейской части России [11], Урала [6] и Сибири [16]. В работах Б.В. Красуцкого [6] и нашей, отмечено, что большинство семейств насекомых в пунктах проведения сборов близки по составу, наиболее богаты видами семейства Staphylinidae и Leiodidae.

Видовой состав сапроксильных насекомых района нашего исследования достаточно близок спискам насекомых, составленным для других районов РК. Такое сходство объясняется наличием большого числа широко распространённых видов, связанных с древесными растениями. Это показано для семейств стафилинид, щелкунов, мягкотелок, лейодид (Coleoptera) и Ichneumonidae (Hymenoptera) [17, 20].

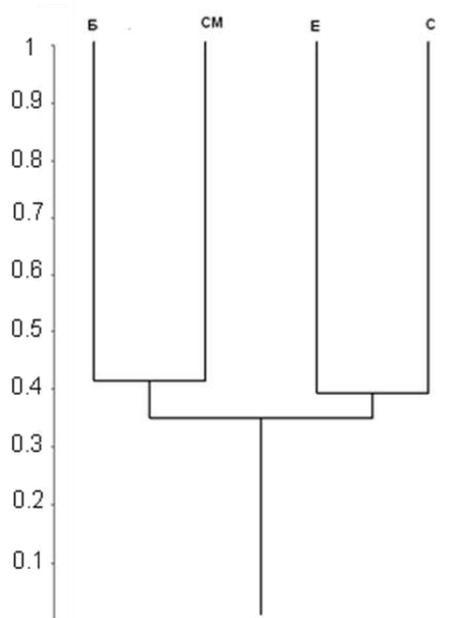


Рис. 4. Дендрограмма сходства комплексов сапроксильных насекомых исследованных биотопов

(по индексу Жаккара, метод среднего присоединения [13]).

Б – березняк разнотравный; Е – ельник-черничник; СМ – смешанный елово-берёзовый разнотравный лес; С – сосняк-черничник

В окрестностях г. Сыктывкара выявлено девять трофических групп сапроксильных насекомых. Ксилофаги приурочены к свежей древесине, сапроксилофаги и сапро-ксило-мицетофаги питаются гнилой ксилемой. Другие группы сапроксильных насекомых (факультативные сапро-мицетофаги и факультативные хищники, мицетофаги, паразиты и хищники) связаны с деревьями косвенно, через кормовые грибы и своих жертв. Пантофаги находят пищу под корой деревьев или в гнилой древесине, мицетофаги связаны с грибами на протяжении всего своего жизненного цикла. Насекомых перечисленных групп обнаружено 34 вида, хищников – 18, паразитов – 15. Таким образом, в ходе работы выявлен характерный для ксилобионтных насекомых набор их трофических групп.

Каждой стадии разложения древесины соответствует определённое сообщество сапроксильных насекомых. Однако виды, связанные с древесиной косвенно, через грибы и своих жертв, обитают на (в) древесине разных пород деревьев, находящейся на разных стадиях разложения. Таковыми являются сапро-мицетофаги, мицето- и миксомицетофаги, паразиты и хищники. Например, *Catops nigrita* Er. (Cholevidae), *Nicrophorus vespilloides* Hbst. (Silphidae), *Lordithon lunulatus* (L.) (Staphylinidae), а также представители отрядов Psocoptera, Collembola и Hymenoptera.

В связи с большим разнообразием пищевых субстратов и местообитаний на хвойных и лиственных деревьях, находящихся на II и III стадиях разложения древесины, на них отмечено наибольшее число видов сапроксильных насекомых, что хорошо согласуется с опубликованными данными [10].

Для всех 4-х биотопов (сосняк- и ельник-черничники, разнотравные березняк и елово-берёзовый лес) характерно обилие жуков семейств лейодид (*Anisotoma humeralis* (F.), *Anisotoma grabra* Kug.), холевид (в особенности *Catops nigrita* (Er.)), мертвоедов (*Nicrophorus vespilloides* (Herbst)), стафилинид (pp. *Tachinus*, *Lordithon*, *Anthophagus*), сфиндид (*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.)) и церилонид (*Cerylon ferrugineum* (Steph.)). Жесткокрылые из семейств долгоносики (4 вида), тенелюбы (3) и щитовидки (*Ostoma ferruginea* (L.)) отмечены преимущественно в хвойных лесах.

Представители отрядов Коллемболы, Сеноеды и Перепончатокрылые (в частности, *Ephialtes manifestator* (L.)) многочисленны не только во всех биотопах, но и на разных породах деревьев.

Наиболее высокий уровень разнообразия сообществ сапроксильных насекомых наблюдается в ельнике-черничнике. Действительно, в этом типе лесов присутствует больше подходящих микроместообитаний и пищевых субстратов для указанных животных. Наименьшее разнообразие сообществ этих членистоногих отмечено в сосняке-черничнике. Именно здесь имеется ярко

выраженный доминант, в других биотопах доминанты отсутствовали. Наши результаты согласуются с данными других авторов [3].

Сходство сообществ сапроксильных насекомых исследованных биотопов невысоко и находится на уровне 34%. Несколько выше оно для комплексов этих беспозвоночных в разнотравных березняке и елово-берёзовом лесу (41%), в черничниковых ельнике и сосняке (38%). Это объясняется преобладанием берёзы в смешанном лесу и березняке, ели и сосны – в ельнике и сосняке, а именно с этими деревьями связаны соответствующие виды сапроксильных насекомых.

Выводы

1. В окрестностях г. Сыктывкара обнаружено 144 вида сапроксильных насекомых из 6 отрядов. Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства Staphylinidae (29 видов), Elateridae (11), Leiodidae (9) (Coleoptera) и Ichneumonoidea (15) (Hymenoptera).

2. Сообщества сапроксильных насекомых представлены девятью трофическими группами. Большинство видов относятся к факультативным сапро-мицетофагам и факультативным хищникам (38 видов) и мицето- и миксомицетофагам (34).

3. Разным стадиям разложения древесины соответствуют свои достаточно чётко очерченные сообщества насекомых. Наибольшее разнообразие видов сапроксильных насекомых отмечено для II и III стадий разложения хвойных и лиственных пород.

4. В изученных сообществах сапроксильных насекомых отсутствуют эвродоминанты, к доминантам отнесен один вид – *Catops nigrita* Er. (Coleoptera, Cholevidae).

5. Комплекс сапроксильных насекомых ельника-черничника характеризуется наибольшими значениями индексов видового разнообразия и выравнивания видов по обилию, наименьшими – индексов доминирования.

6. Сходство сообществ сапроксильных насекомых исследованных биотопов составляет 34%. Комплексы этих беспозвоночных в разнотравных березняке и елово-берёзовом лесу схожи на 41%, в ельнике-черничнике и сосняке-черничнике – на 38%.

1. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
2. Каталог жуков комплексного заказника «Белоярский» / коллектив авторов : Долгин М.М., Колесникова А.А., Татарина А.Ф. и др. Сыктывкар, 2002. 104 с.
3. Колесникова А.А. Структурное разнообразие почвенных беспозвоночных животных Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 14. Сыктывкар, 2005. С.105-112.

4. Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 285 с.
5. Красуцкий Б.В. Экологические связи жесткокрылых с ксилотрофными грибами в равнинном Зауралье : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 1990. 26 с.
6. Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья : краткое иллюстрированное руководство к определению наиболее обычных в энтомокомплексах дереворазрушающих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 1996. Т.1. 148 с.
7. Крылова Л.П. Беспозвоночные животные (отряд жуки – Coleoptera) окрестностей города Сыктывкара // Экология животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Сыктывкар, 1994. С. 60-79 (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 136).
8. Лобанов А.Л. Новые виды жесткокрылых в фауне Коми АССР // Тез. докл. VII симпозиума «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск, 1976. С. 36-38.
9. Мамаев Б.М. Явления конвергенции у насекомых как результат одинакового использования среды обитания (на примере ксилофагов) // Журн. общ. биол. 1966. Вып. 27. №4. С. 457-462.
10. Мамаев Б.М. Биология насекомых – разрушителей древесины. М.: ВИНТИ, 1977. 213 с. (Итоги науки и техники. Энтомология. Т. 3).
11. Никитский Н.Б. Основные комплексы жесткокрылых -ксилобионтов и их региональная специфика : автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУЛ, 1994. 56 с.
12. Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. 1996. Т. 36. 197 с.
13. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
14. Пестов С.В. Обзор сапроксильных журчалок Европейского Северо- Востока России // Беспозвоночные Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2007. С. 236-255. (Тр. Ин-та биологии КНЦ УрО РАН, № 183).
15. Производительные силы Коми АССР. Животный мир. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т.3. Ч.2. 242 с.
16. Рожков А.С. Дерево и насекомое. Новосибирск: Наука, 1981. 196 с.
17. Татарина А.Ф. Фауна и экология ксилобионтных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Европейского Северо-Востока России : автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: МГУЛ, 2002. 22 с.
18. Тихомирова А.Л. Учёт напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 73-85.
19. Энтомологические и фитопатологические коллекции, их составление и хранение / Голуб В.Б., Колесова Д.А., Шуровенков Ю.Б., Эльчибаев А.А. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980. 228 с.
20. Юркина Е.В. Состав, структура и биоценотическая значимость фауны насекомых в сосняках подзоны средней тайги Республики Коми : дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУЛ, 2004. 405 с.
21. Engelman M.D. Zur Dominanz klassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. 1978. Bd. 18. P. 378-380.

ВЛИЯНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ГИПОТИРЕОЗА НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ЭРИТРОЦИТОВ И РЕТИКУЛОЦИТЫ КРЫС

ACTION OF EXPERIMENTAL HYPOTHYREOIDISM ON PHYSIOLOGICAL
ERYTHROCYTES MEMBRANE PROPERTIES AND RETICULOCYTES IN RATS

Н.Б. Петрова, В.С. Турубанова

N.B. Petrova, V.S. Turubanova

Фармакологическая блокада щитовидной железы у крыс приводила к увеличению агглютинабельности и снижению кислотной резистентности эритроцитов на фоне относительного повышения их концентрации в единице объема крови. Эти эффекты были более значимы у беспородных крыс по сравнению с Вистар. Отмечали сезонные отличия в действии мерказолила на функциональные свойства мембраны эритроцитов. Гипотиреоз угнетал эритропоэз и скорость созревания эритроцитов, что отражалось более чем в 3-кратном снижении количества ретикулоцитов и сдвиге ретикулоцитарной формулы в сторону более молодых форм.

Pharmacological blockade of the thyroid gland in rats resulted in the increase agglutinability reaction and decrease the acid resistance of erythrocytes against the relative increase in their concentration in a unit volume of blood. These effects were more significant in outbred rats compared with Wistar rats. There were seasonal differences in merkazolyl effect on erythrocytes membrane properties. Hypothyroidism inhibited erythropoiesis, reflecting a more than three-fold reduction in the number of reticulocytes and reticulocyte formula shifted in the direction of the younger forms.

Ключевые слова: эритроциты, ретикулоциты, фитогемагглютинация, адренореактивность, экспериментальный гипотиреоз, мерказолил.

Key words: erythrocytes, reticulocytes, phyto-agglutinability reaction, adrenoreactivity, experimental hypothyroidism, merkazolyl.

Введение

Современная экологическая обстановка самый ощутимый удар наносит по системам регуляции жизнедеятельности организма. На Севере, где действует целый ряд климато-географических и социальных факторов (низкие температуры, напряженность электромагнитного поля, фотопериодика, специфический тип питания и др.), наиболее чувствительными к этим воздействиям оказываются системы адаптации, ведущими из которых являются симпато-адреналовая (САС) и тиреоидная системы. Эти системы обычно в северных условиях действуют как синергисты, повышая общий уровень метаболических процессов. Кроме того, уровни тиреоидных гормонов (ТГ) на Севере подвержены сезонным изменениям: в зимний период выше, чем в летний. Тиреоидная патология на территории России (в том числе и на Севере) представлена в основном диффузным и (или) узловым зобом, этиология которых связана преимущественно с относительным йодным дефицитом, а также первичным гипотиреозом [17]. Гипотиреозы – заболевания, связанные с угнетением функции щитовидной железы. Они приобретают все более широкое распространение [25, 26]. Всестороннее изучение патогенеза этих заболеваний позволяет разработать эффективные методы коррекции сопровождающих их метаболических расстройств, что вносит существенный вклад в разработку новых подходов к лечению. Анемии отмечаются в 50% случаев у людей с синдромом гипотиреоза, но о механизме развития такого рода анемии, данных практически не встречается. Неясно, как изменяются состояние мембран клеток, в том числе и эритроцитов (Эр), их ответ на стрессорное воздействия, связаны ли эти изменения с эритропозом и, в частности, с количеством молодых клеток – ретикулоцитов (Rtc).

Цель работы – изучение влияния экспериментального гипотиреоза на функциональные свойства мембраны эритроцитов и интенсивность эритропоза у крыс в разные сезоны года.

Задачи:

- Исследовать функциональные свойства мембраны Эр (агглютинабельность, кислотную резистентность, адренореактивность) у беспородных крыс и линии Вистар.
- Определить концентрацию Rtc и ретикулоцитарную формулу крови до развития гипотиреоза у беспородных крыс и линии Вистар.
- Оценить влияние экспериментального гипотиреоза на состояние мембраны Эр и интенсивность эритропоза у крыс.
- Исследовать сезонные различия в действии экспериментального гипотиреоза на состояние мембраны Эр и интенсивность эритропоза у беспородных крыс.

Материал и методы

Исследования проводили на кафедре биологии СыктГУ в летний (июнь, июль) и зимний (ноябрь, декабрь) периоды 2010 и 2011 гг. В летний и зимний период 2010 г. материалом исследования служила кровь беспородных крыс самцов (n=10), в летний период 2011 г. использовали кровь крыс самцов линии Вистар (n=10). Забор крови проводили из хвостовых сосудов. Пробы взяты дважды: до приема мерказолила и после двух-трех недель приема анти тиреоидного препарата мерказолила (в зависимости от условий эксперимента).

Гипотиреоз создавали путем фармакологической блокады синтеза ТГ мерказолилом. Мерказолил – это анти тиреоидный препарат, который нарушает синтез гормонов щитовидной железы, блокируя фермент пероксидазу, участвующую в йодировании тиронина в щитовидной железе с образованием трийод- и тетраiodтиронина, снижает внутреннюю секрецию тироксина. Беспородным крысам ежедневно в течение двух недель в дозе 0.15 мг/кг, линии Вистар в течение трех недель в дозе 0.25 мг/кг массы животного добавляли мерказолил в еду и воду, что, по литературным данным, соответствовало развитию умеренного гипотиреоза [10].

Для исследования устойчивости Эр к кислоте (кислотная резистентность Эр – КРЭ) использовали метод кислотных эритрограмм, основанный на фотоэлектрической регистрации кинетики гемолиза Эр [6] в модификации [7]. Анализировали основные параметры кислотного гемолиза (КГ) Эр: временные: время окончания гемолиза ($t_{\text{рем.}}$), достижения распада 50% Эр ($t_{1/2}$), время максимума гемолиза ($t_{\text{макс}}$) и количественный показатель – максимум гемолиза (%). Схема эксперимента показана на рис. 1. Агрегационную способность Эр оценивали с помощью метода фитогемагглютинации с использованием лектинов – фитогемагглютининов (ФГА). Растворы ФГА получали путем экстрагирования их из размолотых семян гороха посевного (*Pisum sativum*) в 0.9% NaCl в концентрации 1:5. Количественное измерение реакции агглютинации проводили в камере Горяева на 10-20-й мин. наблюдения [13]. ФГА обладают свойством избирательно связываться с олигосахаридными участками интегральных гликопротеидов мембраны Эр [12]. Результатом развивающегося взаимодействия является склеивание Эр друг с другом – реакция агглютинации Эр (РАЭ). Адренореактивность Эр крови крыс оценивалась на основании изменения физико-химических показателей (КРЭ и РАЭ) под действием адреналина. Оценку адренореактивности Эр проводили следующим образом: кровь делится на 2 пробы: контрольная (контрольная) и опытная с адреналином в концентрации 10^{-6} г/мл (рис. 1). Адреналин – гормон мозгового слоя надпочечников – повышает эластичность мембран эритроцитов и резистентность клеток к гипоксии, понижает вязкость крови. Действие его может быть специфическим и

осуществляется через альфа- и бета-адренорецепторы и неспецифическим. В последнем случае гормон оказывает прямой мембраноповреждающий эффект, сопровождающийся нарушением функции каскада митохондриальных и микросомальных ферментов. Многие химические агенты, в том числе и адреналин, воздействуют на белки мембран, способствуя их окислению, денатурации и, как следствие, образованию пор в ней [2]. Адреналин активизирует процесс перекисного окисления липидов. В результате чего возникают структурные и функциональные изменения мембраны эритроцитов, затрагивающие важнейшие свойства мембран – проницаемость, вязкость, фазовое состояние [14].

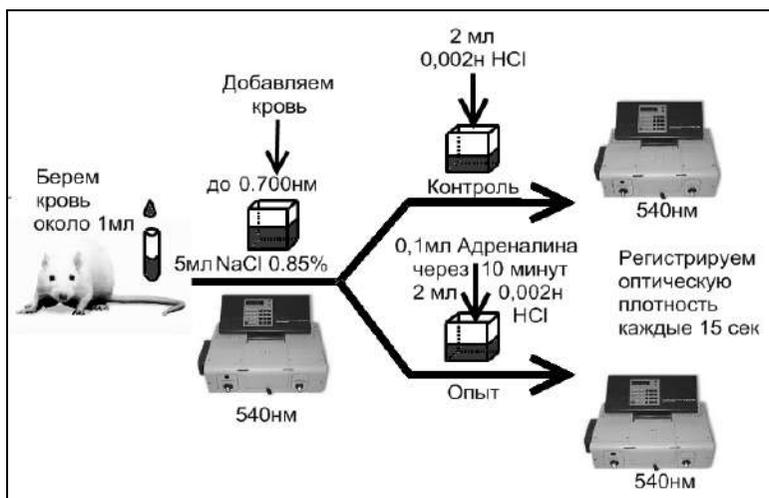


Рис.1. Схема проведения исследования по определению показателей КГ и ответа на адреналин Эр крови крыс

Rtc окрашивали пробирочным методом по Гейльмейеру суправитальным красителем бриллиантовым крезильным синим. Подсчёт Rtc вели на окрашенных, воздушно-сухих мазках, под масляной иммерсией, в 300 полях зрения, с дифференцировкой Rtc по стадиям зрелости по Гейльмейеру. Концентрацию Rtc выражали в абсолютных цифрах (тыс/мм³) и промиллях (‰). Доли клеток разных стадий зрелости выражали в процентах по отношению к их общему числу [24].

Результаты обработали в программах Excel 2003 и Statistica 6.0, при обработке данных вычисляли среднюю арифметическую, стандартное отклонение, доверительный интервал. Достоверность различий определяли по U-критерию Вилкоксона и Z-критерию знаков, независимые выборки сравнивали по t-критерию Стьюдента для независимых выборок [4, 11].

Результаты и обсуждение

Во время эксперимента оценивались морфологические и поведенческие изменения. Крысы, получавшие мерказолил, не отказывались от привычного для них корма, были спокойны и уравновешены. Изменения в массе тела представлены в табл. 1, из которой видно, что в результате действия мерказолила происходит увеличение массы тела крыс. У беспородных крыс в летний период прибавка в среднем составила 15 г (6%). В зимний период разница составила 39 г (14%). Крысы линии Вистар прибавили много больше – разница до приема и после приема препарата составила 60.0 ± 22.0 г. (40%). Вероятно, это связано с более низким весом и несколько меньшим возрастом крыс Вистар по сравнению с беспородными. Все изменения до и после приема препарата статистически значимы с уровнем значимости $p < 0,001$. Очевидно, что мерказолил вызвал гипотиреодные изменения в физиологическом статусе крыс, такие как микседематозный отек органов и тканей, за счет чего собственно и произошел прирост массы тела, пожелтение и ухудшение внешнего вида кожи и волосяного покрова, склер глаз. Крысы вели себя вяло, сонливо, практически постоянно находились в спящем положении, прижавшись друг к другу. По литературным данным, использованные нами дозы препарата способствовали развитию умеренного гипотиреоза [10].

Таблица 1

Действие мерказолила на массу тела крыс

Группы крыс	Крысы (возраст)		
	беспородные (3–4 мес.)		линия Wistar (3 мес.)
	лето	зима	лето
	n=11	n=15	n=8
До приема мерказолила	261 ± 34.0	287.5 ± 52.0	153 ± 36.0
После приема мерказолила	276 ± 40.0	326 ± 43.0	213 ± 53.0

Действие мерказолила на функциональные свойства мембраны эритроцитов в зависимости от линии крыс

Результаты исследований представлены в табл. 2, 3, на рис. 2-5. **До приема мерказолила** количество Эр у беспородных крыс составляло 4.2 ± 0.26 млн. эр/мм³ и крыс линии Вистар 4.5 ± 0.29 млн. эр/мм³, статистически не различалось и было в пределах ошибки метода. До развития гипотиреоза отсутствовали и достоверные различия в агглютинабельности Эр обеих групп (табл. 2). Адреналин повышал РАЭ у большинства крыс независимо от линии (в пределах 6-7%) на 10-20 мин. наблюдения. Таким образом, при сравнении средних показателей ($\bar{X} \pm \sigma$) до приема препарата ни в агглютинабельности, ни в адренореактивности Эр двух групп крыс достоверных различий не выявлено. Однако анализ индивидуальных данных по РАЭ у беспородных крыс показал

повышение степени РАЭ на 8% под действием адреналина в 60% случаев, а в 40% случаев РАЭ практически не изменялось. У крыс линии Вистар получено статистически значимое увеличение РАЭ под действием адреналина, у 90% крыс отмечено повышение РАЭ в среднем на 8%.

Таблица 2

Влияние мерказолила на агглютинабельность и адренореактивность Эр самцов беспородных (б/п) крыс и таковых линии Wistar (W)

Тесты	Время (мин.)	Время года					
		лето				зима	
		До приема мерказолила		После приема мерказолила		До приема мерказолила	После приема мерказолила
		б/п	W	б/п	W	б/п	W
Контроль (Эр+ФГА)	10	66 ± 2.5	64 ± 3.8	78 ± 3.6*	67 ± 2,1	75 ± 2.4**	76 ± 1.7**
	20	78 ± 2.5	74 ± 2.7	85 ± 2.7*	77 ± 2.0	86 ± 1.3**	85 ± 1.3**
Опыт (Эр+ФГА+Адрен)	10	71 ± 2.4	68 ± 3.5	81 ± 2.5*	72 ± 2.1	81 ± 2.2**	84 ± 1.5
	20	80 ± 2.3	75 ± 3.4	87 ± 1.9*	79 ± 1.8	88 ± 1.4**	89 ± 1.1

Примечание. Различия статистически значимы между показателями РАЭ крыс:

* – до- и после приема мерказолила ($p < 0.05$);

** – в летний и зимний периоды года ($p < 0.05$).

Очевидно, что адренореактивность Эр, а соответственно и активность САС у крыс Вистар была выше, чем беспородных.

В устойчивости мембраны Эр к кислоте были выявлены различия в зависимости от линии крыс. Кислотный гемолиз линейных крыс Вистар Эр шел длительнее (табл. 3, рис. 2). До приема мерказолила все временные показатели КГ Эр были увеличены по сравнению с такими же показателями беспородных крыс (в пределах 10-16%). Однако достоверные различия с пониженным уровнем значимости обнаружены только для времени полураспада Эр ($p < 0.1$), возможно, в силу неоднородности выборки. Адреналин увеличивал временные показатели КГ Эр большинства крыс. Разница в показателях КГ между двумя группами крыс увеличивалась (табл. 2). Временные показатели КГ Эр были выше, а количественный показатель – ниже у крыс линии Вистар (рис. 3). В сравнительном плане по КРЭ крысы линии Вистар характеризовались большей адренореактивностью.

Таким образом, до развития гипотиреоза функциональные показатели мембраны Эр беспородных животных и крыс линии Вистар отличались незначительно (только по показателям времени 50% гемолиза и адренореактивности). Мембраны Эр линейных крыс характеризовались большей

адренореактивностью и меньшей устойчивостью к кислоте, чем мембраны Эр беспородных грызунов.

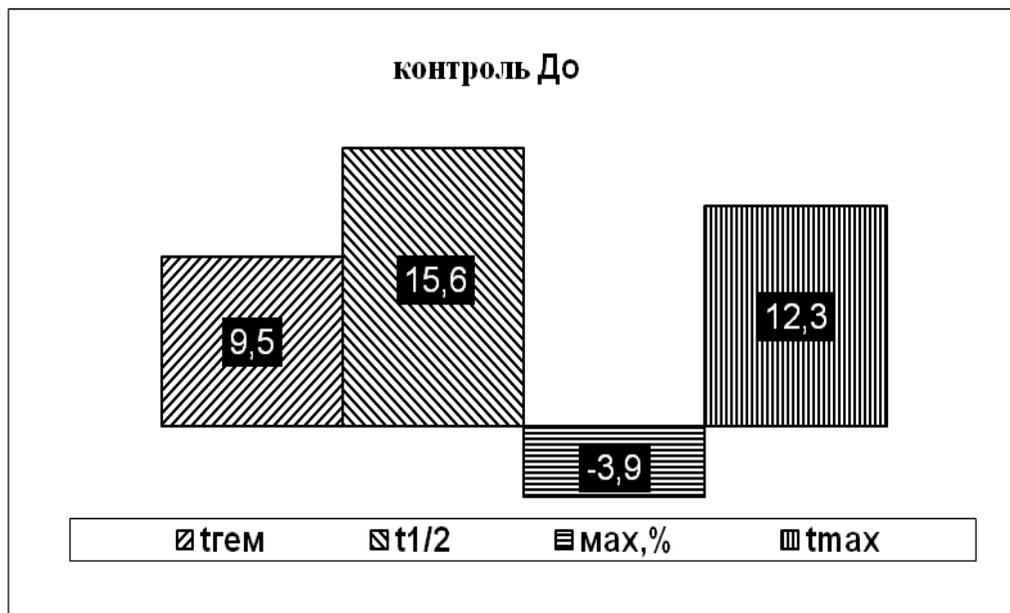


Рис. 2. Кислотная резистентность Эр крыс линии Вистар до введения мерказолила

За исходный уровень приняты величины показателя КГ Эр у беспородных крыс.

Влияние мерказолила на показатели кислотной резистентности и ответ на адреналин эритроцитов беспородных (б/п) крыс и линии Wistar (W)

Показатели КРЭ	Время (мин.)	Время года					
		лето				зима	
		до приема мерказолила		после приема мерказолила		до приема мерказолила	после приема мерказолила
		б/п	W	б/п	W	б/п	б/п
Контроль	Время гемолиза	7.0 ± 0.74	7.7 ± 1.22	6.6 ± 0.56*	7.8 ± 0.97	8.5 ± 1.07**	8.2 ± 1.07**
	Время полураспада	3.6 ± 0.45	4.1 ± 0.46	3.6 ± 0.31	3.6 ± 0.36	4.2 ± 0.35	4.4 ± 0.35
	Время максимума	4.0 ± 0.51	4.5 ± 0.45	4.0 ± 0.41	4.1 ± 0.29	4.6 ± 0.37	4.8 ± 0.37
	Максимум гемолиза, %	13.3 ± 1.74	12.7 ± 2.5	13.3 ± 1.53	11.4 ± 1.3	14.6 ± 1.71**	12.5 ± 1.71
Опыт Андрен	Время гемолиза	6.5 ± 0.74	7.1 ± 0.74***	6.6 ± 0.72	7.9 ± 0.99	8.1 ± 0.99	7.9 ± 0.99
	Время полураспада	3.1 ± 0.42	3.6 ± 0.51***	3.3 ± 0.43	3.4 ± 0.41	3.6 ± 0.22	3.7 ± 0.22
	Время максимума	3.5 ± 0.45	3.9 ± 0.56	3.6 ± 0.42	3.7 ± 0.41	3.9 ± 0.29	3.9 ± 0.29
	Максимум гемолиза, %	15.4 ± 1.84	14.4 ± 2.1	15.4 ± 1.71	11.2 ± 1.7	11.4 ± 1.3	11.8 ± 1.36

Примечание. Статистически значимы различия между значениями показателей КГ крыс:

* – до и после приема мерказолила ($p < 0.05$);

** – в летний и зимний периоды года ($p < 0.05$);

*** – контрольной и опытной пробами ($p < 0.1$).

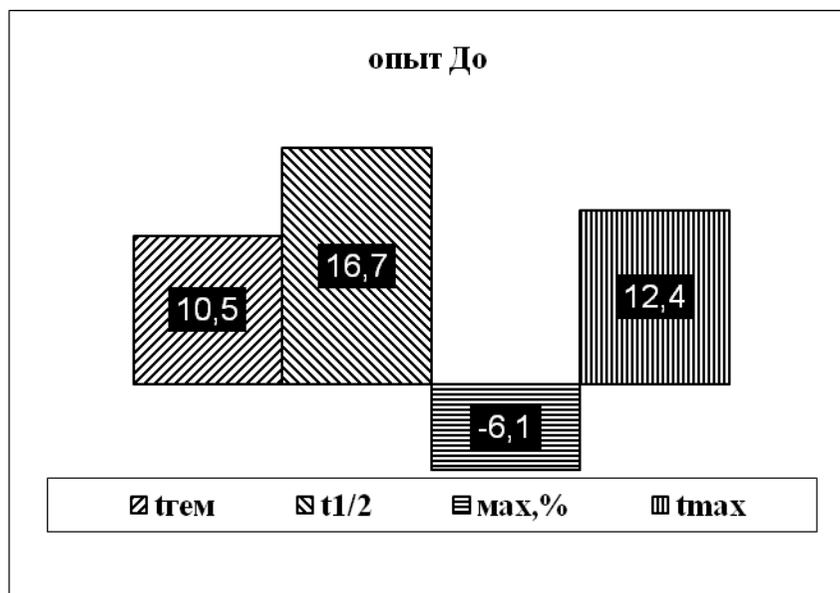


Рис. 3. Ответ на адреналин Эр крыс линии Вистар до введения мерказолила.

За исходный уровень приняты значения КГ Эр у беспородных крыс

После приема мерказолила количество Эр увеличилось у беспородных животных на 25% (от 4.2 ± 0.26 млн. Эр/мм³ до 5.2 ± 0.31 млн. Эр/мм³) ($p < 0.05$), у крыс линии Вистар их количество не изменилось. Таким образом, имеются различия в реакциях на анти тиреоидный препарат у двух групп крыс. Увеличение Эр у беспородных крыс может быть связано с активацией эритропоэза. Однако по опубликованным данным у человека при гипотиреозе обычно наблюдается анемия [19], а количество Эр может быть увеличено за счет выхода жидкой части плазмы в подкожную клетчатку, в результате чего наблюдается слизистый отёк. Возможно, что мы наблюдаем у крыс в эксперименте не абсолютный эритроцитоз, а относительный, связанный с увеличением количества Эр на фоне снижения объема жидкой части крови.

При развитии экспериментального гипотиреоза у беспородных крыс наблюдали увеличение РАЭ на 18% на 10-й мин. эксперимента и на 9% на 20-й его мин. ($p < 0.05$). У крыс линии Вистар достоверные различия в РАЭ отсутствовали. Представленные результаты совпадают с данными, полученными нами ранее в экспериментах на крови человека. В большинстве случаев у больных при гипотиреозе было показано увеличение агглютинабельности Эр по сравнению со здоровыми людьми. Кроме того, при гипотиреозе на фоне повышенных значений РАЭ отмечалось нарушение нормального протекания процесса фитоагглютинации. Очевидно, низкие значения ТГ вызывают

наиболее существенные изменения в состоянии клеточной мембраны Эр, в том числе и ее рецепторного аппарата [17].

Таким образом, при сравнении физико-химических свойств мембраны Эр у двух групп крыс найдены различия в РАЭ в ответ на тиреостатик. У беспородных крыс ответ Эр на мерказолил выше, чем у крыс линии Вистар на 15% и 11% на 10-й и 20-й минутах соответственно.

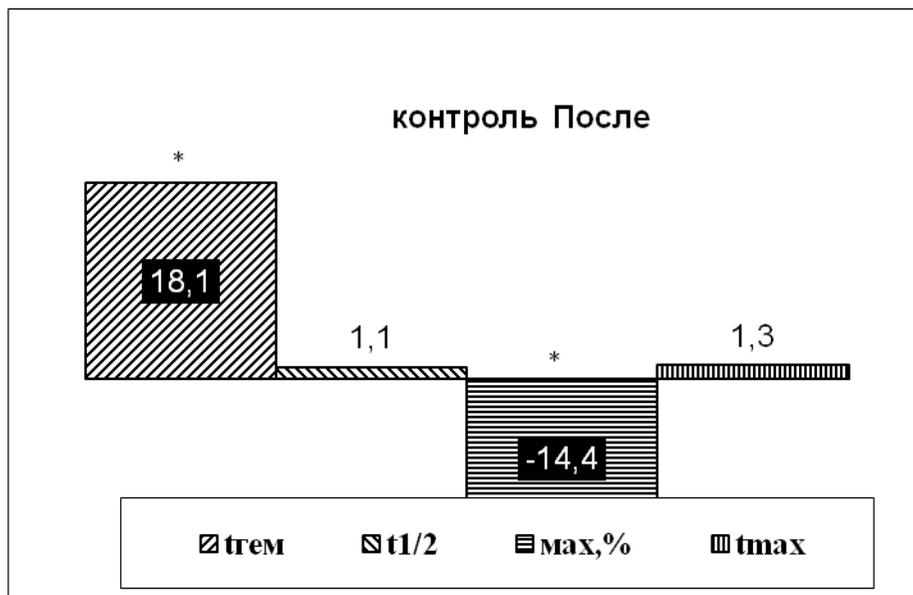


Рис. 4. Кислотная резистентность Эр крыс линии Wistar после введения мерказолила.

За исходный уровень приняты величины показателей КГ у беспородных крыс.

* – различия статистически значимы ($p < 0.05$)

Мерказолил также снижал КРЭ у большинства (65%) беспородных крыс и практически не влиял на показатели КГ Эр у крыс линии Вистар, хотя по условиям эксперимента линейные получали большую его дозу и более длительное время по сравнению с беспородными животными. Гипотиреоз значительно увеличил разницу по продолжительности гемолиза и максимуму гемолиза между этими двумя группами крыс (рис. 4). Ответ на адреналин между двумя группами крыс еще более различался по этим же показателям (рис. 5).

Таким образом, экспериментальный гипотиреоз у беспородных крыс увеличил количество Эр, их агглютинабельность, снижал КРЭ. Адренореактивность Эр у этих животных изменялась незначительно. У линейных крыс гипотиреоз вызвал значительное изменение поведения и увеличение массы тела, но на исследуемые свойства мембраны Эр

существенного воздействия не оказывал. Возможно, это связано с исходно более высокой адренореактивностью Эр и других тканей у линейных животных по сравнению с таковыми у беспородных крыс.

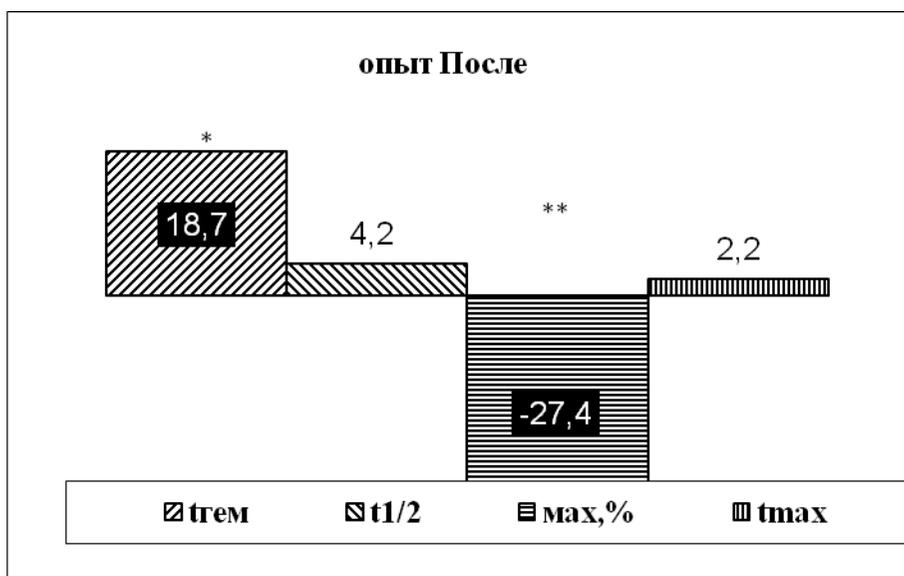


Рис. 5. Ответ на адреналин Эр крыс линии Wistar после введения мерказолила.

За исходный уровень приняты показатели КГ Эр у беспородных крыс.
 Различия статистически значимы: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$

Известно, что катехоламины могут повышать чувствительность тканей к недостаточному количеству ТГ [20]. Кроме того, известны случаи компенсаторного повышения чувствительности тканей к ТГ при длительном гипотиреозе [22]. В наших экспериментах использован разный режим воздействия мерказолила: крысы линии Вистар более длительно и в большей дозе получали пищу и воду с антитиреодным препаратом, чем беспородные. Но чувствительность у линейных животных оказалась меньше, чем у нелинейных. Возможно, это было связано с усиленным эритропозом и появлением новых популяций Эр у линейных животных.

Мы исследовали количество молодых Эр – Rtc и ретикулоцитарную формулу у обеих групп крыс. У беспородных животных количество Rtc составило $17.33 \pm 5.76\%$, в группе крыс линии Вистар – $27.36 \pm 12.15\%$. Несмотря на кажущуюся разницу в исследуемых показателях, достоверных различий в них не наблюдали. Последнее, видимо, обусловлено высокой вариабельностью признака у крыс линии Вистар. Однако существовала достоверная разница у беспородных и линейных крыс в абсолютной концентрации Rtc ($p < 0,01$) и

ретикулоцитарной формуле. Последнее заключалось в большем количестве Rtc III стадии зрелости и меньшем количестве Rtc V стадии зрелости у линейных крыс (табл. 4, 5).

Таким образом, различия в ответе на адреналин и гипотиреоз Эр могут быть отчасти обусловлены и более молодой популяцией эритроидных клеток линейных по сравнению с беспородными крысами.

Таблица 4

Ретикулоцитарная формула у беспородных крыс (б/п) и линии Wistar (W) до приема мерказолила

Показатель	Крысы	
	б/п	W
Rtc III, %	12 ± 7.70	26.6 ± 15.19*
Rtc IV, %	40.9 ± 7.98	44.0 ± 4.78
Rtc V, %	39.2 ± 12.52	29.4 ± 11.97*

Примечание. Различия между Rtc б/п и линейных крыс достоверны при * $p \leq 0.05$.

При гипотиреозе количество Rtc в крови крыс обеих групп уменьшается в 2-3 раза. Тироксин выступает в роли стимулятора эритропоэза, усиливая метаболические процессы [3, 15], что, возможно, осуществляется за счёт активации эритропоэтинов и повышения поглощения кислорода в тканях.

Таблица 5

Концентрации ретикулоцитов в крови беспородных крыс (б/п) и линии Wistar (W) при экспериментальном гипотиреозе

Исследуемые показатели	Крысы			
	б/п		W	
	До приема мерказолила	После приема мерказолила	До приема мерказолила	После приема мерказолила
Концентрация эритроцитов (млн./мм ³)	4.2 ± 0.08	5.2 ± 0.1*	4.5 ± 0.09	4.9 ± 0.1
Концентрация Rtc, %	17.3 ± 5.76	5.0 ± 1.26*	27.4 ± 12.15	7.9 ± 3.75*
Абсолютная концентрация Rtc (тыс./мм ³)	72092 ± 472	25844 ± 121*	123120 ± 1069	38808 ± 375*

Примечание. * – Различия в концентрации Rtc до и после приема мерказолила статистически достоверны при $p \leq 0.01$.

При индуцированном мерказолилом гипотиреозе уменьшается выработка тироксина щитовидной железой, что вызывает обратную реакцию со стороны органов кроветворения и приводит к снижению Rtc в крови.

Снижение количества Rtc идет на фоне увеличенного количества Эр, что может быть связано с нарушением водного обмена, что является основным симптомом гипотиреоза [3], как следствие – сгущение крови и относительное увеличение концентрации Эр. Вместе с тем при гипотиреозе идет накопление в тканях гуалуроновой кислоты и хондроитинсульфата, которые относятся к группе гликозамингликанов. Последние могут выступать в роли ингибитора гемопоэза [5]. Автор предполагает, что концентрация гуалуроновой кислоты при ее накоплении начинает непосредственно влиять на количество Rtc в крови. Расщепление гуалуроновой кислоты приводит к увеличению числа КОЕ-Э в костном мозге и увеличению их пролиферативной активности, а также ускорению созревания эритроидных кроветворных прекурсоров. Имеются данные о влиянии гипотиреоза на количество ИЛ-6 [23], который, в свою очередь, непосредственно влияет на начальные этапы эритропоэза. На ранних стадиях развития гипотиреоза количество Rtc увеличивается, при дальнейшем его развитии – уменьшается.

При развитии гипотиреоза происходят изменения в деятельности желудочно-кишечного тракта, что влияет на всасывание железа и витамина В₁₂. Последнее ведет к развитию пернициозной анемии [3, 10]. В проведенных исследованиях мазков крови исследованных животных замечено, что Эр окрашиваются неравномерно и появляются разные их формы. Это свидетельствует о попытках организма приспособиться к новым условиям. Появление разных форм Эр мы наблюдали в большей степени зимой и при повышении дозы тиреостатика в экспериментах на линейных крысах. Кроме того, при гипотиреозе наблюдается нарушение обмена железа, приводящее к накоплению сидеробластов в тканях организма [10]. Таким образом, гипотиреоз воздействует на эритропоэз и, как следствие, на количество Rtc весь период созревания эритроцитов. На ранних стадиях гипотиреоза это может происходить через ИЛ-6 и гликозаминогликаны. На фоне гипотиреоза может наблюдаться нефротоксический эффект [8, 9], оказывающий влияние на выработку эритропоэтина и далее на эритропоэз. При гипотиреозе наблюдаются изменения в кровоснабжении почек. Показана [10] кортикостероидная недостаточность у крыс, принимавших тиреостатик, что, в свою очередь, может вести к развитию анемии и влиять на интенсивность эритропоэза [21]. Таким образом, речь идет о целом комплексе факторов, влияющих на эритропоэз при гипотиреозе.

Сезонные различия в действии мерказолила на функциональные свойства мембраны Эр беспородных крыс

До приема мерказолила. В контроле число Эр в единице объема крови у беспородных крыс в летний и зимний периоды года статистически не различалось. РАЭ у крыс в зимний период была выше на 13% на 10-й мин.

эксперимента и на 11% на 20-й мин. наблюдения по сравнению с такими же показателями, зарегистрированными в летний период исследований ($p < 0.05$) (табл. 2).

Таким образом, в скорости реакции агглютинации Эр у беспородных крыс имеются сезонные различия. Зимой РАЭ выше, чем летом. Это, возможно, связано с большей интенсивностью обмена веществ у крыс в зимний период года. В результате увеличивается количество крупнодисперсных белков в плазме крови, ослабляющих заряд Эр, что усиливает их агглютинацию.

В зимний период эффект адреналина был выше по сравнению с результатами, полученными в летний период. Степень РАЭ на 10-й минуте наблюдения увеличилась, в 82% случаев наблюдалось ускорение РАЭ на 39%. Результаты согласуются с данными по РАЭ человека, которые получены в разные сезоны года [17, 18].

Зимой наблюдали замедление временных показателей и увеличение количественного показателя КГ Эр по сравнению с летним периодом (табл. 3). Изменений со стороны количества Rtc в разные сезоны года не отмечено.

После приема мерказолила. Независимо от сезона года при развитии экспериментального гипотиреоза наблюдали повышение количества Эр в единице объема крови по сравнению с такими показателями до приема тиреостатика: зимой на 30%, летом на 25%. Летом степень РАЭ увеличивалась на 18% и 9% на 10-й и 20-й мин. наблюдения, в зимний период степень РАЭ изменилась незначительно (табл. 2). Адренореактивность Эр после приёма мерказолила была повышена, в летний период больше, чем в зимний. Летом адренореактивность увеличилась на 15% и 8% на 10-й и 20-й мин. наблюдения соответственно. Зимой этот показатель изменялся незначительно (табл. 2). После приема тиреостатика наблюдали статистически более значимое замедление КГ Эр, чем до его приема (табл. 3). Изменения, происходящие в мембране Эр зимой, способствуют более длительному сопротивлению различным повреждающим факторам. Зимой мембрана становится жестче и плотнее за счет большего содержания холестерина [1]. В опытных пробах после воздействия мерказолила ответ клеток крови на адреналин в целом уменьшился по сравнению с опытными пробами до его воздействия, но направленность сезонных различий осталась прежней.

После приема препарата наблюдалось появление Rtc II стадии зрелости и сдвиг ретикулоцитарной формулы влево, причем зимой более значительное, чем летом (табл. 6, рис. 6).

Итак, имеются сезонные различия в реакции Эр крыс на гипотиреоз. Гипотиреоз в значительной степени повышал РАЭ только в летний период. Зимой действие мерказолила на агглютинабельность и адренореактивность Эр было ниже, а на показатели КГ Эр – выше, чем летом. Это, возможно, связано с

активизацией работы щитовидной железы у крыс и увеличением чувствительности их тканей к ТГ зимой. Последнее, очевидно, может быть обусловлено и активацией САС в зимний период года. Кроме этого, зимой под действием тиреостатика идет более значительное угнетение эритропоэза и скорости созревания Эр в циркулирующем русле системы кровообращения (доля Rtc II-IV стадии зрелости была увеличена, а V стадии – уменьшена).

Таблица 6

Концентрация ретикулоцитов в крови беспородных крыс в разные сезоны 2010 г.

Показатели	Лето		Зима	
	до приема мерказолила	после приема мерказолила	до приема мерказолила	после приема мерказолила
Концентрация эритроцитов (млн/мм ³)	4.16 ± 0.08	5.2 ± 0.1*	4.2 ± 0.05	5.5 ± 0.08*
Концентрация Rtc, ‰	17.33 ± 5.76	4.97 ± 1.26*	15.17 ± 5.15	6.68 ± 2.88*
Абсолютная концентрация Rtc (тыс/мм ³)	72092 ± 472	25844 ± 121*	63717 ± 247	36740 ± 222*

Примечание. * – разница концентраций ретикулоцитов в крови б/п крыс до и после приема мерказолила статистически значима (p ≤ 0.01).

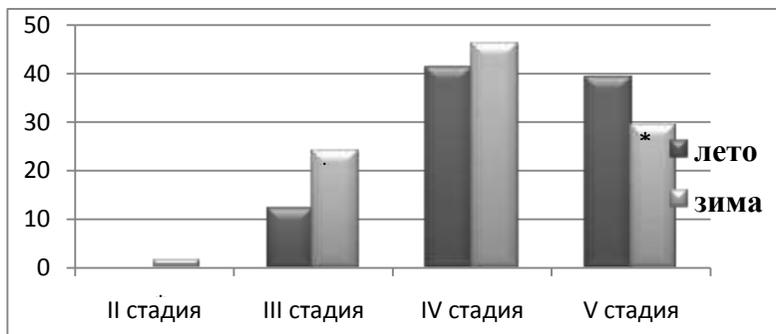


Рис. 6. Распределение ретикулоцитов в крови б/п крыс по стадиям зрелости в разные сезоны года.

Разница в ретикулоцитарной формуле зимой по сравнению с летним периодом года, статистически значима: * – p ≤ 0.05; ** – p ≤ 0.01

Заключение

Фармакологическая блокада щитовидной железы у крыс ведет к увеличению агглютинабельности и снижению кислотной резистентности Эр на фоне относительного повышения их концентрации в крови. Эти эффекты более значимы у беспородных крыс по сравнению с линейными. Отмечены сезонные различия в реакции Эр крыс на гипотиреоз. Гипотиреоз угнетает эритропоэз и

скорость созревания эритроцитов, что отражается более чем в 3-кратном снижении количества ретикулоцитов и сдвиге ретикулоцитарной формулы в сторону более молодых форм.

1. Антонов В.Ф., Смирнова Е.Ю., Шевченко Е.В. Липидные мембраны при фазовых превращениях. М.: Наука, 1992. 321 с.

2. Бойтлер Э.В. Нарушение метаболизма эритроцитов и гемолитическая анемия. М.: Медицина, 1981. 253 с.

3. Валдина Е.А. Заболевание щитовидной железы : руководство. 3-е изд-е. СПб: Питер, 2006. 368 с.

4. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.

5. Зюзьков Г.Н., Жданов В.В., Дыгай А.М., Гольдберг Е.Д. Роль гуалуронидазы в регуляции гемопоза // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 2007. Т. 144. № 12. С. 690-695.

6. Гительзон И.И., Терсков И.Л. Закономерности распределения эритроцитов по стойкости к различным гемолитикам // Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов. Красноярск: Наука, 1961. С. 30-37.

7. Гладилов В.В. Большой практикум по физиологии и биохимии системы крови : учебное пособие. Пермь: Изд-во Пермского гос. ун-та, 1982. С. 22-24.

8. Козлов В.Н., Кузбеков Р.С., Пономарева Л.Ф. Гистологические проявления нефротоксического эффекта мерказолила у белых крыс в эксперименте // Интеграционные евразийские процессы в науке, образовании и производстве : матер. Всерос. науч.-практ. конф., 19-20 октября 2006 г. Уфа : Изд-во «Уфа». 2006. С. 147-149.

9. Козлов В.Н. Патоморфологические изменения в почках у крыс при гипотиреозе и его коррекции йодобогатенными рационами // Российский ветеринарный журнал. Мелкие домашние и дикие животные. 2007. № 2. С. 19-21.

10. Козлов В.Н. Интегральная оценка и коррекция тиреоидзависимых морфофункциональных нарушений у животных : автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 38 с.

11. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 230 с.

12. Луцик А.Д., Денюк Е.С., Луцик М.Д. Лектины в гистологии. Львов: Высш. школа, 1989. 142 с.

13. Мойсенко Н.А., Иржак Л.И. Агглютинация эритроцитов кролика при напряженном эритропозе // Журнал общей биологии. 1972. Т. 13. № 6. С. 779-785.

14. Новицкий В.В., Рязанцева Н.В., Степовая Е.А. и др. Молекулярные нарушения мембраны эритроцитов при патологии разного генеза являются типовой реакцией организма: контуры проблемы // Бюллетень сибирской медицины. 2006. № 2. С. 62-67.

15. Павлов А.Д., Морщакова Е.Ф. Регуляция эритропоза: Физиологические и клинические аспекты. М.: Медицина, 1987. 272 с.

16. Павлов А.Д., Морщакова Е.Ф., Румянцев А.Г. Эритропоз, эритропозин, железо. Молекулярные и клинические аспекты. М: ГЭОТАР-Медиа, 2011. 299 с.

17. Петрова Н.Б. Кислотная резистентность и агглютинабельность эритроцитов женщин с заболеваниями щитовидной железы, проживающих на Севере // Физиолого-гигиенические проблемы экологии человека : матер. Всерос. научно-практической конференции с международным участием. Май 2007 г. Белгород: Изд-во Белгород. университета, 2007. С. 88-90.
18. Петрова Н.Б., Пашнина Е.Н., Денисенко О.Д. Адренореактивность организма человека в разные сезоны года // В мире научных открытий. 2012. №2(26). С. 95-97.
19. Потёмкин В.В. Эндокринология. М.: Медицина, 1987. 432 с.
20. Розен В.Б. Основы эндокринологии : учебник. М.: Высшая школа, 1984. 400 с.
21. Сараева Н.О., Загородняя А.Н., Пономарева А.А., Пятидесятникова С.А. Значение функционального состояния щитовидной железы и надпочечников в развитии анемии у больных гемобластозами // Гематол. и трансфузиол. 2005. Т. 50. № 5. С. 9-13.
22. Семененя И.Н. Функциональное значение щитовидной железы // Успехи физиол. наук. 2004. Т. 35. № 2. С. 41-56.
23. Ткаченко В.И. Гипотиреоз: патогенетические основы клинических проявлений. // Семейная медицина 2008. №1. С. 15-19.
24. Тодоров Й. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Физкультура и медицина, 1963. С. 313-318.
25. Caparevic Z., Bojkovic G., Stojanovic D., Ilic V. Dyslipidemia and subclinical hypothyroidism // Med Pregl. 2003. Vol. 56, № 5. P. 276–280.
26. Monzani F., Dardano A., Caraccio N. Does treating subclinical hypothyroidism improve markers of cardiovascular risk? // Treat Endocrinol. 2006. Vol. 5, № 2. P. 65–81.

**РЕАКЦИЯ АГГЛЮТИНАЦИИ ЭРИТРОЦИТОВ ЧЕЛОВЕКА
ПРИ РАЗНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ ФИТОГЕМАГГЛЮТИНИНОВ,
ЭКСТРАГИРОВАННЫХ ИЗ СЕМЯН *PISUM SATIVUM* (L., 1753)**

ERYTHROCYTE AGGLUTINABILITY REACTION OF HUMAN AT DIFFERENT
CONCENTRATIONS OF PHYTOHEMAGGLUTININS, WHICH EXTRACTED
FROM THE SEEDS OF *PISUM SATIVUM* (L., 1753)

Е.И. Архипенко, Н.Б. Петрова

E.I. Arkhipenko, N.B. Petrova

*Приведены данные о влиянии разных концентраций ФГА из гороха посевного (*Pisum sativum* (L., 1753) на реакцию агглютинации эритроцитов доноров (женщин и мужчин).*

*Presents data on the effects of different concentrations phytohemagglutinins from sowing pea (*Pisum sativum* (L., 1753) on the donor's erythrocyte-agglutinability reaction (women and men).*

Ключевые слова: эритроциты, фитогемагглютинины, реакция агглютинации эритроцитов.

Key words: erythrocytes, phytohemagglutinins erythrocyte agglutinability reaction.

Введение

Лектины – белки, которые обнаруживаются на клеточной поверхности и имеют свойство специфично и обратимо связывать углеводы или их остатки у соседних клеток [7]. Соединения, обладающие таким свойством и выделенные из растений, называются фитогемагглютинами (ФГА). ФГА обладают свойством избирательно связываться с олигосахаридными участками интегральных гликопротеидов мембраны эритроцитов. Результатом развивающегося взаимодействия является склеивание эритроцитов друг с другом – реакция агглютинации эритроцитов (РАЭ). РАЭ может характеризовать иммунобиологическую специфичность, структуру и качественный состав популяции эритроцитов, состояние рецепторов на мембране эритроцитов [1, 6].

С 1970-х годов для проведения РАЭ использовали раствор ФГА, который готовили из размолотых семян гороха посевного *Pisum sativum* (L., 1753), при смешивании с 0.9% раствором NaCl в соотношении 1:5 [2, 7, 8]. По истечении многих лет изменилась не только природа посевного материала, но и состояние здоровья человека. Очевидно, современная экологическая обстановка могла повлиять и на функциональные свойства мембраны эритроцитов, в частности их агрегационную способность.

Цель работы – оценка влияния разных концентраций раствора ФГА гороха посевного урожая 2011 г. на агрегационную способность эритроцитов человека.

Задачи:

- Оценить влияние разных концентраций ФГА (1:5, 1:7, 1:10, 1:20, 1:30) на РАЭ человека.
- Исследовать гендерные различия в РАЭ человека при разных концентрациях ФГА.
- Выяснить влияние разных концентраций гепарина на агрегационную способность эритроцитов.
- Сравнить полученные данные по агрегационной способности эритроцитов с более ранними результатами, полученными сотрудниками кафедры физиологии человека и животных СыктГУ.

Материалы и методы

Исследования проведены на базе кафедры биологии СыктГУ в весенний (март, апрель) период 2012 г. Материалом для исследования служила донорская кровь, полученная путем венопункции из локтевой вены. Забор крови осуществлял медицинский персонал Республиканской станции переливания крови. В эксперименте использовали кровь мужчин и женщин в возрасте до 35 лет. В качестве антикоагулянта применен гепарин. Исследована 31 проба крови человека. Эксперимент проведен при комнатной температуре.

Растворы ФГА готовили путем экстрагирования их из размолотых семян гороха *P. sativum* 0.9 % раствором NaCl в течение двух суток в холодильнике при температуре 4⁰С [7,8]. Вес сухой навески семян относился к объему раствора NaCl как 1:5, 1:7, 1:10, 1:20, 1:30. Полученный раствор перед использованием фильтровали. Кровь набирали в эритроцитарный смеситель до метки 0.5. Остальную часть смесителя заполняли раствором ФГА. Результаты РАЭ учитывали количественно в камере Горяева на 10-й, 20-й, 30-й, 40-й мин. наблюдения. Подсчитывали количество свободных эритроцитов. Процент агглютинации эритроцитов вычисляли по отношению числа клеток, вовлеченных в агглютинацию, к их числу определявшихся в растворе 0.9% NaCl [7].

Для статистической обработки данных использована программа Excel 2007. Вычисляли среднюю арифметическую, стандартное отклонение, доверительный интервал. Для оценки полученных результатов использован U-критерий Манна-Уитни. Разницу считали достоверной при $p < 0.05$ [4].

Результаты и обсуждение

Оценка влияния разных концентраций ФГА на реакцию агглютинации эритроцитов человека

Концентрация эритроцитов для мужчин ($n=25$) в среднем составляла $4.52 \times 10^{12}/л$, для женщин ($n=6$) $3.7 \times 10^{12}/л$, что соответствует литературным данным.

При всех использованных в опыте концентрациях ФГА РАЭ с течением времени увеличивался (рис. 1), что согласуется с ранее полученными результатами [2, 8].

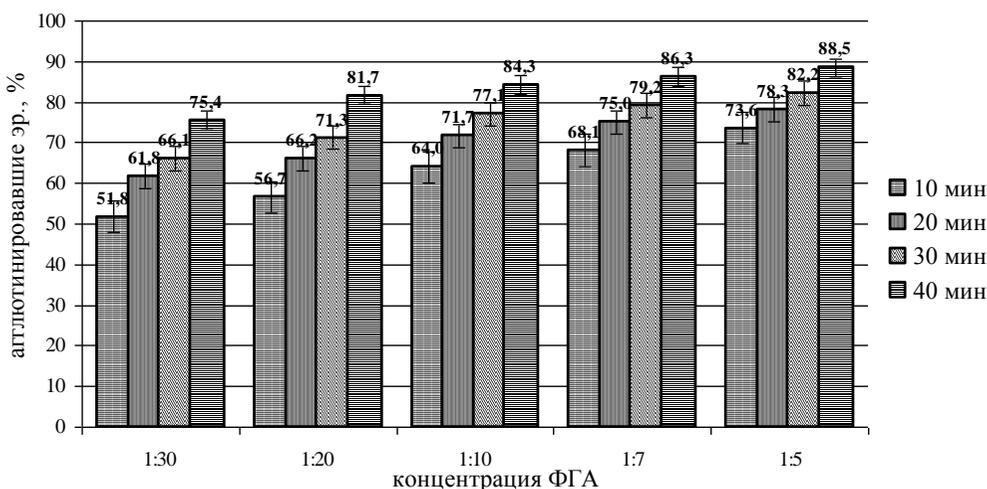


Рис. 1. Изменение РАЭ во времени при разных концентрациях ФГА

При увеличении концентрации ФГА увеличивается и агрегационная способность эритроцитов. Разница в агглютинации эритроцитов на 10-й мин. наблюдения при разных концентрациях ФГА относительно 1:5 представлена на рис. 2.

Как видно, при концентрации ФГА 1:30 агглютинация эритроцитов меньше на 30% ($p<0.05$), при 1:20 – на 23% ($p<0.05$), при 1:10 – на 13%, при 1:7 – на 7% относительно концентрации ФГА 1:5 (рис. 2).

Протекание РАЭ человека при использовании семян гороха разного происхождения

В эксперименте ФГА готовили путём экстрагирования гороха посевного, полученного из разных источников [3]. Семена одного гороха были куплены в продуктовом магазине уже в размолотом виде, т.е. он был предназначен для приема в пищу. Семена второго приобретены в магазине «Дачник». Это цельный

желтый горох фирмы «Агроальянс», предназначенный для посадки в грунт. Его перемалывание осуществляли вручную.

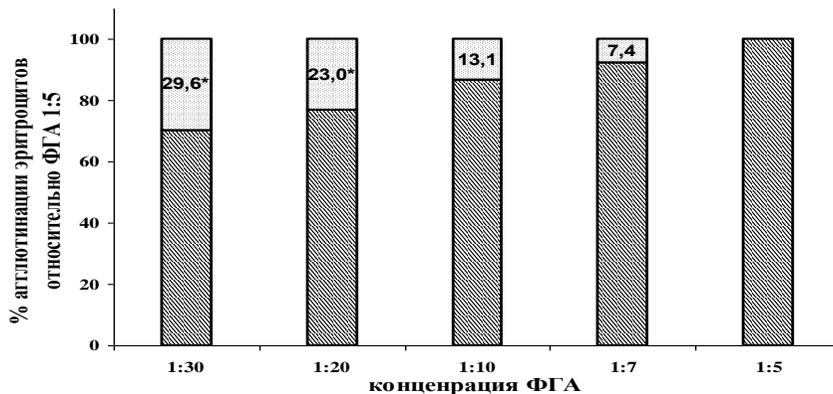


Рис. 2. Изменение РАЭ на 10-й мин. наблюдения при разных концентрациях ФГА

За 100% принята концентрация ФГА в 0.9% NaCl 1:5; * – $p < 0.05$

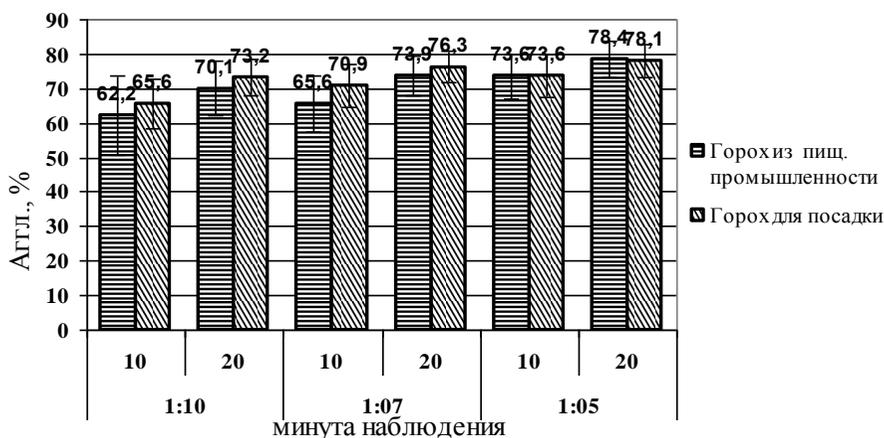


Рис. 3. РАЭ при использовании ФГА из семян гороха разного происхождения

На рис. 3 представлены различия РАЭ при использовании семян гороха при концентрациях ФГА 1:10, 1:7, 1:5 на 10-й и 20-й мин. наблюдения. Статистически значимых различий РАЭ при использовании разного гороха не выявлено.

Влияние разных концентраций гепарина на протекание РАЭ

В процессе проведения работы исследовано влияние разных концентраций гепарина на РАЭ. На рис. 4 представлены различия протекания РАЭ при использовании в качестве антикоагулянта гепарина с концентрациями 5000 и

2500 МЕ/мл. Анализ данных существенных различий в протекании РАЭ не выявил.

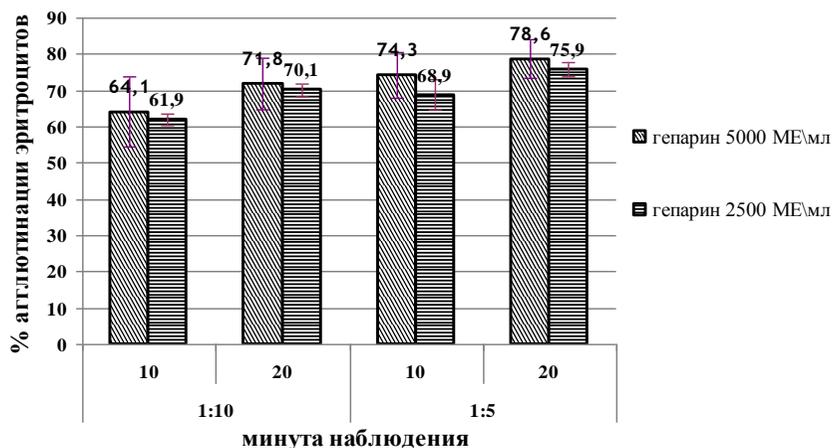


Рис. 4. РАЭ при использовании гепарина (в качестве антикоагулянта) в разных концентрациях

Однако отмечено, что при использовании концентрированного гепарина начиная уже с 10-й мин. наблюдения все эритроциты становились эхиноцитами (рис 5.). При использовании разбавленного гепарина единичные эхиноциты появлялись только на 40-й мин. наблюдения.

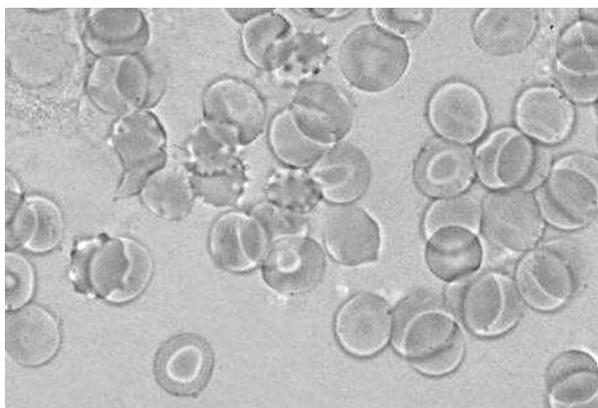


Рис. 5. Единичные эхиноциты на 40-й мин. Наблюдения

Исследование гендерных различий РАЭ при разных концентрациях ФГА

Агглютинация эритроцитов у женщин (n=6) меньше, чем у мужчин (n=25) (рис. 6). Причем с увеличением концентрации ФГА разница становится менее заметной. На 10 мин. наблюдения при концентрации 1:10 разница РАЭ у мужчин и женщин составляет 17% (p<0,05), при 1:7 – 5%, при 1:5 – 2%. С каждой

последующей минутой наблюдения разница в протекании РАЭ между мужчинами и женщинами уменьшается. Статистически значимых различий протекания РАЭ между женщинами и мужчинами при концентрации ФГА 1:7 и 1:5 не выявлено.

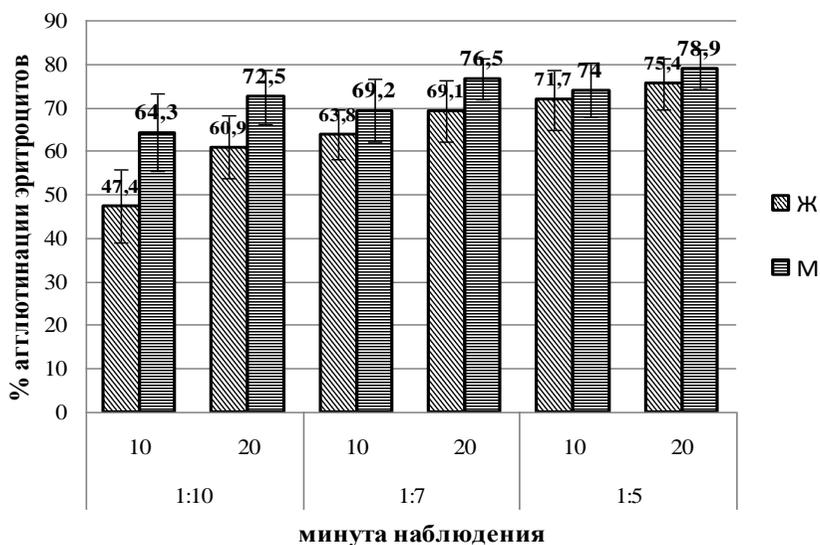


Рис. 6. Различия протекания РАЭ у женщин и мужчин

Из данных, полученных студентами и сотрудниками кафедры физиологии человека и животных СыктГУ, следует, что процент агглютинировавших эритроцитов на 10-й мин. наблюдения составляет 25-37% при концентрации 1:5 [2, 3, 8, 9, 10]. Это в 2 раза ниже наблюдаемого ($73.6 \pm 6.3\%$) в этом исследовании в 2012 г.

Мы связываем сильную агглютинацию эритроцитов с составом гороха, из которого готовится раствор ФГА. В дальнейшем для подтверждения этой гипотезы планируется провести анализ семян используемого *Pisum sativum* на химический состав. Возможно, к пищевому гороху примешивается соя или фасоль, а горох для посева является не чистым сортом, а гибридом нескольких его сортов.

Выводы

1. При уменьшении концентрации ФГА агрегационная способность эритроцитов человека снижается. При ФГА в концентрации 1:5 агглютинация на 10-й мин. исследования составляет – $73.6 \pm 6.3\%$, при концентрации ФГА 1:30 – $51.8 \pm 5.7\%$.

2. Не выявлено статистически значимой разницы в протекании РАЭ человека при использовании семян гороха разного происхождения (пищевой и

посевной), разных концентраций гепарина (5000 и 2500 МЕ\мл), применяемого в качестве антикоагулянта.

3. Выявлены достоверные гендерные различия в РАЭ человека при концентрации ФГА 1:10.

4. Агглютинация эритроцитов на 10-й мин. наблюдения при концентрации ФГА 1:5 в наших экспериментах выше в 2 раза, чем таковая в более ранних исследованиях, проведенных на кафедре физиологии человека и животных СыктГУ в 1998-2008 гг.

1. Гиляров М.С. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986. С. 831.

2. Изъюрова О.М. Влияние обзидана на степень реакции фитогемагглютинации эритроцитов животных и человека в зависимости от возраста и физической нагрузки : дипломная работа. Сыктывкар: СГУ, 1998.

3. Костырева Ю.В., Стрелкова М.В., Лютоева Т.А. Действие ЭС субстанции «Серпистен» на показатели периферической крови и адренореактивность человека в покое и при физической нагрузке // Тезисы VII Молодежной научной конф. ИФ КНЦ УрОРАН «Физиология человека и животных: от эксперимента к кинической практике», 2009.

4. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. С. 230.

5. Луцик А.Д., Денюк Е.С., Луцик М.Д. Лектины в гистологии. Львов.: Высш. школа. 1981. 142 с.

6. Мойсеенко Н.А., Иржак Л.И. Агглютинация эритроцитов кролика при напряженном эритропоэзе // Журнал общей биологии. 1971. Т.13. №6. С. 779-785.

7. Метлицкий Л.В., Озерцовская О.Л. Как растения защищаются от болезней. М.: Наука, 1985. С. 192

8. Пашнина Е.Н. Фитогемагглютинация эритроцитов человека под действием пропанолаола и адреналина : курсовая работа. Сыктывкар : СГУ, 2009. 34 с.

9. Петрова Н. Б. Кислотная резистентность и агглютинабельность эритроцитов женщин с заболеваниями щитовидной железы, проживающих на Севере // матер. Всерос. научной конф. с междунар участ. «Физиолого-гигиенические проблемы экологии человека». Белгород, 2007. С. 110-112.

10. Петрова Н.Б., Пашнина Е.Н., Денисенко К.Д. Адренореактивность эритроцитов человека в разные сезоны года // В мире научных открытий. 2012, №2(26). С. 95-97.

ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ ЧЕЛОВЕКА В УСЛОВИЯХ ОСТРОЙ НОРМОБАРИЧЕСКОЙ ГИПОКСИИ

HAEMATOLOGICAL PARAMETERS OF HUMAN IN ACUTE NORMOBARIC HYPOXIA

Ж.Е. Иванкова, К.В. Петренко, А.Ю. Людинина
Zh.E. Ivankova, K.V. Petrenko, A.Yu. Lyudinina

Показано, что в условиях гипоксии показатель гематокрита, концентрация эритроцитов, средноклеточный объем эритроцитов практически не изменяются. Концентрация ретикулоцитов в крови человека возрастает на всех минутах вдыхания гипоксической газовой смеси. Изменяется количество ретикулоцитов по стадиям зрелости, ретикулоцитарная формула сдвигается в сторону более молодых форм.

The present study shows that haematocrit, concentration of red blood cells, red blood cell volume virtually unchanged in hypoxia. Concentration of reticulocytes increases at all minutes of inhalation of hypoxic gas mixture. Number of reticulocytes in stages of maturity changes in hypoxia, reticulocyte formula shifted in the direction of the younger forms.

Ключевые слова: эритроциты, ретикулоциты, гипоксия.

Key words: erythrocyte, reticulocytes, hypoxia.

Введение

Гипоксия – одно из самых распространенных патологических состояний, являющихся причиной широкого спектра функционально-метаболических нарушений. Гипоксия встречается весьма часто и служит патогенетической основой или важным компонентом множества различных заболеваний [2, 9]. Она является одним из основных биологически значимых факторов, с которым человек встречается на протяжении всей своей жизни. В одних случаях интенсивность гипоксического воздействия незначительна (условия внутриутробного развития, произвольная задержка дыхания при выполнении точных двигательных актов, физические нагрузки, первичное и вторичное диспноэ различной степени и т.д.), в других – довольно выраженная (нахождение в условиях высокогорья, выполнение водолазных и кессонных работ, высотные полеты и т.д.) [3]. В условиях гипоксии в результате первичного нарушения защитно-компенсаторных гомеостатических механизмов клетки запускаются естественные для клетки стимулы, которые в этих условиях могут стать повреждающими [7]. Гипоксия независимо от механизмов ее развития приводит не только к прекращению процессов синтеза структурных компонентов мембран, но и к их непосредственному разрушению. Гипоксия вызывает множество

изменений, в том числе увеличение гематокрита, концентрации эритропоэтина, а значит, может оказывать влияние на эритропоэз [16].

Большинство научных исследований в области гипоксических процессов связано с изучением механизмов развития и течения долговременной (хронической) гипоксии, с тем, каким образом изменяются показатели крови [8, 13, 17]. Современные методы лабораторной диагностики позволяют определять содержание огромного количества веществ в биологических жидкостях организма и на основе полученных данных диагностировать соответствующие заболевания. Оценка параметров крови является наиболее показательной для определения тяжести патологических состояний и их дифференциальной диагностики [5].

Цель работы – изучение показателей крови человека после вдыхания газовой смеси с 9.5% содержанием кислорода.

Материал и методы

Материалом исследования служила венозная кровь мужчин, которую забирали из локтевой вены. В эксперименте принимали участие практически здоровые мужчины в возрасте от 20 до 35 лет, на момент исследования не имевшие острых или хронических заболеваний. Гипоксическое воздействие моделировали путем вдыхания через кислородную маску кислородно-азотной газовой смеси с 9.5%-ным содержанием кислорода. Парциальное давление кислорода в смеси приблизительно соответствовало таковому на высоте 7000 м. Запланированное время гипоксического воздействия составило 35 мин. Забор крови производили в покое (фон), на 5-й, 10-й и 20-й мин. гипоксического воздействия. Далее после отключения кислородно-азотной газовой смеси и переходом на дыхание атмосферным воздухом забор крови производился на 5-й и 15-й мин. восстановления.

Параметры крови определяли по общепринятым в клинике и лаборатории методам [6, 10].

Достоверность различий оценивали по W-критерию Вилкоксона для зависимых выборок [4].

Результаты и их обсуждение

Контрольное исследование

Показатели крови испытуемых в контрольной пробе (фон) представлены в табл. 1. По данным настоящего исследования, концентрации эритроцитов (Эр) и ретикулоцитов (Рт) составили $4.41 \pm 0.75 \cdot 10^{12}/л$ и $8.58 \pm 1.9\%$ соответственно, среднеклеточный объем клеток (СрОЭ) – 96.5 ± 20.6 мкм³, гематокрит (Гт) – $42.3 \pm 8.4\%$, что соответствует данным литературы [6, 12, 14, 15].

Показатели крови человека по данным разных авторов

Источник	Гт	Эр	Рт
Юрковский О.И., Грицюк А.М. [12]	40 – 48%	4 – 5.1*10 ¹² /л	5 – 12‰
Меньшиков В.В. [6]	36%	4*10 ¹² /л	2 – 12‰
Fortes R.C. et al. [14]	42.09 ± 3.59%	4.77 ± 0.43*10 ¹² /л	-
Lippi G. et al. [15]	36.66%	4.72*10 ¹² /л	-
Собственные данные	42.3 ± 8.4%	4.41 ± 0.75*10 ¹² /л	8.58 ± 1.9‰

Гипоксическое воздействие

В результате проведенного исследования выявлено, что при вдыхании газовой смеси с пониженным содержанием кислорода Гт, Эр и СрОЭ практически не изменяются (табл. 2). Тем не менее наблюдаются колебания значений параметров крови в течение всего хода исследования. Так Гт в контрольной пробе составил 42.3±8.4%, на 5-й и 20-й мин. гипоксии произошло уменьшение Гт на 12%, к 10-й мин. – увеличение на 5% (рис. 1). В период восстановления, а именно на 5-й мин., Гт больше на 6% исходного значения, на 15-й мин. – на 11% меньше.

Концентрация Эр в фоновой пробе крови – 4.4±0.7*10¹²/л, к 5-й мин. воздействия уменьшается на 5%, к 10-й мин. увеличивается на 4%, к 20-й мин. наблюдается возвращение значения к контрольным цифрам (рис. 2). В период восстановления Эр уменьшается и на 5-й и на 15-й мин. эксперимента (на 22 и 17% соответственно).

Показано, что СрОЭ в контроле составил 96.5±20.6 мкм³, на 5-й мин. гипоксии остается на том же уровне, к 10 и 20-й мин. отмечается увеличение на 22 и 5% соответственно (рис. 3). В период перехода на атмосферное дыхание СрОЭ все также повышен на 37 и 18% (на 5-й и 15-й мин.).

Концентрация Рт в контроле составила 8.58±1.9‰. На всех минутах вдыхания гипоксической газовой смеси в крови человека наблюдается увеличение концентрации Рт: на 0.21‰, 5.02‰ и 15.96‰ (5-я, 10-я и 20-я мин. соответственно) (p<0.05) (рис. 4). В период восстановления концентрация Рт также увеличена на 18.94‰ (5-я мин.) и 5.5‰ (15-я мин.) (p<0.05), по сравнению с фоновыми значениями.

Показатели крови человека при гипоксическом воздействии

Показатели	Контроль	Гипоксия			Восстановление	
		5 мин	10 мин	20 мин	5 мин	15 мин
Гт, %	42.3 ± 8.4	37.2 ± 8.6	44.8 ± 7.0	38.0 ± 8.0	44.7 ± 14.6	37.7 ± 6.8
Эр, 10 ¹² /л	4.4 ± 0.7	4.2 ± 1.4	4.6 ± 1.5	4.4 ± 1.8	3.4 ± 0.8	3.6 ± 1.5
Рт, ‰	8.58 ± 1.9	8.79 ± 2.28*	13.60 ± 2.85*	24.54 ± 7.16*	27.52 ± 5.82*	14.08 ± 2.78*
СрОЭ, мкм ³	96.5 ± 20.6	95.3 ± 36.6	117.8 ± 70.9	101.0 ± 31.7	132.0 ± 41.5*	114.5 ± 52.6

Примечание. * – разница по сравнению с фоном достоверна при $p < 0.05$.

В таблице представлены данные, полученные на 5-й, 10-й, 20-й мин. вдыхания гипоксической газовой смеси и на 5-й и 15-й мин. после перехода на дыхание атмосферным воздухом.

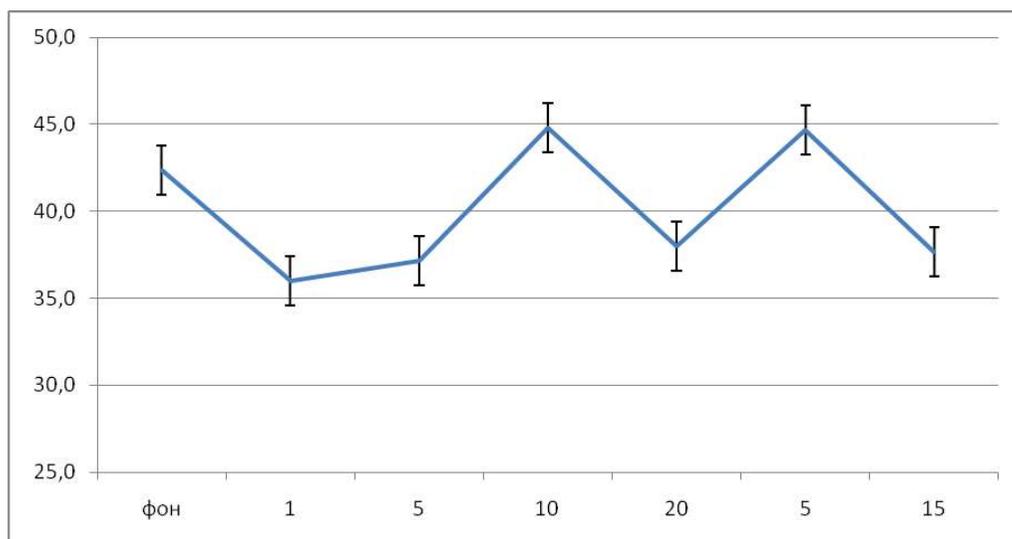


Рис. 1. Динамика изменения Гт в условиях гипоксии и в период восстановления после ее воздействия

По оси абсцисс отложены 1-я, 5-я, 10-я и 20-я мин. гипоксии, 5 и 15 мин. восстановления; по оси ординат – величины показателя Гт, %

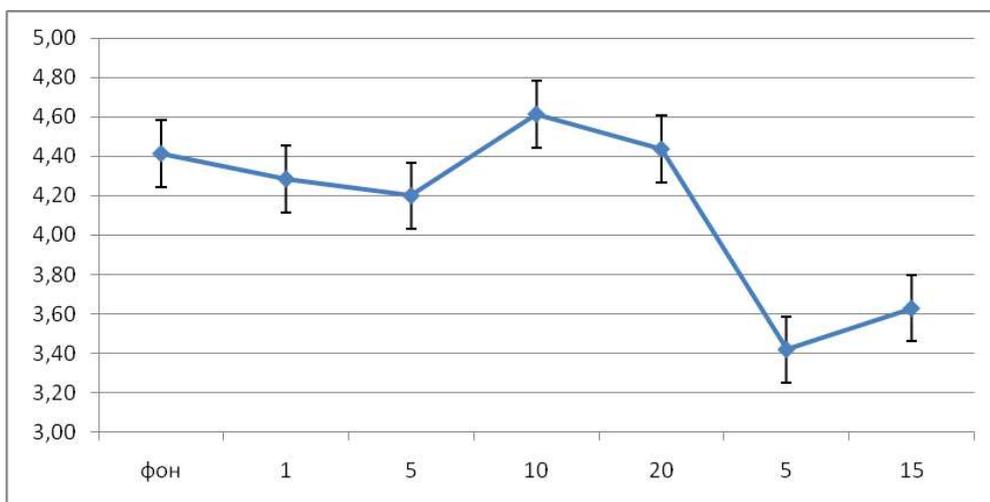


Рис. 2. Динамика изменения концентрации Эр в условиях гипоксии и в период восстановления после ее воздействия.

По оси абсцисс отложены 1-я, 5-я, 10-я и 20-я мин. гипоксии, 5-я и 15-я мин. восстановления; по оси ординат – концентрация Эр, 10¹²/л

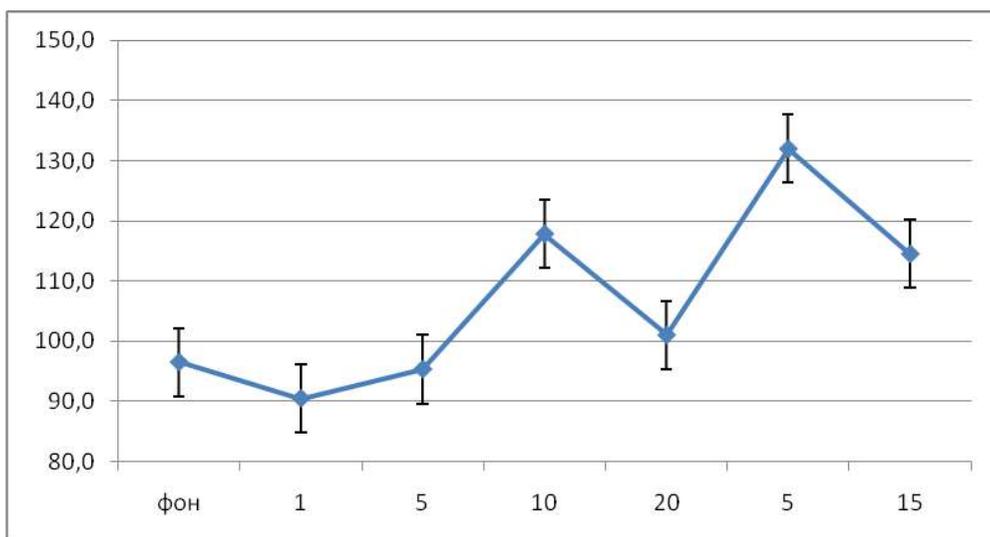


Рис. 3. Динамика изменения СрОЭ в условиях гипоксии и в период восстановления после ее воздействия

По оси абсцисс – 1-я, 5-я, 10-я и 20-я мин. гипоксии, 5-я и 15-я мин. восстановления, по оси ординат – СрОЭ, мкм³

Распределение Рт по стадиям зрелости изменяется в течение всего хода исследования, достоверные изменения по сравнению с фоном обнаружены на 5-й мин. гипоксического воздействия и в период восстановления, при этом наблюдаются однонаправленные реакции. Происходит сдвиг ретикулоцитарной формулы в сторону молодых форм: доли Рт III и IV стадии увеличиваются, V стадии – уменьшается (табл. 3).

Таблица 3

Доли Рт различных стадий зрелости в крови человека

Стадия зрелости	Фон	Гипоксия			Восстановление	
		5 мин.	10 мин.	20 мин.	5 мин.	15 мин.
III	2.9 ± 4.1	7.1 ± 2.3**	4.5 ± 1.6	2.2 ± 1.3	9.9 ± 4.2*	5.9 ± 2.5
IV	31.7 ± 7.3	49.3 ± 8.7*	39.4 ± 4.3	36.5 ± 8.5**	38.5 ± 13.2	48.9 ± 13.9*
V	65.4 ± 9.9	43.5 ± 7.8*	57.4 ± 4.1	61.3 ± 7.9	52.8 ± 16.1*	47.3 ± 13.3*

Примечание. Разница достоверна: * – при $p < 0.05$;

** – при $p < 0.01$ по сравнению с фоном.

В таблице представлены данные, полученные на 5-й, 10-й, 20-й мин. вдыхания гипоксической газовой смеси и на 5-й и 15-й мин. после перехода на дыхание атмосферным воздухом.

Известно, что при гипоксии повышается активность систем организма, ответственных за транспорт кислорода в ткани: гипервентиляция легких, увеличение минутного объема сердца, улучшение кровоснабжения жизненно важных органов. Наряду с этим под влиянием гипоксии развивается активация адренергической и гипофизарно-адреналовой систем. Данный неспецифический компонент адаптации играет роль в мобилизации аппарата кровообращения и внешнего дыхания [11]. Изменения со стороны кардиореспираторной системы в условиях острой гипоксической гипоксии могут быть обусловлены еще и депрессией функции высших отделов головного мозга. Это сочетание мобилизации систем, специфически ответственных за транспорт кислорода, неспецифического стресс-синдрома и нарушений со стороны высшей нервной деятельности составляет механизм, характеризующий срочную адаптацию к условиям острой гипоксической гипоксии [1]. Возможно, именно за счет активации гипофизарно-адреналовой системы произошел выброс депонированных Рт как экстренная адаптация к резкому недостатку кислорода.

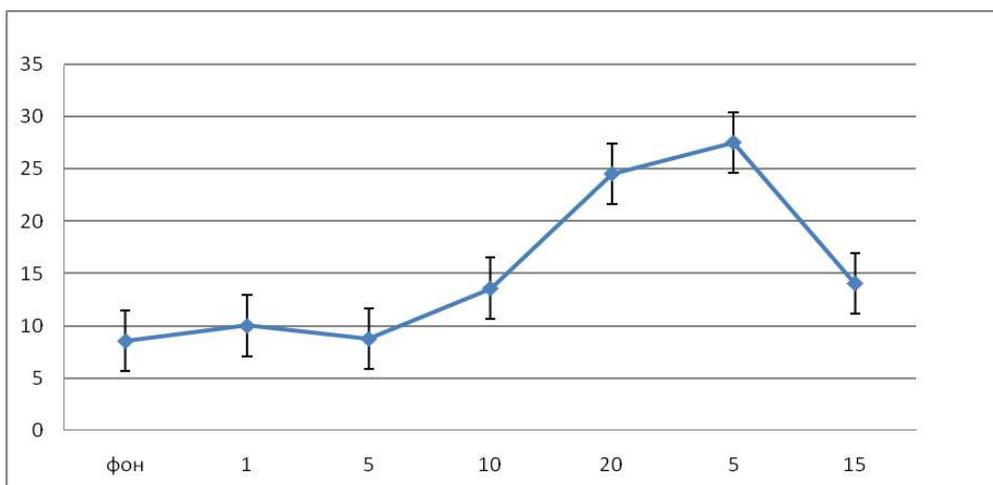


Рис. 4. Динамика изменения концентрации Рт в условиях гипоксии и в период восстановления после ее воздействия.

По оси абсцисс – 1-я, 5-я, 10-я и 20-я мин. гипоксии, 5-я и 15-я мин. восстановления, по оси ординат – концентрация Рт, $10^{12}/л$

Заключение

В условиях гипоксии и в период восстановления (после ее воздействия) показатель гематокрита, концентрация эритроцитов, среднеклеточный объем эритроцитов практически не изменяются. Концентрация ретикулоцитов в крови человека при воздействии острой нормобарической гипоксии на всех минутах вдыхания гипоксической газовой смеси возросла по сравнению с контролем ($p < 0.05$) и составила 8.8-24.5%. Изменилось количество ретикулоцитов по стадиям зрелости, ретикулоцитарная формула сдвинулась (влево) в сторону более молодых форм. При восстановлении после гипоксии концентрация ретикулоцитов в крови испытуемых все еще остается повышенной (почти в три раза на 5-й мин. и в два – на 15-й мин.) ($p < 0.01$) по сравнению с контролем, но по сравнению с 20-й мин. гипоксии снижается на 41% ($p < 0.05$), т.е. приближается к фоновым значениям.

1. Агаджанян Н.А. Гневушев В.В., Катков А.Ю. Адаптация к гипоксии и биоэкономика внешнего дыхания. М.: Изд-во УДН, 1987. 186 с.

2. Бизенкова М.Н., Романцов М.Г., Чеснокова Н.П. Метаболические эффекты антиоксидантов в условиях острой гипоксической гипоксии // Фундаментальные исследования. 2006. № 1. С. 17-21.

3. Бурых Э.А., Сороко С.И., Бешкаев С.С. и др. Комплексное многопараметрическое исследование системных реакций организма человека при дозированном гипоксическом воздействии // Физиология человека. 2005. № 5. С. 88-109.
4. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 460 с.
5. Ковалева О.И., Карганов М.Ю., Ковалева Л.Г. Новые возможности ранней диагностики заболеваний системы крови // Гематол. и трансфузиол. 2004. № 4. С. 7-10.
6. Меньшиков В.В. (Ред.) Лабораторные методы исследования в клинике. М.: Медицина, 1987. 379 с.
7. Найдина В.П., Пепеляев Ю.В., Буравкова Л.Б. Изменение состава высших жирных кислот сыворотки крови и мембран эритроцитов при длительном пребывании человека в условиях гипербарической газовой среды // Физиология человека. 2009. № 4. С. 57-63.
8. Новицкий В.В., Гольдберг Е.Д. Патопфизиология. Томск: Изд-во Сибирского госуд. мед. ун-та, 2001. 634 с.
9. Рагимов А.А., Еременко А.А., Никифоров Ю.В. Трансфузиология в реаниматологии. М.: ООО «Медицинское информационное агентство», 2005. 784 с.
10. Шиффман Ф.Дж. Патопфизиология крови. М.; СПб.: БИНОМ-Невский Диалект, 2000. 451 с.
11. Шмидт Р., Тевс Г. Физиология человека. М.: Мир, 1996. Т. 2. 633 с.
12. Юрковский О.И., Грицюк А.М. Общеклинические анализы в практике врача. М.: Центр ХГС, 2000. 16 с.
13. Biredinc A., Estep M., Afendy A., Stepanova M., Younossi I., Baranova A., Younossi Z.M. Gene expression profiles associated with anaemia and ITPA genotypes in patients with chronic hepatitis C (CH-C) // J. Viral Hepat. 2012. Vol. 19, № 6. P. 414-422.
14. Fortes R.C., Novaes G., Recôva V., Melo A. Immunological, hematological, and Glycemia effects of dietary Supplementation with agaricus sylvaticus On patients' colorectal cancer // Society for experimental biology and medicine. 2008. P. 53-62.
15. Lippi G., Lima-oliveira G., Salvagno G.L., Montagnana M. et al. Influence of a light meal on routine haematological tests // Blood transfus. 2010. Vol. 8. P. 94-99.
16. Mosqueira M., Willmann G., Zeiger U., Khurana T.S. Expression Profiling Reveals Novel Hypoxic Biomarkers in Peripheral Blood of Adult Mice Exposed to Chronic Hypoxia // Novel Hypoxic Biomarkers in Peripheral Blood. 2012. Vol. 7. P. 5-10.
17. Yelmen N., Ozdemir S., Guner I., Toplan S. et al. Effects of chronic long-term intermittent hypobaric hypoxia on blood rheology parameters // Gen Physiol. Biophys. 2011. Vol. 30. № 4. P. 389-395.

ФАГОЦИТАРНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕЙТРОФИЛОВ КРОВИ ЧЕЛОВЕКА В ГИПОТОНИЧЕСКИХ СРЕДАХ В ПРИСУТСТВИИ АНТИБИОТИКОВ

PHAGOCYTIC ACTIVITY OF NEUTROPHILS OF HUMAN BLOOD IN HYPOTONIC MEDIUM BY ANTIBIOTIC ACTION

А.А. Мищенко, Э.М. Савельева

A.A. Mischenko, E.M. Savelyeva

Исследована фагоцитарная активность нейтрофилов крови человека в гипотонической среде и в присутствии ряда антибиотиков. Снижение тоничности в 1.5 – 2.0 раза вызывает увеличение параметров фагоцитоза на 16%. В присутствии фуросемида действие гипотонии не проявляется. Различные антибиотики вызывают сильное ингибирование фагоцитоза.

Phagocytic reaction of human neutrophils in the hypotonic medium and at presence of antibiotics was investigated. Tonicity decrease of medium in 1.5 – 2 times causes increase of phagocytosis parameters on 16 %. At furosemide presence action of a hypotonia is not shown. Various antibiotics caused strong inhibition of phagocytosis.

Ключевые слова: нейтрофил, фагоцитоз, фагоцитарная активность, гипотония.

Key words: neutrophil, phagocytosis, phagocytic activity, hypotonicity.

Введение

Основным барьером на пути проникновения инфекции в организм служат слизистые оболочки. Будучи многокомпонентными системами, они принимают участие во многих реакциях организма, в том числе в иммунных. В норме в слизистой оболочке содержатся иммуноглобулины и небольшое количество нейтрофилов и макрофагов [2]. Именно эти клетки первыми контактируют с патогенами, в случае же проникновения последних в толщу тканей барьером становятся лимфоидные скопления в толще слизистых.

Поскольку поверхности слизистых оболочек не изотоничны плазме крови, для оценки функционирования клеток иммунной системы в таких условиях целесообразно провести эксперименты в анизотоничной среде *in vitro*. Так, показано, что в гипотонических растворах в лейкоцитах активируется кислородный взрыв, метаболизм арахидоновой кислоты, увеличивается концентрация ионов кальция [10]. В нашей работе проведены исследования фагоцитарной активности нейтрофилов крови при моделировании гипотонических условий. Поскольку в случае воспалительного процесса в организме врачами часто назначается антибиотиковая терапия, исследовано также действие антибиотиков различных классов на фагоцитарную активность нейтрофилов крови.

Объекты и методы

В экспериментах использована венозная кровь мужчин доноров, полученная из Республиканской станции переливания крови (г. Сыктывкар). По 500 мкл крови помещали в лунки планшета для иммунологических реакций. В каждую лунку добавляли суспензию дрожжевых клеток (ООО «саф-Нева»), предварительно отмытых трижды 0.9% раствором NaCl. Количество дрожжевых клеток в среднем составляло 30 тыс./1 мкл крови.

Для снижения тоничности в 2.0 и 1.5 раза в лунки добавляли дистиллированную воду (рН 7.4). В ряде экспериментов в лунки с изо- и гипотонической средами добавляли также фуросемид в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ Моль/л.

В экспериментах с антибиотиками в лунки добавляли линкомицин, цефтриаксон, амоксиклав и гентамицин в концентрации 30 мг/л.

Пробы инкубировали в термостате при 37°C в течение 20 мин. Затем планшет помещали на лед для остановки реакции фагоцитоза и с каждой лунки готовили по 3 мазка. После просушивания и фиксации мазки окрашивали по Гимза-Романовскому, просматривали под микроскопом при иммерсионном увеличении $15 \cdot 90$.

Подсчитывали: 1) фагоцитарную активность – количество активных нейтрофилов из 100 встреченных при просмотре; 2) фагоцитарный индекс – среднее количество дрожжевых клеток, поглощенных одним нейтрофилом. Результаты обработаны методом парных сравнений, достоверность различий между выборками оценивали по критерию Вилкоксона [4].

Результаты и обсуждение

В контроле фагоцитарная активность лейкоцитов человеческой крови составила $49.5 \pm 5\%$, фагоцитарный индекс – 1.64 ± 0.1 ($n=20$). Данные согласуются с результатами, полученными при изучении фагоцитоза патогенной *Candida crusei* [19]. Фагоцитарная активность нейтрофилов в данных условиях стимулируется β -глюканами в клеточной стенке дрожжей, к которым на поверхности фагоцитов имеются рецепторы [7], а также опсонизирующим эффектом имеющихся в плазме крови компонентов системы комплемента C3b_i [20] и иммуноглобулинов IgG [6].

При снижении тоничности среды в 1.5 и 2.0 раза ($n=20$) фагоцитарная активность увеличилась в среднем на 16.5%, составив $58.1 \pm 9.1\%$ ($p < 0.05$). Увеличился также фагоцитарный индекс до 1.97 ± 0.06 и 2.14 ± 0.58 при снижении тоничности в 1.5 и 2.0 раза соответственно. Таким образом, гипотония вызвала активацию фагоцитоза, что отразилось в увеличении как доли активных клеток, так и скорости поглощения фагоцитами дрожжей. Одним из механизмов такого

действия гипотонии может быть увеличение концентрации внутриклеточного кальция [10], в результате чего изменяется цитоскелет клеток, их подвижность и фагоцитарная активность. Кроме того, активность клеток в этих условиях может меняться в результате запуска реакции регуляторного уменьшения объема, RVD, в ответ на набухание клеток [12]. С целью исключить влияние последнего было проведено ингибирование фуросемидом K^+,Cl^- – котранспорта, активация которого приводит к RVD. Поскольку вещество меняет хемотаксическую активность клеток [15], предварительно было исследовано его влияние в изотонической среде. При этом фуросемид не изменял фагоцитарную активность нейтрофилов ($n=20$), что согласуется с опубликованными данными [16]. На фоне гипотонической среды фуросемид не изменял фагоцитарную активность по сравнению с контролем и снижал ее по сравнению с результатами в гипотонической среде в отсутствие вещества ($p<0.05$). В частности, в присутствии фуросемида фагоцитарная активность и фагоцитарный индекс составили $45.9\pm 6.7\%$; 1.83 ± 0.1 и $50.5\pm 5.6\%$; 1.7 ± 0.1 соответственно при гипотонии 1.5 и 2.0. Следовательно, блокируя реакцию RVD, фуросемид тем самым предотвращал активацию клеток в условиях гипотонии.

Под действием антибиотиков показатели фагоцитарной активности снизились. При действии цефтриаксона фагоцитарная активность снизилась на 78% до $10\pm 2.3\%$ ($p<0.02$), амоксилав – на 70% до $17\pm 3.9\%$ ($p<0.02$), линкомицин – на 65% до $16\pm 4.9\%$ ($p<0.02$), гентамицин – на 76% до $11\pm 3.6\%$ ($p<0.02$). Фагоцитарный индекс в экспериментах с антибиотиками практически оставался неизменным, следовательно, данные препараты не влияют на скорость поглощения клеток.

Повышение фагоцитарной активности под влиянием антибиотиков отмечено в ряде работ [3, 1, 5]. Согласно другим данным, фагоцитарная активность лейкоцитов подавляется при действии таких антибиотиков, как ауреомицин [17]. Окситетрациклин, эритромицин, хлорамфеникол, полимиксин В не вызывают заметных изменений фагоцитарной активности лейкоцитов [5].

Используемые в опытах антибиотики по действию относятся к разным группам. Амоксилав и цефтриаксон действуют как бактерицидные препараты (ингибируют развитие клеточной стенки, причем подавляют синтез специфического для клеточной стенки бактерий пептидогликана – муреина). Линкомицин и гентамицин при низких концентрациях действуют как бактериостатики и бактерицидно – при увеличении концентрации (ингибируют синтез белка за счет связывания с 50s и 30 s субъединицами рибосомы). Все антибиотики в наших экспериментах оказали ингибирующий эффект на нейтрофилы. Это может быть связано с изменением структуры антибактериальных препаратов вследствие метаболических процессов в организме, в результате чего продукты метаболизма становятся токсичными для

самих фагоцитов [9]. Антибиотики являются одной из главных причин нейтропении и агранулоцитоза. Данный эффект оказали пенициллины, цефаллоспорины и сульфаниламиды [8]. Аминогликозид гентамицин увеличивает образование лизосом, содержащих различные факторы вирулентности [9]. Представители β -лактамов, амоксицилин и цефтриаксон, могут подавлять реакцию окислительного взрыва [14].

Данные о действии линкозамидов, к которым относится используемый линкомицин, на фагоцитарную активность противоречивы [11]. При разных концентрациях препарата авторы отмечают как повышение фагоцитарной активности, так и ее снижение либо отсутствие изменений. Возможно, используемая в наших экспериментах концентрация антибиотиков была токсичной для клеток.

Выводы:

1. В контроле фагоцитарная активность и фагоцитарный индекс составили соответственно $49.5 \pm 5\%$ и 1.64 ± 0.1 .

2. Замена изотоничной среды на гипотоничную вызывает увеличение как фагоцитарной активности, так и фагоцитарного индекса соответственно на 16.5 % и в 1.5-2 раза.

3. В присутствии фуросемида действие гипотонии на фагоцитарную активность нейтрофилов не проявляется.

4. Антибиотики цефтриаксон, амоксицилин, линкомицин и гентамицин вызывают ингибирование фагоцитарной активности нейтрофилов на 78%, 76%, 65 % и 70% соответственно.

1. Алешина Е.Н. Изучение действия аморфного и кристаллического пенициллинов на чумной микроб // Тр. Ростовского-на-Дону ПЧИ. Ростов-на-Дону, 1959. Т. 15. Вып. 1. С. 153-160.

2. Арефьева Н.А., Азнабаева Л.Ф. Иммуные реакции слизистой оболочки носа: цитологическая диагностика, методы лечения // Consilium Medicum. 2009. Т. 11. №11. С. 30-33.

3. Израэльсон М.И., Шполянский Б.И., Боевская Г.И. Влияние пенициллина на функциональную способность ретикуло-эндотелиальной системы и фагоцитарную активность лейкоцитов // Журн. микр. эпид. и иммун. 1951. № 3. С. 59-62.

4. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. 291 с.

5. Финкель Е.А., Луцкая С.И. Аутовакциноterapia при туберкулезе: Монография. Кыргызстан, 1972. 154 с.

6. Bazzoni F., Cassatella M.A., Laudanna C., Rossi F. Phagocytosis of opsonized yeast induces tumor necrosis factor – alpha mRNA accumulation and protein release by human polymorphonuclear leucocytes // J. Leukoc. Biol. 1991. V. 50. № 3. P. 223-228.

7. Czop J.K., Valiante N.H., Janusz M.J. Phagocytosis of particulate activators of the human alternative complement pathway through monocyte beta-glucan receptors // *Prog. Biol. Res.* 1989. V. 297. P. 287-296.
8. De Weck A.L. Pharmacologic and immunochemical mechanisms of drug hypersensitivity // *Immunol Allergy Clin North Am.* 1991. № 11. P. 461-474.
9. Gilliland B.C. Drug-induced autoimmune and hematologic disorders // *Immunol Allergy Clin North Am.* 1991. № 11. P. 525-553.
10. Hiura M., Ozawa M., Ohtsuka T. et al. Stimulation of superoxide anion production in guinea pig polymorphonuclear leucocytes by hypotonic condition with protein kinase C activators // *Arch. Biochem. Biophys.* 1991. C. 15. № 291. P. 31-37.
11. Kishi K., Hirai K., Hiramatsu K., Yamasaki T., Nasu M. Clindamycin suppresses endotoxin released by ceftazidime-treated *Escherichia coli* O55 : B5 and subsequent production of tumor necrosis factor alpha and interleukin-1 beta // *Antimicrob Agents Chemother.* 1999. V. 43. № 3. P. 616-22.
12. Kovacs T., Stas I. et al. Volume regulatory mechanisms of human granulocytes in hypoosmotic media // *Acta Biochim. Biophys. Hung.* 1989. V. 24, № 1-2. P. 142-147.
13. De Weck A.L. Pharmacologic and immunochemical mechanisms of drug hypersensitivity // *Immunol Allergy Clin North Am.* 1991. № 11. P. 461-474.
14. Labro M.T. Pharmacology of spiramycin in comparison with other macrolides // *Drug Invest* 1993. 6. Suppl 1. P. 15-28.
15. Lachani M., Usmani S. et al. In vitro effect of furosemide on hemiluminescence of polymorphonuclear neutrophils in preterm infants // *Biol. Neonate.* 1997. V. 72. № 3. P. 142-147.
16. Muniz-Junqueira MI, Mota LM, Aires RB, Junqueira LF Jr. Digitalis inhibits and furosemide does not change the in vitro phagocytic function of neutrophils of healthy subjects // *Int Immunopharmacol.* 2003. V. 3. № 10-11. P. 1439-1445.
17. Munoz J., Geister R. Inhibition of phagocytosis by aureomycin // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1950. V. 75. № 2. P. 367-370.
18. Richardson M.D., Donaldson F. Interaction of *Candida crusei* with human neutrophils in vitro // *J. Med. Microbiol.* 1994. V. 41, № 6. P. 380-388.
19. Vetvica V., Thornton B.P., Ross C.P. Soluble beta-glucan polysaccharide binding to the lectin site of neutrophil or natural killer cell complement receptor type 3 (CD 11b/CD 18) generates a primed state of receptor capable of mediating cytotoxicity of IC3b – opsonized target cells // *J. Clin. Invest.* 1996. V. 98. P. 50-61.

**СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ НА ЛУГАХ
В ПОЙМАХ РЕК ПЕЧОРА И ВЫЧЕГДА**

**WEED PLANTS ON THE MEADOWS OF THE FLOODPLAINS
OF THE PECHORA AND VYCHEGDA RIVERS**

Г.С. Шушпанникова
G.S. Shushpannikova

В бассейнах рек Печора и Вычегда выявлено 90 заносных видов. Лидирующими по числу видов являются среди адвентивного компонента семейства Asteraceae и Brassicaceae. Среди адвентивных видов около половины (44.6–50.7%) относится к полizonальным. Пойменные луга реки Вычегды, расположенные в среднетаежной зоне, значительно богаче адвентивными видами, чем пойменные луга Печоры.

90 adventive plant species are recorded in the Pechora and Vychegda River basins. Predominate among the adventive species of the family Asteraceae and Brassicaceae. Almost half of adventive species belong to polyzonal plants. The floodplain meadows on the Vychegda River are located in the middle-zone of the taiga, much richer adventive species, than the meadows of the Pechora River.

Ключевые слова: пойменные луга, адвентивные виды, реки Печора и Вычегда.

Key words: floodplain meadows, adventive species, rivers Pechora and Vychegda.

Введение

Современная флора северо-востока европейской части России развивается в условиях активной хозяйственной деятельности человека. Некоторые аспекты синантропизации и адвентизации, связанные с изменением флоры и растительности под влиянием антропогенных факторов на территории Европейского Северо-Востока, представлены в работах Е.В. Дорогостайской [4, 5, 6], О.А. Дружининой [7, 8], О.А. Дружининой, Е.Г. Мяло [9], В.А. Мартыненко [14, 15, 16, 17]. Некоторая часть собранных материалов опубликована ранее [2, 25, 26].

В данной статье приведены результаты многолетних исследований по изучению процессов адвентизации на пойменных лугах.

Материал и методы

В пределах локальных флор, центрами которых явились населенные пункты (см. рисунок), изучали парциальные флоры [28] пойменных экотопов (ПФ). В пределах ПФ выявляли адвентивный компонент. На основе геоботанических описаний составляли флористические списки для каждой ПФ. Списки видового состава документированы гербарными сборами, хранящимися в гербарии кафедры биологии СыктГУ. Определение сосудистых растений выполнено с использованием монографии “Флора северо-востока европейской части СССР” [23]. Названия видов даны по сводке С.К. Черепанова [23]. Анализ флоры проведен по методу А.И. Толмачева [21], анализ жизненных форм – по системе И.Г. Серебрякова [20]. При отнесении видов к географическим и ценоотическим группам опирались на данные литературы [18, 19, 22]. Отношение видов к увлажнению и трофности субстратов определяли по экологическим шкалам Л.Г. Раменского с соавторами [27].

Зональное положение и характеристика районов исследования

Бассейн р. Печоры занимает 62% площади Республики Коми (РК) [12]. По гидробиологическим и гидрологическим особенностям р. Печора (длина 1809 км) в пределах республики (1590 км) делится на три участка. Верхняя Печора включает участок от истока до р. Волосницы; Средняя Печора – от р. Волосницы до устья р. Усы; нижняя Печора – от устья р. Усы до северной границы РК. Р. Печора берет начало на Северном Урале, в верхнем течении она пересекает горную, увалистую полосу западного склона Северного Урала и область Печорской равнины.

В среднем течении р. Печора на значительном протяжении имеет каменистое дно, местами покрытое песчаными наносами, у берегов нередко отложения ила. На этом участке для реки характерны многочисленные галечные перекаты, каменистые пороги. Скорость течения – от 0.3 до 1.4 м/с. В последние годы практически все ее притоки (Илыч, Щугор и др.) в той или иной степени подвержены антропогенному воздействию и в своих водах содержат специфические вещества, которые часто превышают предельно допустимые концентрации [3]. В бассейне средней Печоры обследовано 3 ПФ: г. Печоры, пос. Усть-Илыч, р. Щугор.

В нижнем течении р. Печора не представляет единого потока. Благодаря развитой пойме и наносам песчаного русла она образует сложную сеть курий, протоков и многочисленных пойменных водоемов. Для нижней Печоры характерны

затяжной спад весенних вод, резкие колебания уровня воды, песчаное подвижное русло. Наиболее крупные притоки р. Печоры в ее нижнем течении – уральская р. Уса и тиманские р. Ижма и р. Пижма. В нижнем течении р. Печоры изучено 10 ПФ (см. рисунок). Все изученные ПФ расположены в подзоне северо-таежных лесов, за исключением ПФ Харьягинска, относящейся к подзоне лесотундры, где преобладают ивняково-крупноерниковые кустарничково-зеленомошные тундры в сочетании с плоскобугристыми болотами.

Р. Вычегда, крупнейший приток р. С. Двины, берет начало на склонах Южного Тимана из болот Дзюнюр. Ее длина 1130 км, площадь водосбора 121 тыс. км². В пределах границ РК протяженность реки составляет 914 км. Основными ее притоками являются рр. Сысола, Вымь, Пожег, Кажым и Виледь [1].

Р. Вычегда относится к типу равнинных рек с сильно меандрирующим неустойчивым руслом, что связано со строением ее берегов, сложенных в основном четвертичными и современными аллювиальными отложениями в виде песков и глин. С.Л. Ефимовская [11] для долины р. Вычегды выделила восемь типов урочищ пойменно-руслых комплексов. Для верхнего течения доминирующим является тип меандрирующего русла с озерно-старичной поймой. В среднем течении преобладает тип меандрирующего русла с сегментно-гривистой поймой. В нижнем течении тип русла разветвленно-меандрирующий (многорукавность) с ложбинно-островной поймой.

В строении долины р. Вычегды можно выделить 4 террасы. Для нас наибольший интерес представляет первая терраса – пойменная. Она возвышается над уровнем реки на 2-5 м. В понятие первой террасы включается как современная, ежегодно заливаемая, так и старая пойма, уже вышедшая из зоны ежегодного заливания [13], характеризующаяся ослабленным аллювиальным процессом. Вторая терраса – боровая, представляет холмистую равнину, пониженные участки которой заняты верховыми болотами, а песчаные холмы – сосновыми борами. За второй располагаются третья и четвертая террасы, занятые в основном лесами, болотами и пашнями.

Рельеф современной поймы неровный, с многочисленными старицами, озерами, протоками. Ширина поймы изменяется от 80-100 м в верхнем течении до 1-2 км в среднем и нижнем течениях. В ее поперечном профиле можно различить 3 зоны: приречную, среднюю и приматериковую [24]. Приречная зона характеризуется резкогривистым рельефом (ширина грив 3-5 м, высота 3-4 м от основания грив; глубина межгривных понижений 2-3 м от основания грив, ширина 2-3 м), здесь развиты дерново-аллювиальные почвы. Средняя зона, занимающая обычно большую часть поймы, имеет плоскогривистый рельеф (ширина грив 4-6 м, высота 2-3 м от основания грив; глубина межгривных понижений 2 м, ширина 3-4 м). Почвы на ней пойменные дерновые, супесчаные и суглинистые. Приматериковая зона характеризуется слабохолмистым

рельефом (ширина грив 5-7 м, их высота 1 м от основания; глубина межгривных понижений 1-2 м, ширина до 10 м), значительной заболоченностью, преобладанием глеевых и глееватых почв. Это схематическое деление поймы на зоны часто бывает нарушено деятельностью реки. Местами выражена не пойменная, а старопойменная или боровая терраса.

По геоморфологической классификации Р.А. Еленевского [10], пойму р. Вычегды можно отнести к классу развитых пойм, к группе типов сегментно-гривистых и ступенчато-гривистых пойм, характеризующихся наличием старой поймы.

По относительной высоте отдельных частей поймы и режиму заливания [24] ее можно разделить на пойму низкого, среднего и высокого экологического уровней. Наиболее широко представлены низкая пойма, в пределах которой относительная высота суши в межень не превышает 1.5-1.8 м. Затапливается ежегодно на длительный период (1-2 мес.). Территория среднего экологического уровня приподнята над поверхностью «низкой» поймы на 0.5-1.0 м и затапливается в годы со средними паводками на 30-40 дней. Высокая пойма (3-4 м в межень) не образует больших массивов и заливается только в наиболее многоводные годы.

В среднем течении, ниже с. Деревянск и до впадения р. Вынь, характер р. Вычегды меняется: река проявляет действенную боковую эрозию, широко меандрирует в рыхлых отложениях долины. Она здесь имеет хорошо разработанную долину с широкой старопойменной (3-4 км) и более узкой пойменной (1-2 км) террасой. Данный участок относится к Вычегодско-Мезенскому гидрологическому округу, который характеризуется высоким весенним половодьем, сравнительно устойчивой и продолжительной (до 120-130 дней) летне-осенней меженью, 2-3 раза за сезон прерываемой дождевыми паводками и продолжительной (до 5-6 месяцев) зимней меженью. Наши исследования проведены в пойме среднего течения р. Вычегды (ПФ Сыктывкара, биостанция СыктГУ, пос. Подтыбок, пос. Аджером, пос. Керес, с. Корткерос, с. Сторожевск, с. Вомын, с. Усть-Кулом) и ее притоков рр. Кажым (ПФ пос. Кажым), Сысола (ПФ с. Межадор), Пожег (ПФ пос. Пожег).

В нижнем течении р. Вычегды исследования проводили в пойме ее левого притока – р. Виледь Район исследования относится к Вилегодскому административному р-ну Архангельской обл. Р. Виледь (длина 321 км) берет начало на восточной периферии Вилегодского болота. Долина реки извилистая, ее склоны слегка выпуклые, их высота возрастает вниз по реке от 3-5 до 10-12 м. Коренные склоны слабо рассечены балками и долинами протоков. Пойма прерывистая, ширина ее от нескольких десятков до 3000 м. Русло неразветвленное, извилистое с симметричными профилями и однообразными крутыми и высокими берегами.

Все ПФ расположены в подзоне средней тайги, где преобладают чернично-зеленомошные долгомошные еловые и березово-еловые леса, ближе к реке – сосновые и производные березовые и осиновые леса. В прирусловой части поймы встречаются осоковые (*Carex acuta*, *C. aquatilis* и др.) и крупнозлаковые (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus pratensis* и др.) луга. В нижней части грив и в межгривных понижениях центральной и притеррасной части преобладают щучковые луга; на высоких гривах притеррасной части – разнотравно-злаковые и разнотравные луга (*Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Leucanthemum vulgare*, *Ranunculus polyanthemos* и др.).

Результаты и обсуждение

В обследованных 26 ПФ пойменных экотопов выявлен 551 вид сосудистых растений из 72 семейств, среди них – 90 адвентивных видов. На лугах в пойме р. Печоры и ее притоков (р. Уса, р. Колва, р. Инта, рр. Б. и М. Сыня, р. Щугор, р. Сэбысь, р. Сюзью, р. Илыч) отмечены 482 вида из 67 семейств., из них 67 заносных видов (табл. 1). В пойме р. Вычегды и ее притоков (р. Сысола, р. Пожег, р. Кажым, рр. Б. и М. Визинга, р. Виледь) обнаружен 391 вид из 64 семейств, 83 из них заносные виды. Наибольшее число адвентивных видов отмечено на лугах в поймах рек Виледь (р-н пос. Ильинско-Подомское), Сысола (р-н г. Сыктывкара) и Вычегда (р-н с. Усть-Кулом), расположенных в среднетаежной зоне. Широкое распространение в поймах рек Печора и Вычегда имеют *Crepis tectorum* L., *Linaria vulgaris* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Urtica dioica* L., *Plantago major* L., *Poa annua* L. и др. Единичные местонахождения указаны для *Consolida regalis* S. F. Gray (ПФ Сыктывкара, р. Сюзью), *Lepidum ruderales* L. (ПФ р. Виледь), *Fagopyrum esculentum* Gilib (ПФ р. Кажым) и др.

Наиболее многочисленными по числу аборигенных и адвентивных видов семейства представлены в табл. 2.

Географический анализ видового состава показал преобладание в адвентивном компоненте ПФ поймы р. Печоры полизональных видов; в ПФ поймы р. Вычегды доля этих видов увеличивается, но сохраняется господствующее положение за бореальными видами (табл. 3). Доля лесостепных видов возрастает в два и более раза по сравнению с аборигенным компонентом. Среди них такие виды, как *Berteroa incana* (L.) DC., *Bidens tripartita* L., *Echium vulgare* L., *Turritis glabra* L. и др.

Анализ видового состава растений по основным жизненным формам выявил заметное разнообразие видов травянистых растений (табл. 4). Преобладающую роль в сложении луговой растительности рек Вычегда и Печора играют многолетние корневищные травы (44.7-46.1%). Этот факт объясняется тем, что отбор вегетативно подвижных видов в поймах рек происходит под воздействием факторов поемности, аллювиальности и вертикального наращивания поймы [24]. Вегетативная подвижность корневищных видов позволяет им довольно быстро отрастать после перекрывания речным аллювием, закрепляться на размываемом

паводковыми водами субстрате и довольно активно занимать после паводка образовавшиеся поверхности из речного аллювия различного механического состава. Доля одно- и двулетников среди апофитов небольшая (4.3-6.0%). Среди адвентивных видов преобладают одно- и двулетние травы (65.6-68.7%), доля многолетних трав в два раза меньше (31.3-34.4%).

В луговых флорах представлены 6 типов жизненных форм растений (табл. 5), выделенных по расположению почек возобновления [29]. Среди них наибольшим разнообразием отличаются гемикриптофиты (60.1-61.1%) и криптофиты (21.4-20.9%), большинство которых геофиты (19.9-20.7%). Среди адвентивного компонента преобладают терофиты (58.2-61.5%), доля гемикриптофитов в полтора раза меньше (33.7-37.3%).

Основу травостоя пойменных лугов составляют мезофильные и гигрофильные травы. Среди адвентивного компонента при преобладающей доле мезофитов (73.1-73.5%), увеличивается число ксеромезофитов (18.1-19.4%), по сравнению с апофитами, и уменьшается число гигрофитов (3.6%).

Таким образом, на пойменных лугах рек Печора и Вычегда выявлен 551 вид сосудистых растений из 72 семейств, из них 90 видов являются заносными. Пойменные луга р. Вычегды, расположенные в среднетаежной зоне, значительно богаче адвентивными видами, чем пойменные луга р. Печоры. Характер луговой растительности пойм меняется с внедрением в них адвентивных видов, среди которых преобладают полизональные однолетние травы, терофиты, наблюдается увеличение доли ксеромезофитов.

1. Атлас Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2001. 552 с.
2. Акульшина Н.П., Шушпанникова Г.С., Новаковская Т.В., Познянская Л.В. Синантропное изменение флоры на антропогенных местообитаниях в тайге и тундре Европейского Северо-Востока // Флора антропогенных местообитаний Севера. М.: Ин-т географии РАН, 1996. С. 31-52.
3. Власова Т.А. Химический состав, качество поверхностных вод республики // Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар: Ин-т биолог. КНЦ УО РАН, 1997. С. 92-99.
4. Дорогостайская Е.В. Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Ботан. журнал. 1963. Т. 48, № 7. С. 1015-1021.
5. Дорогостайская Е.В. антропофильная флора Крайнего Севера СССР // Ботан. журнал. 1968. Т. 53, № 11. С. 1580-1581.
6. Дорогостайская Е.В. Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972. 172 с.
7. Дружинина О.А. Антропогенная динамика растительного покрова в районах интенсивного освоения Арктики : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 25 с.
8. Дружинина О. А. Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 205-231.
9. Дружинина О.А., Мяло Е.Г. Охрана растительного покрова Крайнего Севера: Проблемы и перспективы. М.: Агропромиздат, 1990. 176 с.

10. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения речных пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936. 65 с.
11. Ефимовская С.Л. Формирование и динамика пойменно-русловых комплексов реки Вычегды : автореф. дис. ... канд. географ. наук. М., 2009. 18 с.
12. Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.
13. Котелина Н.С. Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения // Луга Республики Коми. М.; Л.: АН СССР, 1959. С. 6-172.
14. Мартыненко В.А. Сравнительная характеристика бореальных флор северо-востока европейской части СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 27 с.
15. Мартыненко В.А. Анализ видового состава луговых сообществ в конкретных флорах таежной зоны европейского Севера // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики : матер. II рабочего совещ. по сравнительной флористике. Л.: Наука, 1987. С. 136-141.
16. Мартыненко В.А. Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера // Тр. КНЦ УрО АН СССР. 1990. № 8. С. 7-35.
17. Мартыненко В.А. Синантропная флора подзоны средней тайги европейского северо-востока // Ботан. журнал. 1994. Т. 79, № 8. С. 77-81.
18. Мартыненко В.А., Груздев Б.И., Канев В.А. Локальные флоры таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2008. 76 с.
19. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищ. науч. изд-во КМК, 2004. 131 с.
20. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
21. Толмачев А.И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. ботан. общ. 1931. Т. 16, № 1. С. 111-124.
22. Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974 Т. 1. 257; с. 1976. Т. 2. 316 с.; Т. 3. 293 с.; Т. 4. 312 с.
23. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 991 с.
24. Шенников А.П. Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с.
25. Шушпанникова Г.С. Флора нижнего течения р. Колвы (Коми АССР) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 16 с.
26. Шушпанникова Г.С. Синантропная флора таежных и тундровых территорий северо-востока европейской России // Ботан. журнал. 2001. Т. 86. № 8. С. 28-37.
27. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
28. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с.
29. Raunkier C. The life forms of plant and their teoring of geography // The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford of the Glarendon Press, 1934. P. 2-104.

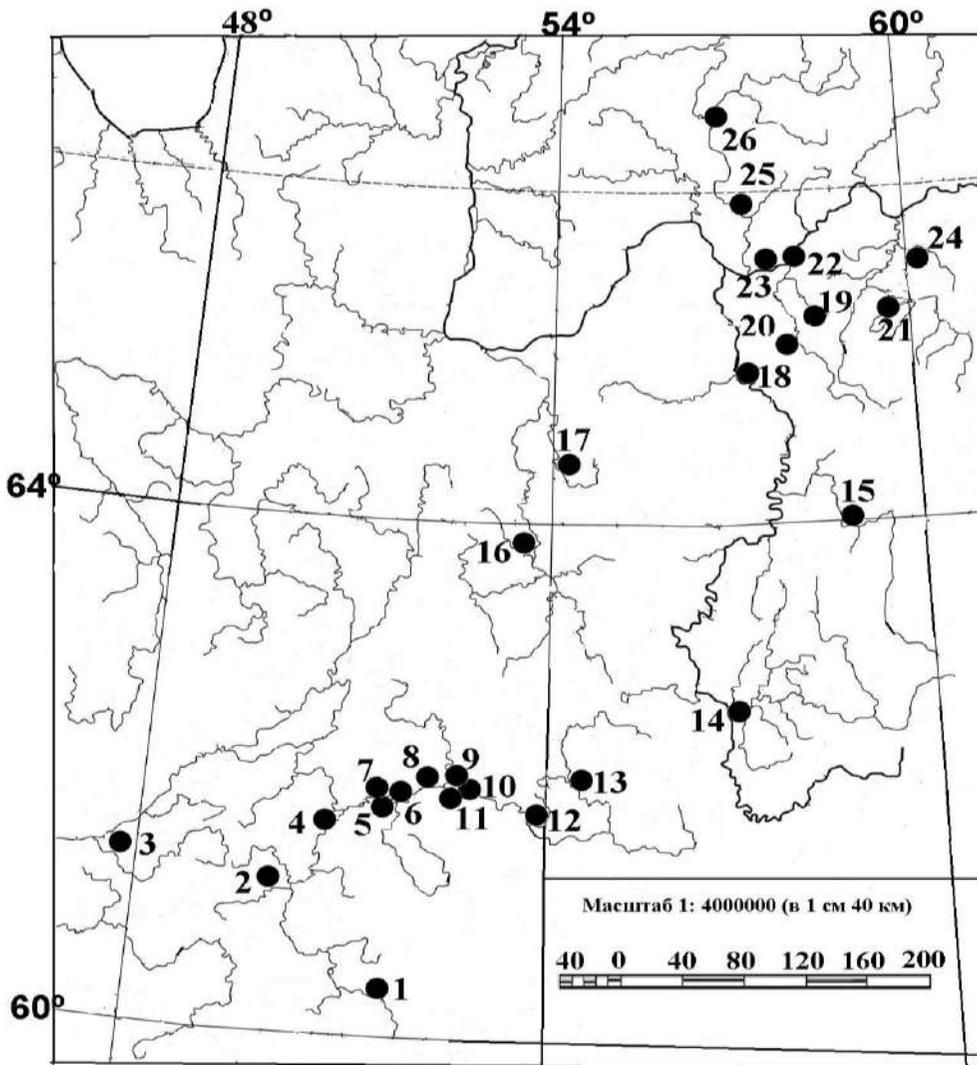


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

- 1 – пос. Кажым, 2 – с. Межадор, 3 – пос. Ильинско-Подомское, 4 – г. Сыктывкар, 5 – с. Корткерос, 6 – Биостанция СыктГУ, 7 – пос. Аджером, 8 – с. Сторожевск, 9 – с. Вомын, 10 – пос. Подтыбок, 11 – пос. Керес, 12 – с. Усть-Кулом, 13 – с. Пожег, 14 – пос. Усть-Илыч, 15 – р. Щугор, 16 – р. Сюзью, 17 – р. Сэбысь, 18 – г. Печора, 19 – р. М. Сыня, 20 – р. Б. Сыня, 21 – р. Балбанью, 22 – дер. Сыня-Нырд, 23 – г. Усинск, 25 – пос. Возей, 24 – г. Инта, 26 – пос. Харьягинский

**Число аборигенных и адвентивных видов на лугах
в поймах рек Печора и Вычегда**

Район исследования	Зональное положение	Общее число			Число апофитов	Адвентивные виды	
		видов	родов	семейств		число	%
Бассейн р. Печоры		482	236	67	415	67	13.9
Харьягинск	Лесотундра	161	95	33	152	9	5.6
Инта	Крайне северная тайга	183	98	34	165	18	9.8
Балбанью	– " –	185	100	37	181	4	2.2
Возей	– " –	231	134	35	207	24	10.4
Усинск	– " –	246	143	36	216	30	12.2
Сыня-Нырда	– " –	210	110	33	182	28	13.3
Щугор	Северная тайга	193	127	44	182	11	5.7
Малая Сыня	– " –	170	103	35	154	16	9.4
Большая Сыня	– " –	190	109	38	173	17	8.9
Сэбысь	– " –	173	108	35	157	16	9.2
Печора	– " –	214	130	39	190	24	11.2
Сюзью	Средняя тайга	248	158	48	193	55	22.2
Усть-Ильч	– " –	214	128	38	174	40	18.7
Бассейн р. Вычегды		391	214	64	308	83	21.5
Пожег	Средняя тайга	206	114	38	174	32	15.5
Усть-Кулом	– " –	242	145	42	192	50	20.7
Биостанция	– " –	204	121	35	179	25	12.3
Аджером	– " –	194	115	33	166	28	14.4
Корткерос	– " –	193	109	38	172	21	10.9
Сторожевск	– " –	171	103	34	155	16	9.4
Вомын	– " –	169	105	39	151	18	10.7
Керес	– " –	168	111	36	152	16	9.5
Подтыбок	– " –	256	130	43	218	38	14.8
Кажым	– " –	222	123	36	184	38	17.1
Межадор	– " –	199	123	37	164	35	17.6
Сыктывкар	– " –	239	144	40	183	56	23.4
Виледь	– " –	226	125	37	170	56	24.8

Таблица 2

**Ведущие семейства по числу аборигенных и адвентивных видов
на лугах в поймах рек Печора и Вычегда**

Семейство	Бассейн р. Печоры		Бассейн р. Вычегды	
	Число видов			
	аборигенных	адвентивных	аборигенных	адвентивных
<i>Asteraceae</i> Dumort.	44	12	33	13
<i>Cyperaceae</i> Juss.	43	–	26	–
<i>Poaceae</i> Barnhart	41	3	32	2
<i>Caryophyllaceae</i> Juss.	26	4	16	6
<i>Rosaceae</i> Juss.	24	3	23	4
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	24	–	19	–
<i>Scrophulariaceae</i> Juss.	20	2	16	4
<i>Fabaceae</i> Lindl.	16	–	10	8
<i>Polygonaceae</i> Juss.	12	5	9	7
<i>Apiaceae</i> Lindl.	12	–	12	–
<i>Brassicaceae</i> Burnett.	–	12	–	16
<i>Lamiaceae</i> Lindl.	–	6	–	4
<i>Fabaceae</i> Lindl.	–	4	–	–
<i>Boraginaceae</i> Juss.	–	2	–	2
<i>Chenopodiaceae</i> Vent.	–	2	–	2
<i>Urticaceae</i> Juss.	–	2	–	2
<i>Violaceae</i> Batsch.	–	2	–	2

Таблица 3

**Распределение аборигенных и адвентивных видов по широтным и долготным
географическим группам на лугах в поймах рек Печора и Вычегда, %**

Географическая группа	Бассейн р. Печоры		Бассейн р. Вычегды	
	Аборигенные виды	Адвентивные виды	Аборигенные виды	Адвентивные виды
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>Широтная</i>				
Арктическая	5.3	–	–	–
Арктоальпийская	9.2	–	1.0	–
Гипоарктическая	10.2	–	3.6	–
Гипоаркто-монтанная	2.4	–	1.0	–
Арктобореально-монтанная	0.5	–	–	–
Бореальная	63.0	40.3	80.5	45.8
Бореально-неморальная	3.2	1.5	3.6	2.4
Неморальная	0.2	1.5	1.3	–
Лесостепная	2.4	6.0	3.6	7.2
Полизоная	3.6	50.7	5.4	44.6
<i>Долготная</i>				
Циркумполярная	27.0	23.9	37.4	22.9
Евразийская	45.5	43.3	39.8	42.2
Европейская	22.7	19.4	14.8	25.3

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Азиатская	3.9	1.5	6.6	1.2
Европейско-американская	0.6	–	1.0	–
Азиатско-американская	–	–	0.2	–
Плюрегиональная	0.3	11.9	0.2	8.4

Таблица 4

Распределение аборигенных и адвентивных видов по жизненным формам на лугах в поймах рек Печора и Вычегда, %

Жизненная форма	Бассейн р. Печоры		Бассейн р. Вычегды	
	Аборигенные виды	Адвентивные виды	Аборигенные виды	Адвентивные виды
Деревья	2.7	–	3.8	–
Кустарники	6.0	–	5.1	–
Полукустарники	1.0	–	0.6	–
Кустарнички	3.4	–	1.3	–
Травы многолетние:	82.6	34.4	83.2	31.3
корневищные	46.1	9.0	44.7	6.0
корневищно-рыхлокустовые	1.7	–	2.2	–
корневищно-корнеотпрысковые	0.2	–	0.3	–
корнеотпрысковые	1.0	7.5	1.6	4.8
стержнекорнеотпрысковые	0.7	1.5	1.0	1.2
стержнекорневые	11.4	11.9	10.6	14.5
рыхлокустовые	9.0	1.5	8.3	1.2
плотнокустовые	2.9	–	2.9	–
кистеконовые	4.8	1.5	5.8	1.2
ползучие	0.7	–	1.0	–
столонообразующие	1.9	1.5	2.6	1.2
луковичные	1.0	–	0.6	–
клубневые	1.2	–	1.6	1.2
Травы одно-, двулетние:	4.3	65.6	6.0	68.7
мочковатокорневые	0.7	3.0	0.6	3.6
стержнекорневые	1.9	62.6	2.5	65.1
гаусториальные полупаразиты	1.7	–	2.9	–

Таблица 5

Распределение аборигенных и адвентивных видов по биотипам Раункиера на лугах в поймах рек Печора и Вычегда, %

Жизненная форма	Бассейн р. Печоры		Бассейн р. Вычегды	
	Аборигенные виды	Адвентивные виды	Аборигенные виды	Адвентивные виды
Фанерофиты	8.4	–	9.0	–
Хамефиты	5.5	–	3.2	–
Гемикриптофиты	60.1	37.3	61.1	33.7
Криптофиты:	21.4	4.5	20.9	4.8
геофиты	20.7	4.5	19.9	4.8
гелофиты	0.7	–	1.0	–
Терофиты	4.6	58.2	5.8	61.5

Таблица 6

Распределение аборигенных и адвентивных видов по экологическим группам на лугах в поймах рек Печора и Вычегда, %

Экологическая группа	Бассейн р. Печоры		Бассейн р. Вычегды	
	Аборигенные виды	Адвентивные виды	Аборигенные виды	Адвентивные виды
По увлажнению				
Суккуленты	0.5	3.0	0.3	–
Ксеромезофиты	8.4	19.4	10.9	18.1
Мезофиты	50.2	73.1	51.3	73.5
Гигромезофиты	14.2	4.5	13.5	4.8
Мезогигрофиты	4.1	–	1.6	–
Гигрофиты	22.4	–	22.4	3.6
Гидрофиты	0.2	–	–	–

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ОСОБЕЙ *GENTIANA CRUCIATA* L. В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

THE CHARACTERISTIC OF AGE STRUCTURE OF *GENTIANA CRUCIATA* L. NATURAL CENOPOPULATIONS AND SEED EFFICIENCY OF ITS INDIVIDUALS IN VOLOGDA REGION

О.А. Кононова, Г.С. Шушпанникова
O.A. Kononova, G.S. Shushpannikova

*В статье приводится описание двух ценопопуляций редкого для Вологодской области вида *Gentiana cruciata* L. Описание включает онтогенетические спектры, плотность, некоторые демографические индексы и семенную продуктивность особей.*

*In the article the description of two cenopopulations of rare species for Vologda region *Gentiana cruciata* L. is resulted. The description includes ontogenesis spectra, density, some demographic indexes and seed efficiency of the individuals.*

Ключевые слова: редкий вид, *Gentiana cruciata*, ценопопуляция, плотность, онтогенетический спектр, демографический индекс, семенная продуктивность, Вологодская область.

Key words: rare species, *Gentiana cruciata*, cenopopulation, density, ontogenesis spectrum, demographic index, seed efficiency, Vologda Region.

Введение

Горечавка крестовидная *Gentiana cruciata* – многолетнее травянистое растение семейства *Gentianaceae*. Бореальный европейско-западноазиатский вид. В России встречается в Западной Сибири, на северо-востоке европейской части страны в бассейнах рек Онега и Северная Двина. За пределами России вид распространён в средней и западной Европе, на Кавказе, Малой и Средней Азии [22]. В Вологодской области охраняется с 1993 г., в Красную книгу области [11] помещен как редкий, потенциально уязвимый вид (Забс/NT). Встречается исключительно в Великоустюгском районе, где известно 11 местонахождений по гербарным сборам. Вид охраняется на территории ландшафтного заказника «Опоки», геологического заказника «Урочище Стрельна», геологического памятника природы «Обнажение на р. Шарденьге у д. Скородум». Произрастает на суходольных лугах вдоль рек единичными особями или небольшими компактными группами, образуя устойчивые ценопопуляции с преобладанием генеративных особей (53-55%). Вид находится на северной границе своего ареала, произрастает в местах выхода известняков, характеризуется малым

количеством особей в популяции. Антропогенными лимитирующими факторами служат: распашка лугов, чрезмерный выпас скота, сжигание травы. Данный вид в Вологодской области ранее не изучался.

Основная цель исследования – изучение возрастной структуры ценопопуляций и семенной продуктивности особей *Gentiana cruciata* в различных условиях произрастания.

Материал и методика

Исследования проведены с июля по сентябрь 2012 г. в Великоустюгском районе Вологодской области. Изучены 2 ценопопуляции (ЦП) *Gentiana cruciata*. ЦП 1 расположена на Северодвинской равнине (по происхождению и составу – это волнистая и пологохолмистая моренная равнина) [1], на правом берегу реки Северной Двины в окрестностях деревни Кузино (N 60°44.883'; E 46°23.036') на высоте 83 м над уровнем моря. ЦП 2 – на Присухонской равнине (по происхождению и составу – озёрно-ледниковая равнина), на левом берегу реки Луженьги в окрестностях деревни Власово (N 60°39.353'; E 45°53.342') на высоте 69 м над уровнем моря. Обе ценопопуляции расположены на первых надпойменных террасах рек вблизи с приводораздельным склоном. Согласно геоботаническому районированию районы исследования находятся в южной части Северодвинской физико-географической подпровинции Северо-европейской провинции Евразийской таёжной области [21]. Ниже приводится краткая эколого-ценотическая характеристика местообитаний исследованных ценопопуляций.

В работе использованы общепринятые онтогенетические и популяционно-демографические методы [10, 19, 23, 24]. Учитывались параметры: плотность особей на 1 м², соотношение возрастных групп. Возрастные состояния определяли по установленным ранее диагнозам. Возрастной состав и плотность популяций выявляли на трансектах 1 x 30 м. Возрастные спектры составлены для летне-осеннего периода (август-сентябрь). Эффективную плотность ценопопуляций определяли как произведение индекса эффективности на её общую плотность:

$$Me = \omega \times M,$$

где Me – эффективная плотность ценопопуляции, ω – индекс эффективности, M – общая плотность [6].

Для оценки динамических процессов использовали:

- индекс восстановления: $I = \sum j \rightarrow v / \sum g1 \rightarrow g3$,

где $\sum j \rightarrow v$ – сумма растений всех возрастных состояний прегенеративного периода, $\sum g1 \rightarrow g3$ – сумма растений всех возрастных состояний генеративного периода [7];

- индекс возрастности: $\Delta = \Sigma K_i m_i / \Sigma K_i$,

где ΣK_i – сумма растений всех возрастных состояний, m_i – возрастность особей [22];

- индекс эффективности: $\omega = \Sigma p_i e_i$,

где $p_i = n_i/n$ – доля растений i -того состояния в данной популяции, n_i – абсолютное число растений i -того состояния, $n = \Sigma n_i$ – общее число растений, e_i – энергетическая эффективность [3].

Геоботаническое описание пробной площади (размером 10 x 10 м), в пределах которой были заложены пробные площадки, выполнено по общепринятой методике [14]. При изучении семенной продуктивности особей использовали методику Л.В. Денисовой [5]. Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием стандартных методов Г.Н. Зайцева [9] и Г.Ф. Лакина [13], пакета программ Excel.

Результаты и обсуждение

ЦП 1 (площадью 1250 м²) расположена в сообществе суходольного разнотравно-злакового луга на дерново-среднеподзолистой почве на бескарбонатной морене (валунном суглинке). В сообществе произрастает 30 видов сосудистых травянистых растений. Проективное покрытие травостоя – 100%. Высота его основной массы – 50-80 см. Доминирует *Poa pratensis* L. (проективное покрытие – 5%). Из разнотравья встречаются *Pimpinella saxifraga* L., *Trifolium repens* L., *Gentiana cruciata* L. (проективное покрытие – 15-20%). Единично представлены подрост *Alnus incana* (L.) Moench. и *Rosa majalis* Herrm. Сообщество испытывает умеренную антропогенную нагрузку вследствие рекреации и выпаса молодняка крупного рогатого скота. Луг имеет II-ю стадию пастбищной трансформации [4].

ЦП 2 (площадью около 200 м²) расположена в сообществе суходольного разнотравно-злакового луга на дерново-глубокоподзолистой почве на озёрно-ледниковых отложениях. В сообществе произрастает 25 видов сосудистых трав. Общее проективное покрытие – 100%. Высота его основной массы – 30 см. В травостое преобладает *Poa nemoralis* L., встречаются *Prunella vulgaris* L., *Fragaria vesca* L. Подрост (высотой 1.5–2.5 м) сосны обыкновенной, ольхи серой и осины составляет 20% площади. Сообщество не используется человеком.

В табл. 1 и 2 представлены данные по возрастному составу, плотности и некоторым демографическим показателям обследованных ценопопуляций.

В связи с большим размером площади ЦП 1 (в 6.3 раза) по сравнению с ЦП 2 численность особей *Gentiana cruciata* в 4.3 раза выше в ЦП 1. Общая (экологическая) плотность особей на пробных площадках в ЦП 1 возрастает до 18 экземпляров на 1 м², в ЦП 2 – до 14 экземпляров; среднее значение плотности (4.5 и 6.5 экз./м²) отличается незначительно. Экологическая плотность в той и

другой ценопопуляции больше эффективной плотности в 1.7 и 2.2 раза соответственно, т.к. в них происходит накопление особей прегенеративной ($j + im + v$) фракции (табл. 1).

Распределение растений в ценопопуляциях контагиозное (образуют скопления), т.к. семена *Gentiana cruciata* не имеют приспособлений для полёта и имеют тенденцию опадать вблизи материнской особи, формируя группы из 3-5 растений, расстояние между которыми равно высоте генеративного побега, то есть 30-50 см.

Возрастные спектры той и другой ценопопуляции нормальные неполночленные: в них отмечены особи всех возрастных состояний, кроме проростков (табл. 1). Вероятно, к моменту учёта (конец июля) они уже перешли в ювенильное возрастное состояние. В ЦП преобладают генеративные особи (соответственно 57.03% и 38.47%). Абсолютный максимум в ЦП 1 приходится на зрелое генеративное состояние, в ЦП 2 – на имматурное состояние. Доля прегенеративных особей выше в ЦП 1 (40.74%) по сравнению с ЦП 2 (29.93%). Индекс восстановления (I_v) низкий в обеих ЦП (1-0.71 и 1-0.76), что свидетельствует о низкой способности их к самовозобновлению [7]. Индекс старения ЦП 1 в 16 раз меньше индекса старения ЦП 2 (табл. 2). Это говорит о том, что ЦП 2 значительно старше по возрасту ЦП 1.

По классификации нормальных популяций Л.А. Животовского [6], ЦП 1 является зреющей (индекс возрастности – 0.32, индекс эффективности – 0.60), ЦП 2 – переходной (индекс возрастности – 0.54, индекс эффективности – 0.46) (табл. 2). Уменьшение показателя индекса восстановления в ЦП 1 связано со смещением абсолютного максимума на зрелое генеративное состояние, что свидетельствует о высокой интенсивности семенного возобновления и в то же время достаточно успешной приживаемости проростков и ювенильных особей.

Важным показателем жизнеспособности растений в различных условиях произрастания является их семенная продуктивность [2]. В таблице 3 приведены данные по семенной продуктивности разновозрастных особей *Gentiana cruciata* в ЦП 1 и ЦП 2.

Генеративные растения *Gentiana cruciata* в ЦП 1 и ЦП 2 при небольшой разнице в высоте побегов сильно отличаются количеством цветков и их способностью к завязыванию плодов: в ЦП 1 – 83%, ЦП 2 – 49%, что в 1,7 раза ниже. Соответственно, особи этих ЦП очень сильно отличаются своей потенциальной и реальной семенной продуктивностью. Реальная семенная продуктивность в ЦП 1 в 1,2 раза меньше потенциальной, тогда как в ЦП 2 реальная семенная продуктивность меньше потенциальной в 2 раза. Сравнение реальной семенной продуктивности особей одного и того же возраста показывает, что в ЦП 1 она в 12 раз выше, чем в ЦП 2.

Таким образом, проведённое исследование позволяет сделать вывод, что для *Gentiana cruciata* базовым является возрастной спектр с максимумом на зрелом генеративном состоянии. Эта стадия, по нашим наблюдениям, является наиболее длительной и жизнеспособной. Разное количество сенильных растений в ЦП 1 и ЦП 2, возможно, обусловлено разной продолжительностью их жизни, более быстрым отмиранием старых генеративных и постгенеративных растений в ЦП 1. По оценке возрастного состава и демографических показателей обе ценопопуляции *Gentiana cruciata* находятся в удовлетворительном состоянии и являются жизнеспособными, т.к. в каждой из них достаточно большое количество генеративных особей, обеспечивающих семенное размножение. Однако оценка семенной продуктивности особей даёт основание считать более благополучным состояние ЦП 1, поскольку потенциальная и реальная семенная продуктивность особей в ней значительно выше, чем в ЦП 2.

Из результатов оценки состояния двух ценопопуляций *Gentiana cruciata*, существующих в условиях разной антропогенной нагрузки, следует, что *Gentiana cruciata* относится к видам, для благополучного существования которых не требуется введения абсолютного заповедного режима. Согласно классификации функциональных типов редких видов растений [10], *Gentiana cruciata*, по нашим наблюдениям, следует относить к видам третьего типа функционирования (виоленты и ценогические пациенты). Данное обстоятельство необходимо учесть при разработке режима охраны этого редкого вида растения.

Изложенные рекомендации являются актуальными в связи с тем, что территорию ЦП 1, где наряду с *Gentiana cruciata* произрастают и другие редкие виды (*Lotus corniculatus* L., *Lithospermum officinale* L., *Origanum vulgare* L., *Crepis sibirica* L.), планируется внести в число охраняемых природных территорий Вологодской области и сделать заповедной.

1. Атлас Вологодской области / Е.А. Скупинова. Вологда: Изд-во ГОУ ВПО «ВГПУ», 2007. С. 58-61.

2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826-831.

3. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь растений в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Педагогика Марий Эл, 1998. Ч.1. С. 146-149.

4. Горчаковский П. Л., Абрамчук А.В. Пастбищная толерантность суходольных лугов // Экология. 1996. № 5. С. 335-340.

5. Денисова Л.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдения за ценопопуляциями видов растений «Красной книги СССР». М.: ВАСХНИЛ, 1986. 34 с.

6. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 223 с.
8. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 1997. С. 3-121.
9. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1973. 256 с.
10. Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюлл. Москов. общ-ва испыт. природы. Отд. биолог. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80-91.
11. Красная книга Вологодской области (растения и грибы) / Г. Конечная, Т.А. Сулова. Вологда: ВГПУ; Русь, 2004. Т. 2. С. 136.
12. Комиссаров В.В. Почвы Вологодской области, их рациональное использование и охрана : учеб. пособие. Вологда: ВГПИ, 1987. 76 с.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
14. Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: ЛГУ, 1987. 192 с.
15. Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области / Г.А. Воробьев. Вологда: ВГПИ; Русь, 1993. 256 с.
16. Определитель почв Вологодской области : уч. пособие / В.В. Комиссаров. Вологда: ВГПИ; Русь, 2001. 33 с.
17. Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Тр. СПб общ-ва естествоисп. 1993. Т. 77. Вып. 3. 264 с.
18. Природа Вологодской области. Вологда: Изд. дом «Вологжанин», 2007. С. 317.
19. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Вып. 6. С. 7-197.
20. Растительность европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1980. 432 с.
21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биолог. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
22. Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1977. Т. IV. С. 60.
23. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура) / О.И. Смирнова. М.: Наука, 1976. 216 с.
24. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова. М.: Наука, 1988. 184 с.

Таблица 1

Характеристика возрастного состава ценопопуляций *Gentiana cruciata*

Возрастные состояния особей	Ценопопуляция 1			Ценопопуляция 2		
	1	2	3	1	2	3
j	9		6.67	2		3.08
im	43		31.85	17		26.15
v	3		2.22	–		–
g ₁	17		12.59	7		10.77
g ₂	46	135	34.07	2	65	3.08
g ₃	14		10.37	16		24.62
ss	3		2.22	12		18.46
s	–		–	9		13.85

Примечание. Возрастные состояния особей: j – ювенильная особь, im – имматурная особь, v – виргинильная особь, g₁ – молодая генеративная особь, g₂ – зрелая генеративная особь, g₃ – старая генеративная особь, ss – субсенильная особь, s – сенильная особь.

1 – количество особей данной возрастной группы, шт.; 2 – общее количество особей на трансекте, шт.; 3 – доля возрастной группы в онтогенетическом спектре, %.

Таблица 2

Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Gentiana cruciata*

Показатели	Ценопопуляция 1	Ценопопуляция 2
Численность ценопопуляции, экз.	5625	1300
Индекс восстановления (I _v)	0.71	0.76
Индекс старения (I _{ст})	0.02	0.32
Индекс возрастности (Δ)	0.32	0.54
Индекс эффективности (ω)	0.60	0.46
Плотность общая (M), экз./м ²	4.50	6.50
Плотность генеративных особей	2.57	2.50
Плотность вегетативных особей	1.93	4.00
Плотность эффективная (Me)	2.71	2.98
Тип ценопопуляции по критерию «Дельта-омега»	зреющая	переходная

Таблица 3

Семенная продуктивность *Gentiana cruciata* в разных ценопопуляциях

Показатели	Ценопопуляция 1 (28.08.2012)			Ценопопуляция 2 (02.09.2012)		
	g ₁	g ₂	g ₃	g ₁	g ₂	g ₃
Высота, см	35.5 ±2.1	47.8±0.8	37.6±1.9	–	–	30.7±1.3
Количество цветков на 1 особь, шт	26.6±2.9	132.8±8.8	43.7±5.3	–	–	15.5±2.99
Количество плодов на 1 особь, шт	22.1±2.8	109.7±10.1	36.3±4.4	–	–	7.6±1.7
Количество семян в плоде, шт	304.2±21.6	304.2±21.6	304.2±21.6	–	–	118.8±11.9
Потенциал. семенная продуктивность	8091.72	40397.76	13293.54	–	–	1841.40
Реальная семенная продуктивность	6722.82	33370.74	11042.46	–	–	902.88

Примечание. g₁ – молодая генеративная особь; g₂ – зрелая генеративная особь; g₃ – старая генеративная особь; «–» – означает, что количество особей в ЦП недостаточно для проведения статистической обработки (меньше 10).

**ЦВЕТЕНИЕ, ОПЫЛЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ *COLCHICUM
AUTUMNALE* L. И *C. SPECIOSUM* STEV. В КУЛЬТУРЕ
БОТАНИЧЕСКОГО САДА СЫКТЫВКАРСКОГО УНИВЕРСИТЕТА**

FLOWERING, POLLINATION AND FRUITING *COLCHICUM AUTUMNALE* L.
AND *C. SPECIOSUM* STEV. AT THE CONDITIONS OF SYKTYVKAR STATE
UNIVERSITY BOTANICAL GARDEN

Т.В. Новаковская
T.V. Novakovskaya

*Сообщается об особенностях строения, цветения и опыления двух видов безвременника, культивируемых в ботаническом саду Сыктывкарского государственного университета. Выявлена фенотипическая изменчивость цветков и проанализированы семена различных лет сбора безвременника осеннего *Colchicum autumnale* L.*

*It is reported about flower and pollination features of two species *Colchicum autumnale* L. and *C. speciosum* Stev. at cultivation under conditions of botanical garden of Syktyvkar State University. The seed germination and early ontogenesis stages of *Colchicum autumnale* are analyzed.*

Ключевые слова: *Colchicum autumnale*, *Colchicum speciosum*, цветение, опыление, семенное размножение.

Keywords: *Colchicum autumnale*, *Colchicum speciosum*, flowering, pollination, seed reproduction.

Цветение и плодоношение являются важнейшими этапами развития растений. По мнению А.Н. Пономарева [4], изучение цветения и опыления растений в эколого-биологическом плане представляет большой интерес с точки зрения выявления различных морфологических и физиологических приспособлений, обеспечивающих опыление, и выявляет связи и отношения, которые существуют в природе между цветком и внешней средой. Основным результатом успешного цветения является образование плодов и семян. Изучение особенностей биологии цветения, опыления и плодоношения у интродуцентов, попадающих в новые экологические условия, является особенно актуальным.

Цель работы – изучить цветение, опыление, плодоношение безвременника осеннего *Colchicum autumnale* L. и безвременника великолепного *C. speciosum* Stev. в условиях культуры ботанического сада Сыктывкарского государственного университета (СыктГУ).

Материал и методы

Исследования за безвременниками проводили в 2009-2010 гг. в окрестностях г. Сыктывкара на территории ботанического сада СыктГУ. Изучали изменчивость цветков, отмечали особенности завязывания плодов в культуре, вычисляли процент плодообразования. Объем выборки составил 13-63 модельных экземпляров. Количественные данные обрабатывали вариационно-статистическими методами по общепринятой методике. Коэффициент вариации вычисляли по Г.Н. Зайцеву [3]. Все результаты обработаны с помощью пакета программ Microsoft Excel и Microsoft Word.

Семенной материал изучали в лабораторных условиях, определяли окраску, размеры, массу, всхожесть семян [2, 11].

Результаты и обсуждение

По опубликованным данным [1, 12, 15] и нашим наблюдениям установлено, что безвременник относится к энтомофильным растениям. Цветки безвременников одиночные или в пучке по 3-4, располагаются на безлистном стебле – цветоносе или стрелке (см. рисунок). У безвременника осеннего *C. autumnale* в культуре ботсада цветонос (трубка) вырастает до 16 см (табл. 1).

Цветки *C. autumnale* розовые с легким лиловым оттенком, достигают в диаметре до 8 см. Отдельные цветки имели более темную окраску (темно-фиолетовую). Околоцветник сростнолистный, воронковидно-колокольчатый, состоит из 6 окрашенных листочков, расположенных в два круга, по три в каждом. Размеры листочков околоцветника колеблются в больших пределах (табл. 1).

Завязь нижняя, продолговатая, трехгнездная с многочисленными семязачатками. Завязь находится в основании трубки внутри клубнелуковицы, под землей. До заморозков успевает произойти опыление цветка, после увядания надземной части под землей в завязи медленно развиваются семечки, и начинает формироваться плод.

Столбики пестика свободные, нитевидные, полые с булавовидными трехлопастными рыльцами (рис.). Тычинок 6, прикреплены в зеве околоцветника; три из них короткие и три (внутренние) более длинные.

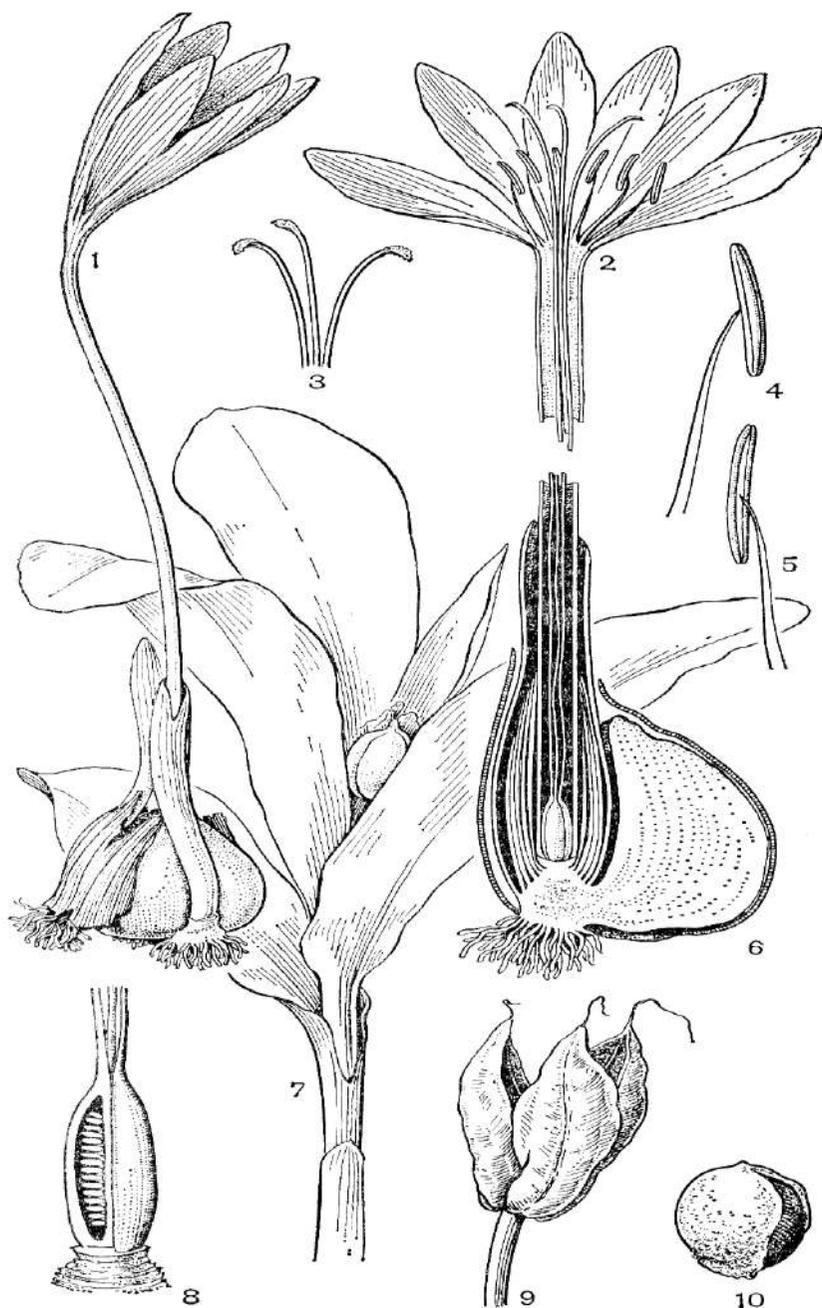


Рис. Безвременник.

- 1 – общий вид; 2 – цветок в развернутом виде; 3 – трехлопастное рыльце; 4, 5 – тычинки;
 6 – продольный разрез клубнелуковицы; 7 – часть стебля с плодом;
 8 – продольный разрез завязи; 9 – плод; 10 – семя

Таблица 1

Параметры цветков *Colchicum autumnale* и *C. speciosum*

Параметры	2009 г.			2010 г.		
	M ± m	Lim	Cv,%	M±m	Lim	Cv,%
<i>Colchicum autumnale</i>						
Количество в кусте, шт.	3.0 ± 0.37	3.0 – 6.0	43	3.0 ± 0.37	3.0 – 6.0	45
Число листочков околоцветника, шт.	6.0 ± 0.04	4.0 – 7.0	5	6.0 ± 0.04	4.0 – 7.0	6
Длина листочков околоцветника, см	3.6 ± 0.15	1.0 – 7.0	46	4.0 ± 0.17	1.0 – 8.0	47
Ширина листочков околоцветника, см	1.2 ± 0.04	0.5 – 2.2	37	1.5 ± 0.06	1.0 – 3.0	35
Высота цветоноса	8.7 ± 0.64	0.5 – 15.2	56	8.8 ± 0.65	0.4 – 16.0	50
<i>Colchicum speciosum</i>						
Количество в кусте, шт.	3.8 ± 0.32	1.0 – 3.0	84	4.0 ± 0.35	1.0 – 3.0	80
Число листочков околоцветника, шт.	3.9 ± 0.02	4.0 – 6.0	64	4.0 ± 0.03	4.0 – 6.0	60
Длина листочков околоцветника, см	1.6 ± 0.20	1.0 – 6.5	6	1.9 ± 0.25	1.0 – 7.0	5
Ширина листочков околоцветника, см	1.9 ± 0.20	1.0 – 2.2	12	2.0 ± 0.22	1.0 – 3.0	10
Высота цветоноса	8.0 ± 0.35	11.0 – 16.0	32	8.5 ± 0.37	11.0 – 16.5	30

Безвременник великолепный *C. speciosum* в культуре ботсада имеет цветки разнообразной окраски (от светло-розового оттенка до лилового). Известны экземпляры с белыми цветками [5, 13, 14]. Диаметр цветка в культуре ботсада достигает 10 см.

В ходе наблюдений за безвременниками в ботаническом саду СыктГУ в 2009 г. нами выявлена изменчивость цветков, которая у *C. autumnale* проявилась в колебании числа листочков околоцветника. Из изученных 63 цветков 92% имели типичное (6- лепестное) строение, четыре цветка имели по 7 листочков, что составляет 6.4%, и один цветок состоял из пяти листочков околоцветника (табл. 2).

Изменчивость отмечена также в количестве тычинок и в строении рылец. Преобладающее большинство растений (93.6%) имели шесть тычинок, 2 растения (3.2%) – имели по 5 тычинок, по одному растению – 4 и 7 тычинок. Рыльце в основном трехлопастное, однако выявлены растения с двухлопастными и четырехлопастными рыльцами (табл. 2).

Все изученные цветки *C. speciosum* имели типичное строение: 6 лепестков околоцветника, 6 тычинок. Рыльце в основном трехлопастное, выявлены растения с двухлопастными рыльцами (15.4%) (табл. 2); в ряде случаев наблюдали склеивание тычинок.

Таблица 2

Варьирование признаков в цветке у *Colchicum autumnale* (n=63) и *C. speciosum* (n=13) (2009 г.)

Вид/ признаки	Листочки околоцветника			Количество тычинок				Рыльце		
	5	6	7	4	5	6	7	2-х	3-х	4-х
<i>C. autumnale</i>	1(1.6) *	58(92)	4(6.4)	1(1.6)	2(3.2)	59(93.6)	1(1.6)	2(3.2)	60(95.2)	1(1.6)
<i>C. speciosum</i>	0	13(100)	0	1(7.6)	0	12(92.4)	0	2(15.4)	11(84.6)	0

Примечание. * – абсолютные значения признака, в скобках – проценты.

Сведений об изменчивости цветков безвременников в доступной литературе нами не найдено. Изучение вариабельности цветков (увеличение числа листочков околоцветника, изменение окраски) открывает возможности для селекции растений и представляет практический интерес.

Особенности цветения и опыления

Основным типом опыления цветков безвременника является ксеногамия (рыльце пестика опыляется пылью с других растений), осуществляемая насекомыми. Цветки опыляются пчелами, менее эффективно – многочисленными мухами, а также муравьями, пауками. Оранжевый нектарник, который помещается немного выше, – место срастания тычиночной нити с сегментом околоцветника, выделяет нектар, заполняющий короткие желобки сегмента околоцветника, и защищен шерстистыми волосками [6, 8].

Цветёт безвременник с середины сентября до снега и морозов, причём при оттепелях сформировавшиеся ранее бутоны раскрываются. По данным З.Т. Артюшенко [1], при повторных оттепелях, сменявшихся 10–12° С мороза, цветение наблюдалось и в декабре и в январе.

Наблюдения за суточным ходом раскрытия цветков *C. autumnale* изучали в ботсаду с первых чисел сентября по 26 октября 2009 г. Растения обладают дневным ритмом цветения. Раскрытие цветков происходит в светлое время суток. Интенсивность раскрытия незначительна в утренние часы, постепенно увеличивается к полудню, достигает максимума с 12 до 14 час., после чего постепенно снижается. Замечено также закрывание цветков в пасмурную погоду. Это же отмечает и В.Ф. Родина [12].

Отдельный цветок *C. autumnale* радует нас больше недели (7-10 дней), куртинка весь период цветения (30-40 дней), т.к. у одного растения формируется 3-6 цветков, и появляются они через определенный промежуток времени, кажется, что растение цветет всю осень. Со временем цветоножка наклоняется к земле, цветки *C. autumnale* лежат раскрытыми на земле и радуют взор еще дня три-четыре.

В условиях интродукции плоды формируются только у *Colchicum autumnale*. Энтомофильный облик цветков, близкое и доступное расположение цветков в куртинках, а также дружное зацветание клонов и длительное цветение каждого цветка способствует перекрестному опылению насекомыми и высокому завязыванию плодов *Colchicum autumnale*.

Таким образом, основным типом опыления является ксеногамия. Энтомофильность цветков характеризует: яркая окраска околоцветника, дружное и продолжительное цветение, дневной тип раскрытия цветков. Насекомых привлекает наличие в цветках пыльцы и нектара.

Характеристика плодов и семян *Colchicum autumnale*

Плод безвременника – продолговато-округлая трехгнездная многосеменная коробочка (см. рисунок). Из двух изучаемых видов в культуре ботсада плоды формируются только у *C. autumnale*. Безвременник великолепный ежегодно цветет, но плоды не образует.

Коробочка *C. autumnale* вместе с листьями выносится на поверхность почвы рано весной, практически сразу после таяния снега. Пока коробочка растет (около 40 дней), она зеленая. При достижении своих максимальных размеров (до 5 см в высоту и 2,5 см в диаметре) (табл. 3) коробочки начинают темнеть, зрелые плоды бурые. Со временем коробочки высыхают и растрескиваются.

Таблица 3

Параметры плодов *Colchicum autumnale* из ботсада СыктГУ

Параметры	2009 г.			2010 г.		
	M±m	Lim	Cv,%	M±m	Lim	Cv,%
Количество в кусте, шт.	1.57 ± 0.20	1.0 – 4.0	5	1.60 ± 0.25	1.0 – 5.0	6
Высота, см	3.85 ± 0.18	0.5 – 4.6	20	3.99 ± 0.20	0.5 – 5.0	25
Диаметр, см	1.84 ± 0.13	0.7 – 2.2	31	1.95 ± 0.15	0.5 – 2.5	38

Вскрытие коробочки вызывается тем, что ее стенка вследствие неравномерного высыхания клеток в определенных местах натягивается и разрывается по линиям наименьшего сопротивления тканей, формирующихся во время созревания плода. Чаще всего образование отверстий для выхода семян происходит путем продольного раскрытия, начиная от верхушки. Трещины

образуются или вдоль перегородок, т.е. между сросшимися боковыми частями соседних плодолистиков, или вдоль середины спинки последних. В первом случае продольно расщепляются все перегородки, которые как бы расклеиваются так, что вся коробочка распадается на отдельные части, соответствующие плодолистикам, вдоль плоскостей их продольного срастания. При этом каждый плодолистик имеет внутри продольную брюшную щель для освобождения семян, что можно рассматривать как признак, перешедший от синкарпной многолистовки (брюшная щель соответствует брюшному шву плодолистика) [7].

Раскрывание коробочки называется продольно-перегородчатым, а сама коробочка – растрескивающейся по перегородкам или септицидной.

Семена представляют собой специфический орган растений с особыми свойствами и характером жизнедеятельности. На знании семян базируется все растениеводство [9, 10]. Они поддерживают не только непрерывность жизни вида, но и его стационарность, жизненность, ареал и целостность [11].

Семена у *Colhicum autumnale* созревают в культуре ботсада к концу июля. Количество семян зависит от размера плода и колеблется в одной коробочке от 25 до 55 штук. Особенностью семян безвременника осеннего является их быстрое высыпание после раскрывания коробочки. Семена могут растаскиваться муравьями, поэтому важно не упустить момент сбора семян. Они снабжены большим мясистым разрастанием (ариллоидом), проходящим от холазы до микропиле вдоль рубчика. В зрелом семени оно сильно увеличивается и занимает большую часть поверхности семени. Ариллоид, в отличие от элайосомы, лишен масла, содержит крахмал, в зрелом состоянии выделяет на своей поверхности сахара в виде капелек. Предполагают, что этот придаток семени служит для привлечения определенных животных, обычно птиц или муравьев [6, 8].

Семена следует сеять осенью, потому что при длительном хранении удлиняется их срок прорастания. Прорастание семян – подземного типа, т.е. семядоля не выходит на поверхность земли, а остается с семенем под землей. Из щели семядольного влагалища появляется первый надземный зеленый листок и закладывается одна из нескольких чешуй, которые к концу вегетации становятсяместилищем запаса питательных веществ. Семядольное влагалище вскоре отмирает, превращаясь в защитную чешую.

Цвет семян *C. autumnale* варьирует от светло-серых и темно-коричневых оттенков до черного цвета. Форма семян изменяется от округлой до овальной (10%). Поверхность семени шероховатая. В результате лабораторных исследований семян, собранных в ботсаду в 2005-2010 гг. установлено, что они различаются по массе и размерам (табл. 4). Средняя длина семян *C. autumnale* изменяется в пределах 1.8-1.9 мм; ширина семян 1.3-1.6 мм. Средняя масса 1000 семян *C. autumnale* колеблется незначительно.

Размеры и масса семян *Colchicum autumnale* из ботсада СыктГУ

Год сбора семян	Параметры								
	Длина, мм			Ширина, мм			Масса, г		
	Lim, мм	M ± m	Cv, %	Lim, мм	M ± m	Cv, %	Lim, мм	M ± m	Cv, %
2005	1.2–3.0	1.8 ± 0.02	21	0.3–2.1	1.4 ± 0.01	18	0.10–0.15	0.13 ± 0.001	7
2006	1.3–3.0	1.9 ± 0.08	56	0.7–2.1	1.5 ± 0.02	16	0.14–0.14	0.15 ± 0.001	9
2007	1.0–2.0	1.9 ± 0.01	20	0.1–2.7	1.3 ± 0.02	28	0.15–0.13	0.15 ± 0.001	4
2009	1.4–3.0	1.9 ± 0.08	38	0.1–3.0	1.4 ± 0.02	30	0.13–0.14	0.13 ± 0.001	8
2010	1.5–3.0	1.9 ± 0.019	25	0.5–2.7	1.6 ± 0.02	27	0.15–0.15	0.13 ± 0.001	9

Таким образом, колебания линейных размеров и масса семян у *Colchicum autumnale* варьируют в зависимости от погодных условий конкретного года. По шкале Г.Н. Зайцева [3] длина и ширина семян имеют высокий уровень варьирования признаков: длина (20-56%) и ширина (18-30%), масса семян – низкий уровень варьирования признака.

Заключение

В результате исследования безвременников в условиях культуры ботанического сада Сыктывкарского госуниверситета изучены особенности строения, цветения и опыления цветков безвременника осеннего *Colchicum autumnale* L. и безвременника великолепного *C. speciosum* Stev. Выявлена фенотипическая изменчивость цветков, которая выражается в изменении окраски лепестков, а также числа лепестков околоцветника, количества тычинок и рылец пестика, что имеет практическое значение для селекции видов.

При интродукции в подзоне средней тайги безвременник осенний ежегодно формирует плоды и семена, которые можно использовать для размножения; безвременник великолепный плодов и семян не образует, размножение его можно осуществлять вегетативно путем деления гнезд клубнелуковиц.

1. Артюшенко З.Т. Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. М.; Л.: Наука, 1963. 60 с.
2. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Колос, 1990. 204 с.
3. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
4. Пономарева А.Н. Некоторые аспекты антэкологических исследований // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1968. Т. XXIII. Вып.3. С.7-13.

5. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. С. 607-608.
6. Жизнь растений /А.Л. Тахтаджян. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 50-68.
7. Жизнь растений /А.Л. Тахтаджян. М.: Просвещение, 1980. Т.5. С. 93.
8. Мишуров В.П., Волкова Г.А., Портнягина Н.В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми. СПб.: Наука, 1999. 215 с.
9. Мишенкова А.П., Полетико О.М. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов и видов. Л.: Наука, 1967. С. 81-82.
10. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб., 1999. С. 30.
11. Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М.: Наука, 1981. 112 с.
12. Родина В.А. Цветоводство в школе. М.: Просвещение, 1976. С. 67.
13. Черняковская Е. Г. Безвременник осенний *Colchicum (Tourne.) L.* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 23-31.
14. Шорина Н.И. О формах безвременника великолепного в Западном Закавказье // Бюллетень ГБС АН СССР, 1961. Вып. 43. С. 71-78.
15. Шорина Н.И. Характеристика природных зарослей безвременника великолепного в Западном Закавказье и возможности их эксплуатации // Растит. ресурсы. 1965. Т. 1. Вып. 4. С. 551-560.

АККУМУЛЯЦИЯ МЕТАЛЛОВ В РЫБЕ И ЕЕ ПАРАЗИТАХ

ACCUMULATION OF METALS IN THE FISH AND ITS PARASITES

Г.Н. Доровских, В.В. Мазур
G.N. Dorovskikh, V. V. Mazur

*На способность аккумулировать металлы исследованы половозрелые цестоды *Proteocephalus thymalli* (Annenkova-Chlopina, 1923) из кишечника хариуса *Thymallus thymallus* (L.), плероцеркоиды ленточных червей *Schistocephalus* sp. из полости тела гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) и метацеркарии трематод *Diplostomum phoxini* Faust, 1918 из его головного мозга.*

Отмечена достаточно ясная связь между жизненной стратегией паразита и его способностью накапливать металлы.

*The ability to accumulate metals investigated mature cestodes *Proteocephalus thymalli* (Annenkova-Chlopina, 1923) from the intestine grayling *Thymallus thymallus* (L.), plerocercoides of tape worms *Schistocephalus* sp. from the body cavity of the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) and metacercaries of trematodes *Diplostomum phoxini* Faust, 1918 from the brain of the minnow.*

Noted quite clear of link between life-history strategy of the parasite and its ability to accumulate metals.

Ключевые слова: металлы, паразиты рыб, гольян, *Phoxinus phoxinus*, хариус, *Thymallus thymallus*.

Key words: metals, fish parasites, *Phoxinus phoxinus*, minnow, *Thymallus thymallus*, grayling.

Введение

Способность рыб и их паразитов аккумулировать металлы хорошо известна [2; 26; 28]. Работы выполнены на нескольких видах рыб, половозрелых и личиночных стадиях гельминтов, и других группах инвадентов [15; 22]. На том основании, что некоторые паразиты аккумулируют тяжелые металлы в

концентрациях, превышающих их содержание в тканях рыб и окружающей среде, их предложено использовать как биоиндикаторы загрязнения водоемов тяжелыми металлами [25; 27; 19]. Однако до настоящего времени не проанализированы аккумулятивные возможности паразитов в отношении металлов с позиций их жизненной стратегии.

Для исследования взяты виды паразитов с разной жизненной стратегией. Одним из них «невыгодна» преждевременная гибель хозяина, поскольку их существование, как любого организма, без среды невозможно, другим гибель хозяина необходима для продолжения своего цикла развития [5].

Цель работы – проверить наличие корреляции между жизненной стратегией паразитов и их возможностями накапливать металлы.

Материал и методы

Объекты исследования – гольян *Phoxinus phoxinus* (L.) (тушка, мышцы), хариус *Thymallus thymallus* (L.) (мышцы, печень), половозрелые цестоды *Proteocephalus thymalli* (Annenkova-Chlopina, 1923) из кишечника хариуса, плероцеркоиды ленточных червей *Schistocephalus sp.* из полости тела гольяна и метацеркарии трематод *Diplostomum phoxini* Faust, 1918 из головного мозга гольяна.

Материал собран в конце июня – первой декаде июля 2009-2010 гг. из р. Б. Шайтановки (правый приток верхнего течения р. Печоры), протекающей по территории Печоро-Илычского государственного природного заповедника, в 0.2 (гольян и *Schistocephalus sp.*) и 5.0 км (хариус и *P. thymalli*) вверх от ее впадения в р. Печору и в июне – июле 2009-2011 гг. (гольян и *D. phoxini*) из р. Човью (приток р. Вычегды), из участка лежащего в черте г. Сыктывкара (микрорайон В. Чов).

Учитывая, что содержание металлов в различных органах рыб и беспозвоночных животных зависит от сезона, возраста, пола, размеров, типа питания, физиологического состояния, температуры и pH воды [24], материал каждый год собирали в течение недели из одних и тех же точек при температуре воды 9.1-16.3° С, pH воды 8.1-8.9. Рыбу для каждой пробы брали одного размера и возраста.

Определение pH и температуры воды осуществлено портативным анализатором Анион – 7051 фирмы ИНФРА СПАК – АНАЛИТ (г. Новосибирск). Ошибка измерения pH ± 0.02 , температуры воды $\pm 0.1^\circ$.

Образцы рыбы и паразитов высушивали в полевых условиях и помещали в пробирки без использования консервантов. Далее пробы измельчали до однородной порошкообразной массы. Каждая анализируемая навеска состояла из смеси тканей 10-20 тушек гольяна, 2-3 экз. хариуса, 25 стробил *P. thymalli*, одного плероцеркоида *Schistocephalus sp.* или 1450 экз. метацеркарий *D. phoxini*. Определение содержания металлов (Ca, Zn, Cu, Mg, Al, Mn, Fe, Cd, Pb, Ti, Tl, Mo, Hg, Co, Ni) в пробах проводили при помощи энергодисперсионной рентгеновской приставки Oxford INCA Energy 250 на сканирующем электронном

микроскопе JEOL JSM-6380 LV (Воронежский госуниверситет). При изготовлении пробы сырье озоляли. В пробах, результаты определения содержания металлов в которых использованы для этой публикации, отмечены только Ca, Zn, Cu, Mg, Al, Cd, Pb. По каждому металлу проведено по 10 измерений. Концентрация металлов в пробах дана в мкг/г сухой массы.

Принимая во внимание существование устойчивой корреляции между содержанием металлов в водоеме и организме рыбы [18], можно предположить, что отсутствие некоторых из них в рыбе и ее паразитах (в рассматриваемом случае Mn, Fe, Ti, Tl, Mo, Hg, Co, Ni) косвенно свидетельствует об отсутствии или минимальной концентрации последних в окружающей среде. Высокому содержанию металлов в воде, донных отложениях и организме некоторых гидробионтов соответствует адекватное содержание последних в организме рыбы [Ружин, 1990 цит. по: 2].

Результаты

В мышцах хариуса отмечен только Mg. В его печени содержатся Cu, Zn, Mg (табл. 1). Ранжированный ряд этих металлов в оба года проведения работ имеет вид Cu>Zn>Mg.

Все исследованные особи хариуса заражены половозрелыми *Proteocephalus thymalli* (индекс обилия 14.1 экз. цестод на одну рыбу). В тканях червей зарегистрированы Ca, Cu, Zn, Mg (табл. 1). В стробилах цестод, мышцах и печени хариуса содержание Mg статистически одинаково, тогда как концентрации Zn и Cu в теле червей статистически достоверно ($P < 0.001$) выше, чем в печени хозяина. Ранжированный ряд металлов, содержащихся в тканях *P. thymalli* в оба года проведения работ выглядит как Ca>>Cu>Zn>>Mg и совпадает с таковым, исключая Ca, для металлов из печени рыб.

В тушках гольяна из р. Б. Шайтановки найдены Ca, Cu, Zn, Mg. В оба года исследований их концентрация оставалась постоянной (табл. 1). Ранжированный ряд этих металлов имеет вид Ca>>Zn>Cu>>Mg.

У гольяна в 2009 и 2010 гг. найдены плероцеркоиды ремнецов (экстенсивность инвазии 1.5%, индекс обилия 0.05-0.1 экз. на одну рыбу), в тканях которых отмечено присутствие тех же металлов (табл. 1). В 2009 г. в их тканях была статистически выше концентрация Cu ($t_{st}=2.48$; $P < 0.05$), в 2010 г. несколько выше, но статистически недостоверно, содержание Zn ($t_{st}=1.26$; $P > 0.05$) и Mg ($t_{st}=1.36$; $P > 0.05$). В тканях паразитов концентрация Zn, Cu и особенно Mg статистически выше ($P < 0.001$), а Ca ниже ($P < 0.001$), чем в рыбе. Ранжированные ряды металлов, зарегистрированных в червях, за разные годы не совпадают. В 2009 г. ряд выглядит как Ca>>Cu>Mg>Zn, в 2010 г. – Ca>>Mg>Zn>Cu. Эти ряды не совпадают с таковым из тушек гольяна.

Таблица 1

Содержание металлов (мкг/г сух. массы) в рыбе и ее паразитах из р. Б. Шайтановки

Объект	Годы							
	2009				2010			
	Ca	Zn	Cu	Mg	Ca	Zn	Cu	Mg
Хариус (мышцы)	0	0	0	20.0 ± 4.7	0	0	0	30.0 ± 8.3
Хариус (печень)	0	70.0 ± 4.6	148.0 ± 8.5	30.0 ± 4.5	0	65.0 ± 7.4	130.0 ± 8.7	40.0 ± 6.9
<i>Proteocephalus thymalli</i>	660.0 ± 35.5	150.0 ± 19.5	220.0 ± 12.1	30.0 ± 4.5	630.0 ± 23.1	170.0 ± 14.9	240.0 ± 17.6	40.0 ± 7.8
Гольян (тушка)	670.0 ± 12.6	220.0 ± 10.5	190.0 ± 11.3	90.0 ± 13.4	680.0 ± 18.5	280.0 ± 11.7	230.0 ± 14.3	90.0 ± 13.6
<i>Schistocephalus sp.</i>	510.0 ± 34.7	290.0 ± 13.2	340.0 ± 14.7	320.0 ± 11.1	490.0 ± 29.2	320.0 ± 19.8	290.0 ± 13.8	340.0 ± 9.7

В тушках гольяна из р. Човью помимо Ca, Cu, Mg и Zn в 2009 г. найден Cd, а в 2011 г. – Al (табл. 2). Концентрация первых четырех металлов из года в год оставалась одинаковой. Ранжированный ряд этих металлов в 2009-2011 гг. выглядит как Ca>>Mg>Cu>Zn и не совпадает с таковым из р. Б. Шайтановки.

У всех исследованных особей гольяна из р. Човью обнаружены метацеркарии *D. phoxini* (индекс обилия 90.3±12.0 экз. на особь хозяина). В трематодах отмечено наличие Ca, Cu, Mg и Zn. Однако их концентрация в двуустках намного ниже, чем в теле рыбы (табл. 2). Ранжированный ряд металлов у метацеркарий имеет вид Ca>>Zn=Mg>Cu. Этот ряд не совпадает с таковыми из мышечной ткани гольяна, который выглядит как Zn=Mg=Cu>>Cd, и его тушек.

Таблица 2

Содержание металлов (мкг/г сух. массы) в гольяне и метацеркариях *Diplostomum phoxini* из р. Човью

Год	Металлы					
	Ca	Zn	Cu	Mg	Al	Cd
Гольян (тушка)						
2009	1150.0 ± 65.4	70.0 ± 13.7	120.0 ± 19.8	160.0 ± 17.4	0	2.5 ± 1.4
2010	1160.0 ± 49.8	80.0 ± 9.3	140.0 ± 10.2	160.0 ± 16.7	0	0
2011	1100.0 ± 59.8	90.0 ± 14.5	150.0 ± 14.9	180.0 ± 15.9	10.0 ± 4.7	0
Гольян (мышцы)						
2010	0	70.0 ± 10.9	60.0 ± 9.7	70.0 ± 11.0	0	0
<i>Diplostomum phoxini</i>						
2010	430.0 ± 21.4	40.0 ± 20.3	10.0 ± 8.5	30.0 ± 15.9	0	0

Итак, в плероцеркоидах *Schistocephalus sp.* концентрация Cu, Zn, Mg достоверно выше, а Ca ниже, чем в тушках гольяна, тогда как в метацеркариях *D. phoxini* концентрация металлов значительно ниже, чем в тушках и мышцах хозяина. В стробилах *P. thymalli* по сравнению с печенью хариуса выше содержание только Zn и Cu. Ранжированные ряды металлов, выявленных в телах паразитов и их хозяев, в случае системы «хариус – *P. thymalli*» совпадают, в случае систем «гольян – *Schistocephalus sp.*» и «гольян – *D. phoxini*» не совпадают.

Обсуждение

Для *P. thymalli*, специфичного паразита хариусовых рыб, хариус – окончательный хозяин. Паразиту «невыгодна» гибель или ослабление его организма. На примере низших цестод установили, что в результате коэволюции рыбы-хозяина, гельминта и симбионтной микрофлоры в кишечнике рыбы формируется микробиоценоз [16], где черви способны адсорбировать и использовать ферменты хозяина [7]. Бактериальные ферменты участвуют в процессах пищеварения как хозяина, так и паразита [9], а сама симбионтная микрофлора глубоко адаптирована к условиям существования в кишечнике рыб и на поверхности их паразитов [11], обеспечивая гомеостаз гельминта и сбалансированность отношений в системе паразит-хозяин [12]. В результате жизнедеятельности гельминтов значения рН кишечника хозяев-рыб оказываются в пределах своих оптимальных значений для действия основных гидролитических ферментов [8]. Установлено, что при интенсивности заражения до 20 экз. червей на рыбу реакция организма хариуса носит компенсаторно-приспособительный и локальный характер. В кишечнике хариуса изменения локализованы вблизи червей, а в печени – в портальной зоне [17]. Цитированными авторами показано, чем более специфичен паразит для хозяина, тем менее сильные патологические изменения он вызывает, что в рассматриваемом случае, видимо, проявилось в совпадении ранжированных рядов металлов из печени хариуса и стробил *P. thymalli* и невысокой, примерно в два раза, разнице в концентрации металлов, в этом случае Zn, в организме рыбы и теле червя.

D. phoxini – специфичный паразит гольянов. Для продолжения жизненного цикла червям необходимо попасть в окончательного хозяина, рыбоядных птиц. Однако процесс воздействия метацеркарий на гольяна растянут во времени. Гольян, исследованный с сентября этого года по май следующего года, поражен *D. phoxini* на 100% при индексе обилия 9.3-70.0 экз. на особь хозяина. Метацеркарии, сохраняясь в гольяне зимой, накапливаются в нем и живут в рыбе до 5-6 лет [4]. Гельминты, локализуясь в головном мозге рыбы, органе «дорогостоящем» и «важном», относятся к нему «бережно». Действительно, при сбалансированности отношений в системе паразит-хозяин частота встречаемости паразита у хозяина, как правило, высока, а его патогенность минимальна [17], кроме случаев превышения обычной степени зараженности [5]. В описываемом случае это, видимо, отражается в существенно меньшей концентрации металлов в метацеркариях по-сравнению с тканями хозяина (табл. 2). Однако со временем по мере роста интенсивности инвазии различия ранжированных рядов металлов из рыбы и червей вызывают нарушение баланса металлов в организме гольяна, ослабляя его и делая уязвимым для хищника.

В отличие от *P. thymalli* и в меньшей мере *D. phoxini* плероцеркоиды *Schistocephalus sp.* – виды малоспецифичные, «заинтересованы» в случае достижения инвазионности в том, чтобы рыба была съедена окончательным хозяином, рыбоядной птицей. Этот процесс протекает достаточно быстро. Развитие плероцеркоидов в рыбе до инвазионного состояния занимает в зависимости от их видовой принадлежности от 2 до 6 мес. [14]. В рассматриваемом случае это, видимо, менее 6 мес.

Первых гольянов, пораженных плероцеркоидами ремнецов, находили в русле р. Печоры в районе пос. Якша 19 мая 2006 г., 20 мая 2007 г. и 6 июня 2003 г. В низовьях р. Б. Шайтановки 2 июля 2009 г. и 5 июля 2010 г. они имели длину 112-120 мм при ширине стробилы 4 мм. В районе устья р. Гаревки 3 июля 2010 г. длина их тела составляла 10-27 мм. Основную массу этих червей обнаружили с конца июня по август. Самая поздняя находка сделана 20 ноября 2006 г. В зимний период года (декабрь-февраль) исследовано около 2000 экз. гольяна, но пораженных ремнецами рыб не обнаружили.

Особенностью этих цестод является то, что на стадии плероцеркоида, когда паразит интенсивно растет, достигая больших размеров, у них протекает морфогенез половой системы. Для этих преобразований организм должен быть обеспечен большим количеством пластических и энергетических материалов [3]. В процессе роста и жизнедеятельности ремнецы оказывают массивное механическое воздействие на внутренние органы рыбы, вызывая их атрофию и нарушение функциональной деятельности [6], наблюдается редукция гонад, негативное воздействие на морфологические показатели крови, снижение уровня отдельных иммунологических и биохимических ее параметров, обеспечивающих иммунологический гомеостаз хозяина [13; 21; 23], из-за снижения активности пищеварительных гидролаз, очевидно, ухудшается эффективность питания рыбы [10]. Установлена зависимость части исследованных признаков от размера червей [20]. Паразит, видимо, изменяет химический баланс организма хозяина, концентрируя в своем теле металлы, особенно Mg. При этом ранжированные ряды металлов из цестод отличаются от такового из тела хозяина и разнятся в разные годы. Перечисленные явления отрицательно влияют на жизненно важные функции тканей рыбы и ее организм в целом. Под влиянием механического воздействия паразита на плавательный пузырь рыба теряет способность нормально держаться в толще воды и противостоять течению, она всплывает на поверхность и течением пассивно сносится в более тихие места, где становится легко доступной рыбоядным и хищным птицам [6]. Если рыба оказывается несъеденной, она погибает. Так на р. Ильч в районе устья ручья Щука-Вож 15 августа 2006 г. нашли прибитых к берегу бычков-подкаменщиков с плероцеркоидами *Schistocephalus sp.* в полости тела.

Заключение

Итак, паразит, наиболее «заинтересованный» в гибели рыбы для продолжения своего жизненного цикла, более других накапливает металлы, ранжированные ряды которых разнятся в разные годы и отличаются от таковых составленных по данным о содержании металлов в теле хозяина.

1. Барковская В.В. Паразиты рыб Финского залива как индикаторы экологического состояния его акватории // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1997. Вып. 321. С. 147-153.

2. Богданова Е.А. Паразитофауна и заболевания рыб крупных озер северо-запада России в период антропогенного преобразования их экосистем. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. 140 с.

3. Высоцкая Р.У., Иешко Е.П., Евсеева Н.В. Сравнительно-биохимические исследования в системе *Schistocephalus solidus* (Cestoda) – колюшка трехглая *Gasterosteus aculeatus* L. // Паразитология. 2003. 37 (6). С. 503-511.

4. Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н. и др. Ихтиопатология. М.: Мир, 2003. 448 с.

5. Гусев А.В., Полянский Ю.И. Экологическая сущность паразитологии. Вестник ЛГУ. 1978. 3. С. 5-14.

6. Дубинина М.Н. Ремнецы фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 261 с.

7. Извекова Г.И. Физиологическая специфика взаимоотношений между *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и его хозяевами – рыбами // Паразитология. 2001. 35 (1). С. 60-68.

8. Извекова Г.И. Активность протеаз микрофлоры пищеварительно-транспортных поверхностей кишечника щуки и паразитирующего в нем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биология внутр. вод. 2003. 3: С. 82-87.

9. Извекова Г.И. Пищевые адаптации у низших цестод – паразитов рыб // Успехи современ. биологии. 2006. 126 (6). С. 605-617.

10. Извекова Г.И., Тютин А.В. Зараженность и особенности отношений паразит-хозяин в системе *Ligula intestinalis* – чехонь (*Pelecus cultratus*) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2011. 2. С. 137-145.

11. Корнева Ж.В. Симбионтная микрофлора рыб и их кишечных паразитов цестод // Сб. науч. тр. ФГНУ «ГосНИОРХ». 2009. Вып. 338. С. 105-109.

12. Корнева Ж.В., Плотников А.О. Симбионтная микрофлора, колонизирующая тегумент протеоцефалидных цестод и кишечник их хозяев – рыб // Паразитология. 2006. 40 (4). С. 313-327.

13. Мазур О.Е., Пронин Н.М. Показатели крови и иммунной системы *Rutilus rutilus lacustris* (Cypriniformes: Cyprinidae) при инвазии плероцеркоидами *Ligula intestinalis* (Pseudophyllidea: Ligulidae) // Вопросы ихтиологии. 2006. 46 (3). С. 393-397.

14. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука. 1987. 583 с.

15. Перевозников М.А., Богданова Е.А., Пономаренко А.М. Распространение тяжелых металлов среди различных звеньев экосистемы бассейна Ладожского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1990. Вып. 315. С. 25-43 с.
16. Плотников А.О., Корнева Ж.В. Морфологическая и ультраструктурная характеристика симбиотических бактерий, колонизирующих поверхность гельминта *Triaenophorus nodulosus* и кишечник щуки *Esox lucius* // Биология внутр. вод. 2008. 1. С. 27-34.
17. Пронина С.В., Пронин Н.М. Взаимоотношения в системах гельминты-рыба (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука, 1988. 176 с.
18. Ружин С.В., Волков К.В. Тяжелые металлы в рыбах Невской губы и восточной части Финского залива // Итоги деятельности рыбохозяйственных институтов Росрыбхоза в XII пятилетке и основные направления исследований на 1991-1995 гг. Л.: ГосНИОРХ. 1991. Вып. 2. С. 31-34.
19. Салтыкова С.А. Сравнительный анализ особенностей накопления тяжелых металлов в рыбах и их паразитах (на примере экосистемы Ладожского озера) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 2006. 23 с.
20. Силкина Н.И., Микряков В.Р. Особенности показателей перекисного окисления липидов у *Ligula intestinalis* (Cestoda: Pseudophyllidea) и их хозяев – *Abramis brama* (L.) // Паразитология. 2005. 39 (2). С. 117-123.
21. Arme C. 2002. *Ligula intestinalis* a tapeworm contraceptive // Biologist. 49 (6): P. 265–269.
22. Baruš V., Jarkovsky J., Prokeš M. 2006. *Philometra ovata* (Nematoda: Philometroidea): a potential sentinel species of heavy metal accumulation. Parasitol. Res., 100, Springer-Verlag. P. 929-933.
23. Brown S.P., Loot G., Teriokhin A. et al. 2002. Host manipulation by *Ligula intestinalis*: a cause or consequence of parasite aggregation? // Int. Parasitology. 32: P. 817-824.
24. Pourang N., Dennis J.H., Ghourchian H. 2004. Tissue distribution and redistribution of trace elements in shrimps species with the imphasis on the roles of metallotionein // Ecotoxicology. 13 (6): P. 519-533.
25. Sues B., Taraschewski H., Rydlo M. 1997. Intestinal Fish Parasites as Heavy Metal Bioindicators: A Comparison Between *Acanthocephalus lucii* (Palaeacanthocephala) and the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 59: P. 14-21.
26. Sures B. 2006. How parasitism and pollution affect the physiological homeostasis of aquatic hosts // Journal of Helminthology. 80: P. 151-157.
27. Sures B., Siddall R., Taraschewski H. 1999. Parasites as Accumulation Indicators of Heavy Metal Pollution // Parasitology Today. 15(1): P. 16-21.
28. Urdes L.-D., Diaconescu C., Vlase G. et al. 2010. Research on Interrelationship between some Species of Freshwater Fish and Helminthic Larvae within Aquatic Ecosystems Polluted with Heavy Metals // Scientific Papers: Animal Science and Biotechnologies. 43 (2): P. 72-75.

АККУМУЛЯЦИЯ МЕТАЛЛОВ ДОННЫМИ ОТЛОЖЕНИЯМИ

ACCUMULATION OF METALS IN THE BOTTOM SADIMENTS

Г.Н. Доровских, В.В. Мазур

G.N. Dorovskikh, V.V. Mazur

Рассмотрен химический состав воды и донных отложений р. Печоры и р. Човью. Приведены данные по уровню загрязнения воды и донных отложений рек металлами в летний период 2009-2010 гг.

The article considers data on chemical composition of water and bottom (benthic) sadiments in Pechora river and Chovju river, citing data on a pollution level of the water and bottom sediments with metals during summer period in 2009–2010.

Ключевые слова: металлы, донные отложения, заиление, геохимический фон.

Key words: metals, bottom (*benthic*) sadiments, siltation, geochemical background.

Введение

Для европейской части северных территорий России все большую актуальность приобретает проблема оценки последствий долговременного аэротехногенного загрязнения водоемов как в импактных зонах промышленных предприятий, так и в фоновых районах [33]. Такая оценка должна основываться на сравнении с фоновыми показателями состояния природных сред. Фоновое содержание химического вещества – уровень содержания химического вещества, сравнение с которым позволяет обнаружить превышение его в аналогичных объектах под влиянием антропогенных факторов [12]. Фоновыми участками служат особо охраняемые природные территории (заповедники и заказники) не испытывающие антропогенного воздействия [57]. Часто о фоновом содержании химических веществ судят по составу почв фоновых территорий, удаленных от локальных источников загрязнения на 50-100 км [62]. Кроме того, в качестве фонового уровня используется региональный средний уровень, а при его отсутствии – кларк или среднемировое содержание данного элемента в почве [43].

При экологической оценке гидрэкосистемы одним из наиболее информативных объектов изучения являются донные отложения [13, 14, 15, 56].

Донные отложения – результат механического осаждения и химико-биологических процессов, протекающих в водоеме [8, 22, 54]. Они, в отличие от природных вод, являются депонирующей средой, где не только накапливаются поллютанты, но и протекают реакции образования новых химических соединений, токсичность которых может быть выше, чем у исходных

соединений [6, 31]. С увеличением степени заиленности (от песков к илам) скорость поглощения металлов донными отложениями возрастает [60]. Поступление металлов в донные отложения особенно интенсивно протекает в водоемах замедленного стока под действием сил гравитации [22]. Наиболее типичными движущими силами интенсификации обмена металлов в системе «донные отложения – поровой раствор» являются градиент изменения окислительно-восстановительных условий и значение рН, а также концентрация растворенного органического вещества [13, 36, 41, 69, 70]. При изменении физико-химических условий (например, рН, Eh, растворенного кислорода и др.) связанные с донными отложениями соединения могут растворяться в водной толще, поступать в пищевую цепь и оказывать вторичное воздействие на водных обитателей [2, 15, 34, 35, 39]. В целом состав и свойства грунтов являются отражением совокупности процессов, происходящих в водоёме и на его водосборной территории, и имеют геохимические особенности последней [6, 20]. Установлена унаследованность соотношений подвижных форм металлов к их валовому содержанию от почв к донным отложениям [53, 55]. Это позволяет по составу и валовому содержанию металлов оценить нагрузку на водоток [5, 31, 46, 52, 63, 61].

Донные отложения водотоков Печоро-Илычского заповедника и бассейна среднего течения р. Вычегды, характеристики которых могут служить фоновыми показателями состояния природной среды, до сих пор не исследованы на содержание в них металлов.

Цель работы – определить содержание металлов в донных отложениях водоемов, относящихся к бассейнам верхнего и среднего течения р. Печоры и среднего течения р. Вычегды.

Материал и методы

Материал собран во второй половине июня – первой половине июля 2009-2010 гг. из бассейна верхнего и среднего течения р. Печоры (территория Печоро-Илычского заповедника) и р. Човью (приток среднего течения р. Вычегды), из участка лежащего в черте г. Сыктывкара (микрорайон В. Чов). Координаты пунктов (сверху вниз) отбора проб донных отложений: курья Манская – 62°02.089' с.ш., 58°33.329' в.д.; русло р. Печоры в районе устья р. Гаревки – 62°04' с.ш., 58°28' в.д.; курья Кременная – 62°04.609' с.ш., 58°26.557' в.д.; русло р. Печоры в 1 км ниже устья р. Б. Шайтановки – 62°01.426' с.ш., 58°10.241' в.д.; русло р. Печоры в 2.7 км вверх от пос. Якша – 61°49.129' с.ш., 56°50.854' в.д.; русло р. Печоры в районе пос. Якша – 61°48.999' с.ш., 56°50.951' в.д. Участки русла р. Б. Шайтановки, где произведен отбор проб грунта: 5.0 км выше устья реки – 62°02.292' с.ш., 58°09.015' в.д.; 3.0 км выше устья реки – 62°02.107' с.ш., 58°09.651' в.д.; 200 м выше устья реки – 62°01.780' с.ш., 58°10.510' в.д.; стоянка

лодок – 62°01.641' с.ш., 58°10.512' в.д.); старица – 62°01.643' с.ш., 58°10.404' в.д. Место отбора проб грунта из русла р. Човью – 61°44.855' с.ш.; 50°42.541' в.д.

Определение рН воды, содержания в ней растворенного кислорода, температуры и ее электропроводности осуществлено портативным анализатором Анион – 7051 фирмы ИНФРА СПАК – АНАЛИТ (г. Новосибирск). Ошибка измерения рН ± 0.02 , содержания растворенного в воде кислорода от 0 до 10 мгО₂/дм³ ± 0.1 , от 10 до 20 мгО₂/дм³ ± 0.2 , температуры воды $\pm 0.1^\circ$, электропроводности до 20 мСм/см $\pm 2\%$, более 20 мСм/см $\pm 4\%$.

Донные отложения в пластиковой таре доставляли в лабораторию, где при помощи энергодисперсионного анализатора MESA-500 W и электронного микроскопа JEOL JSM-6380 LV исследовали содержание следующих металлов: Mg, Al, Ca, Mn, Fe, Cu, Zn, Cd, Pb, Ti, Tl, Mo, Hg, Co, Ni. В пробах, результаты определения содержания металлов в которых использованы для этой публикации, отмечены только Ca, Zn, Cu, Mg, Fe, Al, Pb, Cd. Видимо, Mn, Ti, Tl, Mo, Hg, Co и Ni отсутствуют или содержатся в минимальной концентрации в окружающей среде. Концентрации металлов в пробах приведены в мкг/г сухой массы.

Результаты и обсуждение

Воды исследуемых водотоков имеют преимущественно гидрокарбонатно-кальциевый состав [11, 37, 66]. По щелочно-кислотным условиям воды р. Печоры, курий, р. Б. Шайтановки, старицы и р. Човью являются слабокислыми, нейтральными и слабощелочными (рН 6.5-8.9). Это класс вод, к которому относится большинство природных вод суши.

Величина рН воды имеет сезонную изменчивость. В р. Човью с конца апреля по конец мая 2008 г. рН воды с 6.8 поднялось до 7.4, с середины июня по середину августа рН было 7.6-7.9, к середине ноября рН понизилось до 6.9. В начале сентября 2010 г. в р. Човью рН воды равнялось 7.85. В р. Печоре рН воды в конце июня – начале июля 2010 г. было 7.6-8.9, р. Шайтановке – 8.4-8.7, куриях – 8.8-8.9, старице – 8.4 (табл. 1, 2).

Воды р. Човью характеризуются высокой цветностью (57-80 град.), повышенным содержанием органических веществ, железа и марганца, низкого – фтора. В ее воде повышено содержание ионов NH₄⁺¹, NO₃⁻¹, NO₂⁻² и органики, эпизодически – Pb²⁺ и Zn²⁺, фенолов, нефтепродуктов (табл. 1). Содержание NH₄⁺¹ в воде, особенно в мае-июне, повышается до 1.9-2.7 мг/л [37]. В настоящее время вода р. Човью характеризуется минимальной концентрацией Cu, Zn и Cd [42].

Таблица 1

**Показатели качества воды
притоков Печоры и Вычегды по опубликованным и собственным данным [28, 37, 64-68]**

Показатели качества воды	ПДК [17; 50 / 47]	Река									
		Печора						Б. Шайтановка		Човью	
		Р-н пос. Якша		1 км выше пос. Якша		Р-н устья р. Гаревки					
		Концентрация	Коэффициент концентрации	Концентрация	Коэффициент концентрации	Концентрация	Коэффициент концентрации	Концентрация	Коэффициент концентрации	Концентрация	Коэффициент концентрации
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
рН	6.5-8.5	7.7	-	7.3	-	7.9	-	7.7	1.02 ПДК	7.8-8.0	-
Цветность, град	20	22	-	18	-	8	-	> 8	-	57-80	2-4 ПДК
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /дм ³	5.0	4.6	-	3.73	-	19.3	3.8 ПДК	5.9	1.2 ПДК	13.4	2.7 ПДК
Бихроматная окисляемость, мгО ₂ /дм ³	10.0	9.3	-	12.5	1.2 ПДК	44.0	4.4 ПДК	14	1.4 ПДК	31.7-32.5	3.25 ПДК
Окисляемость, мг/дм ³ О ₂	5.0	1.28	-	1.44	-	0.8	-	-	-	6.84-13.44	2.7 ПДК
О ₂ , мг/дм ³	≥ 4.0	9.76	-	12.3	-	9.53	-	5.5	-	9.8	-
% насыщения О ₂	-	99.1	-	124.8	-	-	-	98.8	-	?	-
Fe, мг/дм ³ (суммарно)	$\frac{0.3(1.0)}{/0.1}$	0.1	-	0.22	-	0.31	-	0.15	-	1.72-4.02	13.4 ПДК

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
NO ₃ ⁻¹ , мг/дм ³	45	-	-	-	-	0.001	-	0.001	-	1.77-4.5	-
NH ₄ ⁺¹ , мг/дм ³	1.5/0.05	0.35	-	0.18	-	0.48	-	0.25	-	0.33-0.67	-
PO ₄ ³⁻ мин, мг/дм ³	3.5	0.036	-	0.04	-	0.04	-	0.012	-	-	-
Mn, мг/дм ³ (суммарно)	0.1/0.01	-	-	-	-	0.0087	-	0.0087	-	0.24-0.29	2.9 ПДК
Ca ²⁺ , мг/дм ³	180	-	-	-	-	-	-	3.7	-	22.2-22.4	-
Mg ²⁺ , мг/дм ³	50/40	-	-	-	-	-	-	1.28	-	-	-
Zn ²⁺ , мг/дм ³	1.0/0.01	0.025	-	0.025	-	0.024	-	0.024	-	0.016-0.021	-
Pb ²⁺ , мг/дм ³	0.01/0.006	-	-	-	-	0.0008	-	0.0008	-	0.016-0.017	-
Cd ²⁺ , мг/дм ³	0.001/0.005	-	-	-	-	0.0002	-	0.0002	-	0.001	-
Cu ²⁺ , мг/дм ³	1.0/0.001	0.035	-	0.035	-	0.0026	-	0.0026	-/2.6 ПДК	0.003	-
Минерализация, мг/дм ³	1000	100	-	82.0	-	35.6	-	до 50 (81.65)	-	249.3-296.3	-
Электропроводность, мS/см	-	-	-	-	-	84	-	35.5 – 62.1	-	49	-
Фенолы, мг/дм ³	0.25/0.001	0.013	-	0.028	-	0.001-0.02	-	0.03	-	0.0014-0.0024	-
Нефтепродукты	0.1/0.05	0.05-0.15	-	0.01-0.02	-	-	-	-	-	0.043-0.12	1.2 ПДК
СПАВ	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	0.038-0.05	-

Воды р. Б. Шайтановки и верхнего течения р. Печоры в начале июля прозрачны, нейтральной или слабощелочной реакции (рН 6.8-7.9) в августе (табл. 1) и слабощелочной (рН 8.4–8.9) в начале июля (табл. 2), низкой минерализации (24.0-35.6 мг/дм³), с малым содержанием органики. В воде верхнего течения р. Печоры незначительна концентрация соединений азота в аммонийной форме (0.18–0.48 мг/дм³), фосфора (0.027–0.038 мг/дм³) и железа (0.10-0.31 мг/дм³). Нитриты и нитраты, как правило, отсутствуют. Цветность составляет 8-22 град., перманганатная окисляемость до 19.3 мг/дм³, бихроматная – до 44 мг/дм³ [11, 66]. Небольшое превышение ПДК (в два-три раза) наблюдается лишь по меди, что может быть связано с природными особенностями региона [66].

В районе пос. Якша, по данным Т.А. Власовой [11], минерализация вод р. Печоры в летний период колеблется от 45.1 до 210.0, в среднем 99.0 мг/дм³, газовый режим благоприятный, рН воды 7.1-7.7, содержание двуокси углерода 6.6–8.8 мг/дм³. Концентрация соединений азота в аммонийной форме (0.03-1.78 мг/дм³), фосфора (0.027-0.038 мг/дм³) и железа (0.10–1.84 мг/дм³) незначительна. Нитриты и нитраты, как правило, отсутствовали. Бихроматная окисляемость, отражающая общее содержание органических веществ, 6.3-31.7 мг/дм³. Цветность в июле 34-84 град. Биологическое потребление кислорода за пять суток (БПК₅) не превышало ПДК и находилось в пределах 0.80-2.88 мгО₂/дм³. Содержание фенолов не превышает 0.004 мг/дм³, нефтепродуктов в пределах ПДК, СПАВ практически отсутствовали [11].

Концентрация растворенного в воде кислорода в исследуемых водоемах соответствует аэробным условиям, близка нормальной. Величины удельной электропроводности, служащие приблизительным показателем суммарной концентрации электролитов, главным образом неорганических, довольно близки в рассматриваемых водотоках (табл. 1, 2), отличаясь в меньшую сторону в районе устья р. Гаревки, курье Кременной и старице, несколько выше она в курье Манская и в районе стоянки лодок. Самая высокая электропроводность отмечена в р. Б. Шайтановке в точке 200 м.

Донные отложения из русла р. Печоры по содержанию в них металлов разбиваются на две группы: донные отложения верхнего ее течения и среднего течения (табл. 3). Грунты двух пунктов отбора проб в верхнем течении реки (устье р. Гаревки и участок на 1 км ниже устья р. Шайтановки) статистически значимо различаются только по содержанию в них Са ($t_{st}=15.2$; $P<0.001$). Значительный рост концентрации Са в донных отложениях русла р. Печоры ниже устья р. Б. Шайтановки (эта точка взятия пробы – заостровка, где течение замедленно) в значительной степени связан с выносом его с водами из последнего водотока и водами самой р. Печоры.

Таблица 2

Характеристики некоторых водоемов и их участков в бассейне верхней и средней Печоры

Водоем и его участки	Дата	pH	Минимальная эквивалентная доза радиации, мкР/ч	Удельная электропроводность, мСм/см	Содержание в воде растворенного кислорода, мг/л	Температура воды, °С
Р. Печора (выше Манской курьи)	03.07.2010	8.9 ± 0.1	0.070 ± 0.01	38.5 ± 6.4	8.48 ± 0.1	18.8
Манская курья	03.07.2010	8.8 ± 0.1	0.066 ± 0.01	34.6 ± 1.5	9.49 ± 0.1	18.3
Р. Печора (устье р. Гаревки)	03.07.2010	8.4 ± 0.1	0.068 ± 0.02	28.0 ± 3.1	8.65 ± 0.1	17.6
Кременная курья	03.07.2010	8.9 ± 0.1	0.084 ± 0.02	22.2 ± 6.6	8.97 ± 0.3	21.3
Р. Печора (1 км ниже устья р. Шайтановки)	05.07.2010	8.1 ± 0.2	0.094 ± 0.02	44.2 ± 17.9	7.22 ± 0.2	15.3
Р. Печора (2.7 км выше пос. Якша)	27.06.2010	8.1 ± 0.1	0.084 ± 0.01	41.4 ± 14.8	7.80 ± 0.3	18.9
Р. Печора (район пос. Якша)	26.06.2010	7.6 ± 0.3	0.058 ± 0.02	41.2 ± 15.6	2.25 ± 0.9	16.3 – 22.5
Р. Б. Шайтановка						
район стоянки лодок	02.07.2010	8.7 ± 0.02	0.070 ± 0.01	37.6 ± 13.8	5.47 ± 0.3	9.1
старица	01.07.2010	8.4 ± 0.03	0.080 ± 0.03	23.6 ± 6.4	4.33 ± 0.3	7.1
200 м выше устья	30.06.2010	8.5 ± 0.05	0.088 ± 0.02	62.2 ± 6.7	5.89 ± 0.3	7.2
2.5 км выше устья	01.07.2010	8.7 ± 0.03	0.074 ± 0.01	48.6 ± 2.5	6.57 ± 0.3	5.9
3 км выше устья	07.07.2010	8.7 ± 0.1	0.060 ± 0.03	35.5 ± 2.2	2.69 ± 0.5	10.4
5 км выше устья	06.07.2010	8.4 ± 0.2	0.068 ± 0.02	45.6 ± 3.2	6.09 ± 0.1	8.8

Грунты пунктов отбора проб в среднем течении р. Печоры статистически не различаются по концентрации содержащихся в них металлов.

Здесь ясно прослеживается связь концентрации металлов в донных отложениях со стоком взвесей сверху вниз по руслу р. Печоры. Сказанное подтверждается наблюдениями за содержанием металлов в грунтах курий, относящихся к бассейну верхнего течения р. Печоры. В отложениях курьи Кременная концентрация Mg ($t_{st}=2.86$; $P<0.01$), Cu ($t_{st}=2.60$; $P<0.01$) и Fe ($t_{st}=2.20$; $P<0.05$) выше, чем в иле Манской курьи, расположенной выше. Содержание Ca, Zn, Al статистически одинаково в грунтах обоих водоемов. В иле курьи Кременная концентрация металлов статистически одинакова с таковой в донных отложениях среднего течения р. Печоры. Исключение составил Zn, содержание которого выше ($t_{st}=2.86$; $P<0.01$) в речных отложениях вблизи и в районе пос. Якша (табл. 3).

На основе приведенных данных можно предположить, что основное поступление металлов в курьи и старицу в низовьях р. Б. Шайтановки происходит во время половодий, когда в них свободно поступает речная вода, а также талые и дождевые воды, несущие продукты разрушения берегов. Действительно, атмосферные осадки, промывая почвенную толщу и смывая с ее поверхности мелкие частицы, одновременно вовлекают в водную миграцию металлы, большая часть которых связана именно с тонкими почвенными частицами, образующими речные взвеси [24]. С уменьшением размера фракций донных отложений содержание практически всех металлов в них возрастает [60]. Металлы быстро переходят из растворенного состояния во взвеси, обладающие высокой сорбционной способностью. Поэтому отложения водоемов накапливают весь комплекс химических веществ, присутствующих в воде [35].

В курьях и старице вода застаивается, взвеси оседают, и происходит накопление металлов, содержащихся в них. Доказательством того, что металлы попадают в курьи и старицу большей частью с взвесями, служат низкие значения величин удельной электропроводности воды в районе устья р. Гаревки, курье Кременной и старице, несколько выше она в курье Манская и в районе стоянки лодок (табл. 2). Т.е. наиболее низкие значения удельной электропроводности воды отмечены в районах наиболее интенсивного осадконакопления. Кроме того, в курьях развивается водная, полуводная и околководная растительность, продукты распада которых оказываются в водоеме. Сюда попадают листва, хвоя и т.д. Все это способствует накоплению металлов в этих участках бассейна.

В илах р. Б. Шайтановки, в нижнем ее 5-километровом отрезке, содержание металлов примерно одинаково (табл. 3). Этот участок реки расположен на однородной заболоченной лесистой местности.

Таблица 3

Содержание металлов в донных отложениях (мкг/г сух. массы)

Участок отбора пробы	Металлы							
	Ca	Zn	Cu	Mg	Fe	Al	Pb	Cd
Р. Печора								
Устье р. Гаревки	210.0 ± 14.0	110.0 ± 8.3	240.0 ± 18.8	130.0 ± 17.4	250.0 ± 26.1	220.0 ± 17.0	18.0 ± 6.9	14.0 ± 6.6
1.0 км. ниже устья р. Б. Шайтановки	590.0 ± 20.9	110.0 ± 13.8	210.0 ± 15.4	160.0 ± 12.0	220.0 ± 14.2	230.0 ± 19.5	9.0 ± 6.3	5.0 ± 3.9
2.7 км выше пос. Якша	620.0 ± 15.7	270.0 ± 14.2	310.0 ± 23.9	240.0 ± 21.5	310.0 ± 19.2	200.0 ± 17.1	14.0 ± 6.3	2.0 ± 1.2
Р-н пос. Якша	580.0 ± 23.9	210.0 ± 18.0	260.0 ± 20.9	230.0 ± 18.4	310.0 ± 21.5	190.0 ± 16.2	21.0 ± 8.8	7.0 ± 4.0
Куры бассейна р. Печоры								
Манская	610.0 ± 23.4	160.0 ± 19.1	250.0 ± 20.3	140.0 ± 22.3	290.0 ± 20.3	240.0 ± 24.9	11.0 ± 4.1	11.0 ± 4.0
Кременная	650.0 ± 18.4	190.0 ± 24.9	310.0 ± 12.2	240.0 ± 26.6	350.0 ± 18.4	240.0 ± 18.1	16.0 ± 7.8	9.0 ± 3.7
Р. Б. Шайтановка								
5.0 км. выше устья	640.0 ± 28.1	140.0 ± 28.9	220.0 ± 17.4	190.0 ± 19.8	230.0 ± 20.7	320.0 ± 19.6	0	0
3.0 км. выше устья	590.0 ± 19.6	130.0 ± 21.0	190.0 ± 21.9	120.0 ± 17.1	210.0 ± 14.2	180.0 ± 17.9	0	0
0.2 км. выше устья	600.0 ± 19.6	240.0 ± 17.7	230.0 ± 16.3	180.0 ± 16.2	220.0 ± 15.8	150.0 ± 19.8	0	0
Стоянка лодок	590.0 ± 13.7	120.0 ± 15.7	200.0 ± 19.1	160.0 ± 23.9	210.0 ± 26.2	250.0 ± 24.9	0	0
Старица	1060.0 ± 107	630.0 ± 18.8	680.0 ± 16.5	450.0 ± 20.8	3700.0 ± 178	3720 ± 125	0	0
Р. Човью								
Р-н пос. В. Чов	240.0 ± 20.3	90.0 ± 13.2	90.0 ± 16.6	320.0 ± 29.5	1010.0 ± 90.4	1780.0 ± 94.6	0	30.0 ± 14.1

Размываемые скальные породы залегают выше рассматриваемого участка. В грунте из точки 0.2 км выше устья отмечено более высокое содержание Zn, в осадках на 5-м км и в районе стоянки лодок – Al. Это участки русла, куда попадают стоки из малых пойменных водоемов и находятся устья лесных ручьев. В иле старицы в низовьях р. Б. Шайтановки концентрация металлов особенно высока. Это, видимо, объясняется тем, что старица во время половодий заливается водами р. Б. Шайтановки, и р. Печоры. В результате в ее донных отложениях оказываются взвеси двух водотоков. Интересно, что в иле старицы не обнаружены Pb и Cd, отмеченные в грунтах русла р. Печоры и обеих курий (табл. 3).

В грунте среднего течения р. Човью концентрация Mg ($t_{st}=3.30-5.90$; $P<0.001$) выше, чем в илах верхнего течения р. Печоры, русла р. Б. Шайтановки и курьи Манская, содержание Fe ($t_{st}=7.17$; $P<0.001$) и Al ($t_{st}=15.54$; $P<0.001$) выше по-сравнению со всеми исследованными пунктами бассейнов верхнего и среднего течения р. Печоры, за исключением донных отложений старицы в низовьях р. Б. Шайтановки. В донных отложениях р. Човью ниже концентрация Cu ($t_{st}=3.30-5.90$; $P<0.001$), содержание Zn ($t_{st}=3.30-5.90$; $P<0.001$) статистически одинаково с таковым в руслах верхней Печоры и Б. Шайтановки. Содержание Ca ($t_{st}=3.30-5.90$; $P<0.001$) в грунте р. Човью такое же, как в иле в районе устья р. Гаревки и ниже, чем в донных отложениях бассейна р. Печоры (табл. 3).

Указанные различия участков сбора материала обуславливают разницу ранжированных рядов металлов из донных отложений изученных водоемов:

Р. Печора

Курья Манская – Ca>Fe>Cu>Al>Zn≥Mg>>Pb=Cd;

Русло р. Печоры в районе устья р. Гаревки – Fe=Cu=Al=Ca>Mg=Zn>>Pb=Cd;

Курья Кременная – Ca>Fe≥Cu>Al=Mg>Zn>>Pb≥Cd;

1.0 км ниже устья р. Б. Шайтановки – Ca>Fe=Al=Cu>Mg>Zn>Pb=Cd;

Русло р. Печоры в 2.7 км выше пос. Якша – Ca>Fe=Cu>Zn≥Mg≥Al>>Pb>Cd;

Русло р. Печоры в районе пос. Якша – Ca>Fe≥Cu≥Mg≥Zn>Al>>Pb>Cd;

Р. Б. Шайтановка

5-й км – Ca>>Al>Fe>Cu>Mg>Zn;

3-й км – Ca>>Fe>Cu>Al>Zn>Mg;

0.2 км – Ca>Zn>Cu>Fe>Mg>Al;

Стоянка лодок – Ca>Al>Fe>Cu>Mg>Zn;

Старица – Fe=Al>Ca>Cu>Zn>Mg;

Р. ЧОВЬЮ – Al>Fe>>Mg>Ca>Zn=Cu>>Cd.

Исследованные донные отложения по набору металлов и их ранжированным рядам разбиваются на две группы: грунты р. Човью и бассейна р. Печоры. Последние в свою очередь делятся на грунты средней Печоры и курий (Манская, Кременная), донные отложения Верхней Печоры (р-н устья р.

Гаревки) и илы бассейна р. Б. Шайтановки. Донные отложения последнего водотока подразделяются на грунты старицы и русла реки. Эта классификация донных отложений бассейна р. Печоры и р. Човью отражает генетическую связь грунтов разных его участков и их кумулятивное происхождение.

Установлено [44, 57], что химический состав поверхностных вод территории формируется под влиянием ее геологического строения, климата, почвы, растительного покрова.

Содержание Са в водах заповедника занимает ведущее место, что объясняется их обогащением известковыми водами, выходящими из-под подножия пармы. В районе верхней Печоры широко представлен кальцит (известковый шпат – минерал CaCO_3), нередко имеющий примеси Mg, Fe, Mn, Zn и др. Однако химизм вод Якшинского участка и участка пармы протяженностью от истока и до устья р. Б. Шайтановки значительно отличается, например, по количеству Са почти в 2 раза. Среди анионов преобладает ион SO_4^{2-} [30]. Поступление в поверхностные воды Zn и Cd, видимо, связано с разрушением и растворением сфалерита $[(\text{Zn}, \text{Cd})\text{S}]$, а Cu – халькоперита $[\text{CuFeS}_2]$. Халькоперит в ассоциации с галенитом и сфалеритом входит в состав полиметаллических руд. Встречается также в грейзенах и скарнах, с которыми связаны залежи Fe, Cu, Pb, Zn и др. В близповерхностных условиях халькоперит неустойчив и в процессе выветривания довольно быстро разрушается с образованием вторичных минералов меди. Действительно, Печорский Урал имеет различные типы медных оруденений, особенно связанных с микроклинпертитовыми гранитами [49]. Представлен здесь и биотит (слюда, содержащая K, Al, Mg, Fe), важный породообразующий минерал гранитов, гранодиоритов, трахитов. Обычна в этих местах обыкновенная роговая обманка – сложный алюмосиликат Са, содержащий Mg, Fe и др. [7].

В бассейне среднего течения р. Вычегды, куда относится р. Човью, широко распространены юрские и меловые отложения, к которым приурочены стратиграфически и генетически тесно связанные фосфориты и серный колчедан [49]. Здесь обычен апатит – полигенный минерал, часто имеющий примеси Mn, Fe, Al и др. В составе минералов илистой фракции преобладают бейделлит и феррибейделлит [48]. В зависимости от содержания элементов-примесей, которые иногда замещают некоторое количество Al в составе бейделлита, выделяют несколько его разновидностей – феррибейделлит (смесь хлорита, гётита и кальцита; содержит в своем составе Fe), магнобейделлит (содержит Mg), хромобейделлит (содержит Cr).

Внимание к тяжелым металлам, сорбируемым донными отложениями, связано с тем, что многие водные организмы и промысловые виды рыб проводят большую часть жизненного цикла внутри или на поверхности грунтов водных экосистем. Таким образом, тяжелые металлы посредством потребления высшими

водными организмами, включая рыб, в конечном счете могут поступать в организм человека. Прямое поступление тяжелых металлов от донных отложений в организмы гидробионтов – один из основных путей их проникновения и аккумуляции в организме человека [45]. Загрязняющие вещества не всегда закрепляются в отложениях. Они могут быть ремобилизованы и тем самым увеличивать биодоступность токсичных химических веществ и их миграцию по пищевым цепям. Если их концентрации в водной фазе низкие, что и наблюдается в исследуемых водоемах, тяжелые металлы, аккумулярованные в донных отложениях, могут сильнее влиять на водные организмы, чем металлы, растворенные в водной толще [21]. Важным показателем экологического состояния водосборного бассейна является химический состав донных отложений. Грунты рек, накапливая и концентрируя тяжелые металлы и другие поллютанты, служат репрезентативным индикатором загрязнения. Знание природных концентраций тяжелых металлов в донных отложениях рек дает возможность судить о состоянии чистоты или загрязненности [2]. Тяжелые металлы, накопленные в донных отложениях, могут быть источником вторичного загрязнения поверхностных вод [21].

Сравним полученные концентрации тяжелых металлов со значением величины кларка, фоновыми концентрациями, официально установленными допустимыми уровнями и другими, ранее полученными натуральными данными [3, 38, 59], а также с системой стандартов, принятыми в Нидерландах [цит. по: 15], где существуют экологические нормативы, регламентирующие качество донных отложений, почв и грунтовых вод (табл. 4). Они приняты и опубликованы в 1993-1994 гг. В Нидерландах имеется два вида нормативов: «намеченный» (экологический) («Streewaarde» S) и «нормативы санации» («Interventiewaarde» I). В России предельно допустимые концентрации тяжелых металлов в донных отложениях пока не установлены [16].

Критерием «намеченного» (экологического) норматива является состояние экосистемы, при соблюдении которого ей не наносится ущерб. Превышение нормативов санации наносит вред окружающей среде и здоровью населения.

Уровнем загрязненности в этом методе служит коэффициент обогащения (КО), показывающий, во сколько раз содержание тяжелых металлов в донных отложениях превышает их кларковые, фоновые или ПДК значения и нормативы санации [4, 10, 14, 15, 16, 18].

Таблица 4

**Содержание тяжелых металлов в донных отложениях,
мкг/г сухой массы**

Химические элементы	Содержание в донных отложениях	Кларки литосферы ¹	Пресноводные донные отложения ²	Экологические нормативы (ПДК) и нормативы санации для донных отложений, принятые в Нидерландах	
				S ³	I ⁴
Fe	210 – 3700	46.5	43.5	-	-
Cu	90 – 680	47.0	43.0	35	190
Zn	90 – 630	83.0	110.0	140	720
Pb	9 – 21	16.0	28.0	85	530
Cd	2 – 30	0.13	0.35	0.8	12

Примечание.¹ – кларки литосферы [10].² – пресноводные донные отложения [цит. по: 14].³ – Экологические нормативы для донных отложений, принятые в Нидерландах.⁴ – Нормативы санации для донных отложений, принятые в Нидерландах

(валовое содержание тяжелых металлов в донных отложениях в мкг/г приведено к единому стандартному образцу, содержащему 10% органического вещества и 25% частиц размером < 2 мкм).

Таблица 5

Коэффициент обогащения по кларку литосферы, пресноводным донным отложениям, экологическим нормативам (ПДК) и нормативам санации для донных отложений

Химические элементы	Содержание в донных отложениях	КО ¹	КО ²	КО ³	КО ⁴
Fe	210 – 3700	4.5 – 79.6	4.8 – 85.1	-	-
Cu	90 – 680	1.9 – 14.5	2.1 – 15.8	2.6 – 19.4	0.5 – 3.6
Zn	90 – 630	1.1 – 7.6	0.8 – 5.7	0.6 – 4.5	0.1 – 0.9
Pb	9 – 21	0.5 – 1.3	0.3 – 0.7	0.1 – 0.3	0.02 – 0.04
Cd	2 – 30	15.4 – 230.1	5.7 – 85.7	2.5 – 37.5	0.02 – 2.5

Примечание.¹ – КО, рассчитанные по кларкам литосферы [10].² – КО, рассчитанные по пресноводным донным отложениям, не подверженным антропогенному воздействию [цит. по: 14].³ – КО, рассчитанные по экологическим нормативам для донных отложений, принятым в Нидерландах.⁴ – КО, рассчитанные по нормативам санации для донных отложений, принятым в Нидерландах.

В период исследований экологические нормативы содержания тяжелых металлов в грунтах водотоков бассейнов рек Печора и Вычегда в случае расчета их относительно кларков литосферы и пресноводных донных отложений, не подверженных антропогенному воздействию, превышены (табл. 5). Исключение составило содержание Pb, значительные концентрации которого отмечены только в донных отложениях р. Печоры в районе пос. Якша, курье Кременная и устье р. Гаревки (табл. 3).

По другим источникам средние кларковые значения в земной коре для Cu составляют 58 мкг/г [9, 23]. В горных породах Cu содержится в количестве от 50 до 2000 мкг/г [51]. В гранито-гнейсах меди 35-50 мкг/г, хлоритовых сланцах 44-60 мкг/г, гипербазитовых породах с заметным сульфидным оруденением 200-300 мкг/г [19, 29]. Источником поступления Cu выступают относительно свежие четвертичные отложения, в мелкоземистой части которых ее содержание близко или превышает кларковые значения для этого металла [29]. Однако в любом случае содержание меди в донных отложениях водоемов бассейна р. Печоры превышает приведенные значения ее концентрации в разных породах.

Относительно предельно допустимых концентраций тяжелых металлов для донных отложений превышение нормативов отметили для Cu и Cd во всех пунктах сбора материала, для Zn в среднем течении р. Печоры, в р. Б. Шайтановке на участке 200 м выше устья и в старице, находящейся в низовьях последнего водотока.

Превышение нормативов санации тяжелых металлов для донных отложений зарегистрировано только для Cu и Cd. Для первого металла – во всех пунктах отбора проб в бассейне р. Печоры, что связано с природными особенностями региона, для второго – в р. Човью и в значительно меньшей мере в районе устья р. Гаревки.

Полученные данные показали наибольшее содержание металлов в донных отложениях из старицы в низовьях р. Б. Шайтановки. О неблагоприятной экологической ситуации в этом участке бассейна верхнего течения р. Печоры сообщалось и ранее [26, 27]. Гольян, исследованный из этого места, поражен раковыми опухолями на 36.8% [25] и даже 49.2% [28]. Интересно, что в илах из этих мест отсутствуют Cd и Pb, металлы, наиболее опасные для гидрэкосистем. Даже незначительные концентрации этих токсикантов способны вызывать необратимые функциональные нарушения, деформации, а иногда и смерть гидробионтов [45, 40, 58]. Наоборот, там, где эти металлы в грунтах зарегистрированы, пораженность гольяна пигментной меланомой не превышает 3%, что характерно для экологически благополучных районов [1, 32].

Заключение

Воды р. Печоры, курий, р. Б. Шайтановки, старицы и р. Човью имеют преимущественно гидрокарбонатно-кальциевый состав, по щелочно-кислотным условиям они слабокислые, нейтральные и слабощелочные. Это класс вод, к которому относится большинство природных вод суши.

Воды р. Човью, р. Печоры в районе устья р. Гаревки, в значительно меньшей степени воды р. Б. Шайтановки отличаются повышенным содержанием органических веществ. Кроме того, воды р. Човью характеризуются значительной цветностью, высокой концентрацией железа и марганца, низкой – фтора. В ее воде отмечены ионы NH_4^{+1} , NO_3^{-1} , NO_2^{-2} , эпизодически появляются Pb^{2+} и Zn^{2+} , фенолы и нефтепродукты. Воды р. Б. Шайтановки отличаются присутствием ионов меди в количестве превышающем ПДК.

Воды исследованных водотоков, за незначительным исключением для р. Човью, несут следы только природных загрязнений.

Исследованные донные отложения по набору и концентрации металлов разбиваются на грунты р. Човью и бассейна р. Печоры. Последние делятся на грунты средней Печоры и курий (Манская, Кременная), донные отложения верхней Печоры (р-н устья р. Гаревки, 1 км ниже устья р. Б. Шайтановки) и илы бассейна р. Б. Шайтановки. Донные отложения р. Б. Шайтановки подразделяются на грунты русла реки и старицы. Эта классификация отложений отражает их генетическую связь и кумулятивное происхождение.

Показано, что с увеличением заиленности отложений концентрация металлов в них возрастает. Особенно высоко содержание металлов в донных отложениях водоемов с замедленным стоком. Наибольшая концентрация металлов в донных отложениях отмечена в старице в низовьях р. Б. Шайтановки, в районе которой зарегистрирована неблагоприятная экологическая ситуация. В илах из старицы отсутствуют Cd и Pb, металлы, наиболее опасные для гидроэкосистем. Однако в грунтах экологически благополучных районов эти металлы зарегистрированы.

1. Агапова А.И., Бутримова Н.П. Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. М.: Наука, 1984. С. 159-170.
2. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 50 с.
3. Басс-Бекин Л.Т.М. Пределы колебаний рН и окислительно-восстановительных потенциалов природной среды // Геохимия литогенеза. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. С. 11-84.

4. Белоконь В.Н. Содержание тяжёлых металлов, органических веществ и соединений биогенных элементов в донных отложениях Дуная // Водные ресурсы. 1993. Т. 20. № 5. С. 469-478.
5. Боев В.М., Куксанов В.Ф., Быстрых В.В. Химические канцерогены среды обитания и злокачественные новообразования. М.: Медицина, 2002. 344 с.
6. Борзенков А.А., Кумани М.В., Лукьянчиков Д.И. Формирование техногенных донных отложений и их влияние на гидробионты // Геология, география и глобальная энергия. 2009. № 4(35). С. 179-183.
7. Варсанофьева В.А. Геологическое строение территории Печоро-Ыльчского государственного заповедника // Тр. Печоро-Ыльчского гос. заповедника. М., 1940. Вып. 1. 298 с.
8. Виженский В.А., Шныкин Б.А. Мониторинг фоновое загрязнение природных сред. JL: Гидрометеиздат, 1990. Вып. 6. С. 15–22.
9. Виноградов А.П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. М.: Наука, 1962. № 7. С. 33-45.
10. Виноградов А.П. Химический элементарный состав планктона Черного, Азовского и Каспийского морей // Биохимия морских организмов. Киев: Наук. думка, 1967. С. 70-83.
11. Власова Т.А. Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1988. 152 с.
12. Волгин Д.А. Фоновый уровень и содержание тяжелых металлов в почвенном покрове Московской области // Вестник Московского государственного областного университета : Электронный журнал (www.evestnik.mgou.ru). Сер. География. 2011. № 1. С. 26-33.
13. Галатова Е.А. Содержание тяжелых металлов в донных отложениях // Аграрный вестник Урала. 2008. № 8(50). С. 82-83.
14. Галатова Е.А., Шестаков А.Ю., Капанадзе Г.Д. Особенности накопления и распределения экотоксикантов в донных отложениях и водорослях // Биомедицина. 2010. № 5. С. 58-62.
15. Голинская Л.В. Оценка содержания ряда металлов в донных отложениях водоемов восточного Оренбуржья // Вестник ОГУ. 2009. № 6(100). С. 558-559.
16. Голинская Л.В. Эколого-генотоксический мониторинг состояния водных экосистем на территории Оренбургской области : автореф. дис.... канд. биол. наук. Оренбург: ОГУ, 2011. 28 с.
17. Голованова И.Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 99–108.
18. Голубев Н.Н. Обработка рыбы и морепродуктов : учебник. М.: Ин-т развития проф. образования, 2001. С. 27-29.
19. Горбунов Г.И. Медно-никелевые месторождения Печенги // Тр. ин-та ИГЕМ РАН. Новая серия. / Отв. редактор Н.П. Лаверов. М.: ГЕОС, 1999. Вып. 2 С. 57-64.
20. Горгуленко В.В., Кириллов В.В., Ким Г.В., Ковешников М.И. Оценка качества донных отложений реки Аба методами биоиндикации и биотестирования // Вестник Нижегородского университета имени Н.И. Лобачевского. 2011. № 2(2). С. 65-71.
21. Даувальтер В.А., Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Раткин Н.Е. Оценка баланса тяжелых металлов (Ni и Cu) на водосборе субарктического озера (на примере Чунозера) // Вестник МГТУ. 2009. Т. 12. №3. С. 507-515.
22. Денисова А. И., Нахшина Е. П., Новиков Б. И., Рябов А. К. Донные отложения водохранилищ и их влияние на качество воды. Киев.: Наук. думка, 1987. 162 с.

23. Добровольский В.В. География микроэлементов. Глобальное рассеивание. М.: Мысль, 1983. 256 с.
24. Добровольский В.В. Роль органического вещества почв в миграции тяжелых металлов // Природа. 2004. № 7. С. 35-39.
25. Доровских Г.Н. Локализация и встречаемость опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северной Двины и Печоры // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология / отв. ред. Г.Н. Доровских. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 2012. Вып. 2. С. 44-52.
26. Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Вострикова А.В., Шергина Н.Н. Встречаемость опухолей у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северная Двина и Печора // Биол. внутрен. вод. 2007. № 4. С. 76-82.
27. Доровских Г.Н., Турбылева В.А., Вострикова А.В., Шергина Н.Н. Опухоли у гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) из бассейнов рек Северная Двина и Печора // Паразитология. 2009. Т. 43. Вып. 3. С. 259-269.
28. Доровских Г.Н., Гаврилина Л.Е., Ситар А.А., Мазур В.В. Бластомогенная обстановка в бассейне верхней и средней Печоры // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология / отв. ред. Г.Н. Доровских. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 2013. Вып. 3.
29. Ежов А.Ю. Медь и никель в ландшафтах северо-запада Кольского полуострова // Вестник Московского государственного областного университета : электронный журнал (www.evestnik.mgou.ru). Сер. География. 2011. № 2. С. 27-32.
30. Ефимова З.С., Сокол А.П. Связь растительности с химизмом вод на некоторых болотах заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1976. Вып. 13. С. 58-65.
31. Жгарева Н.Н., Иванова И.Ю., Соловых Г.Н., Кольчугина Г.Ф. Сравнительный анализ структуры донных беспозвоночных верховьев рек Блявы и Кураганки Оренбургской области // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2011. № 3. С. 318-321.
32. Ильницкий А.П., Королев А.А., Худoley В.В. Канцерогенные вещества в водной среде. М.: Наука, 1994. 222 с.
33. Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Сандимиров С.С., Терентьев П.М., Денисов Д.Б. Влияние цветной металлургии на состояние субарктических пресноводных экосистем // Цветные металлы. 2011. № 11. С. 71-75.
34. Косов В.И., Иванов Г.Н., Левинский В.В., Ежов Е.В. Концентрации тяжелых металлов в донных отложениях верхней Волги // Водные ресурсы. 2001. Т. 28. № 4. С. 448-453.
35. Кужина Г.Ш., Янтурин С.И. Исследование загрязнения тяжелыми металлами донных отложений верхнего течения р. Урал // Вестник ОГУ. 2009. № 6(100). С. 582-584.
36. Лабнина Т.В., Подминский Ю.И. Характеристика и баланс некоторых микроэлементов (ТМ) в воде и взвешенных веществах Новосибирского водохранилища // Тр. Зап. – Сиб. региона. НИИ Госкомгидромета. 1985. № 70. С. 42-53.
37. Лапицкая В.Ф. Мониторинг поверхностных вод // Экологический мониторинг. Сыктывкар: Сыктывкарский университет, 2002. С. 38-49.
38. Линник П.Н. Донные отложения водоёмов как потенциальный источник вторичного загрязнения водной среды соединениями тяжёлых металлов // Гидробиол. журн. 1999. Т. 35. № 2. С. 97-107.

39. Линник П.Н. Влияние различных факторов на десорбцию металлов из донных отложений в условиях экспериментального моделирования // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42. № 3. С. 112-116.
40. Линник П.Н., Искра И.В. Кадмий в поверхностных водах: содержание, формы нахождения, токсическое действие // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33. № 6. С. 72-85.
41. Линник П.Н., Набиванец Б.И., Брагинский Л.П. Формы существования, основные закономерности превращений и биологическая роль соединений тяжелых металлов в природных водах // Водные ресурсы. 1987. № 5. С. 84-96.
42. Мазур В.В., Доровских Г.Н. Исследование экологического состояния реки Човью в черте города Сыктывкар // Вода: химия и экология. 2012. № 4. С. 114-117. (<http://watchemec.ru/article/24584/>).
43. Методические рекомендации по обследованию и картографированию почвенного покрова по уровням загрязнения промышленными выбросами / сост. И.Г. Важенин. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 1987. 25 с.
44. Моисеенко Т.И., Паничева Л.П., Дину М.И., Кремлева Т.А., Фефилов Н.Н. Инактивация токсичных металлов в водах суши гумусовыми веществами // Вестник Тюменского государственного университета. 2011. № 5. С. 6-19.
45. Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. М.: Мир, 1987. 285 с.
46. Нахшина Е.П., Белоконь В.Н. Формы нахождения тяжелых металлов в донных отложениях водохранилищ Днепра. I. Марганец // Гидробиол. журн. 1990. № 26. С. 76-81.
47. Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно безопасные уровни воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды и водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. От 28 апреля 1999 года. Москва. № 96. М.: Изд-во ВНИРО, 1999. 304 с.
48. Природа Сыктывкара и окрестностей. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1972. 170 с.
49. Производительные сила Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. 464 с.
50. Санитарные правила и нормы охраны поверхностных вод от загрязнения / Министерство здравоохранения СССР, Главное санитарно-эпидемиологическое управление, заместитель министра здравоохранения СССР, главный государственный санитарный врач СССР А.И. Кондрусев. 4 июля 1988 г. № 4630-88. М., 1988. 62 с.
51. Сидоренко Г.И., Ицкова А.И. Никель. Гигиенические аспекты охраны окружающей среды / АМН СССР. М.: Медицина, 1980. 187 с.
52. Соловых Г.Н., Голинская Л.В., Нефедова Е.М., Кануникова Е.А. Эколого-химический мониторинг состояния донных отложений водных экосистем на территории Оренбургской области // Вестник ОГУ. 2011. №12(131). С. 242-244.
53. Сорокина О.А., Зарубина Н.В. Химический состав донных отложений среднего течения р. Амур // Тихоокеанская геология. 2011. Т. 30. № 5. С. 105-113.
54. Страхов Н.М. Образование осадков в современных водоемах. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 98 с.
55. Толкачёв Г.Ю. Влияние водосборной территории на миграцию и трансформацию тяжелых металлов в донных отложениях (на примере верхней Волги и Ивановского водохранилища) // Мелиорация и водное хозяйство. 2011. № 3. С. 23-26.
56. Трапезников А.В. Радиоэкология пресноводных экосистем (на примере Уральского региона) : автореф. дис.... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2001. 48 с.
57. Уварова В.И. Гидрохимическая характеристика водотоков Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. №11. С. 132-142.

58. Федоненко Е.В., Шарамок Т.С., Есипова Н.Б. Распределение свинца и кадмия в экосистеме Самарского рыбноводного пруда // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. 2007. Серія: біологія. Вип. 6. № 788. С. 104-109.
59. Фоновое содержание микроэлементов в природных средах (по мировым данным) // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоздат, 1989. Вып. 5. С. 4-30.
60. Хажеева З.И., Пронин Н.М., Раднаева Л.Д., Дугаров Ж.Н., Урбазаева С.Д. Особенности накопления тяжелых металлов в воде, донных отложениях и биоте залива Черкалов сор оз. Байкал // Химия в интересах устойчивого развития. 2005. 13. С. 95-102.
61. Хайрулин А.Р., Варламова И.В. Содержание тяжелых металлов в поверхностных водах государственного заповедника. Эколого-токсикологическая оценка урбанизированных и сопредельных территорий. Казань, 1990. С. 112-117.
62. Химическое загрязнение почв и их охрана : словарь-справочник. М.: Агропромиздат, 1991. 303 с.
63. Хорева З.Н., Коврижных А.И., Герасименко М.И. Динамика и состав иловых отложений в канале Северский Донец–Донбасс // Водные ресурсы. 1983. № 2. С. 160-166.
64. Хохлова Л.Г. Гидрохимический режим реки Печоры // Вестник Ин-та биол. Коми науч. центра УрО РАН. 2003. № 12. С. 8-11.
65. Хохлова Л.Г. Химический состав поверхностных вод бассейна реки Вычегда // Вестник Ин-та биол. Коми науч. центра УрО РАН. 2009. № 11. С. 14-17.
66. Хохлова Л.Г., Стенина А.С. Химический состав вод и диатомовые водоросли водотоков в верхнем течении реки Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2004. С. 173-176.
67. Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.
68. Шубина В.Н., Шубин Ю.П. Бентос верховой реки Печоры (Северный Урал) // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Науч.-практ. конф. Сыктывкар, 2000. С. 207-209.
69. Эйрих А.Н., Третьякова Е.И., Папина Т.С. Аналитический контроль тяжелых металлов в донных отложениях речных экосистем (на примере реки Обь) // Мир науки, культуры, образования. 2009. № 5(17). С. 11-13.
70. Bernhard M., Brinckman F.E., Sadler P.J. The importance of chemical «speciation» in environment processes // Dahlem Konferenzen «Life Sciences Research». Report 33, Springer -Verlag. Berlin. 1986. 763 p.

Информация об авторах

Архипенко Екатерина Игоревна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, магистрант кафедры биологии, г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. 89042296559, e-mail: lyza.91@mail.ru

Arkhipenko Ekaterina, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, graduate student of the Department of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone 89042296559, e-mail: lyza.91@mail.ru

Бознак Эдуард Иванович, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская, 120, тел. (8212) 22-23-02, e-mail: boznak06@rambler.ru

Boznak Eduard, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 22-23-02., e-mail: boznak06@rambler.ru

Грошева Ирина Александровна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, студентка кафедры биологии, г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел (8212) 22-23-02, e-mail: aleks-groshev@yandex.ru

Grosheva Irina, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, student of Biology chair, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: aleks-groshev@yandex.ru

Доровских Геннадий Николаевич, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, профессор кафедры биологии, д.б.н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская 120, тел. (8212) 22-23-02, e-mail: dorovsk@syktsu.ru

Dorovskikh Gennady, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: dorovsk@syktsu.ru

Иванкова Жанна Евгеньевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н., г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел (8212) 664-045, e-mail: shivank@yandex.ru

Ivankova Zhanna, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 664-045, e-mail: shivank@yandex.ru

Ишкаева Альфия Фагимовна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел (8212) 22-23-02, e-mail: alfija_t@rambler.ru

Ishkaeva Alfiya, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, phone (8212) 22-23-02, e-mail: alfija_t@rambler.ru

Кононова Ольга Анатольевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, аспирант кафедры биологии, учитель биологии МОУ «Аристовская ООШ», дер. Аристово Великоустюгского района Вологодской обл., тел. 89535073173, факс 88173865406, e-mail: olga-aristovo@inbox.ru

Kononova Olga, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, aspirant of the Department of Biology, the biology teacher of Aristovskaya incomplete secondary school of Aristovo of Velikij Ustyug district of the Vologda region, Phone 89535073173, Fax 88173865406, e-mail: olga-aristovo@inbox.ru

Кулик Людмила Евгеньевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, аспирант кафедры биологии, г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. (8212) 22-23-02, e-mail: Ludmil666@yandex.ru

Kulik Ludmila, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, aspirant of the Department of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: Ludmil666@yandex.ru

Людинина Александра Юрьевна, Институт физиологии Коми НЦ УрО РАН, научный сотрудник отдела экологической и социальной физиологии человека, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 50, тел.: (8212) 24-00-85, e-mail: office@physiol.komisc.ru

Lyudinina Alexandra, Institute of Physiology of Komi Research Center of URAN, scientist of Department of environmental and social physiology, Syktyvkar, Pervomayskaya str., 50, Phone (8212) 24-00-85, e-mail: office@physiol.komisc.ru

Мазур Виктория Васильевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, аспирант кафедры биологии, г. Сыктывкар, Петрозаводская 120, тел. (8212) 22-23-02, email: opioni@syktsu.ru

Mazur Viktoria, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, aspirant of the Department of Biology, RK Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: opioni @syktsu.ru

Мищенко Александр Александрович, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. 89121476688, e-mail Sasha241073@mail.ru

Mischenko Alexander, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone 89121476688, e-mail Sasha241073@mail.ru

Новаковская Татьяна Васильевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская 120, тел. (8212) 51-35-72, e-mail: botany@syktsu.ru

Novakovskaya Tatjana, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of biology; Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 51-36-72. e-mail: botany@syktsu.ru

Петренко Ксения Владимировна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, магистрант кафедры биологии, г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. (8212) 220-081, e-mail: ien@syktsy.ru

Petrenko Ksenya, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, graduate student of the Department of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, phone (8212) 220-081, e-mail: ien@syktsy.ru

Петрова Наталья Борисовна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н., г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. (8212) 218-220, e-mail: nbp1959@yandex.ru

Petrova Natalia, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 218-220, e-mail: nbp1959@yandex.ru

Савельева Эвелина Максимовна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, выпускник кафедры биологии, г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. (8212) 220-081, e-mail: ien@syktsy.ru

Savelyeva Evelina, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, Post-graduate student of the Department of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 220-081, e-mail: ien@syktsy.ru

Степанов Владимир Григорьевич, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская, 120, тел. (8212) 22-23-02, e-mail: Stepanov@syktsu.ru

Stepanov Vladimir, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8212) 22-23-02, e-mail: Stepanov @syktsu.ru

Турубанова Виктория Сергеевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, выпускник кафедры биологии 2012 г., г. Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120, тел. (8212) 220-081.

Turubanova Viktoria, Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, Post-graduated student of the Department of Biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya str., 120, Phone (8212) 220-081.

Шушпанникова Галина Сергеевна, ФГБОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры биологии, к.б.н.; г. Сыктывкар, Петрозаводская, 120, тел. (8212) 51-35-72. E-mail: botany@syktsu.ru

Shushpannikova G. S. Syktyvkar State University, Institute of Natural Sciences, associated professor of biology, Syktyvkar, Petrozavodskaya Street, 120, Phone (8912)) 51-35-72. E-mail: shushpannikova.galina@yandex.ru