С. Ф. Комулайнен. ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ТЕЧЕНИЯ НА СТРУКТУРУ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СУКЦЕССИЮ ФИТОПЕРИФИТОНА В РЕКАХ 91

Т. А. Ефремова, А. В. Сабылина, П. А. Лозовик. ЛАБИЛЬНЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА (УГЛЕВОДЫ, ЛИПИДЫ И БЕЛКИ) В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ 96

Е. А. Боровикова, А. А. Махров. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИГОВ (*COREGONUS*) ЕВРОПЫ: МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД 105

Э. В. Ивантер, И. А. Леонтьев. К ИЗУЧЕНИЮ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS AGRESTIS* L.) В КАРЕЛИИ 116

М. А. Орлова. ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОСИСТЕМНЫХ ФУНКЦИЙ ЛЕСОВ 126

М. В. Слуковская, Л. А. Иванова, Т. Т. Горбачева, С. В. Дрогобужская, Е. С. Иноземцева, Е. Ф. Марковская. ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННОГО ГРУНТА ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КАРБОНАТИТОВОГО МЕЛИОРАНТА В ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ МЕДНО-НИКЕЛЕВОГО КОМБИНАТА 133

Н. Г. Федорец, А. Н. Солодовников. ВОЗДЕЙСТВИЕ ЭМИССИЙ КОСТОМУКШСКОГО ГОРНО-ОБОГАТИТЕЛЬНОГО КОМБИНАТА НА ЛЕСНЫЕ ПОДСТИЛКИ СОСНЯКОВ В СЕВЕРОТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ КАРЕЛИИ 143

Краткие сообщения

В. Г. Стороженко. СОСТОЯНИЕ И ПОРАЖЕННОСТЬ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИМИ ГРИБАМИ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ПОДЗОНЫ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ 153

Е. В. Шорохова. ВЗАИМОСВЯЗЬ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ *PINUS SYLVESTRIS* L. В КОРЕННЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ КАРЕЛИИ 159

А. Ю. Карпечко. ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДНЕПЕРИОДИЧЕСКОГО ПРИРОСТА ПО ДИАМЕТРУ И СВЯЗЬ МАССЫ КОРНЕЙ И НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ДРЕВОСТОЯ ПОСЛЕ РАЗРЕЖИВАНИЯ 167

Методы исследований

С. А. Кутенков. КОМПЬЮТЕРНАЯ ПРОГРАММА ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ДИАГРАММ СОСТАВА ТОРФА «KORPI» 171

Хроника

О. Л. Кузнецов, О. Н. Бахмет. Международная научно-практическая конференция «Зеленый пояс Фенноскандии» (Петрозаводск, 7–12 октября 2013 г.) 177

Юбилеи и даты

А. Н. Круглова. Ольга Павловна Стерлигова (к 70-летию со дня рождения) 181

Рецензии и библиография 185

Утраты

А. В. Артемьев, Н. В. Лапшин. Памяти Владимира Борисовича Зимина (1937–2012) 187

Правила для авторов 191

Подписной индекс в каталоге «Роспечать» **57397**

ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. № 6, 2013. Серия : ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

ISSN 1997-3217

Труды

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 6, 2013

transactions.krc.karelia.ru

Серия: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

СОДЕРЖАНИЕ

От редакторов 3

И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОСТРОВОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ 4

Г. Ф. Лайдинен, Л. И. Груздева, А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. А. Сущук. СОСТОЯНИЕ ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ 17

О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен. СТРУКТУРА БИОТЫ МАКРОМИЦЕТОВ НА РАННИХ ЭТАПАХ ПОСЛЕРУБОЧНОЙ СУКЦЕССИИ 27

И. Б. Кучеров. ТИПЫ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ РАСТЕНИЙ ПРИЗЕМНЫХ ЯРУСОВ В СОСНЯКАХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПО ГРАДИЕНТАМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ 38

Н. А. Березина, Ю. И. Губелит, Л. В. Жакова, Т. М. Тимакова, В. А. Петухов, А. Н. Шаров. СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ КАМЕНИСТОЙ ЛИТОРАЛИ ВЫГОЗЕРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА 52

Т. П. Куликова. ИЗУЧЕННОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ 63

Т. С. Шелехова, Н. В. Крутских. ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СОСТАВ ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ ДОННЫХ ОСАДКОВ Р. ШУИ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ) 76

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2013

Научный журнал
Труды Карельского научного центра Российской академии наук
№ 6, 2013
Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Scientific Journal
Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
No 6, 2013
ECOLOGICAL STUDIES Series

Главный редактор
А. Ф. Титов

Редакционный совет

А. М. Асхабов, В. Т. Вдовицын, Т. Вихавайнен, А. В. Воронин, С. П. Гриппа, Э. В. Ивантер, А. С. Исаев, В. Т. Калинников, А. М. Крышень (зам. главного редактора), Е. В. Кудряшова, В. В. Мазалов, Ф. П. Митрофанов, И. И. Муллонен, Н. Н. Немова, В. В. Окрепилов, О. Н. Пугачев, Ю. В. Савельев, Д. А. Субетто, Н. Н. Филатов, В. В. Щипцов

Editor-in-Chief
A. F. Titov

Editorial Council

A. M. Askhabov, V. T. Vdovitsyn, T. Vihavainen, A. V. Voronin, S. P. Grippa, E. V. Ivanter, A. S. Isaev, V. T. Kalinnikov, A. M. Kryshen' (Deputy Editor), E. V. Kudryashova, V. V. Mazalov, F. P. Mitrofanov, I. I. Mullonen, N. N. Nemova, V. V. Okrepilov, O. N. Pugachyov, Yu. V. Saveliev, N. N. Filatov, D. A. Subetto, V. V. Shchiptsov

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. Бобкова, А. Е. Веселов, А. Н. Громцев, П. И. Данилов, С. Р. Знаменский (отв. секретарь), Н. В. Ильмаст (зам. отв. редактора), Н. М. Калинкина, А. М. Крышень, О. Л. Кузнецов (отв. редактор), П. А. Лозовик, А. М. Макаров, В. А. Маслобоев, С. А. Светов, Н. Г. Федорец, В. Т. Ярмишко.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series»

K. S. Bobkova, P. I. Danilov, N. G. Fedorets, A. N. Gromtsev, N. V. Ilmast (Deputy Editor-in-Charge), N. M. Kalinkina, A. M. Kryshen', O. L. Kuznetsov (Editor-in-Charge), P. A. Lozovik, A. M. Makarov, V. A. Masloboev, S. A. Svetov, A. E. Veselov, V. T. Yarmishko, S. R. Znamenskiy (Executive Secretary)

ISSN 1997-3217

И. о. зав. редакцией А. И. Мокеева
Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru
Электронная полнотекстовая версия: http://transactions.krc.karelia.ru

---

© Карельский научный центр РАН, 2013

От редакторов

Перед вами первый выпуск серии «Экологические исследования» Трудов Карельского научного центра РАН, которые издаются уже 15 лет. В настоящее время это регулярный и весьма популярный научный журнал, включающий семь тематических серий.

Экологические вопросы и наиболее актуальные экологические проблемы различного уровня и масштаба, от локальных до общепланетарных, сегодня известны всем. К ним приковано внимание не только ученых и специалистов, но и широких кругов общественности, экономистов, политиков, глав государств. Само слово «экология» уже обрело несколько подчас не родственных друг другу смыслов: им называют не только раздел биологической науки, но и комплекс прикладных природоохранных задач, и связанную с этими задачами общественную деятельность, и даже всю окружающую среду, говоря о «плохой экологии».

Крупные экологические проблемы, такие как, например, глобальные изменения климата, разрушение естественных ландшафтов и местообитаний, трансграничные переносы поллютантов, не имеют границ, поэтому их решение требует объединения усилий ученых, политиков и общественности многих стран мира. Неслучайно за последние 20 лет принят целый ряд международных конвенций и соглашений, направленных на координацию и объединение усилий по предотвращению или сокращению последствий ряда негативных процессов на планете. При этом все более активно развивается сотрудничество по экологическим вопросам между сопредельными странами.

Проблемы теоретической и прикладной экологии согласно Постановлению Правительства РФ отнесены к одному из важнейших приоритетных направлений исследований научных учреждений и организаций России на период до 2020 года. Исследования по широкому кругу экологических проблем Европейского Севера России уже многие годы ведутся в институтах Карельского, Кольского и Коми научных центров РАН, а также в университетах региона, научных учреждениях и вузах С.-Петербурга. Их результаты публикуются в различных изданиях, но специализированных журналов экологического профиля в нашей стране пока еще мало. Мы надеемся, что наша серия «Экологические исследования» в какой-то степени будет восполнять нехватку такого рода информации, а самое главное, послужит консолидации ученых-экологов, расширению контактов и организации совместных исследований.

Наш журнал посвящен экологии в исконном значении этого слова, как науке об отношениях организмов друг с другом и с внешней средой. Современные экологические исследования охватывают очень широкий круг задач, направленных на познание механизмов как адаптации и устойчивости отдельных видов живых организмов, так и функционирования экосистем на разных уровнях их организации: от популяций видов до крупных биомов. Интенсивная трансформация естественных экосистем, загрязнение атмосферы, почв и водоемов уже привели к необратимым изменениям биоты во многих странах и регионах мира. Появление прикладных технологий охраны биосферы и ее компонентов требует все новых знаний об их функционировании. Причем это касается не только инженерно-технических разработок, ориентированных на сокращение загрязнений или ликвидацию их последствий, но и таких проблем, как научно обоснованная организация особо охраняемых природных территорий и их сетей. Все это делает актуальными не только прикладные, но и фундаментальные исследования в области экологии.

Тематика планируемых публикаций журнала обширная и включает весь спектр вопросов структуры и функционирования наземных и водных экосистем таежного и арктического биомов, а также их отдельных компонентов.

В первый номер журнала включены статьи авторов из разных регионов страны, посвященные результатам многолетних исследований экологических проблем обширных территорий и более частным вопросам. Спектр объектов исследований включает отдельные группы наземных и водных организмов, растительные и животные сообщества, оценку влияния антропогенных факторов на организмы и экосистемы в целом.

Главный редактор Трудов Карельского научного центра РАН
член-корреспондент РАН А. Ф. Титов
Ответственный редактор серии «Экологические исследования»
доктор биологических наук О. Л. Кузнецов

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 4–16

УДК 581.55:58.056 (1-922.1)

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОСТРОВОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Для растительных сообществ островов Вайгач и Колгуев установлено повышение максимальных значений вегетационного индекса NDVI за последние два с половиной десятилетия на 30 и 15 % соответственно. «Позеленение» территории стало ответом растительности на потепление климата за последние 40 лет. Возрастание зеленой фитомассы тесно коррелирует с ростом средних летних температур, удлинением периода вегетации (в начале и в конце) и количеством накопленного за этот период тепла. Изменения температуры воздуха и ответ на них растительности были более слабыми на Колгуеве по сравнению с Вайгачом.

К л ю ч е в ы е с л о в а: климатические изменения, растительность, вегетационный индекс NDVI, «позеленение» арктических островов.

I. A. Lavrinenko, O. V. Lavrinenko. THE IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON THE PLANT COVER OF THE BARENTS SEA ISLANDS

The maximum values of NDVI increased in the plant communities by 30 % on Vaigach Island and by 15 % on Kolguev Island over the past two and a half decades. “Greening” of the territory is a response of vegetation to climate warming over the last 40 years. The increase in green phytomass closely correlates with the rise in average summer temperatures, elongation of the growing season (at the beginning and in the end), and the amount of accumulated heat. Changes in air temperature and the feedback from vegetation were weaker on Kolguev than on Vaigach.

K e y w o r d s: climate change, vegetation, NDVI, «greening» of the Arctic islands.

Введение

Состояние растительного покрова отражает характер и интенсивность влияния природно-климатических факторов на определенный участок земной поверхности и является индикатором такого влияния. Динамика растительности определяется многообразием воздействующих факторов (главным из которых в условиях Арктики является количество тепла) и проявляется через изменение состава и структуры сообществ (проективного покрытия, числа и обилия видов и жизненных форм растений) в пределах геоботанических контуров, а также границ самих контуров.

Ранее нами [Лавриненко, Лавриненко, 2004] был обобщен материал по фитоиндикации изменений климата на территории северо-востока европейской части России. К чувствительным индикаторам были отнесены положение северной границы экотона тайга – тундра и границы распространения отдельных видов растений (ели сибирской и сопутствующих ей видов бореального комплекса, антропофитов и водных макрофитов).

Изменения в тундровых сообществах под влиянием климата показаны прежде всего для североамериканского сектора Арктики [Sturm et al., 2001]. Получаемые со спутников изображения земной поверхности свидетельствуют о возрастании за последние десятилетия усредненного значения нормализованного разностного вегетационного индекса (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI), отражающего степень «позеленения» территории, что обусловлено увеличением продолжительности вегетационного периода [Slayback et al., 2003].

Большим коллективом авторов [Bhatt et al., 2010; Walker et al., 2010], проанализировавших данные спутниковых съемок за период с 1982 по 2008 год, установлено, что в высоких широтах Канадской Арктики, Северной Аляски и Западной Гренландии рост максимальных значений NDVI достигал 15 %. Увеличение NDVI авторы связали с потеплением, обусловленным разрушением ледового покрова в 50-километровой зоне вдоль берега.

Тенденции, выявленные при анализе спутниковых данных, были подтверждены долговременными наземными исследованиями тундровой растительности на модельных площадках в рамках международных проектов ITEX (International Tundra Experiment) и BTF (Back to the Future). Показано, что в течение последних 25–30 лет наиболее заметные изменения (возрастание надземной и подземной фитомассы, увеличение обилия доминирующих видов) произошли в районах высокоширотной Арктики [Hudson, Henry, 2009; Hill, Henry, 2010]. Эти изменения, по мнению авторов, были ответом на повышение температуры воздуха за последние 35 лет. Возрастанию фитомассы сопутствовало увеличение продолжительности вегетационного периода (его удлинение в конце лета) и более глубокое протаивание активных слоев почвы.

Анализ состава и структуры растительных сообществ на 160 мониторинговых площадках в тундрах Аляски в течение 20 лет (с 1989 по 2008 гг.) позволил установить увеличение проективного покрытия и высоты растительного покрова, усложнение структуры сообществ, а также повышение относительного обилия трав при снижении – лишайников и мхов [Gould et al., 2009]. Эти изменения авторы объяснили возрастанием температуры почвы, таянием вечной мерзлоты, улучшением снабжения растений водой и питательными веществами.

В свете тенденций динамики растительности в тундровой зоне американского континента особый интерес представляет выявление подобных изменений на территории европейской части Российской Арктики.

Цель работы – оценить с помощью методов дистанционного зондирования степень «позеленения» территории островов Колгуев и Вайгач в период с 80-х годов прошлого столетия до настоящего времени и выявить взаимосвязь с динамикой температуры воздуха.

Материалы и методы

Колгуев и Вайгач – типичные шельфовые острова. Первый расположен в юго-восточной части Баренцева моря между 68°41′ и 69°30′ с. ш. и 48°12′ и 50°18′ в. д., второй находится севернее и восточнее – между 69°40′ и 70°28′ с. ш. и 58°25′ и 60°30′ в. д. и омывается с запада водами Карского, а с востока – более теплого Баренцева моря (рис. 1). Площадь Колгуева 5020 км^2, от побережья материка он отделен проливом шириной 70 км, Вайгача – 3383 км^2, от материка он отделен более узким проливом – 4–11 км.

Колгуев целиком образован четвертичными отложениями (суглинками и глинами). Центральная часть острова холмистая, наивысшая отметка 173 м[1]. Бóльшую часть поверхности занимает морская аккумулятивная равнина, охватывающая террасы с высотами 30–50 м и 50–80 м. На юге и севере острова выделяется терраса с высотами 8–20 м, к которой приурочена прибрежная болотная аккумулятивная равнина, так называемая «лапта» [Атлас..., 1976]. Согласно схеме широтной дифференциации растительного покрова Арктики, северо-западная и центральная части Колгуева лежат в пределах подзоны северных (или типичных) тундр, а южная и восточная – подзоны южных [Растительность..., 1980].

На Вайгаче мощность четвертичных отложений незначительна (от нескольких до десятков метров), часты выходы на поверхность коренных пород. В рельефе преобладают грядовые возвышенности, сложенные палеозойскими песчаниками, глинистыми сланцами, глинистыми и песчанистыми известняками. На севере абсолютные высоты достигают 157 м, на юге гряды более низкие (100–130 м). Они постепенно, террасами от 70–60 до 40–30 м понижаются к берегам острова и окаймлены узкой полосой прибрежной равнины, обычно обрывающейся к морю 10–15-метровым уступом [Атлас..., 1985]. На равнине до отметок 70 м развиваются сообщества типичных тундр, на грядовых возвышенностях – орографические и эдафические варианты арктических тундр [Растительность..., 1980].

[1] Здесь и далее – над уровнем моря.

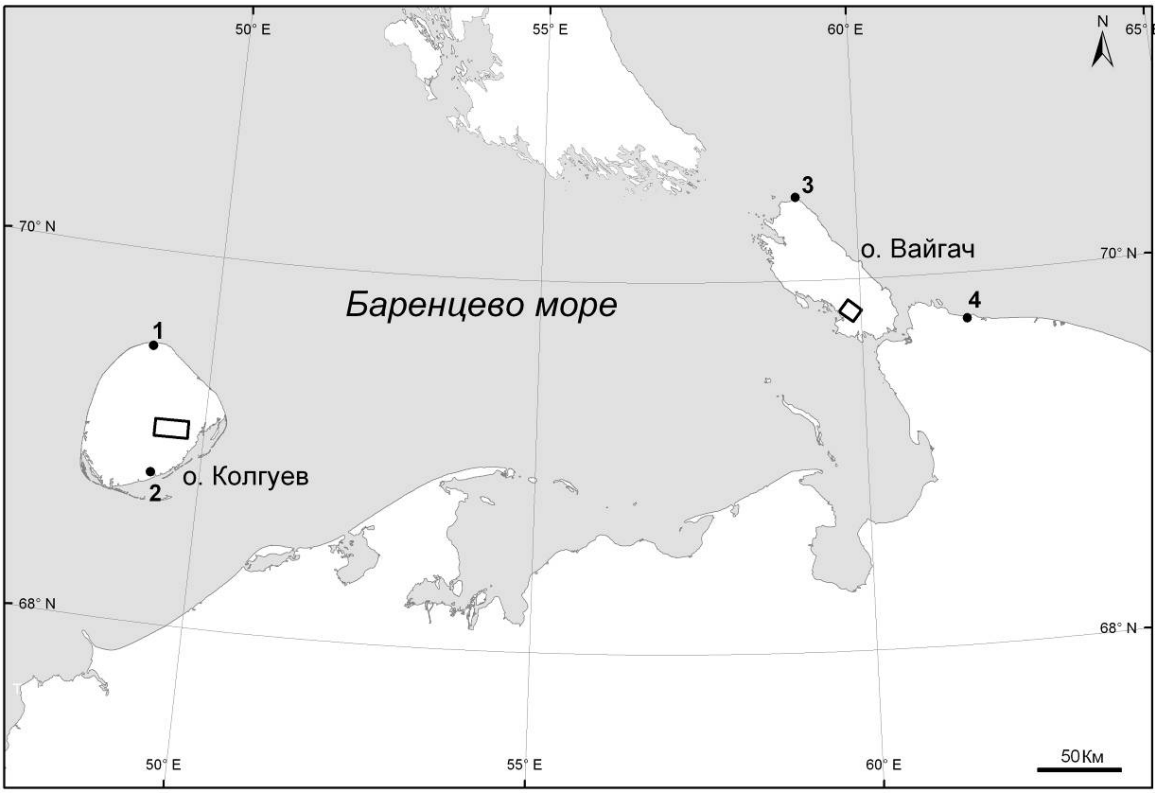


Рис. 1. Расположение островов Колгуев и Вайгач в Баренцевом море; метеостанции, данные по которым используются в статье: 1 – «Колгуев северный»; 2 – «Бугрино»; 3 – «Им. Е. К. Федорова»; 4 – «Амдерма»; ключевые участки выделены рамками

Согласно агроклиматическому районированию территории Ненецкого автономного округа (НАО), Колгуев расположен в западном, Вайгач – в восточном подрайоне субарктического района, который характеризуется продолжительной и холодной зимой, коротким и прохладным летом, большой облачностью, туманами, частыми метелями и сильными ветрами, высокой относительной влажностью воздуха круглый год; суровость климата усиливается с запада на восток [Агроклиматические условия..., 1986].

Для характеристики локального климата островов нами использованы данные по метеостанциям: «Колгуев северный» (индекс по каталогу ВМО 22095), расположенной на севере острова, и «Бугрино» (22193) – на юге, «Им. Е. К. Федорова» (20946) – на севере Вайгача и «Амдерма» (23022) – вблизи южной оконечности острова на побережье материка (см. рис. 1).

Информацию о среднесуточных температурах получили с сайта правительства США [NOAA...]: для метеостанций «Колгуев северный» и «Бугрино» за период с 1959 по 1999 год, «Им. Е. К. Федорова» – с 1964 по 1994 год и «Амдерма» – с 1948 по 2010 год. Значения градусов в Фаренгейтах переводили в градусы Цельсия по формуле: t °C = (t °F – 32) □ 5/9. Данные с сайта NOAA использовали для расчета длительности периода с положительными температурами, суммы положительных температур и установления дат перехода через 0 °C. На Российском гидрометеорологическом портале [ВНИИГМИ-МЦД] доступна информация о среднемесячных температурах воздуха по метеостанциям «Им. Е. К. Федорова» – с 1959 по 2009 год, «Амдерма» – с 1940 по 2009 год и «Колгуев северный» – с 1934 по 2009 год. Эти данные характеризуются более длительным периодом наблюдений, их применяли (дополнив данными с сайта NOAA) для построения температурных трендов.

Аномалии температуры воздуха рассчитывали как отклонения от средних за рекомендованный ВМО базовый период 1961–1990 гг.

Для построения температурных трендов были использованы методы линейной регрессии и скользящей средней. Последний применяется для характеристики тенденции развития исследуемой статистической совокупности и основан на расчете средних уровней ряда за определенный период; с его помощью можно выявить циклические колебания.

Изучение многолетней динамики растительного покрова проводили с использованием методов дистанционного зондирования и полевого дешифрирования спутниковых снимков. Для

этого на сайте United State Geological Survey [United…] были отобраны 28 доступных для обработки многозональных космических снимков спутников Landsat 4–7 за период 1984–2010 гг. по Вайгачу и 20 снимков спутников Landsat 4–5 за период 1986–2011 гг. по Колгуеву. С применением каналов видимой красной (К) и ближней инфракрасной частей спектра (ИК) рассчитывали нормализованный вегетационный индекс, отражающий запасы зеленой фитомассы (травы, листья кустарников и кустарничков, зеленые мхи) и содержание хлорофилла в растениях: NDVI = (ИК – К) / (ИК + К) [Walker et al., 2003]. Значения NDVI варьируют от –1 до +1; вода, обнаженный субстрат и почва имеют нулевые значения и ниже, растительный покров – положительные. Для изучения внутрисезонной динамики зеленой фитомассы использовали спутниковые снимки, сделанные в период с июня по сентябрь, соответствующие разным этапам вегетации (начало – пик – конец).

Полевое дешифрирование и типология растительности выполнены по результатам экспедиционных работ на о. Колгуев в 2005 и 2007 гг., Вайгач – в 2004 и 2010 гг.

Сравнительный анализ запасов зеленой фитомассы на основе NDVI проводили на ключевых участках, охватывающих большинство

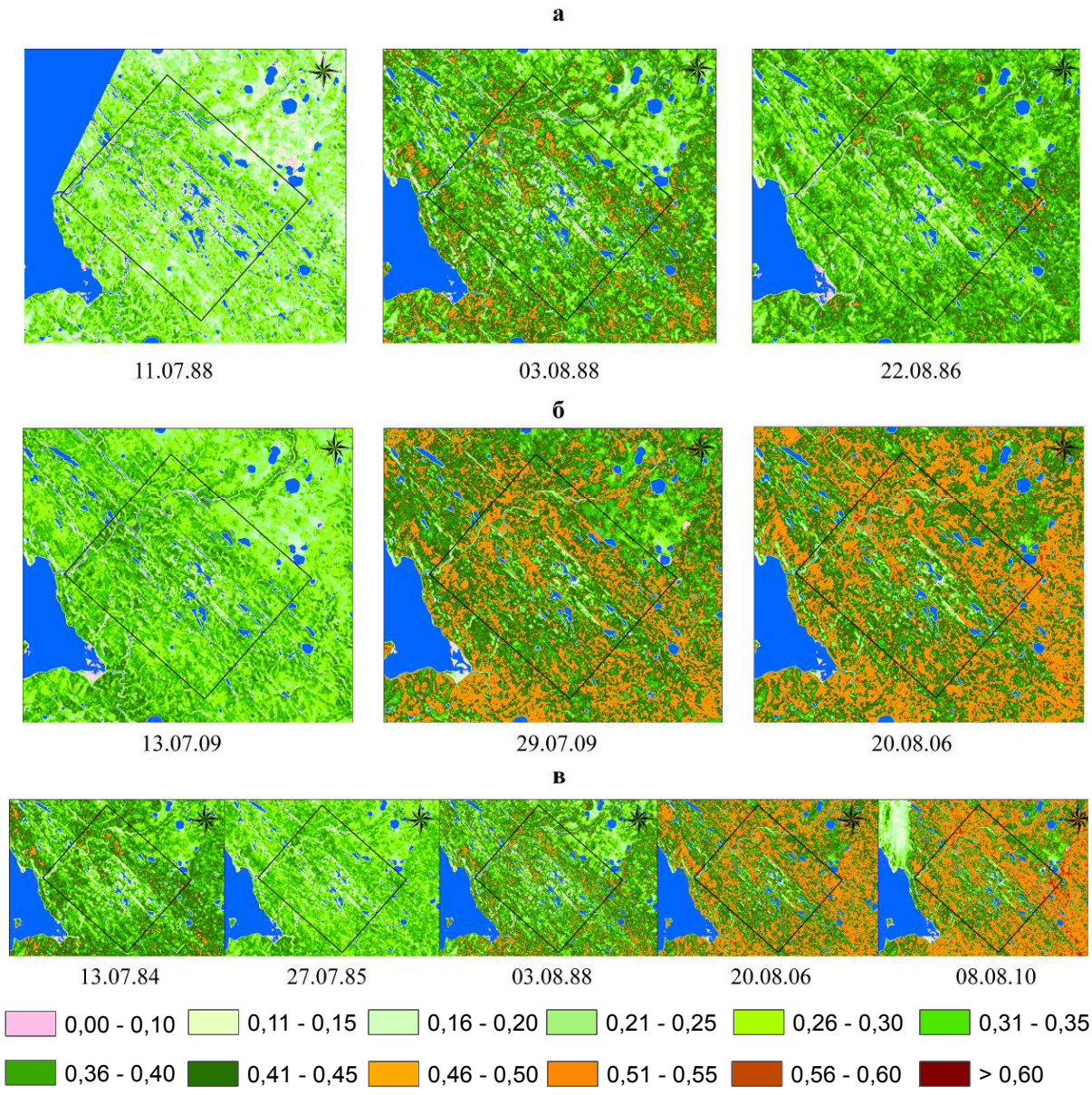


Рис. 2. Динамика NDVI на ключевом участке о. Вайгач: а – в течение вегетационного периода в 1986–1988 гг.; б – в течение вегетационного периода в 2006–2009 гг.; в – межгодовая для периода максимального накопления зеленой фитомассы.
Значения NDVI:

типов сообществ – от высокопродуктивных зарослей ивняков до малопродуктивных кустарничково-лишайниковых сообществ на скальных и песчаных обнажениях. На Колгуеве ключевой участок размером 10 □ 20 км был расположен в восточной части острова, на Вайгаче – 10 □ 10 км – в юго-западной (см. рис. 1). Максимальные значения NDVI рассчитывали как средние для ключевого участка в период накопления максимальной зеленой фитомассы.

Результаты и обсуждение

Сезонная и межгодовая динамика NDVI на о. Вайгач

Несмотря на значительные ограничения для анализа (отсутствие снимков за определенные периоды, полная или частичная облачность), обработка доступных снимков и сравнительный анализ показателей NDVI по ключевому участку о. Вайгач позволили выявить следующие тенденции:

1. Произошел сдвиг срока накопления максимальной зеленой фитомассы (пик вегетации) с конца июля – начала августа в восьмидесятых годах прошлого века на вторую декаду августа в первом десятилетии текущего века.

На спутниковых снимках видно, что в 1986–1988 гг. пик вегетации приходился на начало августа, а во второй половине августа значения NDVI снижались (рис. 2, а), в 2006–2009 гг. – на вторую половину августа, когда значения NDVI были наиболее высокими (рис. 2, б).

2. Продолжительность активной вегетации в первом десятилетии текущего столетия увеличилась примерно на 2 недели по сравнению с восьмидесятыми годами прошлого.

На снимках 2006–2009 гг. значения NDVI, равные 0,4 и выше, сохранялись до конца августа, тогда как на снимках 1986–1988 гг. значения NDVI в начале августа составляли 0,3–0,5, а к концу августа снижались (см. рис. 2, а, б).

3. Спутниковые снимки, сделанные в пик вегетации в период с 1984 по 2010 год, показывают, что за последние два с половиной десятилетия произошло увеличение значений NDVI на подавляющем большинстве геоботанических контуров.

Если в период с 1984 по 1988 год максимальные значения NDVI (средние для ключевого участка в пик вегетации) варьировали от 0,16 до 0,32, то в 2006–2010 гг. они были равны 0,39–0,42 (рис. 2, в).

4. В пределах ключевого участка в период с 1986 по 2010 год установлен сдвиг кривой распределения площадей с разными значениями NDVI (от 0,00 до > 0,60) в сторону увеличения доли площадей с более высокими значениями вегетационного индекса (рис. 3, а). При этом модальные значения NDVI увеличились от 0,30–0,35 до 0,45–0,50.

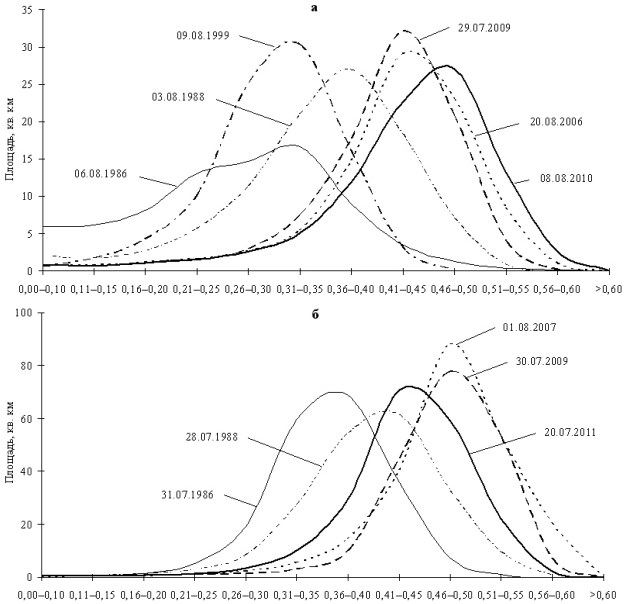


Рис. 3. Динамика распределения площадей с разными значениями NDVI в пределах ключевого участка островов: а – Вайгач в период с 1986 по 2010 гг.; б – Колгуев в период с 1986 по 2011 гг.; NDVI со значениями < 0 в график не включены

Рост запасов зеленой фитомассы в пределах ключевого участка произошел, по-видимому, как за счет увеличения обилия и проективного покрытия (ПП) трав, кустарников, кустарничков и зеленых мхов в пределах отдельных геоботанических контуров, так и вследствие увеличения площади более «зеленых» контуров.

5. Несмотря на межгодовые колебания вегетационного индекса, тенденция нарастания зеленой фитомассы за последние 25 лет прослеживается во всех типах растительных сообществ.

На о. Вайгач при полевом дешифрировании спутниковых снимков в пределах ключевого участка было выделено 11 типов растительных сообществ [Лавриненко, Лавриненко, 2010]. В период с 1986 по 2010 год средние значения NDVI в пик вегетации увеличились в разных типах – от сообществ с разреженным (ПП менее 20 %) растительным покровом на наиболее высоких элементах рельефа до сомкнутых (100 %) зарослей кустарников и осоково-моховых болот в понижениях рельефа (рис. 4, а).

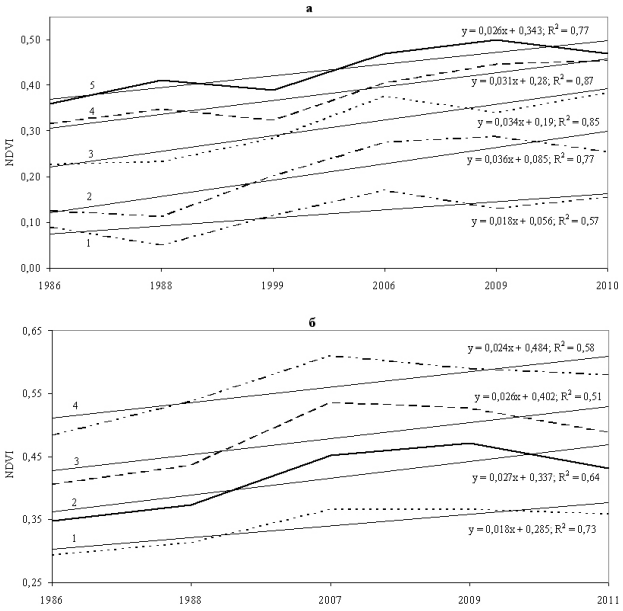


Рис. 4. Динамика максимальных значений NDVI для разных типов растительных сообществ на островах: а – Вайгач, где 1 – смолевково (*Silena acaulis*)-дриадовые и ивово (*Salix polaris*, *S. reticulata*)-дриадовые тундры на щебнистых грунтах, ПП менее 20 %, 2 – осоково (*Carex misandra, C. rupestris*)-дриадовые тундры, ПП 30–60 %, 3 – редкоивовые (*Salix arctica*) осоково (*Carex arctisibirica, C. rariflora*)-моховые тундры, иногда с пятнами-медальонами, ПП 80–100 %, 4 – ивняки низкорослые из *Salix lanata* травяно-моховые, ПП 100 %, 5 – разнотравно-осоково (*Carex stans*)-моховые заболоченные сообщества с ивой (*Salix lanata, S. reptans*), ПП 100 %; б – Колгуев, где 1 – пятнистые кустарничковые (*Arctous alpina, Empetrum hermaphroditum*) тундры на песках, ПП 30–60 %, 2 – кустарничково-лишайниковые тундры на песках, ПП 80–100 %, 3 – ивово-кустарничково (*Empetrum hermaphroditum, Salix herbacea, Vaccinium vitis-idaea*)-моховые тундры с пятнами-медальонами, ПП 60–80 %, 4 – ивняки (*Salix glauca, S. lanata*) разнотравно-моховые, осоково-моховые и разнотравные, ивово-луговые и луговые сообщества, ПП 100 %. На рисунках приведены уравнения линейной регрессии и величины достоверности аппроксимации (R^2)

Сезонная и межгодовая динамика NDVI на о. Колгуев

Из-за отсутствия спутниковых снимков хорошего качества за август (безоблачных) для о. Колгуев не удалось оценить динамику продолжительности вегетационного периода. Другие тенденции, установленные в результате сравнительного анализа показателей NDVI по ключевому участку, были такими же, как и для о. Вайгач:

1. Произошел сдвиг пика вегетации с середины – второй половины июля в восьмидесятых годах прошлого века на начало – первую половину августа в первом десятилетии текущего столетия.

На спутниковых снимках видно, что в 1984–1988 гг. запасы зеленой фитомассы были максимальными в середине июля (рис. 5, а), тогда как в 2007–2009 гг. пик вегетации и максимальные значения NDVI зафиксированы в начале августа (рис. 5, б).

2. Спутниковые снимки, сделанные в пик вегетации в период с 1986 по 2011 год, показывают, что за последние два с половиной десятилетия произошло увеличение значений NDVI на подавляющем большинстве контуров.

Если в 1986–1988 гг. в пик вегетации преобладали контуры растительности с максимальными значениями NDVI от 0,40 до 0,44, то в 2007–2011 год доминировали контуры с более высокими значениями – 0,48–0,52 (рис. 5, в).

3. В пределах ключевого участка в период с 1986 по 2011 год установлен сдвиг кривой распределения площадей с разными значениями NDVI (от 0,00 до >0,60) в сторону увеличения доли площадей с более высокими значениями вегетационного индекса (рис. 3, б). При этом модальные значения NDVI увеличились от 0,35–0,40 до 0,45–0,50.

4. Тенденция нарастания зеленой фитомассы в период с 1986 по 2011 год прослеживается в разных типах растительных сообществ (рис. 4, б).

Выявленные тенденции означают, что за последние два с половиной десятилетия произошло «позеленение» территории островов Вайгач и Колгуев за счет возрастания обилия, проективного покрытия и продуктивности жизненных форм растений с зелеными надземными частями. Для того чтобы понять, является ли это ответом на климатические изменения, рассмотрим динамику температуры воздуха и продолжительности вегетационного периода на островах.

Динамика температуры воздуха на островах Вайгач и Колгуев

Ход кривых среднегодовой температуры воздуха по метеостанциям «Амдерма» и «Им. Е. К. Федорова» в целом совпадает (рис. 6, а), однако климат в Амдерме немного холоднее, чем на севере Вайгача (среднегодовая температура –6,6 и –6,4 °С соответственно). Это может объясняться тем, что северной части Вайгача достигает атлантическое Нордкапское течение (одна из ветвей Гольфстрима). Высокое совпадение кривых позволяет нам в дальнейшем использовать данные по метеостанции «Амдерма», на которой велись более длительные наблюдения (с 1940 по 2010 год), для характеристики трендов изменения климата на о. Вайгач. За 70-летний период наблюдений линейный тренд повышения среднегодовой температуры воздуха отсутствовал.

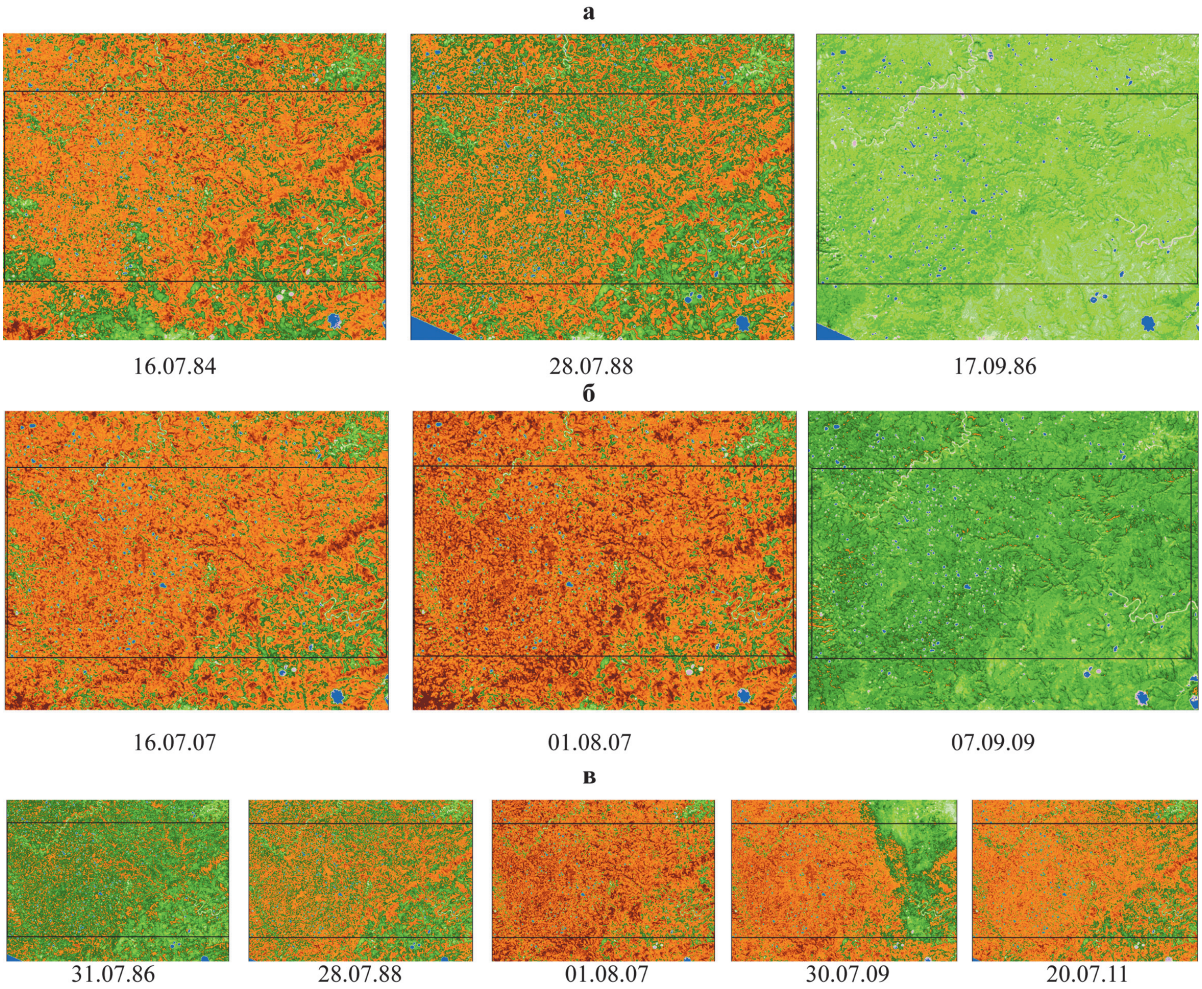


Рис. 5. Динамика NDVI на ключевом участке о. Колгуев: а – в течение вегетационного периода 1984–1988 гг.; б – в течение вегетационного периода 2007–2009 гг. (на снимке за 30.07.2009 г. в верхней части справа присутствует облачность); в – межгодовая для периода максимального накопления зеленой фитомассы; значения NDVI как на рис. 2

По обеим метеостанциям на о. Колгуев ход кривых среднегодовой температуры воздуха в целом совпадает, несмотря на ограниченное количество данных по «Бугрино» (рис. 6, б). Несколько более теплый климат на севере острова обусловлен тем, что теплое Нордкапское течение разделяется им на две струи: с севера остров огибает основное Колгуевско-Новоземельское течение, с юга – более слабое Канинское. Для метеостанции «Колгуев северный», так же как для «Амдермы», имеется длительный ряд наблюдений за среднегодовой температурой воздуха (76 лет) и не установлено какого-либо положительного линейного тренда.

Среднегодовая температура воздуха на Колгуеве за весь период измерений варьировала от –6,4 до –0,2 °С при средней многолетней –2,7 °С, на Вайгаче – от –10,4 до –2,7 °С при средней многолетней –6,4 °С, т. е. на Колгуеве среднегодовые температуры примерно на 4 °С выше, чем на Вайгаче.

Кривые сглаживания рядов среднегодовых температур воздуха с 7-летним периодом (7 ЛСС) для метеостанций «Колгуев северный» и «Амдерма» имели сходный циклический характер (рис. 7). Природу таких циклов, как правило, связывают с изменением солнечной активности [Lassen, Friis-Christensen, 1995; Damon, Peristykh, 1999; Терез, 2004]. В настоящее время кривые 7 ЛСС, по-видимому, достигли пика.

Если мы рассмотрим температурные данные за период длиной 40 лет (с 1970-х до 2010-х гг.), то для всех метеостанций установлен положительный линейный тренд, более выраженный для Вайгача (коэффициент регрессии для метеостанции «Им. Е. К. Федорова» равен 0,042, «Амдерма» – 0,054) и чуть слабее – для Колгуева (0,035) (см. рис. 6). Вслед за З. М. Гудкович с соавт. [2005] можно предположить, что этот период является локальной фазой потепления более длительного 60-летнего цикла естественного колебания температуры.

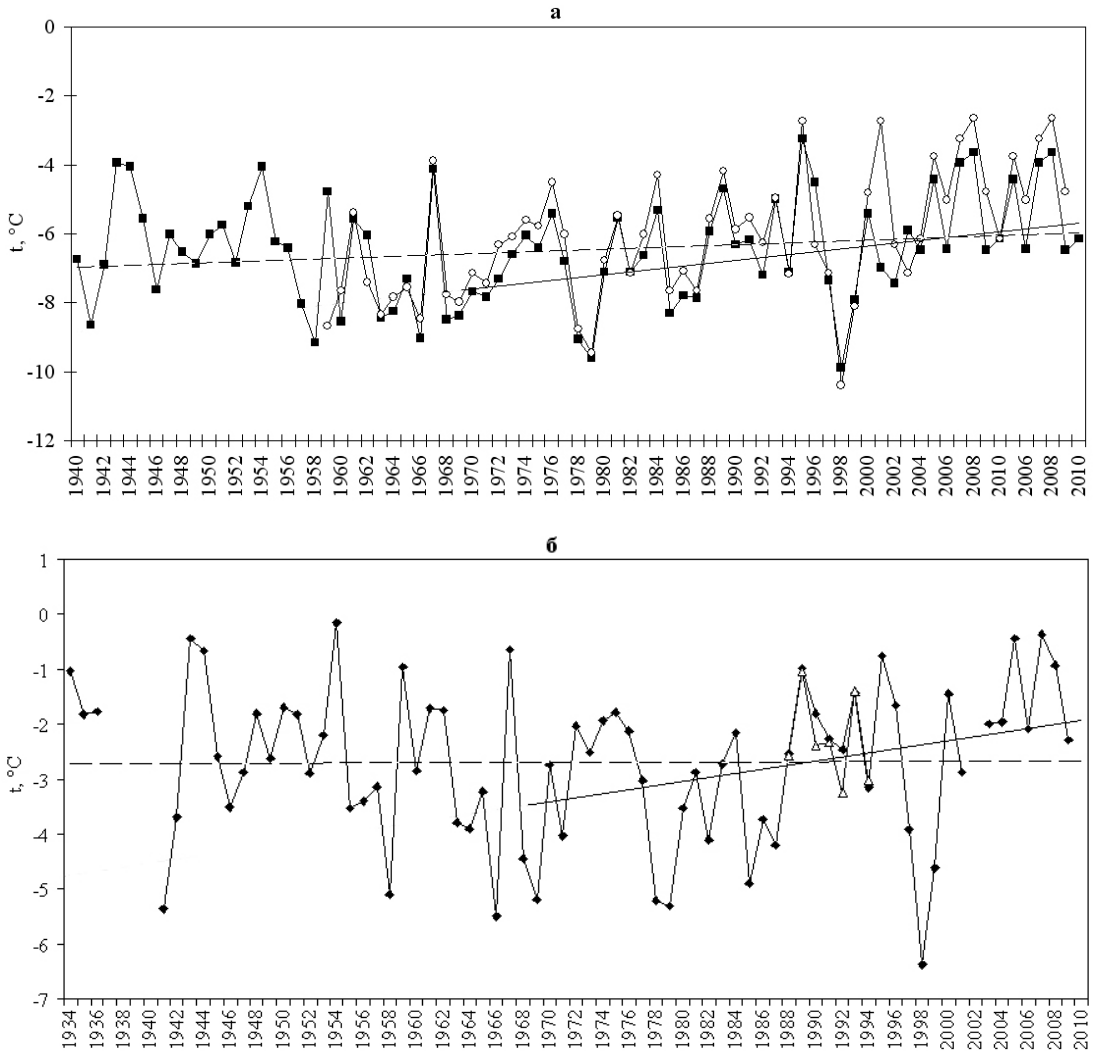


Рис. 6. Кривые показателей среднегодовой температуры воздуха для метеостанций: а – «Им. Е. К. Федорова» (белые кружки) и «Амдерма» (черные квадраты); б – «Колгуев северный» (черные ромбы) и «Бугрино» (белые треугольники); линейные тренды для кривых «Амдерма» и «Колгуев северный» за весь период наблюдений показаны пунктирными линиями, за 40-летний период (1970–2010 гг.) – сплошными

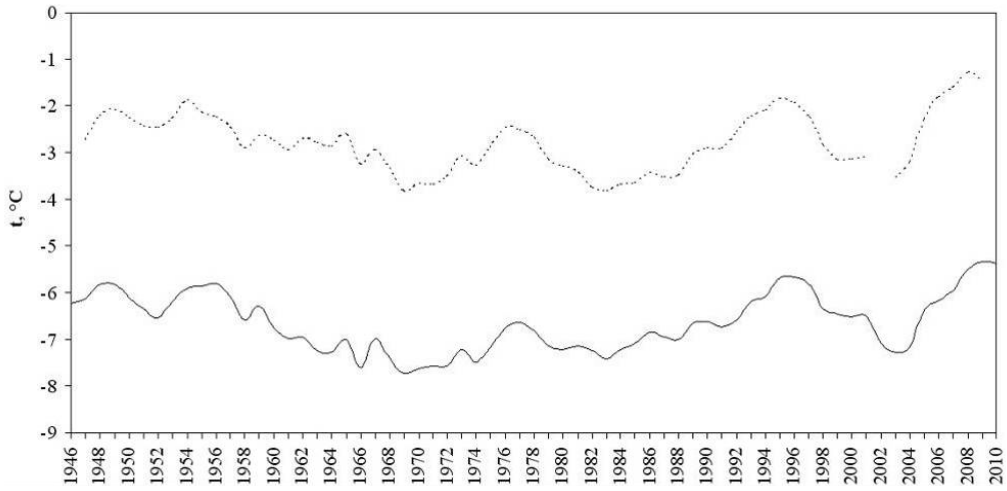


Рис. 7. Кривые сглаживания рядов среднегодовых температур воздуха с 7-летним периодом для метеостанций «Амдерма» (сплошная линия) и «Колгуев северный» (пунктирная)

Первое потепление в XX столетии, особенно сильное в высоких широтах Северного полушария, наблюдалось между 1910 и 1940 гг., после чего произошло определенное похолодание. В конце 1940-х годов отмечалось понижение температуры, которое также было наиболее значительным в Арктике. При этом изменение температуры было больше заметно в холодное время года, чем в теплое. Начиная с зимы 1970–1971 гг. ранее преобладавшая тенденция к падению температуры сменилась тенденцией к потеплению. С 1970-х годов происходило особо быстрое потепление, составляющее (линейный тренд) +1,75 °С/100 лет для земного шара и +2,17 °С/100 лет для Северного полушария. Для европейской части России скорость потепления после 1975 г. также была много больше, чем за столетие в целом – это 0,49 °С/10 лет против 0,08 °С/10 лет [Оценочный доклад..., 2008]. В НАО изменение среднегодовой температуры за последние 35 лет практически совпадает со средним для России и составляет примерно 1,5 °С, что в 2 раза выше, чем для мира в целом [Груза, Ранькова, 2012].

Среди климатологов существует мнение [Кононова, 2010], что в настоящее время происходит смена тенденции колебания температуры воздуха – быстрое потепление 80–90-х гг. прошлого столетия закончилось. По данным И. Е. Фролова с соавт. [2010], в начале XXI века в ходе изменений температуры воздуха, ледовитости арктических морей и ряде показателей общей циркуляции атмосферы наметился перелом в сторону похолодания климата. Наименьших за последний век значений ледовитость северной полярной области достигла в 2007 г., после чего она начала расти. Причиной колебаний ледовитости, температуры воздуха, осадков и, как результат, увеличения повторения опасных природных явлений в различных регионах Северного полушария являются колебания длительности атмосферных процессов циркуляции [Kononova, 2010].

На Вайгаче (по данным метеостанций «Амдерма» и «Им. Е. К. Федорова») наиболее теплыми были 1995 и 2008 гг., когда аномалии среднегодовых температур составили от +3,7 до +4,1 °С, чуть менее теплыми – 1943, 1954, 1967 и 2007 гг. (от +2,8 до +3,5 °С). На Колгуеве наиболее теплые годы совпали с таковыми на Вайгаче, но положительные аномалии были ниже и варьировали от +2,4 до +3,0 °С. Последние 2 года (2009 и 2010 гг.) по уровню аномальности температурного режима были «незначительно теплее нормы», как и в целом для территории России [Доклад..., 2011].

Зимы на Колгуеве значительно теплее, чем на Вайгаче, – средние многолетние температуры за три зимних месяца (декабрь–февраль) отличаются на 7 °С. В динамике с 1930–1940 гг. до настоящего времени линейный тренд зимних температур для метеостанции «Амдерма» отсутствовал, для «Колгуев северный» был слабый отрицательный (коэффициент регрессии –0,013).

Различия в средних температурах за три летних месяца (июнь–август) между Колгуевом и Вайгачом не столь существенны – средние многолетние на Колгуеве выше на 0,9 °С. При этом и для Вайгача, и для Колгуева можно отметить положительный линейный тренд: для метеостанции «Амдерма» он был выражен более сильно (коэффициент регрессии за весь период наблюдений 0,014, за последние 40 лет – 0,120), чем для «Колгуев северный» (0,009 и 0,040 соответственно).

Формирование зеленой фитомассы зависит от количества тепла, накопленного за период вегетации, которое, в свою очередь, определяется величинами среднесуточных температур и длительностью периода вегетации. Для арктических регионов за период вегетации можно принять временной промежуток с температурой выше 0 °С, поскольку здесь растения начинают фотосинтез и рост сразу при переходе к положительным температурам. Длительность периода с температурами выше 0 °С на метеостанциях «Амдерма» и «Им. Е. К. Федорова» различалась незначительно – в Амдерме в среднем 118 дней, на севере Вайгача – 121 (рис. 8, а). Для Колгуева данные по среднесуточным температурам воздуха доступны лишь за короткий промежуток с 1988 по 1994 гг. В этот отрезок времени здесь, по сравнению с Вайгачом, вегетационный период был более длительным (в среднем 138 дней).

На севере Вайгача (по данным метеостанции «Им. Е. К. Федорова») и юге («Амдерма») за примерно одинаковый по продолжительности период с температурой выше 0 °С накапливалось разное количество тепла – сумма активных температур на севере была ниже (среднее многолетнее 480 градусов), чем на юге (620 градусов). На Колгуеве за непродолжительный период наблюдений, по которому имеются данные, за период вегетации тепла накапливалось еще больше – в среднем 820 градусов (рис. 8, б).

Оба показателя – и длительность периода с положительными температурами, и сумма накопленного за этот период тепла – характеризовались цикличностью и в то же время имели положительный линейный тренд (см. рис. 8). За 50-летний период наблюдений на метеостан-

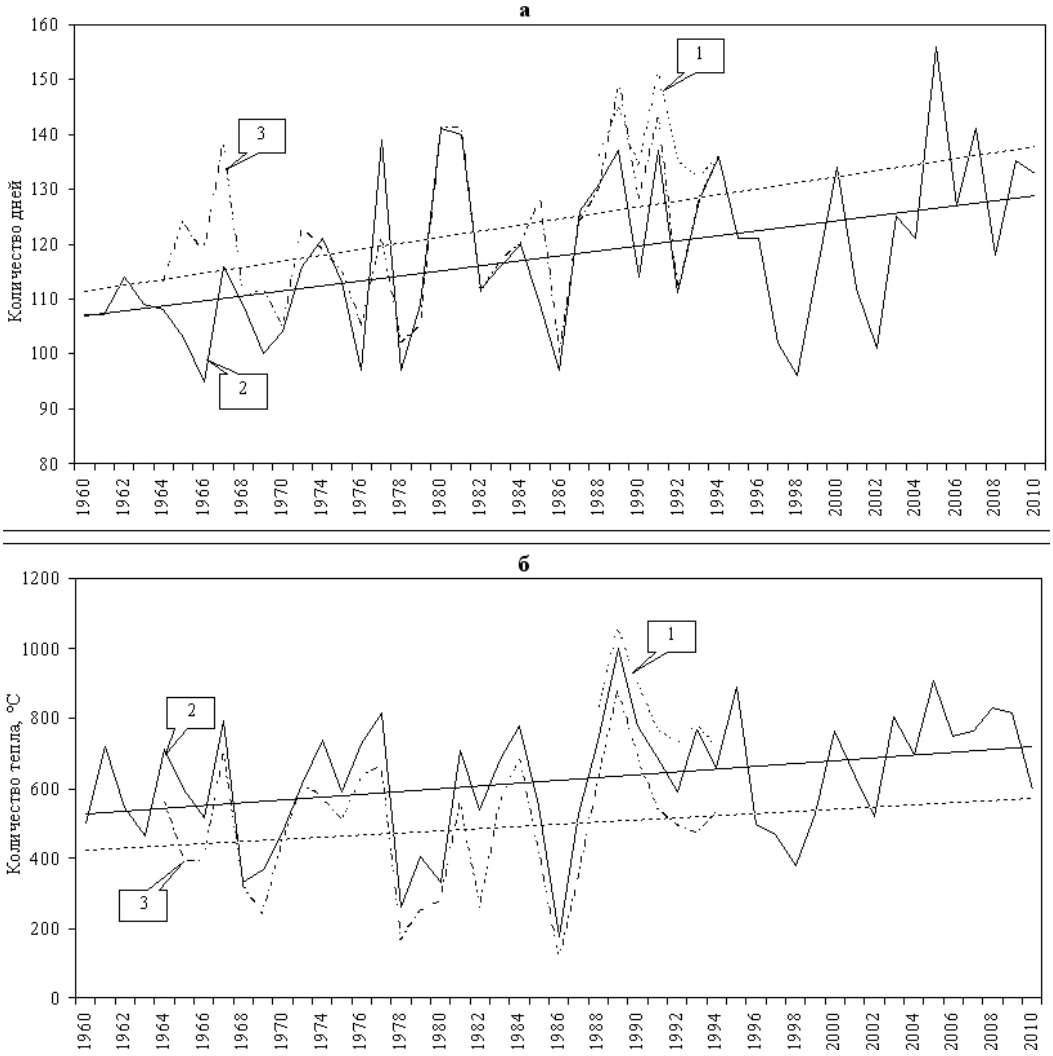


Рис. 8. Длительность периода с температурой выше 0 °С (а) и сумма активных температур, накопленная за этот период (б), на метеостанциях «Колгуев северный» (1), «Амдерма» (2) и «Им. Е. К. Федорова» (3) в динамике и линейные тренды для кривых «Амдерма» (сплошная линия) и «Им. Е. К. Федорова» (пунктирная)

ции «Амдерма» (1960–2010 гг.) коэффициент линейной регрессии для длительности периода с положительными температурами был равен 0,46, а для суммы активных температур – 3,96. За 30-летний период на метеостанции «Им. Е. К. Федорова» (1964–1994 гг.) эти коэффициенты составили 0,55 и 3,05 соответственно. То есть за 50 лет на юге Вайгача период с температурами выше 0 °С удлинился в среднем на 23 дня (со 106 до 129), при этом тепла стало накапливаться больше примерно на 200 градусов (с 520 до 720). На севере острова за 30 лет эти значения составили 16 дней (со 113 до 129) и 100 градусов (с 420 до 520). К сожалению, для Колгуева, из-за отсутствия данных за более длительный срок, выявить тренды не представилось возможным.

Даты устойчивого перехода температур через 0 °С весной и осенью по метеостанциям «Амдерма» и «Им. Е. К. Федорова» в целом совпадали. Удлинение периода с температурой выше 0 °С происходило в равной мере как за счет более раннего перехода к положительным температурам весной (коэффициент линейной регрессии равен –0,21), так и за счет более позднего перехода к отрицательным температурам осенью (0,26) (рис. 9).

Данные климатологов также подтверждают расширение границ теплого времени года, наблюдаемое в последние годы в НАО. В частности, по сравнению с периодом 1961–1990 гг. в 2010 году на 9–15 суток раньше шло весеннее вскрытие рек, а замерзание наступило позже на 9–20 дней. В 2011 г. ситуация повторилась: в центральной и восточной частях округа вскрытие рек прошло более чем на 2 недели раньше, а осенью реки опять встали на 10–15 дней позже [Груза, Ранькова, 2012].

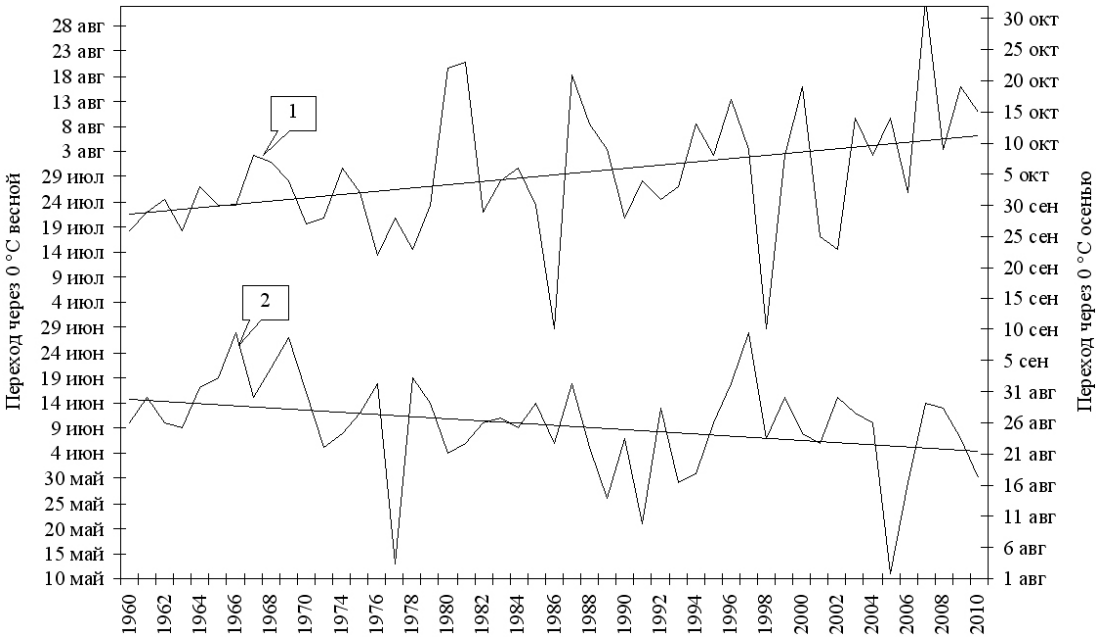


Рис. 9. Кривые перехода среднесуточной температуры через 0 °С осенью (1) и весной (2) и линейные тренды этих кривых (на примере метеостанции «Амдерма»)

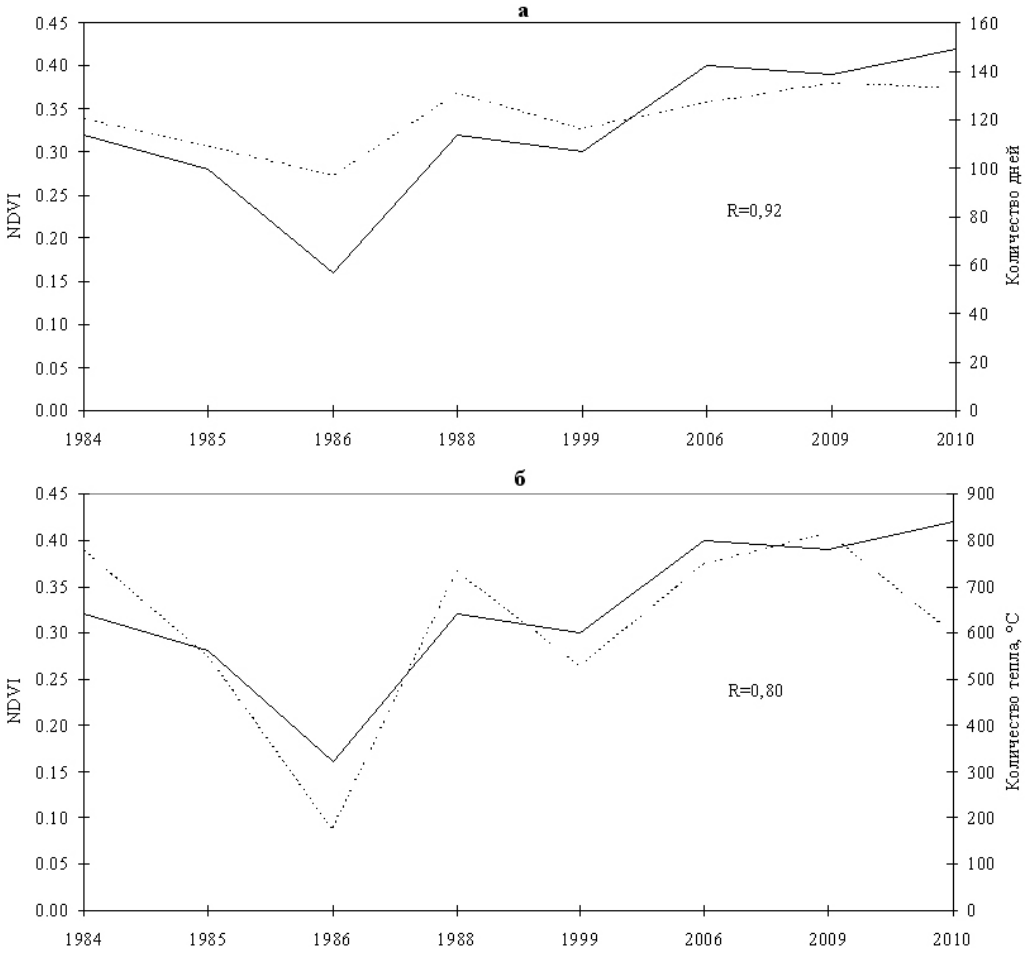


Рис. 10. Динамика максимального значения NDVI (сплошные линии) и а – длительности периода с температурой выше 0 °С (пунктирная), б – суммы активных температур за период с температурой выше 0 °С (пунктирная) на ключевом участке о. Вайгач

Взаимосвязь значений вегетационного индекса с климатическими характеристиками

В период с 1986 по 2010 год между максимальными значениями вегетационного индекса и показателями средней летней температуры установлена сильная положительная взаимосвязь: для о. Вайгач коэффициент корреляции равен 0,85, для Колгуева – 0,79. Такая же сильная взаимосвязь выявлена, на примере Вайгача, между максимальным значением NDVI и длительностью периода с температурой выше 0 °С (R = 0,92) (рис. 10, а) и между максимальным значением NDVI и суммой активных температур за этот период (R = 0,80) (рис. 10, б), т. е. можно заключить, что накопление зеленой фитомассы прямо зависело от количества тепла, накопленного за период вегетации.

Выводы

Существующие ряды данных по температуре воздуха на островах Вайгач и Колгуев свидетельствуют о циклическом характере ее изменений, по крайней мере в течение последних 70 и 76 лет. Мы придерживаемся точки зрения, что повышение температуры воздуха, начавшееся в 1970-х годах, является локальной фазой потепления более длительного цикла флуктуаций температуры в Арктике.

Процессы динамики растительного покрова под влиянием климатических изменений, установленные ранее для тундровой зоны североамериканского континента, характерны и для европейского сектора Арктики. Выявлено «позеленение» территории островов Вайгач и Колгуев за последние два с половиной десятилетия. На Вайгаче с середины 1980-х до 2010 гг. рост максимальных значений NDVI составил 30 %, на Колгуеве – 15 %. Повышение NDVI произошло как за счет увеличения запасов зеленой фитомассы (травы, листья кустарников и кустарничков, зеленые мхи) в разных типах растительных сообществ, так и вследствие расширения площадей более продуктивных сообществ, таких как ивняки и ивовые тундры.

Возрастание зеленой фитомассы тесно коррелирует с ростом средних летних температур, увеличением продолжительности вегетационного периода (его удлинением в начале и в конце) и количеством накопленного за этот период тепла. Выявленные изменения в растительных сообществах обусловлены потеплением климата, имевшим место на протяжении последних 40 лет.

Происходящие на о. Вайгач изменения температуры воздуха и ответ на них растительности были более значительными, чем на о. Колгуев.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект 13-04-01385) и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

Агроклиматические условия выпаса оленей на севере Коми АССР и в Ненецком автономном округе Архангельской области. Сыктывкар, 1986. 283 с.

Атлас Арктики // Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР. М., 1985. 204 с.

Атлас Архангельской области // Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР. М., 1976. 72 с.

Груза Г. В., Ранькова Э. Я. Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата Российской Федерации: температура воздуха. Москва, ИГКЭ Росгидромета и РАН. 2012. 192 с.

Гудкович З. М., Карклин В. П., Фролов И. Е. Внутривековые изменения климата, площади ледяного покрова Евразийских арктических морей и их возможные причины // Метеорология и гидрология. 2005. № 6. С. 5–14.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2010 г. М.: Росгидромет, 2011. 66 с.

Кононова Н. К. Потепление или колебания климата? // Сборник научных работ XIV съезда Русского географического общества (Санкт-Петербург, 11–14 декабря 2010 г.). Книга 3. Климат, мировой океан и воды суши. Часть 1. 2010. С. 44–48.

Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. Фитоиндикация изменений климата на северо-востоке европейской части России // География и природные ресурсы. 2004. № 2. С. 54–61.

Лавриненко И. А., Лавриненко О. В. Растительный покров острова Вайгач и индикация его изменений дистанционными методами // Природа шельфов и архипелагов Европейской Арктики. Комплексные исследования природы Шпицбергена: материалы международной научной конференции (Мурманск, 27–30 октября 2010 г.). М., ГЕОС, 2010. Вып. 10. С. 186–192.

Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том 1. Изменения климата. М.: Росгидромет, 2008. 228 с.

Растительность европейской части СССР / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко (ред.). Л.: Наука, 1980. С. 29–69.

Российский гидрометеорологический портал (в тексте – ВНИИГМИ-МЦД). URL: http://meteo.ru (дата обращения: 02.02.2012).

Терез Э. И. Устойчивое развитие и проблемы изменения глобального климата Земли // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. 2004. Т. 17 (56), № 1. С. 181–205.

Фролов И. Е., Гудкович З. М., Карклин В. П., Смоляницкий В. М. Изменения климата Арктики и Антарктики – результат действия естественных причин // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010. № 2 (85). С. 52–61.

Bhatt U. S., Walker D. A., Raynolds M. K. et al. Circumpolar Arctic Tundra Vegetation Change Is Linked to Sea Ice Decline // Earth Interactions. 2010. Vol. 14, N 8. P. 1–20.

Gould, W. A., Mercado-Díaz J. A., Zimmerman J. K. Twenty year record of vegetation change from long-term plots in Alaskan tundra // Long Term Ecological Research Network All Scientists Meeting (Estes Park, 14–16 September 2009). 2009. Abstract C11C–0524.

Damon P. E., Peristykh A. N. Solar cycle length and 20th century northern hemisphere warming: revisited // Geophysical Research Letters. 1999. Vol. 26. P. 2469–2472.

Hill G. B., Henry G. H. R. Responses of High Arctic wet sedge tundra to climate warming since 1980 // Global Change Biology. 2010. N 17. P. 276–287.

Hudson J. M. G., Henry G. H. R. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 // Ecology. 2009. N 90. P. 2657–2663.

Kononova N. K. Long-term fluctuations of Northern Hemisphere atmospheric circulation according to Dzerdzeevskii's classification // Geography, Environment, Sustainability Journal. 2010. N 01 [3]. P. 25–43.

Lassen K., Friis-Christensen E. Variability of the solar cycle length during the past five centuries and the apparent association with terrestrial climate // The Journal of Atmospheric and Terrestrial Physics. 1995. Vol. 57, N 8. P. 835–845.

NOAA Satellite and Infirmation Service, National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). URL: http://www.ncdc.noaa.gov (дата обращения: 02.02.2012).

Slayback D. A., Pinzon J. E., Los S. O., Tucker C. J. Northern hemisphere photosynthetic trends 1982—99 // Global Change Biology. 2003. N 9. P. 1–15.

Sturm M., Racine C., Tape K. Increasing shrub abundance in the Arctic // Nature. 2001. N 411. P. 546–547.

United State Geological Survey. URL: http://glovis.usgs.gov (дата обращения: 02.02.2012).

Walker D. A., Bhatt U. S., Comiso J. C. et al. The Arctic Report Card: Update for 2010. Vegetation. URL: http://www.arctic.noaa.gov/reportcard (дата обращения: 08.12.2010).

Walker D. A., Epstein H. E., Jia G. J. et al. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic // Journal of Geophysical Research. 2003. Vol. 108, N D2, 8169, doi:10.1029/2001JD000986. P. 1–7.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лавриненко Игорь Анатольевич
старший научный сотрудник лаб. географии
и картографии растительности, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: lavrinenkoi@mail.ru
тел.: 89110254517

Lavrinenko, Igor
Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Professor Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: lavrinenkoi@mail.ru
tel.: 89110254517

Лавриненко Ольга Васильевна
старший научный сотрудник лаб. растительности
Крайнего Севера, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: lavrino@mail.ru
тел.: 89110254507

Lavrinenko, Olga
Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Professor Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: lavrino@mail.ru
tel.: 89110254507

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 17–26

УДК 504.5:631.4::581.55+631.467.2

СОСТОЯНИЕ ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Г. Ф. Лайдинен, Л. И. Груздева, А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. А. Сущук

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучено влияние промышленного загрязнения на состояние травянистой растительности и сообществ почвенных нематод в зависимости от расстояния до Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОК). Установлено, что с приближением к источнику загрязнения в травянистых сообществах заметно уменьшается общее количество видов сосудистых растений, и в большей степени – растений группы разнотравья, снижается продуктивность надземной фитомассы, но увеличивается проективное покрытие ряда видов семейств *Poaceae* и *Fabaceae*. В исследуемых биотопах выявлены также признаки воздействия выбросов ГОК на фауну почвенных нематод, которые наиболее отчетливо проявились на участке в 0,5 км от него. В частности, наблюдается обеднение фауны, снижение индекса степени зрелости сообщества нематод, исчезновение видов трофической группы политрофов, но возрастает общая численность нематод за счет представителей фитотрофов. При этом доминирующее положение занимает *Paratylenchus nanus* – паразит луговых трав.

К л ю ч е в ы е с л о в а: травянистая растительность, почвенные нематоды, промышленное загрязнение, тяжелые металлы.

G. F. Laidinen, L. I. Gruzdeva, A. F. Titov, N. M. Kaznina, Y. V. Batova, A. A. Sushchuk. THE STATE OF HERBACEOUS VEGETATION AND NEMATODE COMMUNITIES UNDER INDUSTRIAL POLLUTION

The effect of industrial pollution on the state of herbaceous vegetation and soil nematode communities depending on the distance from the Kostomuksha Mining and Concentration Plant (MCP) was studied. The number of vascular species (most significantly forbs) and the aboveground biomass of herbaceous communities decreased towards the MCP. At the same time the percent cover of some species of the families *Poaceae* and *Fabaceae* increased closer to the enterprise. Emissions from the MPC have also impacted the soil nematode fauna in the biotopes under study. The greatest changes in the nematode community structure were observed at a distance of 0.5 km from the plant. We observed a decrease in the fauna taxonomic diversity and maturity index, and the absence of omnivorous nematodes in this area. However, the total nematode abundance increased due to a rise in the number of nematodes obligatorily or facultatively connected with plants. The meadow herbs parasite *Paratylenchus nanus* was found to dominate in the fauna.

K e y w o r d s: herbaceous vegetation, soil nematodes, industrial pollution, heavy metals.

Введение

Основными источниками загрязнения окружающей среды различными химическими веществами являются крупные промышленные предприятия, особенно связанные с добычей и переработкой полезных ископаемых [Merrington, Alloway, 1994; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999]. Разработка месторождения железных руд на севере Карелии и введение в строй более 25 лет назад Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОК) привели к возникновению одного из главных очагов экологической напряженности на территории республики. Так, в 2007–2009 гг. доля выбросов загрязняющих веществ ГОК составила 40–52 % от общего количества выбросов промышленных предприятий Карелии [Государственный доклад..., 2009, 2010]. Основными компонентами загрязняющих веществ комбината являются диоксид серы и полиметаллическая пыль, содержащая такие тяжелые металлы, как Fe, Ni, Co, Cu, Zn, значительная часть которых выпадает в радиусе 0,5–5 (10) км от него [Лазарева, 1992; Шильцова, Ласточкина, 2004].

Попадая в почву, тяжелые металлы сравнительно легко вовлекаются в биологический круговорот и оказывают негативное воздействие на растения и почвенную биоту, что приводит к нарушению биоценозов, а в отдельных случаях – даже к их деградации [Загуральская, 1992; Жиров и др., 2007; Алексеев, 2008]. Известно, что в природных биоценозах взаимоотношения растений с почвенно-зоологическим комплексом оказывают существенное влияние на жизнедеятельность растений и состояние растительных сообществ. В почвах Карелии нематоды являются самой многочисленной и разнообразной группой среди почвенной мезо- и микрофауны, имеющей трофические связи с бактериями, грибами и растениями [Соловьева, 1972, 1986]. К настоящему времени в литературе имеются сведения о влиянии промышленного загрязнения, обусловленного выбросами Костомукшского ГОК, на растительность [Лазарева и др., 1992; Литинский, 1996; Сазонова и др., 2001] и почвенную биоту [Медведева, 2001; Матвеева и др., 2008] лесных биоценозов. Однако взаимосвязь нематод с растительным покровом в условиях промышленного загрязнения исследована слабо. В связи с этим целью нашей работы было изучение влияния промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на состояние травянистой растительности и сообществ почвенных нематод на участках, расположенных в районе Костомукшского ГОК.

Материалы и методы

Исследования проводили на участках, расположенных на расстоянии 0,5; 4 и 8 км к северо-востоку от Костомукшского ГОК по направлению господствующих ветров [Методические рекомендации..., 1981; Атлас..., 1989]. Пробные площади заложены на участках с вторичным растительным покровом в луговидных сообществах, сформировавшихся на месте северотаежных хвойных лесов на иллювиально-гумусово-железистых подзолах. Сосновые леса на подзолах доминируют в этом районе [Щербаков и др., 1977; Лазарева, 1992]. Наибольшее распространение в районе имеют подзолы иллювиально-гумусово-железистые [Лазарева, 1992]. Отбор почвенных образцов проводился на пробных площадях на глубину до 10 см. На каждой пробной площади из пяти индивидуальных почвенных проб составляли один смешанный образец [Методические рекомендации..., 1981], который использовали для химического анализа. Содержание тяжелых металлов в почве определяли атомно-абсорбционным методом с использованием спектрофотометра АА–6800 (Shimadzu, Япония).

Влияние промышленного загрязнения на состояние травянистой растительности оценивали по таким показателям, как флористический состав, проективное покрытие, продуктивность надземной фитомассы. В соответствии с общепринятой методикой [Шенников, 1964] на пробных площадях (10 х 10 м) выполнены геоботанические описания с определением проективного покрытия всех видов. Проведены также флористический и экобиоморфный анализ флоры [Серебряков, 1962; Раменская, 1983; Горышина, 1991]. Латинские названия растений даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова [1995]. Продуктивность сырой надземной фитомассы ($кг/м^2$) учитывали на площадках (0,5 х 0,5 м) в 5-кратной повторности.

О состоянии сообществ нематод судили по изменению их видового состава, численности, соотношения эколого-трофических групп, индекса зрелости [Bongers, 1990; Ferris et al., 2001]. Нематод выделяли из почвенных образцов (навеска 30 г) по методу Бермана и фиксировали по общепринятым методикам. Систематическую принадлежность нематод (не менее 100 особей из пробы) определяли на временных глицериновых препаратах с помощью светового микроскопа. Половозрелых нематод идентифицировали до вида, личинок – до рода. Численность нематод рассчитывали на 100 г почвы. Каждый таксон относили к одной из шести эколого-трофических групп: бактериотрофы, мико-

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в почве участков в зависимости от расстояния до источника загрязнения (мг/кг почвы)

Расстояние до ГОК, км	Металлы						
	Марганец	Цинк	Никель	Медь	Свинец	Кобальт	Хром
0,5	464 ± 116	43,7 ± 7,0	17,8 ± 4,7	15,2 ± 3,8	15,8 ± 1,6	5,2 ± 1,3	50,1 ± 12,5
4,0	471 ± 117	42,1 ± 6,8	12,8 ± 3,2	16,3 ± 4,1	9,6 ± 1,0	8,7 ± 2,2	43,1 ± 10,8
8,0	468 ± 117	22,7 ± 3,6	9,0 ± 2,3	9,2 ± 2,3	7,4 ± 0,7	3,9 ± 1,0	35,4 ± 8,8
Фон*	74	19,2	3,6	9,1	5,9	2,0	18,0

Примечание. * – фон для почв северной Карелии, по [Федорец и др., 2008].

трофы, политрофы, хищники, нематоды-фитотрофы – паразиты растений и ассоциирующие с растением [Yeates et al., 1993]. Индекс зрелости сообщества нематод рассчитывали по формуле: $\sum MI = \sum_{i=1}^{n} v_{(i)} \times f_{(i)}$, где n – количество таксонов, $v_{(i)}$ – значение i-го таксона, $f_{(i)}$ – частота этого таксона. Подсчитывали количество родов нематод в пробе. Каждый таксон имел значение от 1 до 5 по шкале с-р Бонгерса [Bongers, 1990]. Суммировали значения всех родов и рассчитывали индекс зрелости.

Наряду с этим вычисляли индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть: индекс обогащения (Enrichment index, EI), индекс структурирования (Structure index, SI), индекс пути разложения органического вещества (Channel index, CI) в почве [Ferris et al., 2001]. Индексы вычисляли на основе плотности популяций, состава трофических групп и функциональных комплексов нематод. Условия почвенной трофической сети изображали в двумерном пространстве, в котором значения индексов SI и EI откладывали по осям абсцисс и ординат соответственно. Полученный фаунистический профиль состоит из четырех квадратов, характеризующих высоконарушенную почвенную экосистему (квадрат A), низкий/средний уровень нарушенности (B), ненарушенную (C) и экосистему в условиях стресса (D).

Результаты и их обсуждение

Проведенные исследования показали, что в почве всех обследованных участков тяжелые металлы по их валовому содержанию образуют следующий ряд (в порядке убывания): Mn > Cr ≥ Zn > Ni ≥ Cu > Pb > Co. Причем в почве участков, расположенных в 0,5 и 4 км от ГОК, концентрация указанных металлов была в 1,7–4,4 раза выше фоновых для Карелии значений, тогда как в 8 км от него лишь содержание Ni, Cr, Co превышало фон в 2–2,5 раза (табл. 1).

В ходе промышленного освоения Костомукшского месторождения железных руд и строительства ГОК происходило частичное или полное уничтожение естественного почвенно-растительного покрова и образование новых для региона вторичных местообитаний, на которых сформировались изученные нами травянистые луговидные сообщества.

Анализ флоры в изученных растительных сообществах показал, что в них произрастают 50 видов сосудистых растений, относящихся к 47 родам и 19 семействам (табл. 2). Наибольшее количество видов принадлежит семействам *Poaceae* (12 видов), *Asteraceae* (10 видов) и *Fabaceae* (7 видов). Причем на участке, удаленном на расстояние 8 км от ГОК, произрастали растения, относящиеся к 17 семействам, тогда как в 4 и 0,5 км от него – лишь к 10 и 8 семействам соответственно. При этом виды семи семейств – *Poaceae, Fabaceae, Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Onagraceae*, *Polygonaceae* и *Equisetaceae* – выявлены на всех изученных участках. Представители семейств *Scrophulariaceae* и *Ranunculaceae* обнаружены в 4 и 8 км от ГОК, а виды остальных семейств – только на участке, удаленном на расстояние 8 км от комбината.

Наибольшим видовым разнообразием (34 вида) характеризовались сообщества, расположенные в 8 км от комбината. При приближении к источнику загрязнения отмечено уменьшение общего числа видов (до 24), причем в большей степени – за счет представителей группы разнотравья (см. табл. 2).

Анализ экобиоморфной структуры флоры не выявил значительных различий между изученными участками: преобладающей жизненной формой во всех сообществах были многолетние травы. Большинство из них относится к мезофитам и мезотрофам (табл. 3).

Общее проективное покрытие оказалось довольно высоким на всех участках (70–83 %) и не зависело от расстояния до источника загрязнения. Тем не менее встречаемость и проективное покрытие отдельных видов в сообществах несколько различались. Так, только 12 видов из общего списка сосудистых растений присутствовали во всех сообществах, 12 видов – лишь на участке в 8 км от ГОК, 7 видов – в 4 км и 3 вида – только в 0,5 км.

Таблица 2. Проективное покрытие (%) видов в травянистых сообществах, расположенных на разном расстоянии до источника загрязнения

Семейство	Вид	Расстояние до ГОК, км		
		0,5	4,0	8,0
Poaceae	*Agrostis capillaris* L.	+	3	5
	Alopecurus pratensis L.	–	–	+
	Calamagrostis epigeios (L.) Roth.	+	5	–
	Dactylis glomerata L.	+	+	15
	Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	20	15	3
	Digraphis arundinacea (L.) Trin.	–	–	+
	Elytrigia repens (L.) Nevski	–	3	+
	Festuca pratensis Huds.	–	+	–
	Molinia caerulea (L.) Moench	+	–	–
	Phleum pratense L.	5	10	5
	Poa pratensis L.	15	3	–
	Schedonorus arundinaceus (Schreb.) Dumort.	–	+	–
Fabaceae	*Amoria repens* (L.) C. Presl	+	5	+
	Lathyrus pratensis L.	–	+	5
	Lathyrus tuberosus L.	–	+	–
	Lotus corniculatus L.	30	–	–
	Melilotus albus Medik.	+	–	–
	Trifolium pratense L.	+	10	+
	Vicia cracca L.	+	+	+
Asteraceae	*Achillea millefolium* L.	+	+	+
	Cirsium setosum (Willd.) Bess.	–	3	3
	Hieracium umbellatum L.	+	+	–
	Hieracium vulgatum Fries	–	–	+
	Leucanthemum vulgare Lam.	+	+	+
	Solidago virgaurea L.	+	–	+
	Tanacetum vulgare L.	+	+	
	Taraxacum officinale Wigg. s. l.	+	+	+
	Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	–	+	–
	Tussilago farfara L.	3	5	10
Scrophulariaceae	*Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli	–	3	+
	Linaria vulgaris Mill.	–	–	+
	Rhinanthus minor L.	–	+	–
Caryophyllaceae	*Cerastium holosteoides* Fries	–	+	–
	Stellaria graminea L.	+	–	+
Onagraceae	*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	+	–	10
	Epilobium adenocaulon Hausskn.	–	+	–
Polygonaceae	*Rumex acetosa* L.	+	–	+
	Rumex confertus Willd.	–	+	+
Apiaceae	*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.	–	–	3
Boraginaceae	*Echium vulgare* L.	–	–	+
Equisetaceae	*Equisetum arvense* L.	+	5	+
Geraniaceae	*Geranium pratense* L.	–	–	5
Lamiaceae	*Prunella vulgaris* L.	–	–	5
Parnassiaceae	*Parnassia palustris* L.	–	–	+
Plantaginaceae	*Plantago major* L.	–	+	–
Polemoniaceae	*Polemonium caeruleum* L.	+	–	–
Ranunculaceae	*Ranunculus acris* L.	–	+	3
Rosaceae	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.	–	–	1
Rubiaceae	*Galium album* Mill.	–	–	10
Urticaceae	*Urtica dioica* L.	–	–	+

Примечание. «–» – отсутствие вида; «+» – проективное покрытие менее 1 %.

На участках, расположенных в 8 км от комбината, содоминантами являлись *Dactylis glomerata* L. и виды, относящиеся к группе разнотравья, – *Tussilago farfara* L., *Chamaenerion angustifolium* L. и *Galium album* Mill. В формировании сообществ, находящихся на расстоянии 0,5 и 4 км от предприятия, значительную роль играли только представители двух семейств – *Poaceae* и *Fabaceae*. В частности, на участках, расположенных в 0,5 км от комбината, доминирующее положение занимал *Lotus corniculatus* L., а содоминантами являлись *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Poa pratensis* L. В сообществах, удаленных на расстояние 4 км от предприятия, содоминировали следующие виды: *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense* L. и *Trifolium pratense* L.

В целом при приближении к ГОК в изученных сообществах проективное покрытие растений групп злаков и бобовых увеличивалось (от 28 до 40 % и от 5 до 30 % соответственно), а разнотравья, напротив, снижалось (от 50 до 5 %).

Таблица 3. Экобиоморфная характеристика флоры (% от общего числа видов) в зависимости от расстояния до источника загрязнения

Группа растений	Расстояние до ГОК, км		
	0,5	4,0	8,0
Биоморфы:			
многолетние травы	95	96	97
однолетние травы	5	4	3
По отношению к воде:			
гигромезофиты	0	4	6
мезофиты	91	89	84
мезоксерофиты	0	4	4
ксеромезофиты	9	3	6
По трофности:			
олиготрофы	4	3	3
олигомезотрофы	14	19	18
мезотрофы	82	78	79

Уменьшение числа видов сосудистых растений в травянистых сообществах с приближением к источнику загрязнения было обнаружено и другими авторами [Мордвина и др., 2005; Жуйкова, 2009]. При этом в списках видов, обнаруженных вблизи промышленных предприятий, оказались виды, выполняющие одинаковую роль в формировании растительных сообществ. В частности, такие как *Agrostis capillaris* L., *Deschampsia cespitosa, Trifolium pratense*, *Vicia cracca* L., *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. и *Tussilago farfara* L., характеризовались также высокой встречаемостью, а виды семейств *Poaceae* (*Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Deschampsia cespitosa, Poa pratensis* L.) и *Fabaceae* (*Amoria repens* (L.) C. Presl, *Trifolium pratense*) являлись содоминантами в сообществах на территориях вокруг промышленных предприятий в окрестностях г. Ревды и г. Нижнего Тагила [Уманова, 2000; Жуйкова и др., 2002, 2008]. Авторы полагают, что на загрязненных территориях произрастают виды растений с широкой экологической амплитудой, характеризующиеся высокой интенсивностью вегетативного и семенного возобновления, конкурентоспособностью, устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды. При этом способность ряда видов семейства *Poaceae* (*Agrostis capillaris, Deschampsia cespitosa, Phleum pratense*) расти в непосредственной близости от промышленных предприятий, в выбросах которых содержатся Cu, Zn, Cd и Pb, обусловлена их высокой металлоустойчивостью [Парибок, 1983; Atabaeva, Sarsenbaev, 2004; Титов и др., 2007].

Накопление надземной биомассы растениями служит одним из важных показателей состояния фитоценоза при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды. Нами выявлено, что по мере приближения к ГОК существенно снижается продуктивность надземной фитомассы изученных сообществ (рис. 1), что согласуется с результатами исследований других авторов, полученными для луговых фитоценозов, находящихся в условиях промышленного загрязнения [Жуйкова и др., 2002; Мордвина и др., 2005]. Уменьшение надземной биомассы обусловлено в определенной мере как изменением видового состава, так и уменьшением размеров растений, слагающих фитоценоз. В частности, в условиях промышленного загрязнения почв тяжелыми металлами у растений *Plantago major* L., *Phleum pratense*., *Taraxacum officinale* выявлено уменьшение высоты побега и размеров листовой пластинки [Максимова и др., 2007; Казнина и др., 2009; Жуйкова, 2009].

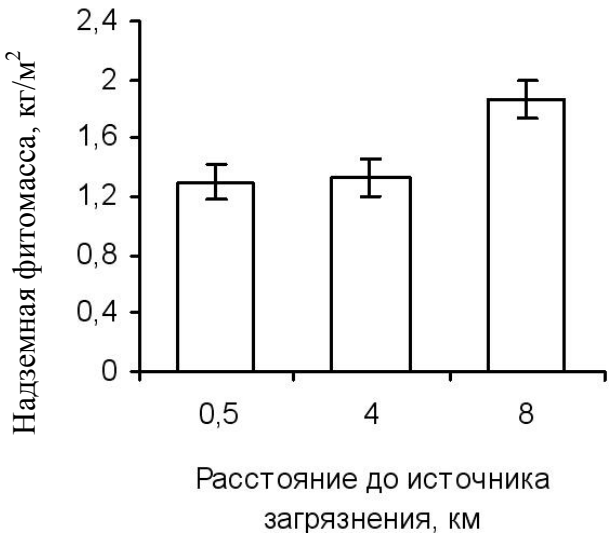


Рис. 1. Надземная фитомасса травянистых сообществ в зависимости от расстояния до источника загрязнения

Характеристика сообществ почвенных нематод. Известно, что растения составляют основу трофической системы в биоценозах, поэтому взаимоотношения растений с почвенными организмами особенно значимы для них. Важные позиции в качестве прямых и опосредованных потребителей в почвенных пищевых цепях занимают нематоды. Они участвуют в минерализации веществ и создании почвенного плодородия [Стриганова, 1980; Ferris et al., 2001; Griffiths et al., 2004; Ruess, Ferris, 2004].

Проведенные исследования показали, что фауна почвенных нематод изученных участков

довольно разнообразна и включает представителей 38 видов, относящихся к 32 родам. С приближением к источнику загрязнения их видовое разнообразие снижалось с 35 (в 8 км) до 23 и 19 видов (в 4 и 0,5 км соответственно). Общая же численность нематод на участке вблизи ГОК, наоборот, увеличивалась в 3,8 и 2,9 раза по сравнению с участками, удаленными от него на 4 и 8 км соответственно (рис. 2). Кроме того, на участках, расположенных в 0,5 км от комбината, сообщества нематод имели самые низкие показатели индекса зрелости (2,1 против 2,5 и 2,7 на более отдаленных участках). В почве данного биотопа обитали нематоды, имеющие низкие значения (1, 2, 3) по с-р шкале Бонгерса. Они составляли 95 % от общего количества выявленных особей. Это менее специализированные, но более устойчивые к неблагоприятным условиям среды виды с коротким жизненным циклом [Bongers, 1990; Yeates et al., 1993]. В фауне близко расположенного к ГОК участка на долю нематод со значением 4 по шкале Бонгерса приходилось 5 %, а нематоды со значением 5 отсутствовали. В фауне участков, удаленных на 4 и 8 км от предприятия, нематоды с высоким значением по шкале Бонгерса (4 и 5) составляли 20–26 %. Данные таксоны считаются K-стратегами, их численность сокращается или они вообще исчезают при стрессовых ситуациях [Bongers, 1990; Ferris et al., 2001]. В целом в почве участка, загрязненного тяжелыми металлами, сообщество нематод является менее разнообразным и стабильным, но более многочисленным, чем в почве других участков, что согласуется с данными, полученными в этом отношении для лесных биоценозов [Матвеева и др., 2008].

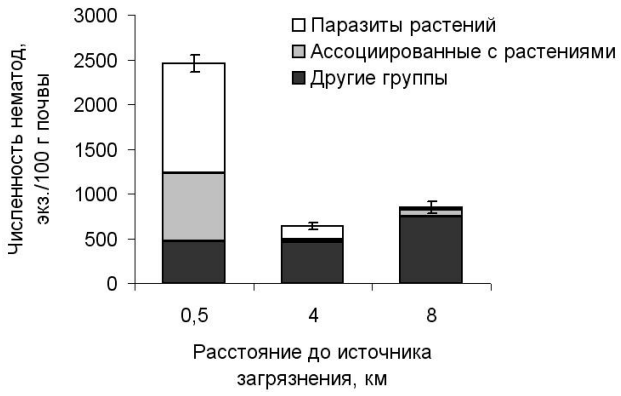


Рис. 2. Общая численность нематод и численность нематод, связанных с растениями, в зависимости от расстояния до источника загрязнения

Выявлены также изменения в эколого-трофической структуре сообществ нематод. Например, на участке, расположенном в 8 км от ГОК, среди нематод доминировала группа бактериотрофов, субдоминантами выступали микотрофы и политрофы (табл. 4), что характерно для фоновых травянистых сообществ на данной широте. В непосредственной близости от комбината в почвенной фауне господствовали нематоды, трофически связанные с живыми растениями (см. рис. 2). Их численность была в 10,7 и 19,3 раза выше по сравнению с удаленными участками. Причем доминирующей становится группа фитопаразитов (49,7 % от общего количества нематод), в основном за счет увеличения численности одного вида – *Paratylenchus nanus* (Cobb 1923), являющегося паразитом луговых трав.

Таблица 4. Характеристика сообществ нематод в зависимости от расстояния до источника загрязнения

Показатель	Расстояние до ГОК, км		
	0,5	4,0	8,0
Количество родов	19	19	30
Индекс зрелости	2,1	2,7	2,5
Экологические индексы:			
CI	18,6	11,0	35,4
SI	36,8	94,2	75,4
EI	70,5	69,5	48,4
Трофическая структура (экз./100 г почвы):			
Бактериотрофы	310	152	457
Микотрофы	144	26	140
Политрофы	0	234	127
Хищные	11	43	23
Нематоды, ассоциирующие с растением	767	30	73
Паразиты растений	1233	155	30

Обнаруженное нами увеличение численности паразитов растений отмечалось также при внесении в почву азотных удобрений, химической мелиорации почв [Соловьева и др., 1989; Wasilewska, 1997], а также при промышленном загрязнении почвы тяжелыми металлами [Yeates et al., 1994; Pen-Mouratov et al., 2008].

Следует отметить, что в большинстве случаев промышленное загрязнение почвы тяжелыми металлами действует не непосредственно на почвенную биоту, а косвенно, нарушая среду их обитания, а также через изменения режима трофики [Хотько и др., 1982], что в определенной мере обусловлено составом растительных сообществ. Нами показано, что на участке, удаленном на расстояние 8 км от ГОК, растительные сообщества характеризуются наибольшим видовым разнообразием. При этом злаки содоминируют с представителями разнотравья. Данные сообщества также характеризуются наибольшим разнообразием нематод, представленных основными эколого-трофическими группами. При приближении к источнику загряз-

нения наблюдается снижение видового разнообразия растительных сообществ и параллельно происходят преобразования в сообществах почвообитающих нематод. Причем наиболее значительны эти изменения на участке, расположенном в 0,5 км от ГОК. Возникает предположение о неслучайности данного явления. На это указывает факт возрастания численности в сообществе нематод загрязненной зоны представителей группы, трофически связанной с живыми растениями. При этом доминантом является *Paratylenchus nanus* – паразит луговых трав. Резкое повышение численности нематод-фитопаразитов, в том числе рода *Paraty lenchus,* может быть связано с увеличением проективного покрытия злаков и бобовых в непосредственной близости от ГОК, поскольку нематоды семейства *Paratylenchidae* более тесно связаны со злаками и бобовыми [Соловьева и др., 1989]. Как известно, злаки часто являются хозяевами паразитических видов нематод [Курт и др., 1980; Соловьева, 1986; Волкова, 1998; Буторина и др., 2007]. Кроме того, преобладание фитопаразита *Paratylenchus nanus* выявлено в почве луговых экосистем, подверженной влиянию выбросов промышленных предприятий [Хотько и др., 1982; Wasilewska, 1997].

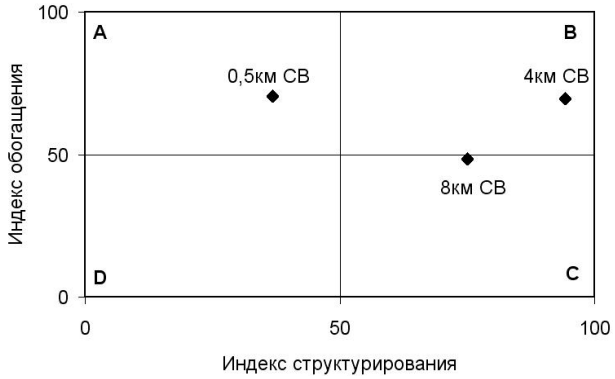


Рис. 3. Фаунистический профиль, характеризующий почвенную трофическую сеть травянистых биоценозов в зоне воздействия Костомукшского ГОК:

A – высоконарушенная почвенная экосистема, B – низкий/средний уровень нарушенности, C – ненарушенная, D – экосистема в условиях стресса (по [Ferris et al., 2001])

С другой стороны, питаясь на корнях растений, нематоды-фитопаразиты ослабляют и повреждают растения, что приводит к снижению биомассы их подземных и надземных органов [Соловьева, 1972; Груздева, Харин, 1997]. Увеличение численности нематод могло явиться также одной из причин отмеченного нами уменьшения продуктивности надземной фитомассы сообщества вблизи ГОК. Следовательно, в данном случае прослеживается опосредованное влияние тяжелых металлов на растительность через изменение трофических связей в сообществах почвенных нематод.

Расчет экологических индексов [Ferris et al., 2001] показал, что на участке, расположенном на расстоянии 0,5 км от комбината, высокое значение имеет индекс EI, характеризующий чувствительность нематод R-стратегов к возрастанию доступности пищевого ресурса, тогда как индекс структурирования пищевой сети SI, напротив, был низким (см. табл. 4). Участки, расположенные в 4 и 8 км от комбината, характеризуются усложнением и большей зрелостью почвенной пищевой сети. На основе этих показателей изученные биотопы располагаются в разных квадратах фаунистического профиля (рис. 3). Так, почвенная трофическая сеть биотопа, расположенного в 0,5 км от ГОК, рассматривается как нарушенная, а в 4 и 8 км от него – средненарушенной и ненарушенной соответственно. В целом рассчитанные на основе плотности популяций состава трофических групп и функциональных комплексов нематод экологические индексы подтверждают, что биотоп, расположенный в 0,5-километровой зоне, прилегающей к ГОК, испытывает наибольшее негативное воздействие со стороны промышленного предприятия.

Заключение

На основании проведенного исследования установлено, что в районе промышленного загрязнения, обусловленного выбросами Костомукшского ГОК, формируются вторичные травянистые сообщества. Они характеризуются довольно сходной экобиоморфной структурой и высоким общим проективным покрытием. При приближении к комбинату уменьшается количество видов в сообществах, главным образом за счет видов растений группы разнотравья, снижается накопление надземной биомассы. При этом ведущая роль в формировании сообществ, расположенных в 0,5 и 4 км от ГОК, принадлежит представителям семейств *Poaceae* и *Fabaceae*.

В изученных сообществах выявлены также признаки воздействия выбросов комбината на почвенную фауну нематод, которые наиболее отчетливо проявились на участке в 0,5 км от него. Наблюдается обеднение фауны, снижение индекса степени зрелости сообщества, исчезновение видов отдельных эколого-трофических групп, но увеличивается общая численность нематод за счет представителей фитотрофов. При этом доминирующее положение занимает *Paratylenchus nanus* – паразит луговых трав.

Полученные результаты позволяют также предположить, что в условиях промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами уменьшение продуктивности надземной фитомассы травянистых сообществ связано как с прямым ингибирующим действием металлов на растения, так и с опосредованным влиянием на растения через трофические цепи – увеличением численности нематод-фитофагов в сообществе почвенных нематод.

Рассчитанные на основе плотности популяций, состава трофических групп и функциональных комплексов нематод экологические индексы подтверждают, что биотоп, расположенный в 0,5-километровой зоне вокруг ГОК, испытывает наибольшее отрицательное воздействие со стороны промышленного предприятия.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»), Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» (№ 01201262102), гранта РГНФ № 13-06-00414.

Литература

Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб.: ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.

Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК СССР. 1989. 40 с.

Буторина Н. Н., Чижов В. Н., Уразбахтин З. М., Андреев С. Изучение фауны корневых эктопаразитов газонных трав // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск: Издательский дом «ПИН». 2007. С. 28.

Волкова Т. В. Фитопаразитические нематоды луговых ценозов, кормовых трав и пастбищ, их трофические связи с растениями-хозяевами // Взаимоотношения паразита и хозяина: тезисы докл. Всерос. научн. конф. (Москва, 8–10 декабря 1998 г.). М., 1998. С. 13.

Горышина Т. К. Экология растений. Л.: Изд-во ЛГУ. 1991.189 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2008 году / Мин-во сельского, рыбного хозяйства и экологии РК. Петрозаводск: Издательский дом «Карелия», 2009. 288 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году / Мин-во сельского, рыбного хозяйства и экологии РК. Петрозаводск: Издательский дом «Карелия», 2010. 296 с.

Груздева Л. И., Харин В. Н. Влияние фосфатного режима низинных торфяных почв на сообщества нематод // Почвоведение. 1997. № 6. С. 717–722.

Жиров В. К., Голубева Е. И., Говорова А. Ф., Хаибатаев А. Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.

Жуйкова Т. В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.

Жуйкова Т. В., Мордвина Е. С., Баймашева А. О., Фриз О. А. Фитоиндикация и промышленный регион // Биота горных территорий: история и современное состояние: материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 15–19 апреля 2002 г.). Екатеринбург, 2002. С. 53–65.

Жуйкова Т. В., Мелинг Э. В., Безель В. С. Реакция луговых сообществ на токсическое действие среды // Урбоэкосистемы. Проблемы и перспективы развития: материалы III междунар. науч.-практ. конф. (Ишим, 21–22 марта 2008 г.). Ишим, 2008. С. 51–55.

Загуральская Л. М. Использование биохимических показателей для оценки степени техногенной деградации почв // Почвенные ресурсы Карелии, их рациональное использование и охрана (экологические проблемы). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1992. С. 132–142.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки растений *Phleum pratense* L. // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экспериментальная биология». Петрозаводск. 2009. № 3. С. 50–55.

Курт Л. А., Чижов В. Н., Зотова З. Я., Иноземцев В. В. Нематоды луговых и пастбищных трав // Сельское хозяйство за рубежом. 1980. № 9. С. 25–29.

Лазарева И. П. К вопросу о химическом загрязнении почв // Почвенные ресурсы Карелии, их рациональное использование и охрана (экологические проблемы). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1992. С. 102–131.

Лазарева И. П., Кучко А. А., Кравченко А. В., Габукова В. В., Литинский П. Ю., Поташева М. А., Калинкина Н. М. Влияние аэротехногенного загрязнения на состояние сосновых лесов Северной Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1992. 52 с.

Литинский П. Ю. Оценка динамики деградации лесов в зоне воздействия выбросов Костомукшского ГОКа дистанционными методами // Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1996. С. 182–192.

Максимова Е. В., Косицина А. А., Макурина О. Н. Влияние антропогенных факторов химической природы на некоторые эколого-биохимические характеристики растений // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2007. № 8 (58). С. 146–152.

Матвеева Е. М., Груздева Л. И., Коваленко Т. Е., Сущук А. А. Почвенные нематоды как биоиндикаторы техногенного загрязнения таежных экосистем // Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография. Вып. 14. Петрозаводск, 2008. С. 63–75.

Медведева М. В. Биологическая диагностика аэротехногенного загрязнения почв северо-таежной подзоны Карелии (на примере Костомукшского ГОКа): автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2001. 25 с.

Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. М.: Гидрометеоиздат, 1981. 109 с.

Мордвина Е. С., Жуйкова Т. В., Арефьев Ю. В. Травянистые сообщества в условиях промышленного города // Экология: от генов до экосистем: матер. конф. молодых ученых (Екатеринбург, 25–29 апреля 2005 г.). Екатеринбург, 2005. С. 174–175.

Парибок Т. А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 82–99.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Сазонова Т. А., Теребова Е. Н., Галибина Н. А., Таланова Т. Ю., Шредерс С. М., Чиненова Л. А., Канючкова Г. К. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем северо-запада России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2001. С. 157–174.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 277 с.

Соловьева Г. И. Паразитические нематоды древесных и травянистых растений. Обзор рода *Paratylenchus* Micoletzky, 1922 (*Nematoda: Criconematidae*). Л.: Наука, 1972. 103 с.

Соловьева Г. И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 247 с.

Соловьева Г. И., Груздева Л. И., Козловска Я. Влияние минеральных удобрений на сообщества почвенных нематод. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1989. 136 с.

Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.

Уманова Н. Е. Особенности горизонтальной структуры луговых сообществ под влиянием выбросов медеплавильного завода // Биосфера и человечество: материалы конф. молодых ученых (Екатеринбург, 24–28 апреля, 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 280–283.

Федорец, Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии. Геохимический атлас. М.: Наука. 2008. 47 с.

Хотько Э. И., Ветрова С. Н., Матвеенко А. А., Чумаков Л. С. Почвенные беспозвоночные и промышленное загрязнение. Минск: Наука и техника, 1982. 264 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 426 с.

Щербаков Н. М., Зябченко С. С., Рябинин Н. И. Природные особенности лесов // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1977. С. 90–100

Шильцова Г. В., Ласточкина В. Г. Химический состав атмосферных выпадений в зоне влияния Костомукшского железнорудного горно-обогатительного производства (Северная Карелия). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. 59 с.

Atabaeva S. D., Sarsenbayev B. A. Contamination of soils and plants by heavy metals around metallurgic enterprises in east Kazakhstan // Проблемы физиологии растений Севера: тезисы докл. Междунар. конф. (Петрозаводск, 15–18 июня 2004 г.). Петрозаводск, 2004. С. 218.

Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.

Ferris H., Bongers T., de Goede R. G. M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. Vol. 18. P. 13-29.

Griffiths B. S., Van Der Putten W. H., De Ruiter P. C. The structure and function of food webs in soil // Nematology Monographs & Perspectives. 2004. Vol. 2. P. 515–527.

Merrington G., Alloway B. J. The flux of Cd, Cu, Pb and Zn in mining polluted soils // Water Air Soil Pollut. 1994. Vol. 73. P. 333–344.

Pen-Mouratov S., Shukurov N., Steinberger Y. Influence of industrial heavy metal pollution on soil free-living nematode population // Environ. Pollut. 2008. Vol. 152. P. 172–183.

Ruess L., Ferris H. Decomposition pathways and successional changes // Nematology Monographs & Perspectives. 2004. Vol. 2. P. 547–556.

Sanità di Toppi L., Gabbrielli R. Response to cadmium in higher plants. // Environ. Exp. Bot. 1999. Vol. 41. P. 105–130.

Wasilewska L. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russian Journal of Nematology. 1997. Vol. 5, № 2. P. 113–126.

Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M., Freckman D. W. & Georgieva S. S. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outlain for soil ecologists // J. of Nematology. 1993. Vol. 25, N 3. P. 315–331.

Yeates G. W., Orchard V. A., Speir T. W., Hunt J. L., Hermans M. C. C. Impact of pasture contamination by copper, chromium, arsenic timber preservative on soil biological activity // Biol. Fertil. Soils. 1994. Vol. 18. P. 200–208.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лайдинен Галина Федоровна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: Laidinen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Груздева Людмила Ивановна
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: gruzdeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович
председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Казнина Наталья Мстиславовна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Батова Юлия Валерьевна
научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: batova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Сущук Анна Алексеевна
младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: anna_sushchuk@mail.ru
тел.: (8142) 762706

Laidinen, Galina
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Gruzdeva, Ludmila
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: gruzdeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Titov, Alexandr
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

Kaznina, Natalia
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Batova, Yulia
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: batova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sushchuk, Anna
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: anna_sushchuk@mail.ru
tel.: (8142) 762706

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 27–37

*УДК 582.284:630*221.01*

СТРУКТУРА БИОТЫ МАКРОМИЦЕТОВ НА РАННИХ ЭТАПАХ ПОСЛЕРУБОЧНОЙ СУКЦЕССИИ

О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен

Институт леса Карельского научного центра РАН

В статье приводятся сведения о структуре биоты агарикоидных и афиллофороидных грибов на ранних этапах формирования лесных фитоценозов в местах сплошных рубок. На вырубках выявлено 137 видов макромицетов из 73 родов, 42 семейств и 10 порядков, а в прилегающих сосновых и еловых древостоях – 220 видов из 103 родов, 48 семейств, 11 порядков.

Ключевые слова: агарикоидные и афиллофороидные грибы, биоразнообразие, макромицеты, сплошные рубки, Республика Карелия.

O. O. Predtechenskaya, A. V. Ruokolainen. THE STRUCTURE OF THE MACROFUNGI BIOTA AT EARLY STAGES OF THE POST-FELLING SUCCESSION

Information about the structure of the Agaricoid and Aphyllophoroid biota at early stages of forest communities following clear-cutting is provided. 137 species of macrofungi belonging to 73 genera, 42 families, 10 orders were discovered in the clear-cut sites, and 220 species of 103 genera, 48 families, 11 orders were detected in nearby pine and spruce forests.

Key words: Agaricoid and Aphyllophoroid fungi, biodiversity, macrofungi, clear-cutting, Republic of Karelia.

Введение

Известно, что непременным компонентом лесных биогеоценозов, выполняющим функции редуцентов и в своей жизнедеятельности в разной мере связанным с древесными растениями, являются грибы нескольких эколого-трофических групп. По степени воздействия на лесную среду и биоразнообразие лесных экосистем в таежной зоне одно из первых мест, наряду с пожарами, принадлежит сплошным рубкам главного пользования. Лесная среда после проведения сплошных рубок изменяется коренным образом. Сложившийся древесный ярус, определявший до этого лицо лесного биогеоценоза, исчезает, и происходит резкая смена растительного покрова. Остается большое количество пней и порубочных остатков – субстрата для поселения дереворазрушающих грибов. На вырубках формируются новые фитоценозы со своеобразными и очень неоднородными условиями для развития макромицетов. Период лесовосстановления до формирования молодняков растягивается на длительный срок – 3–7 лет в средней, до 10–15 лет в северной тайге [Крышень, 2011], нередко с образованием производных лесных формаций, отличных от коренного древостоя: березняков, осинников, смешанных хвойных и хвойно-лиственных древостоев. И, как следствие, меняется соотношение трофических групп грибов. Многие

исследователи [Шубин, 1973, 1990; Бурова, 1986; Скрябина и др., 1988; Kropp, Albee, 1996; Durall et al., 2006; Junninen et al., 2006; Коткова, 2010; Bässler et al., 2010; Egli, 2011] отмечают, что под влиянием рубок снижается видовое разнообразие грибов, в том числе съедобных и связанных с мертвой древесиной.

Материалы и методы

В 2011–2012 гг. на 12 вырубках 1–10-летней давности в сосняках черничных и брусничных и ельниках черничных в Прионежском и Кондопожском районах Карелии нами проводилось изучение биоты агарикоидных и афиллофороидных грибов (табл. 1). На вырубках древесные остатки представлены в виде пней, веток (на волоках), фрагментов стволов лиственных пород (березы, ивы, осины), реже хвойных пород от 0,4 до 2,5–3 м. На некоторых участках в небольшом количестве оставлен сухостой и семенные деревья, а также выполнены посадки культур ели и сосны. На вырубках 6–10-летней давности есть возобновление ели, сосны, березы и осины, высотой 1–3 м. Для сравнения были обследованы примыкающие к ним, не затронутые рубкой древостои аналогичных типов леса, где имеются и сухостойные деревья, и валежные стволы хвойных и лиственных пород в разных стадиях разложения. На границе рубки и стены леса присутствуют многочисленные ветровальные стволы.

Результаты и обсуждение

На вырубках выявлено 137 видов агарикоидных и афиллофороидных базидиомицетов и аскомицетов из 73 родов, 42 семейств и 10 порядков (таксономия по системе базы данных *Index Fungorum* [2013]) (табл. 2). По числу видов и родов здесь доминируют 5 семейств: *Russulaceae* – 15 видов из 2 родов, *Polyporaceae* – 13 видов из 9 родов, *Cortinariaceae* – 9 из 1 и *Strophariaceae* – 9 из 7, *Fomitopsidaceae* – 8 из 4 соответственно, что составляет 40 % от общего числа видов и 30 % от общего числа родов. Остальные 15 семейств представлены 1–7 видами из 1–4 родов [Крутов, Руоколайнен, 2012].

С увеличением давности вырубки возрастает и видовое разнообразие грибов. Наибольшее количество видов отмечено на вырубках давностью 6–10 лет (109 видов) и 3–5 лет (51 вид), наименьшее – на вырубках давностью 1–2 года (44 вида) (рис. 1). Из них только 17 видов были общими для всех категорий вырубок. Это агарикоидные облигатные или факультативные гумусовые сапротрофы или ксилосапротрофы – *Ampulloclitocybe clavipes, Hypholoma fasciculare, Hygrophoropsis aurantiaca*, *Laccaria laccata, Lycoperdon perlatum, Paxillus involutus, Pluteus cervinus* и микоризообразователь *Leccinum scabrum*. Плодоношение подберезовика обыкновенного (*Leccinum scabrum*) объясняется, по-видимому, сохранением даже на свежих вырубках подроста березы. Из афиллофороидных сапротрофов отмечены *Antrodia serialis* и *A. sinuosa*, *Coltricia perennis*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Skeletocutis amorpha, Trametes pubescens* и *Trichaptum abietinum*.

Подавляющее большинство выявленных на вырубках ксилотрофов ассоциировано с крупными и мелкими слаборазложившимися остатками неубранной древесины и пнями лиственных (осины, березы, ольхи, ивы, рябины) и реже хвойных пород. На свежих (1–2-летних) вырубках были отмечены: *Cantharellus cibarius*, *Cerrena unicolor*, *Chondrostereum purpureum, Daedaleopsis confragosa, Hyphodontia alutaria, Gloiothele citrina, Phellinus conchatus, Schizophyllum commune,*

Таблица 1. Характеристика обследованных вырубок

№ ПП	Год рубки	Состав бывшего древостоя	Возраст древостоя, лет	Тип леса	Примечание
Кондопожский р-н					
1	2011	10СедБ, Ос	110–120	Сосняк черничный	ед. семенные деревья сосны
2	2007	8С1Б1Ос	120	Сосняк черничный влажный	ед. возобновление сосны и березы
3	2011	9С1БедОс	130–140	Сосняк брусничный	ед. семенные деревья сосны
4	2005	6С2Е1Б1Ос	120–140	Сосняк черничный	возобновление березы, осины
5	2005	5С3Е1Б1Ос	120–140	Сосняк черничный	возобновление березы, осины
6	2007	5С3Е1Б1Ос	120	Сосняк черничный	возобновление березы, осины
Прионежский р-н					
7	2005	6Е3Б1Ос	110–120	Ельник черничный	культуры ели
8	2008	7Е2Ос1Б	110–120	Ельник черничный	возобновление березы, осины
9	2007	7Е2Ос1Б	110–120	Ельник черничный	возобновление березы, осины
10	2003	8Е1С1Б	110–120	Ельник черничный	культуры сосны
11	2009	8Е1С1Б	180	Ельник черничный	культуры ели
12	2009	10Е	180	Ельник черничный	возобновление березы, осины

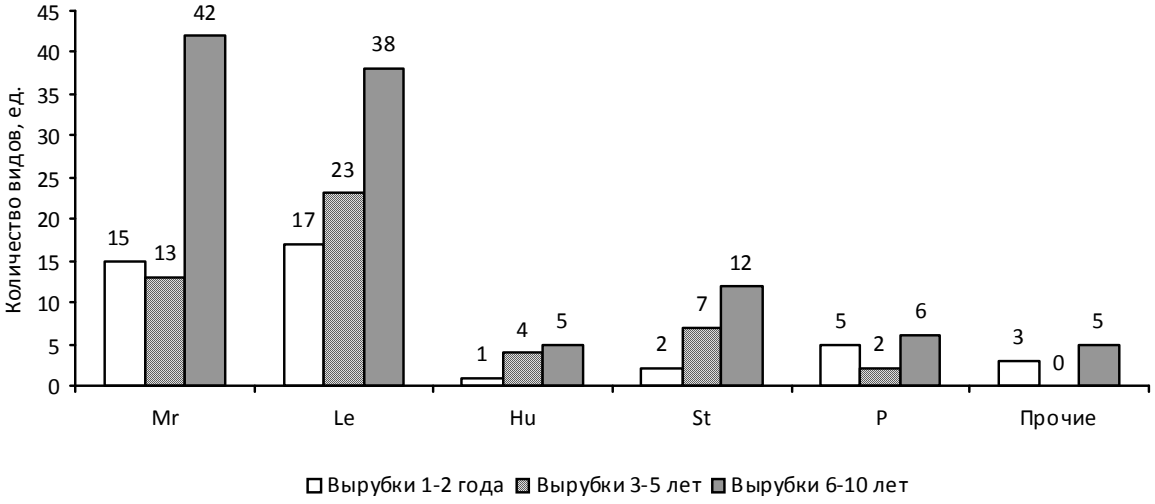


Рис. 1. Трофическая структура базидиомицетов на вырубках разного возраста

Условные обозначения: Mr – микоризообразователи, сапротрофы: Le – ксилотрофы, Hu – гумусовые, St – подстилочные, P – факультативные паразиты

Stereum sanguinolentum; часть этих видов, вероятно, присутствовали в сообществе до рубки. Также в изобилии плодоносит *Armillaria cepistipes* (опенок осенний серый) – потенциальный возбудитель корневой гнили лиственных пород. Некоторые виды грибов отсутствовали в первый год после рубки, а появились только во второй, и наоборот. Возможное объяснение этому связано с особенностями погоды (летний период 2011 г. был относительно засушливым, а 2012 г. – более влажным), а также с экологическими особенностями развития конкретных видов. Малое число видов на 1–2-летних вырубках объясняется сильным повреждением биотопа, нарушением напочвенного покрова, ограниченным количеством субстрата для развития сапротрофов и слабой степенью разложения древесных остатков.

На участках с давностью рубки более 6 лет, по сравнению со свежими, возрастает количество представителей всех групп, особенно агарикоидных сапротрофов (в первую очередь ксилосапротрофов) (см. рис. 1). Только на этих вырубках отмечено 3 вида афиллофороидных грибов: *Corticium roseum*, *Phellinus viticola, Stereum rugosum.*

В последующие годы резко увеличивается количество видов-микоризообразователей (от 14 видов на молодых вырубках до 44 на вырубках старше 6 лет). Таким образом, несмотря на значительное изменение биоты макромицетов на вырубках, при восстановлении древесного яруса происходит достаточно быстрое восстановление биоты агарикоидных грибов. Даже на свежих вырубках сохраняют свое плодоношение некоторые микоризообразователи (*Leccinum scabrum, Paxillus involutus* и др.).

На вырубках 6–10-летней давности отмечены виды, отсутствующие на других: *Amylocystis lapponica, Asterodon ferruginosus*, *Botryohypochnus isabellinus, Fomitopsis rosea, Ganoderma lipsiense, Hericium coralloides, Hyphodontia barba-jovis, Laxitextum bicolor, Phanerochaete laevis, Phellinus nigricans, Ph. tremulae, Polyporus varius, Postia alni, P. tephroleuca, Stereum hirsutum, Thelephora terrestris*, *Trametes trogii*. Особенность этих вырубок – наличие довольно высокого подроста лиственных пород (свыше 2,5 м), создающего затенение и микроклиматические условия для удержания влаги в крупных и мелких порубочных остатках, что способствует развитию перечисленных грибов. Важным фактором является то, что оставленная на вырубках древесина находилась уже в средней степени разложения. Кроме того, на этих вырубках отмечены плодовые тела микоризообразователей *Amanita pantherina, A. porphyria, Boletus betulicola, Clitocybe nebularis, Cortinarius croceus, C. decipiens* var*. decipiens, C. pholideus, C. semisanguineus, C. traganus, Entoloma rhodopolium, Hebeloma crustuliniforme, Lactarius aurantiacus, L. flexuosus* var*. flexuosus, L. vietus, Leccinum oxydabile, L. variicolor, Russula emetica, R. fragilis* var*. fragilis, R. puellaris, R. vesca, Stropharia hornemannii, Suillus bovinus, S. luteus, Tricholoma atrosquamosum* var*. atrosquamosum, Tylopilus felleus,* подстилочных сапротрофов *Calocybe fallax, Clitocybe dealbata, Gymnopus peronatus, Mycena inclinata* и ксилосапротрофов *Panellus stipticus, Xeromphalina campanella.*

Таблица 2. Встречаемость макромицетов на вырубках и в прилегающих древостоях

Вид	Вырубки	Давность рубки, лет			Прилегающие древостои	Трофическая группа
		1–2 года (ПП 1, 3 11, 12)	3–5 лет (ПП 2, 6 8, 9)	6–10 лет (ПП 4, 5 7, 10)		
Ascomycota, Pezizomycetes						
Порядок *Pezizales*						
Семейство *Discinaceae*						
Gyromitra infula (Shaeff.: Fr.) Fr.					+	Hu
Семейство *Helvellaceae*						
Helvella lacunosa Afzel.					+	Hu
Семейство *Pezizaceae*						
Aleuria aurantia (Pers.) Fuckel					+	Hu
Peziza badia Pers.					+	Hu
P. repanda Pers.	+		+	+	+	Le
Семейство *Pyronemataceae*						
Humaria hemisphaerica (F.H. Wigg.) Fuckel	+			+	+	Le
Scutellinia umbrorum (Fr.) Lambotte					+	Le
Basidiomycota, Agaricomycetes						
Порядок *Agaricales*						
Семейство *Agaricaceae*						
Chlorophyllum rhacodes (Vittad.) Vellinga*					+	Hu
Cystoderma amianthinum (Scop.) Fayod	+			+	+	St
Lepiota magnispora Murrill					+	Le
Lycoperdon excipuliforme (Scop.) Pers.					+	Hu
L. perlatum Pers.	+	+	+	+	+	St
L. pyriforme Schaeff.	+		+	+	+	Le
L. umbrinum Pers.	+			+	+	Hu
Macrolepiota procera var. *procera* (Scop.) Singer*					+	St
Семейство *Amanitaceae*						
Amanita fulva Fr.	+		+		+	Mr
A. muscaria var. *muscaria* (L.) Lam.	+		+	+	+	Mr
A. pantherina (DC.) Krombh.	+	+		+	+	Mr
A. porphyria Alb. et Schwein.	+			+	+	Mr
A. rubescens var. *rubescens* Pers.	+	+			+	Mr
A. virosa (Fr.) Bertill.					+	Mr
Семейство *Cortinariaceae*						
Cortinarius alboviolaceus (Pers.) Fr.					+	Mr
C. argentatus (Pers.) Fr.					+	Mr
C. armillatus (Fr.) Fr.	+	+			+	Mr
C. bolaris (Pers.: Fr.) Fr.	+		+		+	Mr
C. camphoratus (Fr.) Fr.					+	Mr
C. caperatus (Pers.) Fr.	+	+		+	+	Mr
C. cinnamomeus (L.) Fr.	+		+	+	+	Mr
C. collinitus (Pers.) Fr.					+	Mr
C. croceus (Schaeff.) Gray	+			+	+	Mr
C. decipiens var. *decipiens* (Pers.) Fr.	+			+	+	Mr
C. gentilis (Fr.) Fr.					+	Mr
C. pholideus (Fr.) Fr.	+			+	+	Mr
C. semisanguineus (Fr.) Gillet	+			+	+	Mr
C. traganus (Fr.) Fr.	+			+	+	Mr
Семейство *Cyphellaceae*						
Cheimonophyllum candidissimum (Berk. et M.A. Curtis) Singer					+	Le
Chondrostereum purpureum (Pers.) Pouzar	+	+				Pt
Семейство *Entolomataceae*						
Entoloma clypeatum f. *clypeatum* (L.) P. Kumm					+	Mr
E. rhodopolium (Fr.) P. Kumm.	+			+	+	Mr
Семейство *Hydnangiaceae*						
Laccaria bicolor (Maire) P.D. Orton	+			+	+	Mr
L. laccata (Scop.: Fr.) Berk. et Broome.	+	+	+	+	+	Mr
L. proxima (Boud.) Pat.	+		+	+	+	Mr
Семейство *Hygrophoraceae*						
Ampulloclitocybe clavipes (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys	+	+	+	+	+	St
Hygrocybe marchii (Bres.) Singer					+	Mr
Hygrophorus karstenii Sacc. et Cub.					+	Mr
H. olivaceoalbus (Fr.) Fr.					+	Mr

Incertae sedis						
Panaeolus semiovatus var. *semiovatus* (Sowerby) S. Lundell et Nannf.	+			+	+	Ec
Семейство *Inocybaceae*						
Crepidotus mollis (Schaeff.: Fr.) Staude					+	Le
Inocybe lacera var. *lacera* (Fr.) P. Kumm.	+		+	+	+	Hu
I. lanuginosa var. *lanuginosa* (Bull.) P. Kumm.	+		+		+	St
I. rimosa (Bull.) P. Kumm.	+		+	+	+	St
Семейство *Lyophyllaceae*						
Calocybe fallax (Sacc.) Redhead et Singer	+			+	+	St
Lyophyllum connatum (Schumach.) Singer,					+	Hu
L. decastes (Fr.) Singer					+	Hu
Семейство *Marasmiaceae*						
Gymnopus confluens (Pers.) Antonín, Halling et Noordel.	+		+		+	St
G. dryophilus (Bull.) Murrill	+		+	+	+	St
G. erythropus (Pers.) Antonín, Halling et Noordel.					+	St
G. peronatus (Bolton) Antonín, Halling et Noordel.	+			+	+	St
Marasmius androsaceus (L.) Fr.					+	Fd
M. rotula (Scop.) Fr.					+	Le
Rhodocollybia prolixa var. *distorta* (Fr.) Antonín, Halling et Noordel.					+	St
Семейство *Mycenaceae*						
Mycena epipterygia (Scop.) Gray	+			+	+	St
M. galericulata (Scop.) Gray	+			+	+	Fd
M. galopus var. *galopus* (Pers.) P. Kumm.					+	Fd
M. haematopus (Pers.) P. Kumm.					+	Le
M. inclinata (Fr.) Quél.	+			+	+	St
M. polygramma (Bull.) Gray					+	Le
M. pura (Pers.) P. Kumm.					+	St
M. stipata Maas Geest. et Schwöbel					+	Le
M. viridimarginata P. Karst.	+			+	+	Fd
Panellus stipticus (Bull.) P. Karst.	+			+	+	Le
Xeromphalina campanella (Batsch) Maire	+			+	+	Le
Семейство *Physalacriaceae*						
Armillaria cepistipes Velen.	+		+	+	+	Le
Семейство *Pleurotaceae*						
Pleurotus ostreatus (Jacq.) P. Kumm.					+	Le
P. pulmonarius (Fr.) Quél.	+		+	+	+	Le
Семейство *Pluteaceae*						
Pluteus cervinus (Schaeff.) P. Kumm.	+	+	+	+	+	Le
P. inquilinus Romagn.					+	Le
Семейство *Psathyrellaceae*						
Coprinellus domesticus (Bolton) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson					+	Ec
C. micaceus (Bull.) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson	+			+	+	Le
C. atramentaria (Bull.) Redhead, Vilgalys et Moncalvo	+		+	+	+	Hu
Lacrymaria lacrymabunda (Bull.) Pat.	+			+	+	St
Psathyrella candolleana (Fr.) Maire					+	Le
Семейство *Schizophyllaceae*						
Schizophyllum commune Fr.	+	+				P
Семейство *Strophariaceae*						
Agrocybe praecox (Pers.) Fayod					+	Hu
Galerina marginata (Batsch) Kühner	+		+	+	+	Hu
G. paludosa (Fr.) Kühner	+			+	+	M
G. pumila (Pers.) M. Lange					+	Le
Gymnopilus penetrans (Fr.) Murrill	+		+	+	+	Le
Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Quél.	+			+	+	Mr
Hypholoma capnoides (Fr.) P. Kumm.					+	Le
H. fasciculare (Huds.) P. Kumm. var. *fasciculare*	+	+	+	+	+	Le
H. lateritium (Schaeff.) P. Kumm.	+		+	+	+	Le
H. marginatum J. Schröt.					+	Le
H. udum (Pers.) Kühner					+	M
Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Singer et A.H. Sm.	+		+	+	+	Le
Pholiota aurivella (Batsch) P. Kumm.					+	Le
Ph. lenta (Pers.) Singer					+	Le

Продолжение табл. 2

Вид	Вырубки	Давность рубки, лет			Прилегающие древостои	Трофическая группа
		1–2 года (ПП 1, 3 11, 12)	3–5 лет (ПП 2, 6 8, 9)	6–10 лет (ПП 4, 5 7, 10)		
Ph. spumosa (Fr.) Singer					+	Le
Ph. squarrosa (Vahl) P. Kumm.*	+		+	+	+	Le
Ph. tuberculosa (Schaeff.) P. Kumm.					+	Le
Stropharia hornemannii (Fr.) S. Lundell et Nannf.	+			+	+	Le
Семейство *Tricholomataceae*						
Cantharellula umbonata (J.F. Gmel.) Singer	+		+		+	Mr
Clitocybe bresadolana Singer					+	St
C. dealbata (Sowerby) Gillet	+			+	+	St
C. gibba (Pers.: Fr.) P.Kumm.	+		+		+	St
C. nebularis (Batsch) P. Kumm.	+			+	+	St
Fayodia gracilipes (Britzelm.) Bresinsky et Stangl					+	-
Infundibulicybe geotropa (Bull.) Harmaja					+	Hu
Tricholoma atrosquamosum var. *atrosquamosum* (Chevall.) Sacc.	+			+	+	Mr
Tricholomopsis decora (Fr.) Singer	+	+			+	Le
Порядок *Boletales*						
Семейство *Boletaceae*						
Boletus betulicola (Vassilkov) Pilát et Dermek	+			+	+	Mr
B. edulis Bull.	+		+	+	+	Mr
B. pinophilus Pilát et Dermek					+	Mr
B. subtomentosus L.					+	Mr
Leccinum aurantiacum (Bull.) Gray					+	Mr
L. oxydabile (Singer) Singer	+			+	+	Mr
L. scabrum (Bull.) Gray	+	+	+	+	+	Mr
L. variicolor Watling	+			+	+	Mr
L. versipelle (Fr. et Hök) Snell	+	+		+	+	Mr
Tylopilus felleus (Bull.) P. Karst.	+			+	+	Mr
Семейство *Coniophoraceae*						
Coniophora arida (Fr.) P. Karst.	+	+	+			Le
C. olivacea (Fr.) P. Karst.	+		+	+	+	Le
Семейство *Gomphidiaceae*						
Chroogomphus rutilus (Schaeff.) O.K. Mill.	+			+	+	Mr
Gomphidius glutinosus (Schaeff.) Fr.	+			+	+	Mr
Семейство *Hygrophoropsidaceae*						
Hygrophoropsis aurantiaca (Wulfen) Maire	+	+	+	+	+	
Leucogyrophana mollusca (Fr.) Pouzar					+	Le
Семейство *Paxillaceae*						
Paxillus involutus (Batsch) Fr.	+	+	+	+	+	Mr
Семейство *Strobilomycetaceae*						
Chalciporus piperatus (Bull.) Bataille					+	Mr
Семейство *Suillaceae*						
Suillus bovinus (Pers.) Roussel	+			+	+	Mr
S. granulatus (L.) Roussel					+	Mr
S. luteus (L.) Roussel	+			+	+	Mr
S. variegatus (Sw.) Kuntze					+	Mr
Семейство *Tapinellaceae*						
Tapinella atrotomentosa (Batsch) Šutara	+	+		+	+	Mr
Порядок *Cantharellales*						
Семейство *Botryobasidiaceae*						
Botryohypochnus isabellinus (Fr.) J. Erikss.	+			+		Le
Семейство *Cantharellaceae*						
Cantharellus cibarius Fr.	+	+			+	Mr
Craterellus cornucopioides (L.) Pers.					+	Mr
Семейство *Clavulinaceae*						
Multiclavula mucida (Pers.) R.H. Petersen					+	Le
Семейство *Hydnaceae*						
Hydnum repandum L.					+	Mr
H. rufescens Pers.					+	Mr
Порядок *Corticiales*						
Семейство *Corticiaceae*						
Corticium roseum Pers.	+		+			Le
Mutatoderma mutatum (Peck) C.E. Gómez [= *Hyphoderma mutatum* (Peck) Donk]					+	Le

Порядок *Hymenochaetales*						
Семейство *Hymenochaetaceae*						
Asterodon ferruginosus Pat.	+			+		Le
Coltricia perennis (L.) Murrill	+	+	+	+	+	Hu
Inonotus obliquus (Ach. ex Pers.) Pilát					+	Pt
Phellinus chrysoloma (Fr.) Donk					+	Pt
Ph. conchatus (Pers.) Quél.	+	+				Pt
Ph. ferrugineofuscus (P. Karst.) Bourdot et Galzin					+	Le
Ph. igniarius (L.) Quél.					+	Pt
Ph. lundellii Niemelä					+	Le
Ph. nigricans (Fr.) P. Karst.	+			+	+	P
Ph. pini (Brot.) Bondartsev et Singer					+	Pt
Ph. populicola Niemelä					+	Pt
Ph. punctatus (P. Karst.) Pilát					+	P
Ph. tremulae (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov	+			+	+	Pt
Ph. viticola (Schwein.) Donk	+		+			Le
Tubulicrinis subulatus (Bourdot et Galzin) Donk					+	Le
Семейство *Schizoporaceae*						
Hyphodontia alutacea (Fr.) J. Erikss.	+	+				Le
H. alutaria (Burt) J. Erikss.	+	+			+	Le
H. barba-jovis (Bull.) J. Erikss.	+			+	+	Le
Порядок *Gloeophyllales*						
Семейство *Gloeophyllaceae*						
Gloeophyllum sepiarium (Wulfen) P. Karst.	+	+	+	+	+	Le
Gloeothele citrina (Pers.) Ginns. et G.W. Freemar [= *Gloeocystidiellum citrinum* (Pers.) Donk]	+	+				Le
Порядок *Gomphales*						
Семейство *Gomphaceae*						
Ramaria aurea (Schaeff.) Quél.					+	Mr
Порядок *Polyporales*						
Семейство *Fomitopsidaceae*						
Amylocystis lapponica (Romell) Bondartsev et Singer ex Singer	+				+	Le
Antrodia serialis (Fr.) Donk	+	+	+	+	+	Le
A. sinuosa (Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	Le
A. xantha (Fr.) Ryvarden					+	Le
Fomitopsis pinicola (Sw.) P. Karst.	+	+	+	+	+	P
F. rosea (Alb. et Schwein.) P. Karst.	+			+	+	Le
Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat.					+	Pt
Piptoporus betulinus (Bull.) P. Karst.					+	P
Postia alni Niemelä et Vampola	+			+	+	Le
P. fragilis (Fr.) Jüich					+	Le
P. guttulata (Peck ex Sacc.) Jülich	+		+	+	+	Le
P. lateritia Rennvall					+	Le
P. stiptica (Pers.) Jülich					+	Le
P. tephroleuca (Fr.) Jülich	+			+	+	Le
Pycnoporellus fulgens (Fr.) Donk					+	Le
Семейство *Ganodermataceae*						
Ganoderma applanatum (Pers.) Pat. [= *G. lipsiense* (Batsch) G.F. Atk.]	+			+		P
Семейство *Meripilaceae*						
Oxyporus corticola (Fr.) Ryvarden					+	Le
Семейство *Meruliaceae*						
Bjerkandera adusta (Willd.) P. Karst.	+	+		+	+	P
Crustoderma dryinum (Berk. et M.A Curtis) Parmasto					+	Le
Gloeoporus taxicola (Pers.) Gilb. et Ryvarden					+	Le
Merulius tremellosus Schrad.: Fr. [= *Phlebia tremellosa* (Schrad.) Nakasone et Burds.]						Le
Phlebia centrifuga P. Karst.					+	Le
Ph. radiata Fr.					+	Le
Ph. segregata (Bourdot et Galzin) Parmasto					+	Le
Steccherinum ochraceum (Pers.) Gray					+	Le
Семейство *Phanerochaete*						
Phanerochaete laevis (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden	+			+		Le
Семейство *Polyporaceae*						
Cerrena unicolor (Bull.) Murrill	+	+				P
Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt.	+	+				Le
Datronia mollis (Sommerf.) Donk					+	Le

Окончание табл. 2

Вид	Вырубки	Давность рубки, лет			Прилегающие древостои	Трофическая группа
		1–2 года (ПП 1, 3 11, 12)	3–5 лет (ПП 2, 6 8, 9)	6–10 лет (ПП 4, 5 7, 10)		
Fomes fomentarius (L.) Fr.	+	+	+	+	+	P
Lenzites betulina (L.) Fr.	+	+		+	+	Le
Polyporus varius Fr.	+			+		Le
Pycnoporus cinnabarinus (Jacq.) P. Karst.	+		+	+	+	Le
Rhodonia placenta (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel [= *Postia placenta* (Fr.) M.J. Larsen et Lombard]					+	Le
Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. et Pouzar	+			+		Le
Trametes hirsuta (Wulfen) Lloyd	+	+	+			Le
T. ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarden	+	+		+	+	Le
T. pubescens (Schumach) Pilát	+	+	+	+	+	Le
T. trogii Berk.	+			+		Le
Trichaptum abietinum (Dicks.) Ryvarden	+	+	+	+	+	Le
T. biforme (Fr.) Ryvarden [= *T. pargamenum* (Fr.) G. Cunn.]					+	Le
T. fuscoviolaceum (Ehrenb.) Ryvarden	+	+		+	+	Le
Порядок *Russulales*						
Семейство *Albatrellaceae*						
Albatrellus ovinus (Schaeff.: Fr.) Kotl. et Pouzar					+	Hu
Семейство *Auriscalpiaceae*						
Clavicorona pyxidata (Fr.) Doty					+	Le
Lentinellus micheneri (Berk. et M.A. Curtis) Pegler					+	Le
L. vulpinus (Sowerby) Kühner et Maire					+	Le
Семейство *Hericiaceae*						
Hericium coralloides (Scop.) Pers.	+			+		Le
Laxitextum bicolor (Pers.) Lentz	+			+		Le
Семейство *Russulaceae*						
Lactarius aurantiacus (Pers.) Gray	+			+	+	Mr
L. blennius (Fr.) Fr.					+	Mr
L. camphoratus (Bull.) Fr.					+	Mr
L. deliciosus (L.) Gray					+	Mr
L.deterrimus Gröger					+	Mr
L. flexuosus var. *flexuosus* (Pers.) Gray	+			+	+	Mr
L. helvus (Fr.) Fr.	+	+			+	Mr
L. lignyotus Fr.	+	+		+	+	Mr
L. necator (Bull.) Pers.					+	Mr
L. picinus Fr.					+	Mr
L. pubescens (Fr.) Fr.					+	Mr
L. resimus (Fr.) Fr.					+	Mr
L. rufus (Scop.) Fr.	+	+		+	+	Mr
L. torminosus (Schaeff.) Gray	+		+	+	+	Mr
L. trivialis (Fr.) Fr.	+		+		+	Mr
L. vietus (Fr.) Fr.	+			+	+	Mr
Russula aeruginea Fr.	+	+		+	+	Mr
R. brunneoviolacea Crawshay					+	Mr
R. claroflava Grove					+	Mr
R. decolorans (Fr.) Fr.					+	Mr
R. emetica (Schaeff.) Pers.	+			+	+	Mr
R. fragilis var. *fragilis* Fr.	+			+	+	Mr
R. gracillima Jul. Schaeff.					+	Mr
R. paludosa Britzelm.	+		+	+	+	Mr
R. puellaris Fr.	+			+	+	Mr
R. xerampelina (Schaeff.) Fr.	+	+		+	+	Mr
R. vesca Fr.	+			+	+	Mr
Семейство *Stereaceae*						
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	+			+	+	Le
S. rugosum Yasuda	+		+			Le
S. sanguinolentum (Alb. et Schwein.) Fr.	+	+				Pt
S. subtomentosum Pouzar					+	Lr
Порядок *Thelephorales*						
Семейство *Bankeraceae*						
Hydnellum ferrugineum (Fr.) P. Karst.					+	St
Семейство *Thelephoraceae*						
Thelephora terrestris Ehrh.	+			+	+	P
Всего видов	**137**	**44**	**50**	**109**	**220**	

Примечание. Ec – копротрофы, Fd – сапротрофы на опаде, Hu – гумусные, Le – сапротрофы на валежной древесине, M – сапротрофы на мху, Mr – микоризообразователи, P – факультативные паразиты, St – подстилочные сапротрофы, - – сведений о трофической группе не найдено,* – виды, включенные в Красную книгу Республики Карелия [2007]. Таксономия дана по системе базы данных *Index Fungorum* [2013].

Все найденные на вырубках афиллофороидные макромицеты выступают в качестве сапротрофов, поскольку они выполняют полезную функцию деструкторов древесного отпада, пней и порубочных остатков, хотя среди них имеется несколько видов – потенциальных биотрофов (факультативных паразитов и факультативных сапротрофов) – возбудителей стволовых и корневых гнилей ослабленных растущих деревьев в естественных древостоях. Это *Cerrena unicolor*, *Chondrostereum purpureum*, *Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Ganoderma applanatum, Phellinus conchatus, Ph. nigricans, Ph. tremulae, Schizophyllum commune, Stereum sanguinolentum*.

По связям с древесными породами моновалентными (т. е. связанными только с одной породой) симбионтами березы на вырубках являются 14 видов агарикоидных базидиомицетов, только с сосной связаны 13 видов, 5 – с елью. С сосной и березой связаны 9 видов, с елью и березой – 1, с сосной и елью – 3, а со всеми тремя древесными породами – 7 видов грибов. Поскольку видовое разнообразие грибов в окружающих вырубки древостоях значительно выше, то выше и разнообразие моно- и поливалентных микоризообразователей. Так, в целом в исследованных лесах обнаружено 18 моновалентных симбионтов березы, 21 – сосны, 9 – ели, с березой и сосной связаны 12 видов, с березой и елью – 2, с сосной и елью – 4, а со всеми тремя породами – 7 видов грибов.

Как и следовало ожидать, микобиота прилегающих сосновых и еловых древостоев более разнообразна, здесь выявлено 220 видов макромицетов (см. табл. 2). В таксономическом плане микобиота древостоев представлена 103 родами из 48 семейств и 11 порядков, заметно отличаясь от таковой на вырубках. Как и на вырубках, по числу видов и родов в данном случае также доминируют, но в другой очередности, семейства: *Russulaceae* – 27 видов из 2 родов, *Strophariaceae* – 18 из 8, *Fomitopsidaceae* – 15 из 7, *Cortinariaceae* – 14 из 1, *Hymenochaetaceae* – 12 из 4, *Mycenaceae* – 11 из 3 и *Polyporaceae* – 10 из 7. Кроме того, к ним приближаются семейства *Tricholomataceae* с 9 видами из 6 родов и *Meruliaceae* с 8 видами из 6 родов. Остальные семейства представлены меньшим числом видов и родов.

Из общего количества выявленных базидиомицетов только 24 вида афиллофороидных и 87 агарикоидных были встречены и на вырубках, и в древостоях, примыкающих к ним. В основном это ксилосапротрофы, развивающиеся на древесном отпаде и пнях (91 вид), микоризообразователи (85 видов) и подстилочные сапротрофы (19 видов). Разнообразие видов и их многочисленность по сравнению с вырубками обеспечивают в естественных примыкающих лесах разнообразные и доступные субстраты хвойных и лиственных пород в разной степени разложения (от сухостойных и только что упавших валежных стволов до почти разложившихся), развитый древесный ярус и сложившиеся микроклиматические и почвенные условия.

Анализ трофической структуры биоты (рис. 2) показывает, что по абсолютному количеству видов в не затронутых рубкой лесах выше разнообразие всех групп грибов, за исключением факультативных паразитов. В процентном же соотношении на вырубках несколько выше доля ксилосапротрофов (35 % в лесах и 37 %

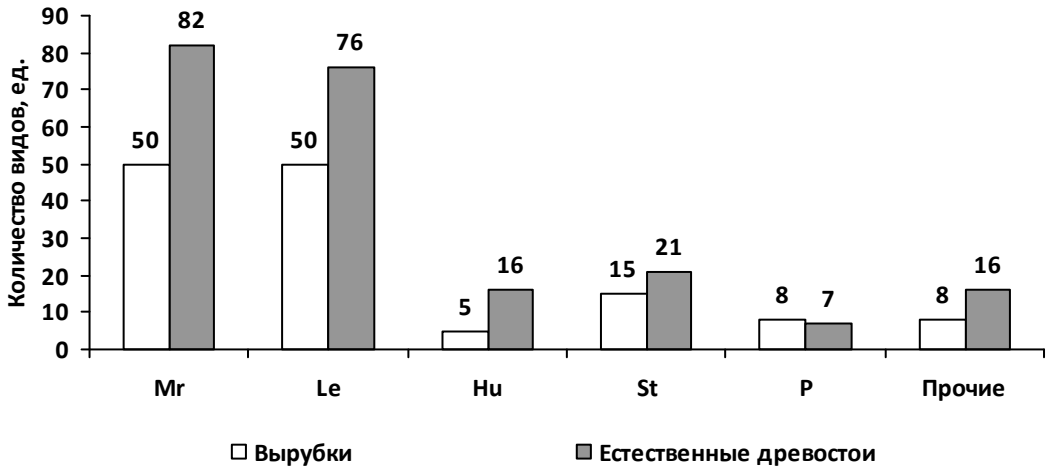


Рис. 2. Трофическая структура базидиомицетов естественных древостоев и вырубок

Условные обозначения: Mr – микоризообразователи, сапротрофы: Le – ксилотрофы, Hu – гумусовые, St – подстилочные, P – факультативные паразиты

на вырубках) и подстилочных сапротрофов (9 % и 11 % соответственно). Доля микоризообразователей одинакова (около 37 %), а вот доля гумусовых сапротрофов на вырубках почти в 2 раза ниже, чем в прилегающих древостоях (7 % в лесах и 4 % на вырубках), но можно ожидать, что с течением времени на сильно разложившихся порубочных остатках будут развиваться плодовые тела различных видов грибов из этой трофической группы.

В составе микобиоты вырубок отсутствовали или редко встречались представители рода *Phellinus,* такие как *Ph. chrysoloma*, *Ph. ferrugineofuscus*, *Ph. igniarius*, *Ph. lundellii*, *Ph. pini*, *Ph. populicola*, *Ph. punctatus*, а также *Inonotus obliquus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Piptoporus betulinus*, обычные во взрослых древостоях возбудители стволовых гнилей хвойных и лиственных пород. Кроме этого, необходимо отметить отсутствие на вырубках микоризообразователей *Albatrellus ovinus, Chalciporus piperatus*, *Craterellus cornucopioides, Hydnellum ferrugineum, Hydnum repandum* и *H. rufescens*, *Hygrophorus karstenii, H. olivaceoalbus*, *Ramaria aurea,* напочвенных сапротрофов *Infundibulicybe geotropa, Lyophyllum connatum, L. decastes, Mycena pura, Phaeolus schweinitzii, Rhodocollybia prolixa* var. *distorta,* вполне обычных в лесах среднетаежной подзоны. Также только в прилегающих древостоях встречены такие индикаторные виды высоковозрастных коренных лесов, как *Crustoderma dryinum, Gloeoporus taxicola, Phaeolus schweinitzii, Phellinus chrysoloma*, *Ph. ferrugineofuscus*, *Ph. lundellii, Ph. pini, Phlebia centrifuga, Postia lateritia, Pycnoporellus fulgens, Rhodonia placenta.*

Заключение

Таким образом, на вырубках 1–10-летней давности в сосняках брусничных и черничных и ельниках черничных выявлено 137 видов макромицетов из 73 родов, 42 семейств и 10 порядков. В целом на вырубках отмечено существенное обеднение микобиоты, в плане как видового, так и таксономического разнообразия, по сравнению с примыкающими к ним не затронутыми рубкой древостоями аналогичных типов леса. В последних микобиота представлена 220 видами из 103 родов, 48 семейств и 11 порядков.

Общими для вырубок и нетронутых древостоев были только 24 вида афиллофороидных и 87 видов агарикоидных грибов, в основном развивающихся на древесном отпаде и пнях. В составе микобиоты вырубок, в отличие от древостоев, отсутствовали или редко встречались представители патогенного комплекса (род *Phellinus* и др.), известные как возбудители стволовых гнилей хвойных и лиственных пород в высоковозрастных древостоях.

Восстановление микобиоты агарикоидных грибов на вырубках происходит достаточно быстро, на вырубках давностью более 6 лет наблюдается резкое увеличение количества видов из всех трофических групп, в том числе микоризообразователей. Оставленные на вырубках древесные порубочные остатки обеспечивают сохранение микобиоты, что ведет к их полному разложению и обогащению почвы микроэлементами, необходимыми для естественного возобновления леса.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».

Литература

Бурова Л. Г. Экология грибов-макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.

Коткова В. М. Афиллофоровые грибы в различных лесных местообитаниях Псковского модельного леса // Результаты исследований на территории Псковского модельного леса. СПб., 2010. С. 32–38.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Биота дендротрофных грибов лесных экосистем Республики Карелия на ранних стадиях антропогенной (послерубочной) сукцессии // Современная микологии в России. Т. 3. Материалы 3-го съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2012. С. 158–159.

Крышень А. М. Механизмы развития и устойчивости лесных растительных сообществ // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург, 2011. Т. 2. С. 116–119.

Скрябина А. А., Сенникова Л. С. Влияние антропогенного воздействия на видовой состав и урожайность съедобных грибов в лесных ценозах // Промысловая оценка и освоение биологических ресурсов. Киров, 1988. С. 139–145.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов и их использование. Л.: Наука, 1990. 197 с.

Bässler C., Müller J., Dzlock F. and Brandl R. Effects of resourse availability and climate on the diversity on wood-decaying fungi // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 822–832.

Durall D. M., Gamiet S., Simard S. W., Kudrna L., Sakakibarad S. M. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi // Canadian Journal of Botany. 2006. Vol. 84, N 6. P. 966–980.

Egli S. Mycorrhizal mushroom diversity and productivity – an indicator of forest health? // Annals of Forest Science. 2011. N 68. P. 81–88.

Index Fungorum. CABI Database. URL: http://www.indexfungorum.org, 2013 (дата обращения: 14.05.2013).

Kropp B. R., Albee S. The effects of silvicultural treatments on occurrence of Mycorrhizal sporocarps in a Pinus contorta forest: A preliminary study // Biological Conservation. 1996. Vol. 78. Is. 3. P. 313–318.

Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H. Assemblages of woodinhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pinedominated forests in Fennoscandia // Ecography. 2006. Vol. 29. P. 75–83.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Предтеченская Ольга Олеговна
ученый секретарь, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: opredt@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Руоколайнен Анна Владимировна
научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: annaruo@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Predtechenskaya, Olga
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: opredt@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Ruokolainen, Anna
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: annaruo@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 38–51

УДК 581.526.426.2:58.056 (470.1)

ТИПЫ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ РАСТЕНИЙ ПРИЗЕМНЫХ ЯРУСОВ В СОСНЯКАХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ ПО ГРАДИЕНТАМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Представлены результаты регрессионного анализа зависимостей проективного покрытия доминантов и детерминантов приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги Европейской России от климатических факторов по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки. Установлены основные типы подобных зависимостей, а также их отличия для одних и тех же видов в различных группах ассоциаций сосновых лесов.

К л ю ч е в ы е с л о в а: сосновые леса, климатические факторы, регрессионный анализ, широтная и меридиональная зональность, континентальность, субгекистотермы, микротермы, гемихионофиты, вид на границе ареала, средняя и северная тайга, Европейская Россия.

I. B. Kucherov. TYPES OF CHANGES IN THE PERCENT COVER OF GROUND LAYER PLANTS IN SCOTS PINE FORESTS OF NORTHERN AND MIDDLE TAIGA IN EUROPEAN RUSSIA ALONG CLIMATIC FACTOR GRADIENTS

The results of linear regression analysis of cover dependences of the ground layer dominant and determinant plants upon the meteorological factor data of the global remote sensing set are given for the Scots pine forests of northern and middle taiga of European Russia. The main types of such dependences are established together with the differences of the latter in the same species due to different groups of pine forest associations.

K e y w o r d s: pine forests, climatic factors, regression analysis, latitudinal and meridional zonation, continentality, subhecistotherms, microtherms, hemichionophytes, species at the distribution limits, middle and northern taiga, European Russia.

Введение

Средняя и северная тайга Европейской России, несмотря на формационное и физиономическое единство ее растительного покрова, при ближайшем рассмотрении оказывается неоднородной, в том числе с точки зрения климата. Помимо общепринятого широтного деления тайги на подзоны, а также полосы в их составе, на севере Европейской России возможно выделить и меридиональные секторы, сменяющие друг друга по градиенту океаничности-континентальности, с результирующим нарастанием суровости климата в направлении с юго-запада на се-

веро-восток. Возникает вопрос о реакции лесных растений на географически обусловленные изменения значений метеопараметров.

Ранее с использованием доминантно-детерминантного метода [Василевич, 1995] нами были классифицированы сосновые (из *Pinus sylvestris*) леса рассматриваемого региона. При этом для большинства ассоциаций и синтаксонов подчиненного ранга удалось установить закономерности их широтного и долготного распространения, включая наличие географически замещающих единиц. Так, в лишайниковых борах на песках, помимо хорошо известного замещения среднетаежной лишайниковой ассоциации северотаежной воронично-лишайниковой, в составе последней выделена особая крайнесеверотаежная субассоциация с детерминантами *Betula czerepanovii*, *Arctous alpina, Nephroma arcticum, Flavocetraria nivalis* etc. В долготном направлении как в сосняках лишайниковых и воронично-лишайниковых, так и в брусничных и воронично-брусничных выявлены замещающие «западные» (карельско-северодвинские) и «восточные» (печорские) варианты, соответственно с *Calluna vulgaris* либо *Calamagrostis epigeios* [Кучеров, Зверев, 2012]. В северотаежных воронично-черничных сосняках также выделяется «восточный» (двино-печорский) вариант с высоким постоянством *Equisetum sylvaticum, Polytrichum commune* и других гигромезофитов, нетипичных для «западного» (карельского) варианта [Кучеров, 2013].

В травяно-зеленомошной группе ассоциаций сосняк вейниковый (с *Calamagrostis arundinacea* и *Convallaria majalis*), заходящий в среднюю тайгу Карелии и юго-запада Архангельской обл., севернее и восточнее замещается костянично-брусничным, также развитым на легких почвах либо на обнажениях известняков и гипсов. В ассоциации сосняков хвощовых сфагновых, наряду с двумя среднетаежными карельско-северодвинскими субассоциациями, выделяется северотаежная прибеломорская с *Betula nana*; в бассейне р. Печоры ассоциация полностью выпадает.

Еще более сложно регионально дифференцирована ассоциация ключевых (дернистоосоковых либо молиниевых сфагновых) сосняков. В рамках кольско-карельской молиниевой (с господством *Molinia caerulea*) субассоциации var. Salix phylicifolia и var. typ. встречаются лишь в северной тайге, var. Frangula alnus – в средней. Горцовая (с господством *Bistorta major*) субассоциация замещает молиниевую в средней тайге восточнее р. Онеги. В то же время типичная субассоциация с господством *Carex cespitosa* s. l. изредка встречается во всех подзонах и секторах Европейского Севера [Кучеров, Кутенков, 2011]. В олиготрофных черничнобагульниковых сфагновых сосняках var. typ. с обилием *Vaccinium myrtillus* в Лапландии и к востоку от Тиманского кряжа замещается на var. Vaccinium uliginosum – сосняк голубичный [Кучеров, Кутенков, 2012].

Необходимо установить, подтверждаются ли эти закономерности на уровне видов – доминантов и детерминантов приземных ярусов соответствующих сообществ.

Непосредственное влияние климата на отдельные виды лесных растений, как правило, в общих чертах изучено лишь для деревьев-лесообразователей [Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981]. Для кустарничков, трав, мхов и лишайников в основном существуют лишь обобщенные оценки их зависимости от климатических факторов в виде фитоиндикационных шкал [Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1992] без привязки к конкретным синтаксонам. Многочисленные работы последних десятилетий, связанные с проблемой вероятного глобального потепления, как правило, также анализируют влияние климатических факторов на растения без учета их ценотического окружения [Соловьев, 2005]. В связи со сказанным при анализе зависимостей растений приземных ярусов сосновых лесов от климатических факторов мы стремимся: 1) учитывать различия между отдельными синтаксонами (группами ассоциаций, группами типов леса) и 2) одновременно опираться на регулярную сеть метеорологических данных.

Использованные данные, подходы и методы

В основу расчетов положено 1050 геоботанических описаний сосняков, выполненных автором при участии его товарищей по экспедициям в 1996–2010 гг. в средней и северной тайге Европейской России от Лапландии и Карелии до бассейна р. Печоры, частично также взятых из литературы [Морозова, Коротков, 1999]. Описания для каждого из географических пунктов объединены в следующие группы ассоциаций: сосняки лишайниковые (включая скальные), лишайниково-зеленомошные (брусничные и воронично-брусничные), зеленомошные (черничные, воронично-черничные), травяно-зеленомошные (вейниковые и костянично-брусничные); четыре сфагновые ассоциации – сосняки хвощовые, дернистоосоковые (включая молиниевые), вахтовые и багульниковые – рассматриваются порознь. Сосняки вороничные приморские, толокнянковые на доломитах и гипсах и кисличные на залежных землях исключены из обработки в силу их экологической специфики, долгомошные – ввиду переходного характера. Чтобы исключить

Таблица 1. Амплитуды климатических факторов на таежном севере Европейской России

Фактор	Размерность	Амплитуды значений факторов					
		1	2	A	B	C	В целом
n		10	8	8	7	3	18
Tjan	°C	-17,4–-10,0	-16,1–-12,5	-13,6–-10,0	-13,3–-12,3	-17,4–-15,9	-17,4–-10,0
Tjul	°C	15,9–17,7	13,0–16,7	13,0–16,7	16,4–17,7	15,9–16,8	13,0–17,7
Tann	°C	-1,9–2,7	-1,7–0,9	-1,7–2,7	0,3–1,5	-1,9–-0,8	-1,9–2,7
ΣT>10	°C	388–595	208–471	208–519	451–595	388–468	208–595
SET	°C	1289–1577	891–1337	891–1553	1050–1577	1168–1351	891–1577
Σd>0	дн.	143–188	141–167	141–188	159–172	143–153	141–188
Fl	дн.	80–124	78–122	78–124	82–109	80–87	78–124
Sn	см	45–95	44–61	45–61	44–62	56–95	44–95
Pn-m	мм	312–355	292–330	284–355	314–335	312–330	284–355
Pa-o	мм	450–498	409–455	409–471	426–468	455–498	409–498
Pann	мм	774–820	694–785	694–820	737–799	785–810	694–820
R	ккал/(см^2 мес.)	3,2–3,5	2,4–3,2	2,4–3,5	3,2–3,4	3,2–3,4	2,4–3,5
ΔT jan	°C	6,4–7,0	6,6–7,4	6,6–7,4	6,5–7,0	6,4–6,8	6,4–7,4
ΔT jul	°C	7,8–8,7	7,1–8,6	7,1–8,4	7,8–8,7	8,4–8,6	7,1–8,7
Δt s jul	°C	5,8–6,6	5,3–6,4	5,3–6,0	5,8–6,6	6,1–6,2	5,3–6,6
Δt ann	°C	19,0–22,1	18,9–21,6	18,9–20,2	20,2–21,1	21,6–22,1	18,9–22,1
K	безразмерен	33,8–45,6	32,2–44,1	32,2–36,0	37,3–40,7	44,1–45,6	32,2–45,6

Примечание. Среднемноголетние значения климатических факторов по данным eosweb.larc.nasa.gov [NASA..., 2006]: Tjan, Tjul, Tann – средние температуры воздуха на высоте 2 м в январе, июле и в среднем за год; ΣT > 10 – сумма градусо-дней выше 10 °C (превышений над 10 °C в дни со средней температурой воздуха выше 10 °C); Σd > 0 – число дней в году со средней температурой воздуха выше 0 °C; Pn-m, Pa-o, Pann – сумма осадков холодного (ноябрь–март) и теплого (апрель–октябрь) периодов и в целом за год; R – радиационный баланс для усредненного месяца года [Будыко, 1977]; ΔT jan и ΔT jul – среднесуточные амплитуды температур воздуха в январе и в июле; Δt s jul и Δt ann – полуамплитуды температур на поверхности почвы в июле и в среднем за год; K – коэффициент континентальности В. Конрада [Назимова, 1995]. По данным «Справочника по климату СССР» [1965а, б]: SET – сумма эффективных температур воздуха выше 10 °C; Fl – продолжительность безморозного периода; Sn – средняя мощность снежного покрова на открытом месте в конце зимы. **n** – число пунктов метеонаблюдений. Подзоны тайги: 1 – средняя, 2 – северная. Секторы севера Европейской России: A – Карелия и Кольский п-ов, B – бассейны рек Онеги, Северной Двины и Кулоя, C – бассейн Печоры

случайное варьирование, проективные покрытия (ПП) видов усреднены по группам ассоциаций и географическим пунктам, число которых для разных групп составляет от 7 до 16 (всего 18).

Каждому из пунктов соответствует координатная ячейка (градус широты на градус долготы) в базе данных глобальной спутниковой метеосъемки NASA с установленными для нее параметрами, усредненными за 22 года наблюдений (1983–2005 [NASA..., 2006]). Учитывались следующие факторы, для которых приведены амплитуды их значений (табл. 1):

– среднегодовая, июльская и январская средняя температура воздуха на высоте 2 м;

– сумма градусо-дней выше 10 °C (сумма превышений температуры над 10 °C в дни со среднесуточной температурой воздуха выше 10 °C). Этот параметр тесно связан с традиционной для отечественной климатологии суммой эффективных температур выше 10 °C (см. табл. 1), поскольку входит в ее состав как одно из слагаемых;

– число дней в году со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °C. По сравнению с продолжительностью безморозного периода (см. табл. 1) значения фактора отличаются в большую сторону, поскольку не учитываются напочвенные заморозки;

– количество осадков: среднегодовое, холодного (ноябрь–март) и теплого (апрель–октябрь) периодов. Сумма осадков холодного периода может служить косвенной кумулятивной мерой мощности снежного покрова в конце зимы (см. табл. 1), однако без учета перераспределения снега в ландшафте, его слеживания и частичного протаивания;

– суточные амплитуды температуры воздуха июля и января;

– среднегодовые и июльские полуамплитуды температуры на поверхности почвы.

На основании данных, содержащихся в базе, рассчитаны также радиационный баланс для усредненного месяца года [Будыко, 1977] и коэффициент континентальности В. Конрада [Назимова, 1995]. Данным спутниковой съемки отдано предпочтение перед традиционно используемыми материалами климатических справочников ввиду строгой непрерывности сети наблюдений, единообразия измеряемых параметров, а также приближенности во времени к моменту выполнения описаний.

Для оценки зависимости проективного покрытия ценотически значимых видов растений приземных ярусов (доминантов и детерминантов) от названных выше метеопараметров и коэффициентов с помощью программы Statistica 7

рассчитаны коэффициенты корреляции (*r*) и установлены уравнения линейных регрессий. Расчеты велись отдельно для каждой из групп ассоциаций, чтобы по возможности учесть влияние микроклиматических различий при воздействии факторов макроклимата на растения.

Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову [1995], листостебельных мхов – по М. С. Игнатову и О. М. Афониной [Ignatov, Afonina, 1992], лишайников – по [Vitikainen et al., 1997].

Типы зависимостей видов от климатических факторов

По итогам анализа (табл. 2) выявляются следующие типы зависимостей видов от климатических факторов («климаморфы» [Цыганов, 1983]), выражающиеся увеличением либо уменьшением (зачастую вплоть до исчезновения вида) их проективного покрытия.

1. Субгекистотермы (гемикриофиты). Ценотическая роль и покрытие этих видов снижаются с севера на юг одновременно с ростом теплообеспеченности и/или продолжительности периода вегетации (это находит отражение в увеличении июльских и среднегодовых температур, суммы градусо-дней выше 10 °С, числа дней со средней температурой выше 0 °С и радиационного баланса). В составе группы, за тремя исключениями, выраженными в отдельных типах сообществ (*Vaccinium uliginosum, Hylocomium splendens* и *Cladina arbuscula* s. l.), большинство видов, несмотря на протяженные циркумполярные или евразиатские ареалы, выступают как «океанические», с отрицательными зависимостями от коэффициента Конрада и перепадов летних температур. В то же время они толерантны к снижению мощности снежного покрова и негативно реагируют на увеличение осадков теплого периода. Причиной тому – особенности арктического (в широком смысле) климата, в силу своей суровости нивелирующего различия между океаническими и континентальными секторами [Юрцев и др., 1978].

К данной группе относятся практически все наблюдаемые в сосновых лесах гипоарктические, аркто- и гипоарктобореальные виды. Это *Empetrum nigrum* s. l. (рис. 1, А), *Vaccinium uliginosum, Betula nana*, *Nephroma arcticum* (во всех группах ассоциаций, где эти виды отмечены), *Ledum palustre* (аналогично, но за вычетом сосняков багульниковых, где этот вид доминирует). Сюда же относятся *Betula czerepanovii, Arctous alpina, Ptilidium ciliare* (детерминанты крайнесеверотаежной субассоциации) в сосняках лишайниковых, *Saussurea alpina, Selaginella selaginoides, Tomentypnum nitens* (детерминанты северотаежных вариантов молиниевой субассоциации) и *Eriophorum vaginatum* в дернистоосоковых, *E. polystachion* в вахтовых, *Sphagnum fuscum, Dicranum bergeri, Aulacomnium palustre* в багульниковых. Именно на эти виды растений климатические факторы влияют с наибольшей силой, со значениями r^2 0,7–0,9; хотя в ряде случаев наблюдаются и слабые связи. К рассматриваемой группе относятся и арктоальпийские лишайники (*Stereocaulon paschale, Flavocetraria nivalis*), выдерживающие слабое затенение и в силу этого проникающие под полог сосняков лишайникового типа в крайнесеверной тайге.

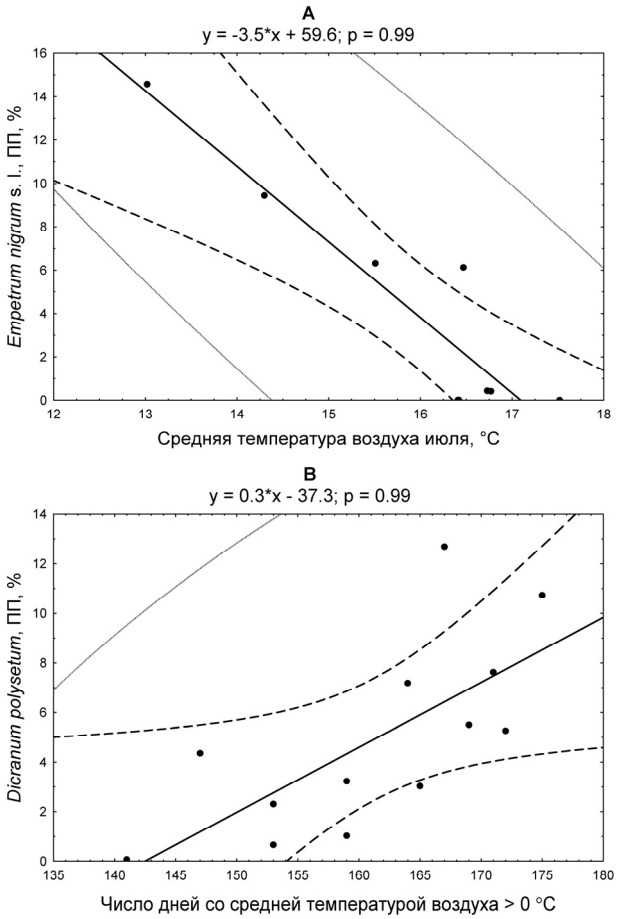


Рис. 1. **А**: Негативная зависимость проективного покрытия (ПП, %) *Empetrum nigrum* s. l. (субгекистотерм) в сосняках лишайниковых от средней температуры июля. **В**: Позитивная зависимость ПП *Dicranum polysetum* (бореальный микротерм) в сосняках зеленомошных от числа дней в году со средней температурой воздуха выше 0 °С. На графиках: непрерывная прямая – линия регрессии; штриховые линии – границы доверительных интервалов; пунктирная линия – граница эллипса (области нормального распределения обеих переменных); точки соответствуют средним значениям ПП видов для изученных географических пунктов. Уравнения регрессий даны сверху над графиками; *p* – доверительный интервал

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа изменений проективного покрытия растений сосновых лесов по градиентам климатических факторов

Вид	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T
Сосняки лишайниковые (n = 9)												
Empetrum nigrum s. l.	Tjul	-0,9	0,9	-3,5	59,6	**1**	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,04	21,3	**1**
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	84,6	**1**	Pann	-0,8	0,6	-0,1	81,9	**1**
	R	-0,9	0,8	-14,9	50,1	**1**	ΔT jul	-0,9	0,8	-8,4	71,9	**6**
	Δt s jul	-0,9	0,8	-11,8	74,2	**6**	K	-0,8	0,6	-0,9	40,3	**6**
Vaccinium uliginosum	Tjul	-0,9	0,9	-0,8	13,4	**1**	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	4,7	**1**
	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,1	13,0	**1**	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	21,5	**1**
	Pann	-0,8	0,6	-0,02	18,9	**1**	R	-0,9	0,7	-3,3	10,8	**1**
	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,7	14,3	**6**	Δt s jul	-0,8	0,6	-2,4	15,1	**6**
Ledum palustre	Tjul	-0,9	0,9	-0,7	11,5	**1**	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	4,1	**1**
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	18,0	**1**	Pann	-0,8	0,7	-0,02	16,4	**1**
	R	-0,8	0,6	-2,6	8,6	**1**	ΔT jul	-0,9	0,8	-1,5	13,0	**6**
	Δt s jul	-0,8	0,7	-2,2	13,5	**6**	K	-0,7	0,5	-0,2	7,0	**6**
Betula czerepanovii	Tjul	-0,8	0,6	-0,02	0,3	**1**	R	-0,9	0,8	-0,1	0,3	**1**
Arctous alpina	Tjul	-0,8	0,7	-0,6	9,9	**1**	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,01	3,3	**1**
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,04	14,4	**1**	R	-0,9	0,8	-2,8	9,1	**1**
	ΔT jul	-0,7	0,5	-1,2	9,9	**6**	Δt s jul	-0,7	0,5	-1,8	10,9	**6**
Stereocaulon	Tjul	-0,8	0,6	-0,1	1,2	**1**	ΣT >10	-0,7	0,4	-0,00	0,4	**1**
paschale + alpinum	ΔT jul	-0,9	0,7	-0,2	1,6	**6**	Δt s jul	-0,8	0,7	-0,3	1,7	**6**
	Δt ann	-0,8	0,7	-0,1	2,2	**6**	K	-0,8	0,6	-0,02	1,0	**6**
Dicranum drummondii	Tjul	-0,7	0,6	-0,1	1,4	**1**	R	-0,8	0,6	-0,4	1,3	**1**
	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,2	1,6	**6**	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,7	**6**
Nephroma arcticum	Tjul	-0,8	0,6	-0,03	0,6	**1**	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,00	0,2	**1**
	Pn-m	-0,8	0,7	-0,00	1,1	**1**	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,1	0,7	**6**
Flavocetraria nivalis	Tjul	-0,9	0,7	-0,1	1,7	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,00	0,6	**1**
	Pn-m	-0,9	0,8	-0,01	2,9	**1**	Pa-o	-0,7	0,5	-0,00	2,1	**1**
	Pann	-0,8	0,7	-0,00	2,6	**1**	R	-0,7	0,5	-0,4	1,2	**1**
	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,2	1,9	**6**	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,9	**6**
Ptilidium ciliare	Tjul	-0,9	0,8	-0,5	7,7	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,01	2,6	**1**
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,03	10,6	**1**	Pann	-0,7	0,5	-0,01	9,4	**1**
	R	-0,9	0,8	-2,0	6,7	**1**	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,0	8,3	**6**
	Δt s jul	-0,8	0,6	-1,5	9,0	**6**	K	-0,7	0,5	-0,1	4,9	**6**
Vaccinium myrtillus	Tjul	-0,8	0,6	-1,3	22,7	**1**	ΣT >10	-0,8	0,6	-0,02	8,8	**1**
	R	-0,8	0,6	-5,7	19,9	**1**	Δt s jul	-0,8	0,7	-4,9	31,4	**6**
Festuca ovina	Tann	0,7	0,5	0,6	0,7	**2**	Σd > 0	0,7	0,5	0,1	-8,1	**2**
Diphasiastrum complanatum	Pa-o	0,7	0,5	0,01	-6,2	**4**	K	0,7	0,5	0,1	-2,8	**7**
Calamagrostis epigeios	Pa-o	0,7	0,4	0,01	-6,2	**4**	K	*0,6*	*0,3*	*0,1*	*-2,6*	**7**
Сосняки лишайниково-зеленомошные (брусничные и воронично-брусничные; n =13)												
Empetrum nigrum s. l.	Tjul	-0,8	0,7	-5,5	95,3	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,1	33,8	**1**
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,4	147,8	**1**	Pa-o	-0,7	0,6	-0,3	130,4	**1**
	Pann	-0,8	0,7	-0,2	145,6	**1**	R	-0,8	0,6	-22,6	77,5	**1**
	ΔT jul	-0,8	0,6	-11,7	101,0	**6**	K	-0,7	0,4	-1,6	67,2	**6**
Vaccinium uliginosum	Tjul	-0,6	0,3	-0,6	11,1	**1**	Tann	-0,7	0,5	-0,9	1,2	**1**
	ΣT >10	-0,7	0,5	-0,01	4,8	**1**	Σd > 0	-0,7	0,4	-0,1	15,3	**1**
	Pn-m	-0,6	0,4	-0,1	19,6	**1**	Pann	-0,6	0,4	-0,02	19,2	**1**
Ledum palustre	Tjul	-0,8	0,6	-3,6	60,2	**1**	ΣT >10	-0,7	0,6	-0,04	20,5	**1**
	Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	101,4	**1**	Pa-o	-0,6	0,4	-0,2	73,3	**1**
	Pann	-0,8	0,6	-0,1	94,5	**1**	R	-0,6	0,3	-12,2	40,9	**1**
	ΔT jul	-0,7	0,5	-7,5	63,7	**6**	K	-0,6	0,3	-1,0	39,4	**6**
Hylocomium splendens	Tjul	-0,7	0,5	-3,0	52,2	**1**	ΣT >10	-0,6	0,4	-0,03	17,7	**1**
	Pn-m	-0,6	0,4	-0,2	77,3	**1**	Pann	-0,6	0,3	-0,1	70,5	**1**
	R	-0,8	0,6	-14,6	50,2	**1**	ΔT jul	-0,6	0,3	-6,0	52,7	**6**
Pleurozium schreberi	Tjul	0,6	0,3	6,2	-48,8	**2**	Pn-m	0,6	0,3	0,5	-115,7	**5**
Calamagrostis epigeios	Δt ann	0,7	0,5	0,3	-5,7	**7**	K	0,8	0,6	0,1	-2,8	**7**
Calluna vulgaris							Δt ann	-0,6	0,3	-2,3	48,9	**6**
Сосняки зеленомошные (черничные и воронично-черничные; n = 13)												
Empetrum nigrum s. l.	Tjul	-0,7	0,5	-2,5	43,0	**1**	Tann	-0,7	0,5	-2,9	4,0	**1**
	ΣT >10	-0,8	0,7	0,0	17,3	**1**	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,3	51,0	**1**
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,2	69,3	**1**	Pa-o	-0,6	0,4	-0,1	56,8	**1**

	Pann	-0,7	0,5	-0,1	66,5	**1**	R	-0,7	0,4	-9,9	34,4	**1**
	ΔT jul	-0,6	0,4	-4,8	41,9	**6**	Δt s jul	-0,6	0,3	-6,3	41,2	**6**
Vaccinium uliginosum	Tann	-0,8	0,6	-1,8	2,2	**1**	ΣT >10	-0,7	0,5	-0,02	8,7	**1**
	Σd > 0	-0,8	0,7	-0,2	33,1	**1**	R	-0,6	0,4	-5,5	19,2	**1**
Ledum palustre	Tjul	-0,7	0,5	-1,7	30,2	**1**	ΣT >10	-0,7	0,4	-0,02	11,1	**1**
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,2	55,0	**1**	Pa-o	-0,6	0,4	-0,1	44,5	**1**
	Pann	-0,7	0,6	-0,1	52,8	**1**	R	-0,6	0,3	-6,5	22,7	**1**
Dicranum drummondii	Tann	-0,6	0,4	-0,03	0,0	**1**	Σd > 0	-0,6	0,3	-0,00	0,5	**1**
Nephroma arcticum	Tjul	-0,9	0,8	-0,04	0,7	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,00	0,2	**1**
	Σd > 0	-0,6	0,4	-0,00	0,6	**1**	Pn-m	-0,8	0,7	-0,00	1,2	**1**
	Pa-o	-0,7	0,4	-0,00	0,8	**1**	Pann	-0,8	0,6	-0,00	1,0	**1**
	R	-0,8	0,6	-0,2	0,6	**1**	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,1	0,7	**6**
	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,1	0,7	**6**	K	-0,7	0,4	-0,01	0,5	**6**
Picea abies s. l.	Tjul	0,6	0,4	3,5	-46,3	**2**	ΣT >10	0,6	0,4	0,04	-8,4	**2**
(подрост)	Pa-o	0,7	0,4	0,2	-88,2	**4**	Pann	0,6	0,4	0,1	-86,7	**4**
	R	0,6	0,3	15,4	-37,8	**2**	ΔT jul	0,6	0,3	7,9	-53,0	**7**
Rosa acicularis	Tjul	0,7	0,4	0,2	-2,2	**2**	ΣT >10	0,6	0,3	0,00	-0,4	**2**
	ΔT jul	0,7	0,5	0,4	-2,9	**7**	K	0,7	0,5	0,1	-2,0	**7**
Luzula pilosa	R	0,6	0,3	0,4	-1,1	**2**	K	0,6	0,3	0,04	-1,1	**7**
Equisetum sylvaticum	Δt ann	0,6	0,4	0,1	-2,2	**7**	K	0,6	0,4	0,03	-0,9	**7**
Hylocomium splendens	ΔT jul	0,6	0,3	19,5	-130,5	**7**	Δt s jul	0,6	0,4	31,2	-159,6	**7**
Rubus saxatilis	Σd > 0	0,6	0,4	0,04	-5,3	**2**	Pn-m	0,6	0,3	0,02	-6,8	**5**
Goodyera repens	Σd > 0	0,7	0,5	0,01	-0,9	**2**	Pn-m	0,6	0,4	0,00	-1,2	**5**
Dicranum polysetum	Σd > 0	0,7	0,5	0,3	-37,3	**2**	Pn-m	0,7	0,5	0,2	-52,8	**5**
Maianthemum bifolium							ΣT >10	0,6	0,3	0,01	-1,8	**2**
Calamagrostis epigeios							ΣT >10	0,6	0,4	0,00	-0,4	**2**
Calluna vulgaris							Σd > 0	0,6	0,3	0,03	-4,8	**2**
Alnus incana							Pa-o	0,6	0,3	0,02	-6,8	**4**
Aulacomnium palustre							Pa-o	0,6	0,4	0,01	-1,8	**4**
Сосняки травяно-зеленомошные (вейниковые и костянично-брусничные; n = 9)												
Peltigera aphthosa s. l.	Tann	-0,8	0,6	-1,1	1,2	**1**	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,1	19,5	**1**
Cladina arbuscula s. l.	Tann	-0,8	0,7	-3,5	3,9	**1**	Δt ann	0,7	0,5	4,5	-90,6	**7**
Empetrum nigrum s. l.	Pa-o	-0,7	0,5	-0,01	4,6	**1**	R	-0,8	0,6	-2,3	7,8	**1**
Juniperus communis s. l.	Pa-o	-0,8	0,6	-0,1	73,2	**1**	Pann	-0,8	0,6	-0,1	113,9	**1**
Ptilium crista-castrensis	Pa-o	-0,8	0,6	-0,02	7,6	**1**	Pann	-0,9	0,7	-0,02	12,2	**1**
Hieracium laevigatum s. l.	Pa-o	-0,7	0,6	-0,00	0,6	**1**	Pann	-0,9	0,8	-0,00	1,1	**1**
H. umbellatum s. l.	Pa-o	0,8	0,7	0,01	-5,3	**4**	Pann	0,7	0,5	0,01	-7,1	**4**
Rosa acicularis	Pann	-0,7	0,5	-0,03	26,8	**L**	Δt s jul	0,7	0,5	3,1	-17,3	**7**
Picea abies s. l. (подрост)	Tjul	0,7	0,5	7,9	-125,6	**2**	R	0,7	0,5	39,2	-121,6	**2**
Melampyrum sylvaticum	Σd > 0	0,7	0,5	0,01	-2,1	**2**	Pn-m	0,8	0,6	0,02	-5,1	**L**
Brachythecium oedipodium	Σd > 0	0,7	0,5	0,05	-7,3	**2**	Pn-m	0,9	0,7	0,1	-18,8	**5**
Populus tremula (подрост)	Pn-m	0,7	0,5	0,04	-11,6	**5**	ΔT jul	*0,7*	*0,4*	*-1,2*	*7,9*	**6**
Orthilia secunda	Pn-m	0,7	0,5	0,04	-12,3	**5**	Δt ann	-0,7	0,5	-0,5	11,2	**6**
Viola riviniana	Pn-m	0,7	0,5	0,00	-1,2	**5**	Δt ann	-0,7	0,5	-0,1	1,1	**6**
Knautia arvensis	Pn-m	0,7	0,5	0,00	-1,1	**5**	Δt ann	-0,8	0,6	-0,05	1,0	**6**
Calamagrostis	Σd > 0	*0,6*	*0,4*	*0,6*	*-87,7*	**2**	Pn-m	*0,6*	*0,4*	*0,6*	*-191,3*	**5**
arundinacea	ΔT jul	-0,9	0,9	-24,3	209,5	**6**	Δt s jul	-0,8	0,7	-27,1	174,0	**6**
Convallaria majalis	Pn-m	0,7	0,5	0,3	-83,2	**5**	ΔT jul	-0,7	0,5	-7,3	62,9	**6**
Dryopteris carthusiana	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,2	2,0	**6**	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,7	**6**
Goodyera repens	ΔT jul	-0,8	0,6	-0,1	1,1	**6**	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,1	1,0	**6**
Maianthemum bifolium	ΔT jul	-0,8	0,6	-6,7	59,2	**6**	Δt ann	-0,7	0,5	-2,8	61,3	**6**
Avenella flexuosa	ΔT jul	-0,9	0,8	-5,5	47,5	**6**	Δt s jul	-0,8	0,6	-5,9	38,2	**6**
Vaccinium vitis-idaea	ΔT jul	0,8	0,6	33,5	-255,1	**7**	Δt s jul	0,8	0,7	43,3	-242,8	**7**
V. myrtillus							Pn-m	0,7	0,5	0,6	-181,4	**5**
Pyrola minor							Pn-m	0,7	0,5	0,01	-1,4	**5**
Fragaria vesca							Pn-m	0,7	0,4	0,03	-10,7	**5**
Oxalis acetosella							ΔT jul	-0,8	0,6	-2,1	18,4	**6**
Rosa majalis							Δt ann	-0,7	0,5	-0,6	11,9	**6**
Сосняки хвощовые сфагновые (n = 7)												
Betula nana	Tjul	-0,9	0,8	-6,6	111,6	**1**	Tann	-0,8	0,7	-8,0	9,0	**1**
	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,1	35,4	**1**	Pn-m	-0,8	0,6	-0,4	124,9	**1**

Окончание табл. 2

Вид	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T	Фактор	*r*	r^2	*b*	*a*	T
Ledum palustre	Tjul	-0,9	0,8	-8,1	139,5	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,1	45,4	**1**
Equisetum palustre	ΔT jul	0,8	0,7	11,1	-84,8	**7**	Δt s jul	0,9	0,8	16,1	-91,5	**7**
Vaccinium uliginosum							Pn-m	-0,8	0,6	-0,3	98,1	**1**
Сосняки дернистоосоковые и молиниевые сфагновые (n = 10)												
Betula nana	Tjul	-0,9	0,8	-3,7	62,2	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,04	20,4	**1**
	Tann	-0,7	0,5	-3,0	4,8	**1**	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,3	50,1	**1**
	Pn-m	-0,7	0,4	-0,2	56,6	**1**	Pa-o	-0,7	0,5	-0,2	72,8	**1**
	R	-0,9	0,8	-15,8	52,6	**1**	ΔT jul	-0,8	0,6	-8,8	73,0	**6**
Eriophorum vaginatum	Tann	-0,6	0,4	-1,4	2,1	**1**	R	-0,7	0,5	-5,9	20,0	**1**
Tomentypnum nitens	Pn-m	-0,7	0,4	-0,1	22,7	**1**	Pann	-0,7	0,4	-0,03	25,7	**1**
Selaginella selaginoides	Tjul	-0,7	0,5	-0,1	1,2	**1**	Δt s jul	-0,7	0,5	-0,3	1,9	**6**
Calluna vulgaris	Tjul	-0,9	0,8	-0,5	8,9	**1**	Tann	-0,7	0,5	-0,4	0,8	**1**
	ΣT >10	-0,9	0,8	-0,01	3,1	**1**	Σd > 0	-0,8	0,6	-0,04	7,8	**1**
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,03	10,1	**1**	Pa-o	-0,8	0,7	-0,03	11,8	**1**
	R	-0,9	0,8	-2,2	7,4	**1**	ΔT jul	-0,8	0,6	-1,3	10,8	**1**
Saussurea alpina	Tjul	-0,8	0,6	-0,3	5,1	**1**	ΣT >10	-0,8	0,7	-0,00	1,9	**1**
	Σd > 0	-0,7	0,5	-0,03	4,7	**1**	Pn-m	-0,9	0,8	-0,02	6,9	**1**
	Pa-o	-0,8	0,7	-0,02	7,8	**1**	ΔT jul	-0,7	0,5	-0,7	6,2	**6**
Carex dioica	Tjul	-0,9	0,9	-1,2	20,4	**1**	Tann	-0,7	0,5	-1,0	1,9	**1**
	ΣT >10	-0,9	0,9	-0,01	7,2	**1**	Σd > 0	-0,8	0,6	-0,1	17,1	**1**
	Pn-m	-0,9	0,7	-0,1	22,8	**1**	Pa-o	-0,9	0,7	-0,1	27,3	**1**
	R	-0,9	0,7	-4,6	15,7	**1**	ΔT jul	-0,9	0,8	-3,2	26,6	**6**
Frangula alnus	Tjan	0,7	0,4	0,8	11,0	**3**	Tann	0,7	0,5	1,0	0,9	**2**
Molinia caerulea	Tjul	*-0,5*	*0,3*	*-2,8*	*50,93*	**6**	Δt ann	-0,8	0,6	-6,3	132,1	**6**
							K	-0,8	0,6	-1,5	63,5	**6**
Сосняки вахтовые сфагновые (n = 12)												
Eriophorum polystachion	Tjul	-0,7	0,6	-0,3	4,6	**1**	Pn-m	-0,6	0,4	-0,02	6,3	**1**
	R	-0,8	0,6	-1,3	4,4	**1**	Δt s jul	-0,6	0,3	-0,7	4,7	**1**
Sphagnum angustifolium	Tann	0,6	0,3	9,9	32,7	**2**	Σd > 0	0,6	0,4	1,1	-146,2	**2**
S. magellanicum	Tjul	0,6	0,4	2,0	-28,6	**2**	Tann	0,7	0,5	2,3	4,1	**2**
	ΣT >10	0,8	0,6	0,03	-8,2	**2**	Σd > 0	0,7	0,4	0,2	-32,4	**2**
Ledum palustre							ΣT >10	-0,6	0,3	-0,02	12,7	**1**
Сосняки багульниковые сфагновые (n = 16)												
Empetrum nigrum s. l.	Tann	-0,6	0,4	-2,6	6,0	**1**	Σd >0	-0,6	0,4	-0,3	50,7	**1**
	ΣT >10	-0,6	0,4	-0,03	19,8	**1**	Pn-m	-0,6	0,4	-0,2	66,2	**1**
	Pann	-0,7	0,5	-0,1	74,7	**1**	R	-0,6	0,4	-11,3	41,3	**1**
Betula nana	Tjul	-0,5	0,3	-1,5	27,7	**1**	R	-0,6	0,3	-7,3	25,8	**1**
Sphagnum fuscum	Tann	-0,5	0,3	-11,1	20,3	**1**	Σd >0	-0,5	0,3	-1,1	196,5	**1**
Dicranum bergeri	Tjul	-0,6	0,4	-0,1	2,4	**1**	Tann	-0,6	0,3	-0,1	0,2	**1**
	ΣT >10	-0,7	0,5	-0,00	0,9	**1**	Δt s jul	-0,5	0,3	-0,4	2,5	**6**
Aulacomnium palustre	Tjul	-0,5	0,3	-0,2	4,1	**1**	R	-0,6	0,4	-1,2	4,1	**1**
Hylocomium splendens	Tjul	-0,7	0,5	-1,6	27,3	**1**	ΣT >10	-0,7	0,4	-0,02	9,1	**1**
	Pn-m	-0,7	0,5	-0,1	37,7	**1**	Pa-o	-0,7	0,5	-0,1	34,3	**1**
	Pann	-0,7	0,6	-0,1	40,6	**1**	R	-0,8	0,6	-7,4	25,0	**1**
Cladina arbuscula s. l.	Tjul	-0,5	0,3	-0,2	3,6	**1**	R	-0,6	0,4	-1,0	3,6	**1**
Chamaedaphne calyculata	Tjul	0,6	0,3	2,8	-36,3	**2**	ΣT >10	0,5	0,3	0,03	-4,9	**2**
Melampyrum pratense	Tjul	0,6	0,3	0,2	-2,6	**2**	ΣT >10	0,6	0,3	0,00	-0,5	**2**
	Pa-o	0,5	0,3	0,01	-3,2	**4**	Pann	0,5	0,3	0,01	-3,7	**4**
Sphagnum magellanicum	Σd > 0	0,6	0,3	0,4	-61,1	**2**	Pn-m	0,5	0,3	0,3	-83,2	**5**
Carex pauciflora	Pa-o	0,8	0,6	0,03	-12,7	**4**	K	0,6	0,3	0,2	-5,0	**7**
Vaccinium uliginosum	Tann	*-0,4*	*0,2*	*-1,8*	*8,4*	**1**	Δt ann	0,6	0,4	3,5	-63,9	**7**
							K	0,6	0,4	0,8	-23,5	**7**
V. myrtillus							Tann	0,5	0,2	2,7	8,6	**2**
Sphagnum angustifolium							Tann	0,5	0,3	7,8	34,3	**2**

Примечания. В заголовке таблицы: *r* – коэффициент корреляции, *b* и *a* – коэффициент и свободный член линейной регрессии, T – типы зависимости видов от климатических факторов («климаморфы»): **1** – субгекистотермы (гемикриофиты), **2** – бореальные микротермы, **3** – обмерзающие кустарники-субмикротермы, **4** – омброфиты, **5** – гемихионофиты, **6** – термоконтраст-интолерантные виды, **7** – термоконтраст-толерантные виды; **L** – ложные корреляции, **n** – число географических пунктов (всего 18). Прочие обозначения как в табл. 1. Значения *r*, *b* и *a* достоверны на уровне значимости $\alpha \le 5$ %, кроме 5 случаев, достоверных на уровне $\alpha \le 10$ %, когда значения выделены курсивом. На достоверность при $\alpha \le 1$ % указывает серый фон.

В эту же группу, однако, входит и ряд бореальных видов, проявляющих наибольшую активность в подзоне северной тайги. Это прежде всего *Hylocomium splendens* в сосняках лишайниково- и травяно-зеленомошных, а также багульниковых. О характерном для северной тайги Финляндии Hylocomium-Myrtillus Typ (еловых лесов), где позиции *H. splendens* особенно сильны, писали A. Cajander [1921], G. Siren [1955] и A. Kalela [1961]. Сюда же тяготеют *Juniperus communis* s. l. (incl. *J. sibirica*) и *Ptilium crista-castrensis* в сосняках травяно-зеленомошных, *Carex dioica* в вахтовых, *Dicranum drummondii*. Чаще всего наблюдается умеренное влияние климатических факторов на перечисленные виды (r^2 0,5–0,7). Присоединение к данной группе *Salix aurita* – вида с европейским ареалом, расширяющего ценоспектр в южной тайге, – скорее всего случайно.

2. Бореальные микротермы, чьи ценотические позиции усиливаются с севера на юг – в средней и далее в южной тайге. С ростом теплообеспеченности и/или продолжительности безморозного периода их покрытие в пределах региона возрастает. Это континентальные либо нейтральные в отношении фактора океанично-сти-континентальности таежно-лесные и боровые виды. В сосняках лишайниковых к ним относится *Festuca ovina,* в лишайниково-зеленомошных – *Pleurozium schreberi,* в зеленомошных – *Dicranum polysetum* (рис. 1, В), *Rosa acicularis, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Goodyera repens, Rubus saxatilis* и др., в травяно-зеленомошных – *Brachythecium oedipodium* s. l. (incl. *B. starkei*) и (на уровне тенденций) *Calamagrostis arundinacea*. При этом, однако, наблюдаются лишь слабые или умеренно выраженные ($r^2$0,3–0,5) связи. Часть названных видов проявляет себя так же, как гемихионофиты либо термоконтраст-интолерантные виды (см. ниже).

В сосняках зеленомошных и травяно-зеленомошных как микротерм проявляет себя и подрост *Picea abies* s. l., положительно, хотя и не сильно, реагирующий на возрастание температуры воздуха в июле, суммы градусо-дней выше 10 °С и радиационного баланса. Учитывая клинальную изменчивость популяций ели на Европейском Севере [Попов, 2005], мы воздерживаемся от выделения конкретных таксонов в составе комплекса *P. abies* s. l. и оцениваем связи для комплекса в целом. В то же время подрост *Pinus sylvestris* демонстрирует ложные отрицательные связи с показателями теплообеспеченности из-за того, что в сосняках черничных он подавляется и вытесняется подростом ели. В северотаежных сосняках воронично-черничных конкурентное давление ослабевает.

В сосняках вахтовых и багульниковых положительная связь покрытия с показателями теплообеспеченности (r^2 0,5–0,6) отмечена у *Sphagnum magellanicum* и у отсутствующей на Кольском п-ове *Chamaedaphne calyculata* – субдоминантов среднетаежной субассоциации ерниково-багульниковых сосняков. Обилие этих видов еще более возрастает в южной тайге [Кучеров, Кутенков, 2012]. Аналогичные связи демонстрируют также *Sphagnum angustifolium* и – с меньшей силой (r^2 0,3) – однолетник *Melampyrum pratense.* Последний является также омброфитом (см. ниже).

3. Частным случаем предыдущего типа выступают **бореонеморальные кустарники-субмикротермы**, зимой возвышающиеся над снежным покровом и страдающие от обмерзания, как, например, *Frangula alnus* – детерминант среднетаежного варианта молиниевых сосняков. Наблюдаемые при этом корреляции, однако, не слишком сильны (r^2 0,4–0,5), а амплитуда изменений ПП не превышает нескольких процентов или даже долей процента, что может перекрываться погрешностью измерений покрытия.

4. Омброфиты – виды, чье покрытие растет пропорционально сумме осадков теплого периода года. В сосняках черничных в качестве такого вида, значимо (r^2 0,7) реагирующего на «полив», выступает подрост *Picea abies* s. l., наиболее густой в Печорском Предуралье, где уже наблюдаются осадки предвосхождения [Алисов, Полтараус, 1974]. Аналогичные, но более слабые (r^2 0,3–0,4) связи наблюдаются у гигромезофитов *Alnus incana* и *Aulacomnium palustre*, которым в северотаежных воронично-черничных сосняках обычно не хватает влаги для выживания. В сосняках травяно-зеленомошных омброфитом является луговой вид *Hieracium umbellatum,* в багульниковых – *Melampyrum pratense* и оксилофит *Carex pauciflora* (r^2 0,6–0,7), а в лишайниковых – *Calamagrostis epigeios* (детерминант восточного варианта) и *Diphasiastrum complanatum* (r^2 0,4–0,5). У большинства этих видов омброфильность сочетается с континентальностью (положительные связи с коэффициентом Конрада), в чем можно увидеть упомянутый выше «эффект барьерного подножия» на западном макросклоне Урала [Исаченко, 1985]. У *D. complanatum* связь, видимо, обусловлена потребностью в капельно-жидкой влаге в фазе гаметофита.

5. Бореальные и бореонеморальные гемихионофиты – виды, подверженные зимнему вымерзанию и влиянию весенних заморозков и в силу этого нуждающиеся в более мощном снежном покрове, обеспечивающем лучшую теплоизоляцию зимой и медленнее тающем весной [Geiger, 1957; Walter, 1977; Формозов, 1990;

Stoutjesdijk, Barkman, 1992; Соловьев, 2005]. Зависимость от снежного покрова наиболее характерна для растительности Арктики, но ее можно наблюдать и в лесной зоне. К данной группе относятся многие растения травяно-зеленомошных сосняков. В этих лесах, в силу разреженности древесного полога до 0,5–0,6, при сопоставимой крутизне склонов накапливается больше снега, чем в зеленомошниках, который, однако, весной быстрее тает, особенно на склонах южных экспозиций [Кучко, 1968]. В числе хионофитов особо следует отметить виды на северном пределе ареала, не заходящие либо едва заходящие в северную тайгу. К первым относятся *Convallaria majalis* (рис. 2, А) и *Viola riviniana,* ко вторым (на уровне тенденций, при $\alpha \leq 10\,\%$) – *Calamagrostis arundinacea*, соответственно детерминанты и доминант травяного покрова в сосняках вейниковых. В данную группу, однако, входят и бореально-лесные мезофиты (*Pyrola minor, Fragaria vesca, Orthilia secunda* и др.), более широко распространенные в лесах этой группы типов, включая и *Vaccinium myrtillus*. Сила связи r^2 для этих видов составляет 0,4–0,5 (т. е. пределы их продвижения на север в лесах данного типа лишь отчасти обусловлены фактором снежности), для *Brachythecium oedipodium* s. l. – 0.7. *Melampyrum sylvaticum* выступает «ложным хионофитом» как паразитирующий на чернике однолетник, проводящий зиму в виде покоящихся семян.

В меньшей степени бореальные гемихионофиты свойственны другим группам ассоциаций сосновых лесов. В зеленомошниках к подобным видам относятся *Dicranum polysetum* (с наибольшими значениями ПП в лесах южной Карелии), *Rubus saxatilis* (чья зависимость от снежного покрова проявляется в горных лесах Лапландии) и *Goodyera repens* (r^2 0,3–0,5), в сосняках лишайниково-зеленомошных – *Pleurozium schreberi,* в багульниковых – *Sphagnum magellanicum.* У последних двух видов связи выражены пренебрежимо слабо (r^2 0,3). В сосняках лишайниковых, несмотря на разреженный древесный полог и мощный снежный покров, гемихионофиты не выявлены – возможно, потому, что сообщества приурочены к выровненным участкам, и снеготаяние там по сравнению с травяно-зеленомошными типами продолжается на одну-две недели дольше.

В зоне широколиственных лесов известны также неморальные хионофиты типа *Ranunculus cassubicus* [Lippmaa, 1940; Юрцев, 1951].

6. Термоконтраст-толерантные виды, подверженные негативному воздействию аномалий и резких (суточных) перепадов температуры, в частности летней, и влажности. К данному типу относится абсолютное большинство гемикриофильных видов группы **1** (см. выше), выраженно (r^2 0,5–0,8) зависимых от амплитуд июльских температур воздуха и почвы. По-видимому, распространение этих видов может быть напрямую ограничено влиянием экстремальной жары [Dahl, 1998]. К названным видам примыкает и *Molinia caerulea* (доминант и детерминант субассоциации молиниевых сосняков) – субатлантический гигромезофит на северо-восточном пределе европейской части ареала с негативной зависимостью от годовой амплитуды температур на почве (рис. 2, В), при этом реагирующий на экстремумы именно летних температур, приводящие к засухе. В данном случае имеет место также проявление «закона выравнивания среды» [Матвеева, 1998]: тяготение вида близ границы ареала к местообитаниям со сглаженными амплитудами лимитирующих факторов. Это объясняет переход молинии из-под полога леса на луга по берегам крупных озер на юго-западе Архангельской области.

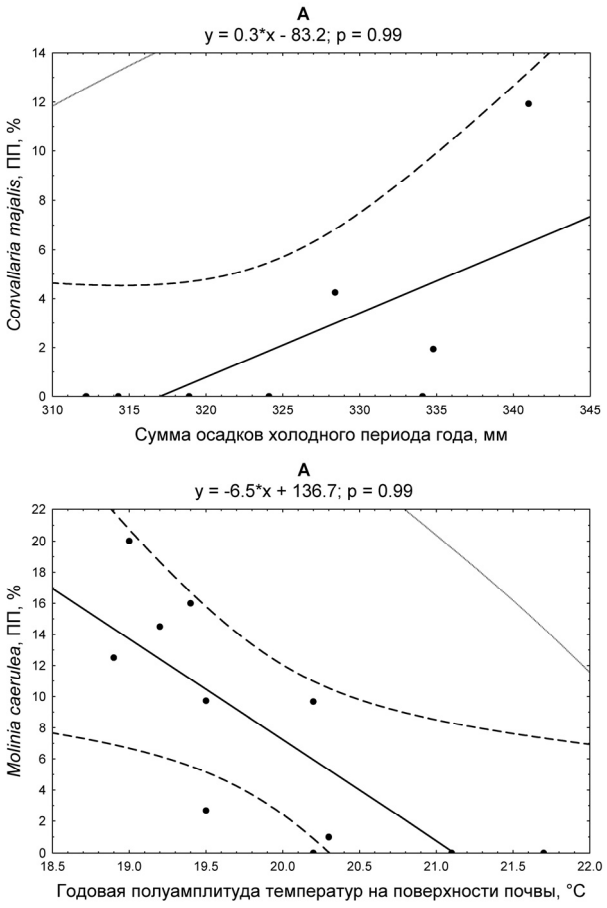


Рис. 2. **А**: Зависимость ПП *Convallaria majalis* (бореонеморальный гемихионофит) в сосняках травяно-зеленомошных от мощности снежного покрова, выраженной как сумма осадков холодного периода года (ноябрь–март). **В**: Зависимость ПП *Molinia caerulea* (термоконтраст-интолерантный вид) в сосняках дернистоосоковых сфагновых от среднегодовой полуамплитуды температур на поверхности почвы. Обозначения как на рис. 1

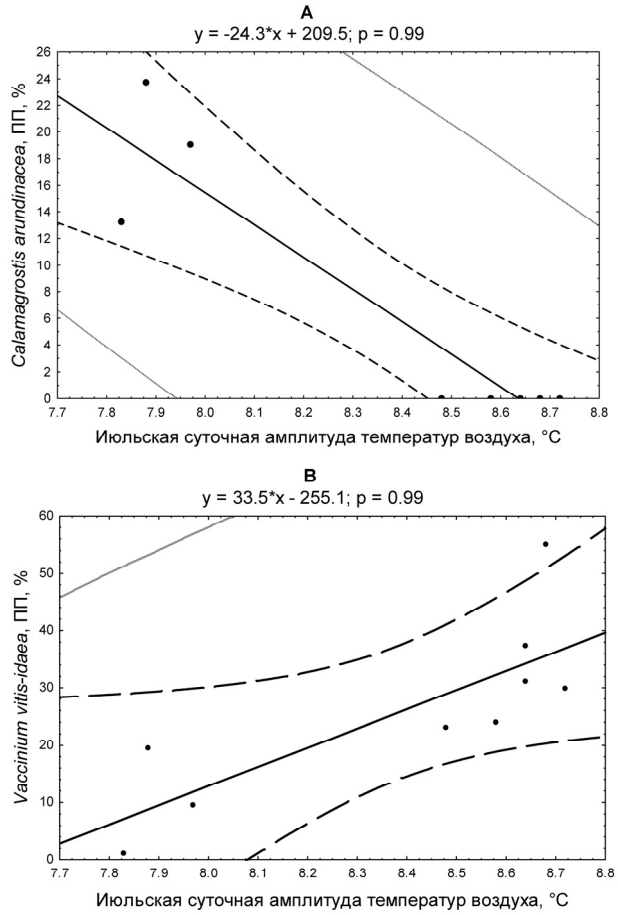


Рис. 3. Замещение доминанта травяно-кустарничкового яруса в сосняках травяно-зеленомошных (вейниковых и костянично-брусничных) при возрастании суточной амплитуды температур воздуха в июле. **A** – *Calamagrostis arundinacea* (термоконтраст-интолерантный вид); **B** – *Vaccinium vitis-idaea* (термоконтраст-толерантный вид). Обозначения как на рис. 1

Другая большая группа термоконтраст-интолерантных видов выявляется в травяно-зеленомошных сосняках. Это бореальные и бореонеморальные лесные (реже луговые) мезофиты, страдающие от иссушения в жару, особенно на прогреваемых и хорошо дренированных южных склонах [Микроклимат..., 1967]. Наиболее сильные зависимости такого рода отмечены у *Calamagrostis arundinacea* (r^2 0,7–0,9; рис. 3, A), завядание листьев которого в сильный зной автор не раз наблюдал в заповеднике «Кивач», а также у *Avenella flexuosa* и *Oxalis acetosella* (r^2 0,6–0,8). Известно, что северо-западная граница ареала *O. acetosella* в Европе совпадает с нулевой изолинией индекса засушливости (разности потенциального испарения и суммы осадков самого сухого месяца лета), а граница массового распространения – с изолинией +5 мм [Dahl, 1998]. Связи умеренной силы (r^2 0,5–0,6) наблюдаются у *Convallaria majalis* и *Viola riviniana* (которые являются также гемихионофитами), *Dryopteris carthusiana, Maianthemum bifolium, Goodyera repens, Orthilia secunda, Knautia arvensis,* из кустарников – у *Rosa majalis, Daphne mezereum, Sorbus aucuparia.* В широколиственных лесах Эстонии аналогичная группа видов описана T. Lippmaa [1940].

Не менее значимое влияние на рассматриваемые виды должны оказывать и перепады весенних (апрельских и майских) температур в сторону отрицательных значений, что также может приводить растения к гибели от потери влаги, но уже из-за внутритканевой кристаллизации льда. Эти связи нами пока не прослежены.

7. Группа, противоположная предыдущей, – **термоконтраст-толерантные** континентальные виды, устойчивые к экстремумам и перепадам температур. Наиболее ярко эти свойства проявляются у *Equisetum palustre* (мочажинного гигрофита с обширным циркумбореально-полизональным ареалом) в сосняках хвощовых сфагновых (r^2 0,7–0,8), а также у *Vaccinium vitis-idaea* (r^2 0,6–0,7)*, Rosa acicularis* и *Cladina arbuscula* s. l. (r^2 0,5) в травяно-зеленомошных. Характер зависимости доминанта приземного яруса от амплитуды летних температур отчасти определяет региональное замещение сосняков вейниковых костянично-брусничными. *Calamagrostis arundinacea,* доминирующий в вейниковых сосняках юга Карелии и юго-запада Архангельской области, исчезает в сосняках костянично-брусничных бассейнов Двины и Печоры одновременно с превышением суточной амплитудой температур воздуха в июле размаха в 8 °C (см. рис. 3, A). В то же время ПП *Vaccinium vitis-idaea* возрастает от < 20 % в сосняках вейниковых до 20–35 (50) % в костянично-брусничных, где суточный ход июльских температур превышает 8,5 °C (рис. 3, B). В абсолютном выражении наблюдаемые различия амплитуд очень невелики. Однако и они оказываются существенными для *Calamagrostis arundinacea* близ северной границы его ареала, где этот вид зависим также от продолжительности безморозного периода и от мощности снежного покрова. В то же время в южной тайге Европейской России или в сибирской подтайге вейник выдерживает гораздо более значительные перепады температур. Это может либо считаться еще одним проявлением «закона выравнивания среды», либо объясняться региональными отличиями экологических требований и толерантности вида на разном физико-географическом фоне; возможно, справедливы оба объяснения.

В сосняках лишайниково-зеленомошных термоконтраст-толерантным выступает *Calamagrostis epigeios* (r^2 0,5–0,6), в зеленомошных – *Rosa acicularis, Equisetum sylvaticum*

(детерминанты «восточного» варианта сосняков воронично-черничных), *Hylocomium splendens* (доминант мохового яруса), *Luzula pilosa,* подрост *Picea abies* s. l., в багульниковых – *Vaccinium uliginosum* (субдоминант в ярусе кустарничков; r^2 0,3–0,5). О континентальных омброфитах сказано выше.

Несмотря на обилие представителей в группах **6** и **7**, их все же недостаточно, чтобы на этой основе выделить в сосняках Европейского Севера океанические и континентальные флористические комплексы, подобные прослеженным в тундрах Гренландии [Böcher, 1954] или Чукотки [Юрцев и др., 1978].

8. Климатически нейтральные виды, для которых в пределах изучаемого региона даже на уровне тенденций не наблюдается зависимостей от учтенных факторов макроклимата (не приводятся в табл. 2). В эту группу попали многие бореальные виды вдали от границ ареалов, при этом находящиеся в условиях, близких к своему экоценотическому оптимуму, когда наблюдаемые постоянство и покрытие видов максимальны. К ним, в частности, относятся: *Vaccinium vitis-idaea, Cladina rangiferina* s. l., *C. stellaris* и подрост *Pinus sylvestris* в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных; *Vaccinium myrtillus, Linnaea borealis, Lycopodium annotinum, Ptilium crista-castrensis* – в зеленомошных; *Rubus saxatilis, Solidago virgaurea*, *Carex digitata, Rhytidiadelphus triquetrus* – в травяно-зеленомошных; *Equisetum sylvaticum* и *Sphagnum girgensohnii* – в хвощовых сфагновых; *Bistorta major* – в дернистоосоковых сфагновых; *Ledum palustre* – в багульниковых; *Menyanthes trifoliata, Equisetum fluviatile,* большинство болотных видов *Carex, Sphagnum fallax* и другие мочажинные виды – во всех типах заболоченных сосняков.

Влияние ценотического окружения на зависимость вида от факторов макроклимата

Как видно из сказанного выше, многие виды растений неодинаково реагируют на изменения климатических факторов в различных группах ассоциаций сосновых лесов. Как правило, вблизи от эколого-ценотического оптимума бореальные виды не реагируют на наблюдаемые изменения, тогда как в периферических частях ценоспектра могут наблюдаться зависимости, противоположные по знаку. Так, *Vaccinium myrtillus,* субокеанический вид, нейтральный в сосняках зеленомошных, выступает холодолюбивым «северным» растением в лишайниковых и, напротив, теплозависимым «южным» – в багульниковых (рис. 4, А). Последнее объясняет частичное замещение *V. myrtillus* на более континентальную *V. uliginosum* в чернично-багульниковых сфагновых сосняках Двино-Печорского региона [Кучеров, Кутенков, 2012] и Лапландии. При среднегодовой температуре воздуха от –2 до –1,5 °С *V. uliginosum* преобладает над *V. myrtillus* в среднем на 10 % ПП (рис. 4, В). При переходе значений фактора через 0,2 °С позиции видов выравниваются; далее в интервале среднегодовых температур 0,5–2 °С *V. myrtillus* преобладает над *V. uliginosum* в среднем на 3–5 %. Наконец, в травяно-зеленомошных сосняках черника проявляет себя умеренным гемихионофитом. Здесь, в сравнении с зеленомошниками, из-за снижения сомкнутости полога возрастает весенняя инсоляция, при этом меньше подроста ели, замедляющего снеготаяние. Тенденция к хионофильности черники наблюдается также у верхней границы леса и (в еще большей степени) в горных тундрах Лапландии. В лишайниковых сосняках, однако, такой зависимости не прослежено.

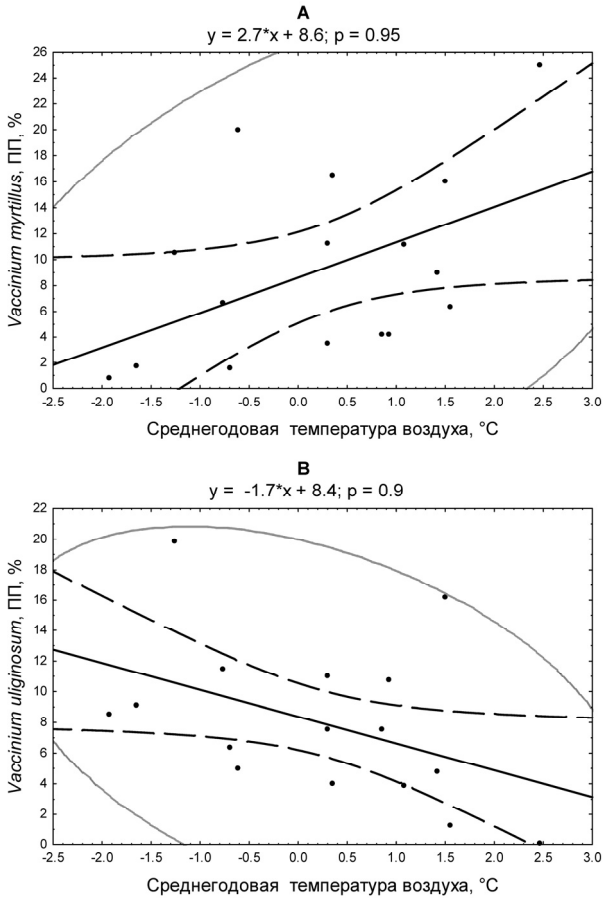


Рис. 4. Частичное замещение субдоминанта кустарничкового яруса в сосняках чернично-багульниковых сфагновых в зависимости от среднегодовой температуры воздуха. **А** – *Vaccinium myrtillus* (микротерм), **В** – *V. uliginosum* (субгекистотерм). Обозначения как на рис. 1

Другой аналогичный пример демонстрирует *Hylocomium splendens.* В сосняках лишайниково-зеленомошных, где его ценотические позиции в целом слабы, он термоконтраст-интолерантный вид, зависимый от перепадов летних температур. В то же время в зеленомошниках, где вид входит в число доминантов, он устойчив к воздействию данного фактора.

Calluna vulgaris, растение с субатлантическим типом ареала, в сосняках лишайниковых и багульниковых выступает нейтральным видом (возможно, в силу недостатка собранных нами данных). В сосняках лишайниково-зеленомошных и молиниевых вереск проявляет себя как «северный», холодостойкий, но термоконтраст-интолерантный вид, что отчасти объясняет его исчезновение в наиболее континентальном секторе региона – бассейне р. Печоры. В сосняках зеленомошных, где ценотические позиции вереска существенно ослаблены, он, напротив, представляется «южным» видом с положительной зависимостью от факторов теплообеспеченности, что на деле может объясняться его негативной реакцией на затенение со стороны елового подроста и черники.

Реже наблюдается обратная закономерность, когда вид более уязвим в условиях, ценотически оптимальных для него, нежели на периферии ценоспектра. Это можно наблюдать на примере *Calamagrostis arundinacea* на северной границе ареала. Доминируя в вейниковых сосняках карельской и кенозерской средней тайги, он «платит» за повышенный уровень освещенности и минерального богатства почвы зависимостью от мощности снежного покрова и амплитуд летних температур. В то же время в сосняках вейниково-черничных зеленомошных, где покрытие вейника составляет не более 5–10 %, вид защищен от негативного воздействия этих факторов – как пологом сосны большей сомкнутости, так и густым подростом ели, выравнивающим амплитуды температур и замедляющим таяние снега. Под пологом черничных сосняков и ельников этот вид, зачастую малообильный и не достигающий цветения, продвигается на 1–2 градуса широты дальше на север, заходя и в северную тайгу [Кучеров, 2013], где леса вейникового типа крайне редки и представлены лишь осинниками на южных склонах либо вовсе отсутствуют.

Подобные примеры, однако, редки. Гораздо чаще вид близ пределов своего распространения единообразно (притом сильно) реагирует на климатические факторы во всех типах сообществ, где он произрастает, как это мы наблюдаем на примере *Empetrum nigrum* s. l. и других субгекистотермов на южной границе ареала.

Заключение

1. Наиболее сильные зависимости от климатических факторов в сосняках средней и северной тайги наблюдаются у гипоарктических, аркто- и гипоарктобореальных гемикриофитов (*Vaccinium uliginosum, Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum, E. polystachion* и др.), особенно близ южных границ их ареалов (*Empetrum nigrum* s. l., *Betula nana*, *B. czerepanovii, Arctous alpina, Ptilidium ciliare*, *Nephroma arcticum* и др.). На втором месте оказываются бореальные и бореонеморальные лесные мезофиты, зависящие от перепадов летних температур при снижении сомкнутости древесного полога (*Calamagrostis arundinacea, Oxalis acetosella, Convallaria majalis, Viola riviniana* и др.).

2. Влияние макроклимата на растения ослабевает по градиенту влажности почвы. Наибольшее число видов, зависимых от климатических факторов (соответственно не менее 14 и 26) выявлено в сосняках лишайниковых (наиболее сухих) и травяно-зеленомошных (хорошо дренированных и осветленных), наименьшее (3–4) – в вахтовых (сильнее всего заболоченных) и хвощовых сфагновых. В этом проявляется «сглаживающее» влияние обводненности экотопов на климатические различия.

3. Многие виды неодинаково реагируют на изменения климатических факторов в различных группах ассоциаций сосновых лесов. Для видов, находящихся вдали от границ своих ареалов, более характерна нейтральность по отношению к факторам макроклимата вблизи от эколого-ценотического оптимума и проявление связей, противоположных по знаку, в периферических частях ценоспектра. Виды близ границ ареалов могут либо проявлять большую устойчивость на периферии ценоспектра, нежели в условиях, ценотически оптимальных для них в глубине ареала, либо (чаще) единообразно реагировать на изменения факторов макроклимата во всех населяемых типах сообществ.

4. Большинство закономерностей широтного и долготного замещения синтаксонов сосновых лесов в пределах средней и северной тайги Европейской России подтверждается на видовом уровне благодаря наблюдаемым зависимостям доминантов и детерминантов приземных ярусов от факторов макроклимата. Отсутствие подтверждения (случай *Calluna vulgaris* в сосняках лишайниковых) может объясняться недостатком данных либо тем, что причиной замещения являются факторы, напрямую не связанные с климатом, – прежде всего ландшафтно-литологические, – которые еще предстоит установить.

Сформулированные выше закономерности пока предварительны. Они подлежат проверке на других формациях – как зональных (ельники), так и интразональных (например, пойменные ивняки), – и типах растительности (тундровом, луговом), а кроме того – на более обширных территориях, с привлечением данных хотя бы по южной тайге Европейской России. В перспективе необходим охват большего числа зональных и меридиональных выделов. В другом географическом масштабе или просто на другой территории те же самые виды могут демонстрировать иные зависимости от тех же климатических факторов. Приведенные в тексте связи конкретных видов растений с параметрами макроклимата корректны лишь для сосновых лесов Европейского Севера.

Автор признателен к. г.-м. н. В. И. Горному (НИИЦЭБ РАН) за ознакомление с базой данных eosweb.larc.nasa.gov; д. б. н., проф. В. И. Василевичу; д. б. н. В. В. Горшкову (БИН РАН); д. б. н., проф. Д. И. Назимовой (ИЛ СО РАН) и д. б. н. С. В. Дегтевой (ИБ КомиНЦ УрО РАН) за ценные замечания и методические консультации в процессе подготовки и написания статьи.

Литература

Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1974. 299 с.

Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28–39.

Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.

Кучеров И. Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2013. Вып. 61. С. 159–217.

Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2012. № 3 (19). С. 46–80.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 6. С. 733–763.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 1. С. 16–32.

Кучко А. А. Снежный покров в лесах заповедника «Кивач» и его влияние на промерзание и оттаивание почвы // Тр. заповедника «Кивач». Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во, 1968. Вып. 1. С. 159–171.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.

Мелехов И. С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-ть, 1980. 480 с.

Микроклимат СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 286 с.

Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.

Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63–71.

Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.

Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 276 с.

Соловьев А. Н. Биота и климат в XX столетии. М.: Пасьва, 2005. 288 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1965а. 359 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 2. Мурманская область. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1965б. 144 с.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. 2-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.

Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1990. 287 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 991 с.

Юрцев Б. А. Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетников подмосковных широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 4. С. 80–85.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.

Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20. N 1. 41 S.

Böcher T. W. Oceanic and continental vegetation complexes in Southwestern Greenland. København: C. A. Reitzels Forlag, 1954. 336 p.

Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobot. 1992. Bd. 18. S. 1–258.

Geiger R. The climate near the ground. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1957. 494 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 65–83.

Lippmaa T. A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest // Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuens. 1940. Vol. 6. Fasc. 4. P. 1–56.

NASA surface meteorology and solar energy // http://eosweb.larc.nasa.gov от 15.05.2006.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology // Acta Forest. Fenn. 1955. Vol. 62. 408 p.

Stoutjesdijk P., Barkman J. J. Microclimate, vegetation and fauna. Uppsala: Opulus Press, 1992. 205 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. N 6. P. 1–123.

Walter H. Vegetationszonen und Klima. 3 Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1977. 309 S.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кучеров Илья Борисович
старший научный сотрудник, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН;
лаб. растительности лесной зоны
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: atragene@mail.ru
тел.: (812) 5542552

Kucherov, Ilya
Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: atragene@mail.ru
tel.: (812) 5542552

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 52–62

УДК 574.58

СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ КАМЕНИСТОЙ ЛИТОРАЛИ ВЫГОЗЕРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. А. Березина[1, 2], Ю. И. Губелит[1], Л. В. Жакова[1], Т. М. Тимакова[2], В. А. Петухов[1], А. Н. Шаров[2]

[1] *Зоологический институт РАН*
[2] *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН*

Впервые за последние 40 лет были изучены структурные характеристики планктонных и бентосных сообществ (фито- и бактериопланктон, фитоперифитон, мейо- и макрозообентос, высшая водная растительность) и спектр питания рыб в каменистой литорали Выгозерского водохранилища. Выявлена существенная разница в структурных характеристиках этих сообществ между северной и южной частями водохранилища. Максимальная биомасса фитопланктона была зарегистрирована в Сенной губе (6,5 мг/л) за счет массового развития колониальной диатомовой водоросли *Tabellaria flocculosa*, индикатора олиготрофных условий. В южной части отмечены относительно высокие значения биомассы зеленых и сине-зеленых водорослей перифитона и макрофитов, что свидетельствует об эвтрофировании. Донные организмы входят в состав спектра питания окуня, плотвы и сига, однако в целом слабое развитие мейо- и макрозообентоса (2–3 г/м^2) в литорали водохранилища определяет смешанный характер питания рыб и использование в пищу планктонных ракообразных и дрифта.

К л ю ч е в ы е с л о в а: бактерии, фитопланктон, фитобентос, макрофиты, зообентос, питание рыб, трофические связи, численность, биомасса.

N. A. Berezina, Y. I. Gubelit, L. V. Zhakova, T. M. Timakova, V. A. Petukhov, A. N. Sharov. STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF BIOTIC COMMUNITIES OF THE VYGOZERSKOE RESERVOIR LITTORAL ZONE

For the first time during the past 40 years we studied the structural characteristics of planktonic and benthic communities (phyto- and bacterial plankton, phytoperiphyton, meio- and macrozoobenthos, higher aquatic vegetation), and the food spectrum of fish in the rocky littoral zone of the Vygozerskoe impounding reservoir. We found a significant difference in the structure of these communities between the northern and southern parts of the reservoir. The maximum biomass of phytoplankton was recorded in Sennaya Bay – 6.5 mg/l, due to the development of the colonial diatom alga *Tabellaria flocculosa*, an indicator of low concentrations of nutrients and oligotrophic conditions. The relatively high biomasses of phytoperiphyton (green and blue-green algae) and macrophytes in the southern part of the reservoir evidence the eutrophication process. Benthic organisms are a food for perch, roach and whitefish, but the low biomass of meio- and macrozoobenthos (2–3 g/m^2) in the littoral zone of the reservoir causes the fish to feed on a mixed diet, utilizing drift and planktonic crustaceans as a food.

K e y w o r d s: bacteria, phytoplankton, phytobenthos, macrophytes, zoobenthos, fish feeding, trophic links, abundance, biomass.

Введение

Текущее столетие характеризуется непрерывным нарастанием степени и масштаба воздействия антропогенных факторов на водные экосистемы. Актуальность исследований крупных водных экосистем Карелии определена их высокой изменчивостью в результате разномасштабных воздействий, включая загрязнение. Выгозерское водохранилище было образовано в 1932 г. путем повышения уровня воды на 6–7 м Надвоицкой плотиной на основе озер Выгозеро, Боброво и других мелких водоемов в долине р. Нижний Выг. На современном этапе это водохранилище занимает третье место среди озер Карелии по площади зеркала (1159 км^2), характеризуется сложным рельефом дна и мелководностью (средняя глубина 6,2 м). По величинам первичной продукции планктона (85–582 мг С/м^{2}сут.) и содержанию хлорофилла *a* (0,2 до 3 мг/м^3) Выгозерское водохранилище может быть охарактеризовано как низкопродуктивный мезотрофный водоем [Современное состояние..., 1998]. Со времен создания оно используется в целях гидроэнергетики, судоходства, лесосплава, водоснабжения и рыбного промысла. В результате работы Сегежского целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК) эта экосистема с 1936 по 1976 год подвергалась загрязнению в северной части из-за поступления серо- и фосфатосодержащих стоков в устьевую часть р. Сегежа [Вислянская, Харкевич, 1985]. После ввода на Сегежском ЦБК сооружений биологической очистки сточных вод (1976 г.) содержание токсических веществ в воде снизилось до нормы, но биогенная нагрузка на водоем и уровень его загрязнения органическими веществами возросли, что привело к эвтрофированию [Тимакова, 1985; Теканова и др., 2011]. Кроме того, северная часть водохранилища подвержена загрязнению со стороны Надвоицкого алюминиевого завода в виде газовых выбросов фтористых соединений (0,05–0,12 мг/л фторидов) в воду Надвоицкого залива [Состояние..., 2007].

Большинство исследований биоты Выгозерского водохранилища проводили в глубоководной зоне, а мелководье оставалось слабоизученным. Исследования макрофитов и зообентоса в прибрежье водохранилища проводили в 1970-е годы [Гидробиология..., 1978], а современные данные о состоянии литоральных сообществ отсутствуют. В отличие от глубоководных биотопов, где условия среды примерно одинаковы и структура сообществ водных организмов относительно стабильна, мелководные биотопы более чувствительны к воздействиям, что определяет их изменчивость и формирование сложных трофических связей.

Целью настоящего исследования является изучение состояния донных сообществ мелководной зоны (на глубинах 0–3 м) в разных районах Выгозерского водохранилища. Материалы были собраны в ходе экспедиции Института водных проблем Севера КарНЦ РАН на НИС «Эколог» в августе 2011 г. на северных и южных каменистых участках водохранилища. Изучены сообщества планктона (фито- и бактериопланктон), бентоса (фитоперифитон, мейо- и макрозообентос) и высшая водная растительность, а также изучены спектры питания массовых в прибрежье видов рыб – окуня *Perca fluviatilis* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и молоди сига *Coregonus lavaretus* (L.).

Материалы и методы

Пробы воды, грунта, обрастаний на камнях и высшей водной растительности собирали в каменисто-песчаной литорали в 2–3 повторностях в разных частях водохранилища (рис. 1): в северной части – в Надвоицком заливе (ст. 1; 63,834 °с. ш. 34,362° в. д.) и Сенной губе (ст. 2; 63,772 °с. ш. 34,594° в. д.), в юго-восточной (ст. 3; 63,487 °с. ш. 34,961° в. д.) и южной части – в Телекинском заливе (ст. 4; 63,261° с. ш. 34,885° в. д.). Также дополнительно отобраны пробы воды для анализа состава бактериопланктона в северном заливе Лайкоручей у г. Сегежи.

Пробы фитоперифитона были собраны с камней с учетом площади, покрытой растениями, смывы с камней фиксировали 4%-м формалином. Площадь проективного покрытия дна каменистым субстратом (галькой) на всех участках составляла от 70 до 100 %. Пробы фитопланктона отбирали в 1,5-литровые полиэтиленовые бутылки и моментально фиксировали йодно-формалиновым фиксатором, затем пробы концентрировали методом отстаивания. Подсчет водорослей проводили в камере Нажотта объемом 0,05 мл под световым микроскопом БИМАМ Р-13-1 по методу К. А. Гусевой [1959]. По индивидуальным объемам клеток водорослей рассчитывали биомассу.

Пробы воды для изучения бактериопланктона (500 мл) фиксировали 40%-м формалином (0,5 мл формалина на 100 воды). Проводили посевы микропроб воды на стандартных питательных средах по методике С. И. Кузнецова и Г. А. Дубининой [1989] для учета специфических групп бактерий (углеводородокисляющих, нитрифицирующих, фенолрезистентных, целлюлозоразрушающих). Общую численность бактерий определяли по методу

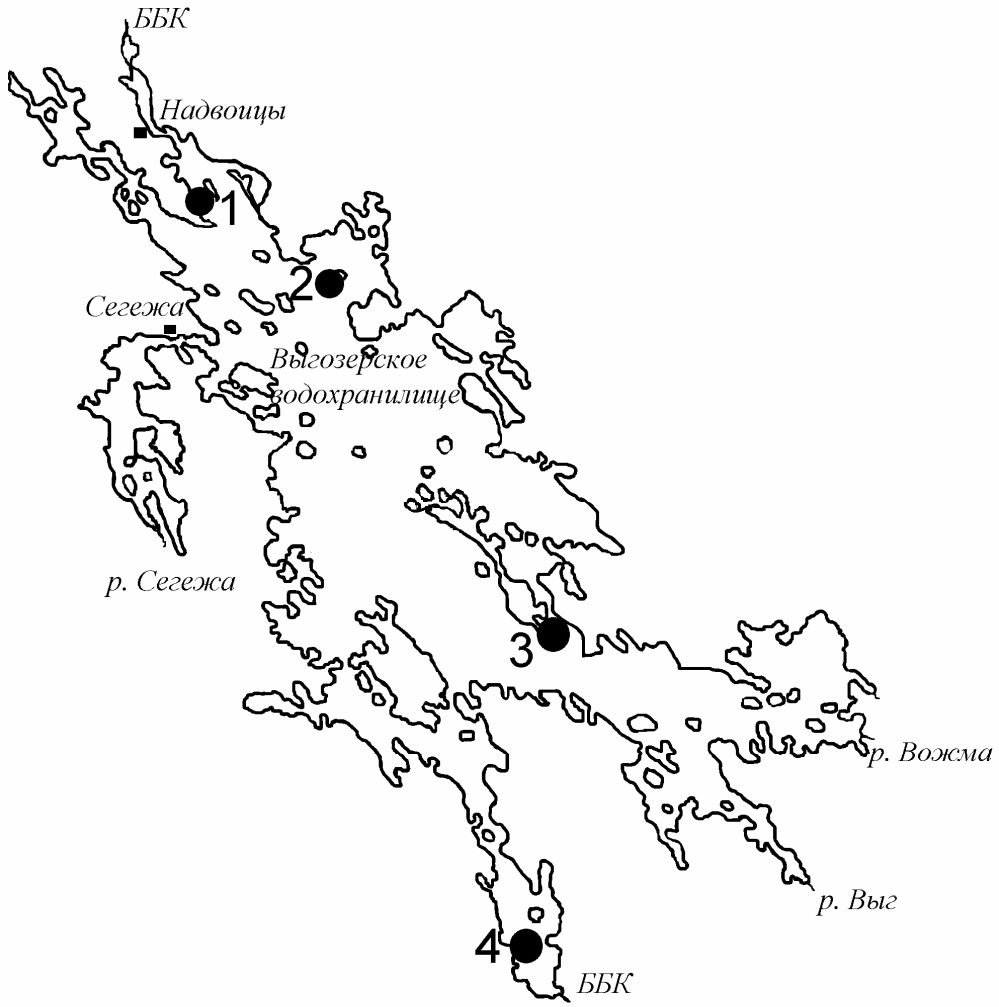


Рис. 1. Карта-схема Выгозерского водохранилища с отметкой станций исследования прибрежной зоны в северной части: ст. 1 – Надвоицкий залив и ст. 2 – Сенная губа; в юго-восточной части – ст. 3 и в южной части – ст. 4

В. И. Харламенко [1984]. Пробу воды (5 мл) смешивали с раствором акридинораижа (3 мл) и проводили через предварительно окрашенный суданом Б ядерный фильтр. Фильтры анализировали под эпилюминесцентным микроскопом. Численность сапрофитных бактерий определялась на стандартной агаризованной среде РПА, а количество олиготрофов – на обедненной среде (РПА : 10). Наличие энтеробактерий в воде определяли методом сбора пробы на мембранный фильтр и инкубации его в среде Эндо с последующим оксидазным тестом. Размеры бактерий определяли с помощью окуляр-микрометра. Расчет биомассы бактерий в углероде (*C*) проводили по методике С. И. Кузнецова и Г. А. Дубининой [1989]. В качестве дополнительных характеристик использовали санитарный показатель [Романенко, 1978] и индекс трофности, или соотношение олиготрофных и сапрофитных бактерий [Марголина, 1989].

Макрофиты отбирали при помощи трубы площадью сечения 1/32 м^2. Собранные растения высушивались на воздухе и взвешивались. Таксономический состав гидрофильных растений определяли по качественным сборам, а степень доминирования тех или иных таксонов оценивали по описаниям и фотоснимкам. Описание фитоценозов водной растительности проводили в соответствии с общепринятыми методиками [Катанская, 1981; Распопов, 1985]. Для видов растений, доминирующих в фитоценозах, относительное обилие, в %, рассчитано как массовая доля растений определенного вида к общей массе растений на пробной площадке.

Мейобентос отбирали трубчатым дночерпателем Мордухая-Болтовского и мерным стаканчиком объемом 75 см^3, а макрозообентос – при помощи трубы высотой 100 см и площадью сечения 0,03 м^2 и гидробиологического сачка (с сетью ячеей 250 мкн) по три повторности

в каждой точке. Весь субстрат изымался из трубы в емкость с чистой водой, туда же отбирали верхний слой (3–5 см) подстилающего грунта. Прикрепленные организмы смывались или аккуратно счищались с камней скальпелем. В случае макробентоса пробы перед фиксацией (4%-м формалином) были промыты чистой водой через сито с ячеей 250 мкн, пробы мейобентоса фиксировали сразу после отбора. Обработку зообентоса проводили в лаборатории по стандартным методикам [Методические рекомендации..., 1984]. К мейобентосу относили всех мелких (< 1–2 мм) нематод, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, водных клещей, олигохет и личинок хирономид 1–2 возраста. К макробентосу были отнесены олигохеты размером более 1–2 мм, моллюски, личинки и куколки (> 2 мм) хирономид, ручейников, поденок, веснянок.

Для исследования спектров питания были собраны не менее 20 экз. каждого вида рыб (окунь, плотва, молодь сига). Отлов рыб проводили ставными жаберными сетями с переменной ячеей (18 и 24 мм) в месте сбора планктонных и бентосных проб в Сенной губе. У всех рыб измеряли длину от головы до конца чешуйного покрова, определяли пол и массу. Желудки рыб фиксировали 4%-м формалином, вскрывали под микроскопом скальпелем и оценивали частоту встречаемости всех пищевых компонентов согласно Методическому пособию [1974].

Результаты и обсуждение

Бактерии. Подробные исследования бактериальных сообществ на всей акватории Выгозерского водохранилища в 1960–1970-х гг. выявили наиболее высокие значения численности и биомассы (1,2 млн кл./мл и 44,6 мкгС/л) бактериопланктона в его северной части, особенно в местах сброса сточных вод Сегежского ЦБК [Филимонова, 1969, 1978]. Эти величины в 1,5–2 раза превышали содержание бактерий в других, более глубоководных участках водоема. Сброс неочищенных сточных вод, содержащих в своем составе большое количество органических веществ, определял доминирование в сообществах сапрофитных бактерий, обычно представленных *Pseudomonas, Bacillus, Bacterium, Sarcina, Mycobacterium* и изредка *Bacillus nebulosus* Wright и *Bacillus myxodens* Flügge. Помимо них в массе отмечали сульфатредуцирующие, тионовые, денитрифицирующие и целлюлозоразрушающие бактерии [Филимонова, 1978]. В мелководной юго-восточной части водохранилища бактериальная обсемененность воды была почти вдвое ниже (табл. 1). Однако в зарослевой зоне и в районе впадения притоков общая численность бактерий достигала 1 млн кл./мл. Высокие численности сапрофитных бактерий (> 1 тыс. кл./мл) отмечены в прибрежье центральной части водоема, где ведется активное судоходство.

В 1980–1990-е гг. прибрежная зона Выгозерского водохранилища исследовались эпизодически и в основном только в северной части (заливе Лайкоручей), месте сброса неочищенных стоков ЦБК. Здесь общие численности бактерий в воде были высоки – 2–4 млн кл./мл (вблизи точки выпуска сточных вод – до 20 млн кл./мл), а численность сапрофитных бактерий – несколько десятков тысяч клеток в 1 мл. Снижение уровня производства в 1990-е годы привело к снижению бактериальной обсемененности воды почти на порядок [Современное состояние..., 1998].

В летний период 2011 г. выявлено, что максимальной обсемененностью воды бактериями, как и в предыдущие годы, отличались северные районы Выгозерского водохранилища,

Таблица 1. Среднее содержание бактерий в воде из прибрежной зоны в разных частях Выгозерского водохранилища в 1970-х [Филимонова, 1969, 1978] и в 2011 году

Район, год изучения	N, млн/мл	B, мкгС/л	САП, КОЕ/мл	ОЛ, КОЕ/мл	ФР, КОЕ/мл	УО, КОЕ/мл	Грибы КОЕ/мл
Северная часть							
Лайкоручей, 1970-е гг.	1,20	44,6	–	–	–	–	–
Лайкоручей, 2011 г.	1,44	35,5	2798	4380	7	742	1427
Ст. 1, 2011 г.	0,71	17,5	482	697	4	10	344
Ст. 2, 2011 г.	0,53	13,1	487	562	0	0	429
Юго-восточная часть							
1970-е гг.	0,76	24,7	–	–	–	–	–
2011 г.	0,52	10,35	211	369	231	126	65
Южная часть							
2011 г.	0,5	12,3	142	262	1	79	51

Примечание. N – общая численность, B – биомасса, САП – сапрофиты, ОЛ – олиготрофные, ФР – фенолрезистентные, УО – углеводородокисляющие.

Таблица 2. Численность и биомасса разных групп организмов в разных частях Выгозерского водохранилища в 2011 г.

Группа	Показатель	Надвоицкий залив	Сенная губа	Юго-восточная часть	Южная часть	Среднее для изученных участков
Фитопланктон	*N*	18	205	56	5	71
	B	1,2	6,5	1,7	0,5	2,5
Фитоперифитон	*B*	17,2	3,8	242,8	232,4	124,1
Макрофиты	*N**	0	160	160	131	113
	*B***	0	239	239	379	214,3
	P	0	0,072	0,014	0,506	0,15
Мейобентос	*N*	5,7	0,6	7,2	14,5	7
	B	0,33	0,04	0,23	0,11	0,18
Макробентос	*N*	2,5	2,2	2,3	1,15	2
	B	2,67	2,10	1,97	2,46	2,3

Примечание. N – численность, тыс. экз./м^2 (для фитопланктона – тыс. кл./л), N* – численность экз./м^2; B – сырая биомасса г/м^2 (для фитопланктона – мг/л), P – продуктивность кг/м^2. B ** – масса растений приведена в величинах воздушно-сухого веса. В таблице приведены средние арифметические значения величин, рассчитанные для серии проб.

особенно залив Лайкоручей (см. табл. 1). Численность сапрофитных бактерий была очень высока (2798 КОЕ/мл) и составляла 0,19 % от общей численности бактерий, свидетельствуя о сильном загрязнении воды органическим веществом. Индекс трофности (1,57) позволяет оценивать этот район как умеренно эвтрофированный. Отмечено интенсивное развитие в воде грибковых форм и углеводородокисляющих бактерий, обусловленное близостью залива к г. Сегеже и возможному попаданию углеводородсодержащих веществ со стоками. Здесь отмечено высокое содержание бактерий группы кишечной палочки – до 79 тыс. КОЕ/л, что свидетельствует об эпидемиологическом неблагополучии в этой части водохранилища. Вместе с тем по сравнению с 1970-ми годами общая бактериальная обсемененность воды здесь значительно уменьшилась (см. табл. 1).

Остальные участки, исследованные в северной (Надвоицкий залив и Сенная губа), юго-восточной и южной частях водохранилища, по величинам индекса трофности, содержанию углеводородокисляющих и фенолрезистентных бактерий (см. табл. 1) охарактеризованы как относительно чистые с низким уровнем трофии. Однако бактерии группы кишечной палочки (0,86 на ст. 4 и 4,9 тыс. КОЕ/л на ст. 3) могут свидетельствовать о возможном загрязнении бытовыми стоками южных районов водохранилища. По сравнению с 1970-ми годами выявлены изменения в распределении бактерий по акватории водохранилища. Так, в районе северного побережья численность бактерий заметно снизилась, в то время как в южном районе наметилась тенденция к ее увеличению.

Фитопланктон. Первые сведения о микроводорослях оз. Выгозеро относятся к началу прошлого столетия, а подробно фитопланктон стали изучать с 1960-х гг. в северной части Выгозерского водохранилища [Вислянская, 1978; Вислянская, Харкевич, 1985; Чекрыжева, 2011]. В фитопланктоне пелагической части Выгозерского водохранилища за весь период изучения обнаружено 264 таксона планктонных водорослей, среди которых наиболее богаты видами диатомовые (45 % от общего числа видов) и зеленые (32 %) водоросли [Чекрыжева, 2011]. В 2011 г. в фитопланктоне изученных участков обнаружено 45 таксонов: Bacillariophyta – 16, Chlorophyta – 14, Cyanobacteria – 9, Dinophyta – 3, Cryptophyta – 2, Chrysophyta – 1. Состав доминирующих видов фитопланктона в литоральной зоне и открытой части водохранилища оказался сходным. Практически везде доминировали диатомовые *Aulacoseira islandica* (O. Muller) Simonsen, *Asterionella formosa* Hassall*, Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kutz.*, T. flocculosa* (Roth) Kutz. В Надвоицком заливе также часто встречались крупные динофитовые водоросли *Ceratium hirundinella* (O. F. Muller) Bregh. Средние значения численности и биомассы фитопланктона в литоральной зоне составляли 71 тыс. кл./л и 2,5 мг/л (табл. 2). Эти характеристики были выше, чем показатели пелагического планктона, средние биомассы которого не превышали 1 мг/л [Чекрыжева, 2011]. В соответствии с существующими шкалами типизации озер [Китаев, 2007], по уровню биомассы летнего фитопланктона литораль Выгозерского водохранилища характеризуется мезотрофными условиями.

Максимальная биомасса фитопланктона была зарегистрирована в Сенной губе (ст. 2) – 6,5 мг/л при численности 205 тыс. кл./л. Основную долю в биомассу фитопланктона в этом районе вкладывали колониальные диатомовые водоросли *T. flocculosa* (4,8 мг/л). Данный вид наиболее часто встречается при низких концентрациях фосфора, характеризуется как β-мезосапробный вид и обычен в планктонных и пери-

фитонных сообществах северных озер [Rumeau, Coste, 1988], что позволяет говорить о хорошем качестве воды в этом районе водохранилища. В его юго-восточной части доминировали диатомовые водоросли *A. islandica, A. formosa* и *T. flocculosa*. Биомассы фитопланктона невысоки и близки по уровню к биомассе в Надвоицком заливе (см. табл. 2). Наименьшие значения биомассы (0,5 мг/л) фитопланктона были отмечены в южной части водохранилища (ст. 4), где встречались в основном диатомовые водоросли *T. fenestrata* и *A. islandica* (рис. 2). В воде было много детрита, пыльцы и мертвых клеток диатомовых водорослей – вероятно, результат взмучивания грунта вследствие интенсивного судоходства в этом районе, прилежащем к трассе Беломорско-Балтийского канала.

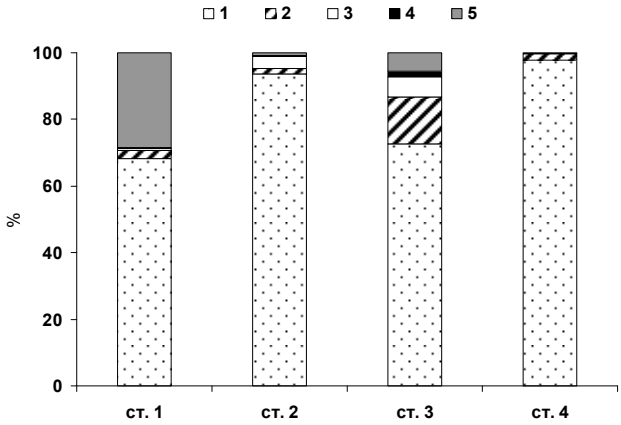


Рис. 2. Процентное соотношение разных групп фитопланктона в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Bacillariophyta, 2 – Chlorophyta, 3 – Cyanobacteria, 4 – Cryptophyta, 5 – Dinophyta

Фитоперифитон. В настоящее время в литературе встречаются отрывочные сведения о фитоперифитоне притоков Выгозерского водохранилища [Современное состояние..., 1998; Комулайнен и др., 2006], но информация о водорослях перифитона этого водохранилища в доступной литературе не найдена. В 2011 г. в составе фитоперифитона обнаружено 36 видов из трех отделов водорослей (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria). Эти виды являются типичными представителями альгофлоры олиготрофных озер северо-запада России. Среди них наиболее характерны несколько представителей зеленых (*Bulbochaete* sp., *Mougeotia* sp., *Oedogonium* sp. и *Spirogyra* sp.), диатомовых (*Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt, *Fragilaria capucina* Desmazières, *F. crotonensis* Kitt.) и цианобактерий (*Anabaena constricta* (Szafer) Geitler, *Aphanothece saxicola* Nag., *Lyngbya epiphytica* Wille, *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Aphanocapsa pulverea* (Wood) Forti, *Rivularia coadunata* (Somm) Foslie. Эти водоросли составляли основу сообществ и доминировали на большинстве станций. Отдельно стоит отметить вид диатомовых водорослей *D. geminata*, который был встречен в массе в Надвоицком заливе и юго-восточной части водохранилища. В период изучения *D. geminata* формировала из слизистых стебельков плотные дерновинки и маты на дне, достигая > 80 % общей биомассы фитоперифитона. Обычно этот вид обилен в озерах с хорошим качеством вод [Whitton et al., 2009].

Биомасса фитоперифитона на северных участках была существенно ниже биомасс, отмеченных в южной и юго-восточной частях водохранилища (см. табл. 2). Так, если в южных частях озера биомасса водорослей перифитона могла достигать 250 г/м^2, то на севере она не превышала 17 г/м^2. Выявлены различия и в структуре сообществ фитоперифитона. На северных станциях вклад в общую биомассу всех трех отделов водорослей был > 20 %; на юго-восточном участке (ст. 3) более 90 % биомассы составляли цианобактерии, в основном *Nostoc caeruleum* Lyngb. ex Born et Flah., *Tolypothrix distorta* Kutz., *Leptolyngbya amplivaginata* (van Goor) Anagnostidis, Komárek); на южном – зеленые водоросли из родов *Mougeotia* и *Oedogonium* (рис. 3).

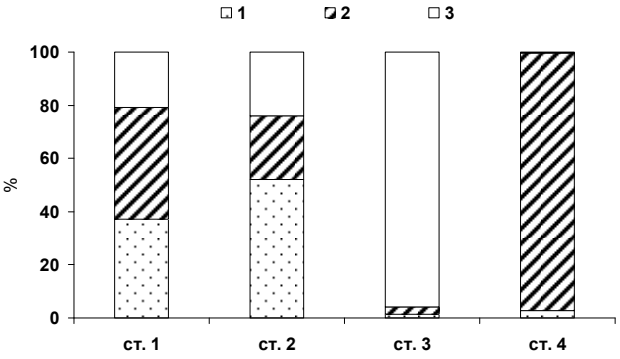


Рис. 3. Процентное соотношение разных групп фитобентоса в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Bacillariophyta, 2 – Chlorophyta, 3 – Cyanobacteria

Высшая водная растительность. Превращение Выгозера в водохранилище вызвало большие изменения в структуре макрофитных сообществ водоема. Ряд работ по изучению водной растительности Выгозерского водохранилища в 1930–1970-е гг. указывали на очень слабое развитие в нем водных растений [Клюкина, 1978]. Из 57 видов, отмеченных за всю историю водохранилища, наиболее часто отмечались тростник, осоки, рдесты и вахта трехлистная, реже хвощ, кубышка, ежеголовник, сабельник, белокрыльник.

В составе травостоя каменистой литорали Выгозера в 2011 г. были выявлены широко распространенные фитоценозы, участвующие в зарастании многих водоемов Северо-Западного региона России. Среди доминантов отмечено 12 видов макрофитов из 3 классов, 10 семейств, 11 родов. Из них 11 видов (*Potamogeton gramineus* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Carex acuta* L., *C. rostrata* Stokes, *Juncus alpino-articulatus* Chaix, *Nuphar pumila* (Timm), *Ranunculus repens* L., *Lythrum salicaria* L., *Menyanthes trifoliata* L.) относятся к цветковым растениям, один вид (*Equisetum fluviatile* L.) – к хвощевидным. Большинство этих видов – гелофиты, или воздушно-водные растения, и гигрофиты – растения переувлажненных местообитаний. Гидрофиты, или настоящие водные растения, представлены только двумя видами (*N. pumila* и *P. gramineus*) с плавающими листьями, что свидетельствует о неподходящих условиях для погруженных растений в водохранилище.

Среди основных причин бедности флоры водоема – низкая минерализация и малая прозрачность воды, а также преобладание каменистых субстратов и высокая прибойность берегов. В Надвоицком заливе субаквальная литораль фактически лишена высшей водной растительности (см. табл. 2), а редкие куртины гелофитов (с широко распространенными видами водного разнотравья) были встречены только в зоне заплеска на берегу. В Сенной губе (ст. 2) растительность была также развита слабо. На пятнах песка между камнями встречены небольшие куртины гидрофильного разнотравья, в которых доминировали два вида осок: острая *C. acuta* и вздутая C. *rostrata* (численность в пятне 160 экз. на м^2, средняя высота 0,41 ± 0,09 м, фитомасса в куртине 239 г/м^2, обилие 88–92 %) и лютик Чекрыжева, 2011 *R. repens* (обилие 0,4 %). Низкое видовое богатство сообществ и низкая продуктивность в сообществе – 0,01 кг/м^2 фитомассы – типично для литорали северного побережья Выгозерского водохранилища. В юго-восточной части (ст. 3) на песчано-каменистой литорали разнообразие и продуктивность макрофитов была выше, чем в северной части водохранилища. Кроме куртин осоки *C. rostrata* (10 %) отмечены также ситник *J. alpino-articulatus*, лютик *R. repens*, дербенник *L. salicaria*, двукисточник *P. arundinacea* и вахта *M. trifoliata*. Продуктивность фитоценозов невелика – 0,07 кг/м^2.

Пятна зарослей из тростника обыкновенного *P. australis* встречены только в южной части водохранилища, чистые или с участием гидрофитов и гигрофильного разнотравья. Они образуют узкую (шириной 1–15 м) разорванную полосу вдоль берега. Гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями встречались среди зарослей надводной растительности довольно редко и не образовывали сомкнутого яруса. В составе наиболее распространенных фитоценозов по обилию и фитомассе доминировал тростник обыкновенный (*P. australis:* численность 128 экз./м^2, средняя фитомасса 275 г/м^2, весовое обилие 66 %). Другие сопутствующие виды имели невысокую фитомассу и обилие: кубышка – 58 г/м^2 и 12 %, хвощ – 41 г/м^2 и 8 %, рдест *P. gramineus* – 40 г/м^2 и 8 %, лютик – 5 г/м^2 и 1 %. В южной части водохранилища видовое разнообразие и продуктивность сообществ (0,51 кг/м^2) – относительно высокие, что свидетельствует о благоприятных условиях здесь для произрастания водных растений, а распространение такого вида-индикатора, как кубышка малая *N. pumila*, – о наличии эвтрофирования.

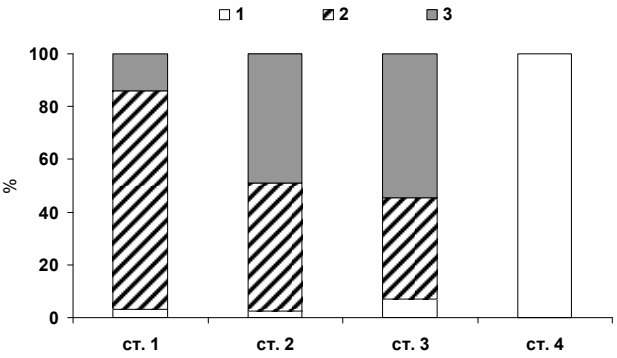


Рис. 4. Процентное соотношение разных групп мейобентоса в литорали Выгозерского водохранилища: 1 – Nematoda, 2 – Oligochaeta, 3 – Chironomidae

Зообентос. Мейобентос в литорали Выгозерского водохранилища беден, в 2011 г. отмечено 7 видов нематод: *Tobrilus gracilis* (Bastian), *T. helveticus* (Hoffmanner), *Brevitobrilus stefanskii* (Micoletzky), *Epitobrilus mediu* (G. Schneider), *Dorylaimus stagnalis* Dujurdin, *Mactinolaimus omercooperi* (Filipjev), *Ironus ignavus* Bastian. Видовое богатство нематод было в два раза ниже в литорали водохранилища, чем в литорали Онежского озера, обследованной в этот же период. Псевдомейобентос был представлен в основном личинками хирономид двух видов – *Polypedilum scalaenum* (Schrank) и *Tanytarsus lobatifrons* Kieffer. По численности в мейобентосе водохранилища доминировали нематоды, превышая 80 % от общей, а по биомассе – в основном хирономиды и олигохеты сем. Naididae (рис. 4). В целом биомассы не-

матод были существенно ниже на северных участках литорали – < 0,01 г/м^2 (см. табл. 2), чем на южных – 0,02–0,12 г/м^2. Особенно высокого развития достигали нематоды на ст. 4 – 0,12 г/м^2, что указывает на значительный уровень трофности в этом районе водохранилища.

Макрозообентос прибрежной зоны Выгозерского водохранилища достаточно подробно изучали в 1960–70-х гг. [Соколова, 1978]. В современных условиях по обилию и широкому распространению выделяются всего несколько видов из таких групп, как Oligochaeta, Plecoptera, Ephemeroptera, Diptera (главным образом Chironomidae) и Mollusca. Наиболее часто встречались олигохеты *Stylaria lacustris* (L.), *Lumbriculus variegates* Grube, *Tubifex tubifex* Muller, *Limnodrilus* spp., *Uncinais uncinata* (Orsted), Enchytraeidae gen. sp, моллюски *Sphaerium corneum* (L.), *Lymnaea ovata* (Draparnaud), поденки *Heptagenia fuscogrisea* (Retzius), *Ephemerella ignita* (Poda), *Ephemera vulgata* L., веснянки *Capnia nigra* (Pictet), ручейники *Agraylea multipunctata* Curtis, *Mystacides azureus* (L.), *Phryganea bipunctata* Retzius и хирономиды родов *Tanytarsus*, *Cladotanytarsus, Cricotopus, Polypedilum*, *Cryptochironomus*, *Procladius, Ablabesmyia.*

В целом биомассы зообентоса на изученных участках литорали водохранилища примерно сходны (см. табл. 2), но обнаружены существенные различия в таксономическом составе сообществ (рис. 5). Наибольшие биомассы (2,46 и 2,57 г/м^2) отмечены в Надвоицком заливе и на ст. 4 в южной части. Как и в прошлые годы [Соколова, 1978], макрозообентос Надвоицкого залива (ст. 1) характеризовался низкими биомассами хирономид и доминированием мелких двустворчатых моллюсков и олигохет сем. Tubificidae. Это может свидетельствовать о текущем эвтрофировании и вторичном загрязнении залива органическими веществами, накопленными в донных отложениях и др. В Сенной губе (ст. 2) и юго-восточной части (ст. 3) доминировали личинки насекомых. При этом в Сенной губе около 50 % общей биомассы представлено личинками хирономид, а на литорали в юго-восточной части высокого развития достигали личинки веснянок и ручейников, индикаторы олиготрофных условий (см. рис. 5).

Средние величины биомасс зообентоса в литорали водохранилища (2–2,5 г/м^2) оказались в несколько раз выше, чем в профундали. Так, в профундали северной, наиболее загрязняемой части Выгозерского водохранилища биомассы в среднем составляли 0,2–0,6 г/м^2, а в центральной – до 1,1 г/м^2 [Современное состояние..., 1998].

В 1950–1960-х гг. в Выгозерском водохранилище встречались три вида амфипод – палеарктический *Gammarus lacustris* G.O. Sars (синоним *Rivulogammarus scandinavicus*) и два гляциальных реликта *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars и *Monoporeia affinis* (Lindström) [Фауна..., 1965]. Реликтовых мизид *Mysis relicta* Lovén также отмечали в Выгозере в середине прошлого века [Герд, 1946; Фауна..., 1965]. В 1976 г. численность *P. quadrispinosa* составляла 3 экз./м^2 при биомассе 0,6 г/м^2 [Соколова, 1978]. Типичные ранее как в профундальных, так и в прибрежных стациях амфиподы *G. lacustris* и *P. quadrispinosa* при исследовании в 2011 г. не были обнаружены. Эти ракообразные относятся к холодолюбивым оксифильным видам, оптимумом для них являются температура 6–12 °С и высокая насыщенность воды кислородом (80–100 %). В период зимней стагнации воды в отдельных районах Выгозерского водохранилища, особенно в северных районах, наиболее загрязненных сточными водами, зачастую создается дефицит кислорода в воде – 40 % [Состояние..., 2007]. Вероятно, неблагоприятный кислородный режим – одна из возможных причин исчезновения этих ракообразных.

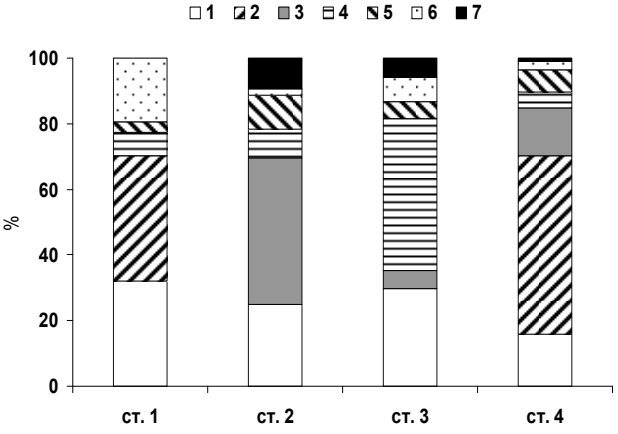


Рис. 5. Процентное соотношение разных групп макробентоса в литорали Выгозерского водохранилища. 1 – Oligochaeta, 2 – Mollusca, 3 – Chironomidae, 4 – Plecoptera, 5 – Ephemeroptera, 6 – Trichoptera, 7 – прочие

Питание рыб. Результаты анализа спектров питания рыб, пойманных в литорали, приведены в таблице 3. Основу питания окуня *P. fluviatilus* составляют крупные кладоцеры родов *Bythotrephes* и *Polyphemus,* а также другие планктонные ракообразные. Из бентосных беспозвоночных окуни активно употребляли личинок и куколок насекомых, главным образом Chironomidae, Trichoptera. Такой пищевой спектр не характерен для окуня. В других водо-

Таблица 3. Частота встречаемости (%) разных групп организмов в питании рыб окуня *Perca fluviatilis,* плотвы *Rutilus rutilus* и молоди сига *Coregonus lavaretus* в литорали Выгозерского водохранилища (2011 г.)

Пищевые объекты	Окунь		Плотва		Сиг	
	Длина рыб, мм					
	70–120	130–240	90–150	151–250	150–220	270–350
Растительная масса	20	20	100	100	0	0
Зоопланктон	100	100	100	100	100	0
Bosmina sp.	10	–	20	80	10	–
Chydorus	20	20	50	50	50	–
Polyphemus	40	80	–	–	100	–
Bythotrephes sp.	100	100	–	–	30	–
Cyclops	10	–	10	10	10	–
Зообентос	100	100	100	100	100	100
Личинки Chironomidae	40	80	40	30	20	–
Личинки Chaoboridae	–	–	–	–	100	100
Личинки и преимаго Ephemeroptera	50	40	–	–	100	100
Куколки Diptera	100	100	–	–	100	100
Личинки Trichoptera	30	50	–	–	80	50
Личинки и преимаго Plecoptera	–	–	–	–	50	50
Наземные насекомые	–	–	–	–	100	100
Зоогенный детрит	100	100	20	100	–	–

емах основу питания окуня в возрасте 2+ и 3+ (70–140 мм) составляют бентосные организмы, а к хищному питанию окуни начинают переходить, достигая размеров 150 мм [Попова, Ассман, 1993; Иванова и др., 2006]. Изотопный анализ питания подтверждает эту особенность для окуня большинства малых озер Финляндии, когда при длине тела 10 см он становится бентоядным, а достигая 15 см длины – рыбоядным хищником [Иванова и др., 2006]. Исследованные нами окуни в основной массе превосходили этот «порог», рыбные останки не были встречены даже у самых крупных экземпляров. В первую очередь, это может свидетельствовать о слабой представленности мальков рыб в литорали Выгозерского водохранилища из-за отсутствия выраженных зарослей высшей водной растительности. Кроме этого, появление после ряда акклиматизационных мероприятий в трофической сети водохранилища крупного хищника – судака [Рюкшиев, 2007] – также может приводить к сильному снижению численности молоди мелких рыб (окуня, плотвы) и оказывать трансформирующий эффект на их трофические связи с кормовыми объектами и структурные характеристики последних.

Плотва питалась в основном растительным детритом и фитоперифитоном. Также в желудках часто встречались личинки водных насекомых сем. Chironomidae и мелкие ракообразные Cladocera, составляя не более 50 % по массе.

Наиболее разнообразным спектром питания выделялись сиги. В состав их пищи входили зообентосные организмы (личинки и куколки насекомых), встречаясь фактически у 100 % рыб. Крупные кладоцеры *Polyphemus* поедались мелкими рыбами и отсутствовали в питании крупных сигов (табл. 3). Кроме того, значительную роль (50–70 % по массе) в питании сигов играли наземные насекомые (мелкие жучки, муравьи) и детрит зоогенного происхождения.

Отметим, что спектры питания изученных рыб были достаточно однообразны, хотя многие компоненты литорального сообщества (фитоперифитон, зообентос, зоопланктон и детрит) активно использовались массовыми рыбами в пищу. Вместе с тем биомасса мейо- и макрозообентоса составляла 2–3 г/м^2 в литорали водохранилища, и хотя это на порядок выше, чем в его профундали, но, по-видимому, недостаточно для полного удовлетворения пищевых потребностей рыб. Недостаточность кормовой базы, возможно, является основной причиной использования рыбами наземного дрифта, детрита и нехарактерных пищевых объектов. В 1970-е годы мизиды и амфиподы были основными объектами питания сига, ерша и окуня [Гидробиология…, 1978], а в современных условиях в связи с исчезновением этих ракообразных изменения произошли и в спектре питания рыб.

Выводы

Мелководья Выгозерского водохранилища отличаются высокими биомассами организмов, в том числе фитопланктона – до 6,5 мг/л, фитоперифитона – до 243 г/м^2 и высших вод-

ных растений – до 380 г/м^2 (сухого вещества). Вместе с тем биомассы макрозообентоса (до 2,7 г/м^2) и мейобентоса (до 0,3 г/м^2) невысоки и характерны для большинства северных озер с низким уровнем трофии.

Каменистая литораль водохранилища, по-видимому, основное место нагула рыб. Фитоперифитон (в среднем 124 г/м^2), хорошо развитый в этом биотопе водохранилища, – один из важных источников пищи растительноядных форм зообентоса и рыб. Донные беспозвоночные также входят в состав пищевого спектра окуня, плотвы и молоди сига.

По ряду изученных структурных показателей прибрежная зона водохранилища характеризуется мезотрофными условиями, а наилучшим качеством воды выделяется Сенная губа. На современном этапе (2000-е годы) в целом прослеживается снижение антропогенной нагрузки на этот водоем. Выявлены различия в составе сообществ между северным и южным его побережьем.

Дальнейшее изучение литоральной зоны и мелководных заливов Выгозерского водохранилища, а также развитие программы его мониторинга необходимы и позволят более четко выявить основные тенденции в сукцессии его сообществ.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 10-05-00963 и № 11-04-00591-а.

Литература

Вислянская И. Г. Фитопланктон Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1978. С. 15–42.

Вислянская И. Г., Харкевич Н. С. Фитопланктон и первичная продукция Выгозерского водохранилища // Органическое вещество и биогенные элементы в водах Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 144–165.

Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1946. Т. 2. С. 27–139.

Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1978. 185 с.

Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та Биологии водохранилищ АН СССР. 1959. Т. 2. С. 44–51.

Иванова Т. С., Березина Н. А., Мовчан Е. А., Шатских Е. В. Питание окуня *(Perca fluviatilis* L.) в прибрежной зоне озера Кривое (Карельский берег Белого моря) // Вестник СПбГУ. Серия 3: Биология. 2006. № 4. С. 79–90.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

Клюкина Е. А. Распределение и продукция высшей водной растительности Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 42–58.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 81 с.

Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286 с.

Марголина Г. Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 120 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1984. 52 с.

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

Попова О. А., Ассман А. В. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера (Южная Карелия) // Биология речного окуня. М., 1993. С. 112–121.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер северо-запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.

Романенко В. И. Микрофлора // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 105–121.

Современное состояние водных объектов Карелии. По материалам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Рюкшиев А. А. Результаты вселения судака в Выгозеро // Рыбоводство и рыболовство. 2007. Т. 23, № 2. С. 25–26.

Соколова В. А. Донная фауна Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1978. С. 89–103.

Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 209 с.

Теканова Е. В., Лозовик П. А., Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Рябинкин А. В.,Ластина Ю. Л., Тимакова Т. М., Чекрыжева Т. А. Современное состояние и трансформация северной части Выгозерского водохранилища // Тр. КарНЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. 2011. № 4. С. 50–57.

Тимакова Т. М. Экология целлюлозоразрушающих бактерий в некоторых водоемах Карелии // Органическое вещество и биогенные элементы в водах Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР. 1985. С.128–143.

Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. 325 с.

Филимонова З. И. Влияние сточных вод целлюлозно-бумажных комбинатов на развитие зоопланктона // Вопросы гидрологии, озероведения и водно-

го хозяйства Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1969. С. 154–182.

Филимонова Н. А. Микробиологическая характеристика Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск, 1978. С. 4–14.

Харламенко В. И. Определение численности и биомассы водных бактерий эпифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных микрофильтров // Микробиология. 1984. Т. 53. С. 165–166.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон Выгозерского водохранилища Республики Карелия (Россия) // Гидробиол. журн. Киев. 2011. Т. 47. № 5. С. 13–21.

Rumeau A., Coste M. Initiation a la systématique des diatomées d'eau douce pour l'utilisation pratique d'un indice diatomique générique. Bulletin Francais de la peche et de la Pisciculture 1988. Vol. 309. P. 1–69.

Whitton B. A., Ellwood N. T. W., Kawecka B. Biology of the freshwater diatom *Didymosphenia*: a review // Hydrobiologia. 2009. Vol. 630. N 1. P. 1–37.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Березина Надежда Александровна
старший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: na-berezina@rambler.ru
тел.: (812) 3281311, (8142) 576520

Губелит Юлия Ивановна
научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: gubelit@list.ru
тел.: (812) 3284609

Жакова Любовь Васильевна
младший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: luba_zhakova@mail.ru
тел.: (812) 3284609

Тимакова Тамара Михайловна
старший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030

Петухов Василий Александрович
старший научный сотрудник
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург,
Россия, 199034
эл. почта: ecology@zin.ru
тел.: (812) 3280211

Шаров Андрей Николаевич
старший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: sharov_an@mail.ru
тел.: (8142) 576520

Berezina, Nadezhda
Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
Northern Water Problems Institute,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: na-berezina@rambler.ru
tel.: (812) 3281311, (8142) 576520

Gubelit, Yulia
Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034, St. Peterburg, Russia
e-mail: gubelit@list.ru
tel.: (812) 3284609

Zhakova, Liubov
Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
e-mail: luba_zhakova@mail.ru
tel.: (812) 3284609

Timakova, Tamara
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia

Petukhov, Vasiliy
Zoological institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Nab., 199034 St. Peterburg, Russia
e-mail: ecology@zin.ru
tel.: (812) 3280211

Sharov, Andrey
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: sharov_an@mail.ru
tel.: (8142) 576520

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 63–75

УДК 574.583 (470.22)

ИЗУЧЕННОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

Т. П. Куликова

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

Обобщены результаты многолетних исследований зоопланктона более чем 900 озер и рек Республики Карелия (в том числе бассейнов Онежского и северной карельской части Ладожского озер, Белого моря), в которых принимали участие многие научные учреждения Республики Карелия и Северо-Запада России. Рассмотрены основные направления изучения зоопланктона озерно-речных систем, включающие фундаментальные и прикладные исследования, оценку изменений состояния сообществ водоемов под влиянием природных и антропогенных факторов. Отмечены актуальные задачи по изучению зоопланктона водных объектов Карелии в современных условиях.

К л ю ч е в ы е с л о в а: зоопланктон, озерно-речные системы, инвентаризация, систематизация.

T. P. Kulikova. THE STATE OF KNOWLEDGE ON ZOOPLANKTON IN WATER BODIES OF THE REPUBLIC OF KARELIA

The results of long-term studies of zooplankton in more than 900 lakes and rivers of the Republic of Karelia are summarized (in the drainage basins of L. Onega, the northern part of L. Ladoga, the White Sea). Many research institutes of the Karelian Republic and North-West Russia took part in the research. The main directions of zooplankton studies in lake and river systems, including basic and applied research, and evaluation of changes in the communities under the influence of natural and anthropogenic factors are considered. The topical tasks for the study of zooplankton in water bodies of Karelia are highlighted.

K e y w o r d s: zooplankton, lake-river systems, inventory, systematization.

Карелия имеет хорошо развитую гидрографическую сеть, которая относится к бассейнам Белого (57 % территории) и Балтийского (43 %) морей. В пределах республики насчитывается свыше 61,1 тыс. озер суммарной площадью около 18 тыс. км^2. Кроме того, находится около 50 % акватории Ладожского и 80 % Онежского озер – крупнейших водоемов Европы. Озерность территории (12 %) – одна из самых высоких в мире. При этом около 97 % составляют озера с площадью водной поверхности менее 1 км^2 (озера-ламбы). Акватория лишь 20 озер превышает 100 км^2. Общее число рек (включая реки Карельского перешейка) составляет 26,7 тыс. суммарной протяженностью 83 тыс. км. Преобладают водотоки (95 %) длиной менее 10 км. Только 30 рек имеют длину более 100 км и относятся к классу средних. Площадь водосбора большинства рек также мала; лишь немногим более 1 % из них имеют бассейн площадью свыше 100 км^2, а более 10 тыс. км^2 – только пять: Кемь, Выг, Ковда, Водла и Шуя.

Геологические и климатические особенности Карелии обусловливают весьма широкую вариабельность основных параметров поверхностных вод: pH от 4,2 до 7,5; сумма ионов от 5 до 200 мг/л; цветность от 5 до 300 град. Для значительного числа водоемов характерны низкая минерализация и высокое содержание природных окрашенных органических соединений гумусовой природы [Каталог..., 2001].

Начало изучения зоопланктона водоемов Карелии относится ко второй половине XIX в. Этот период характеризуется исследованиями отдельных ученых-зоологов – А. К. Линко, К. Ф. Кесслера, К. Стенрооса, основной задачей которых являлось выявление видового состава [Герд, 1946].

Позднее, в первой четверти XX в., исследование водоемов проводилось более организованно. Значительный материал о планктонных ракообразных был собран Олонецкой научной экспедицией (1919–1924 гг.) под руководством Г. Ю. Верещагина, в которой работали такие видные гидробиологи, как В. М. Рылов, П. Ф. Домрачеев [Верещагин, 1924; Рылов, 1926, 1927]. В этот период (1926 г.) была создана Бородинская биологическая станция под руководством Б. В. Перфильева, итогом работы которой стало многолетнее изучение кончезерских озер [Смирнов, 1933; Тимакова, 1989, 1997, 1998; Тимакова и др., 1992; Экосистемы..., 2009 и др.].

С 1931 г. планомерные наблюдения на водоемах Карелии ведет Карельская научно-исследовательская рыбохозяйственная станция (КНИРС), позднее переименованная в Карельское отделение ВНИОРХ (1932–1940 гг.). В дальнейшем наименование института изменялось, в настоящее время (с 1994 г.) это Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского университета. Исследования в рыбохозяйственных целях были выполнены практически на всех крупных озерах Карелии, сотне средних и малых водоемов, а также водохранилищах, сведения о которых обобщены в справочнике «Озера Карелии» [1959] и целом ряде других изданий [Гордеева, 1961, 1968; Урбан, 1962; Александров, 1964; Гордеева-Перцева, Гордеева, 1968а; Русакова, 1968; Сырьевые ресурсы..., 1968; Водлозерское водохранилище..., 1983]. Базой специальных исследований были небольшие лесные озера и ламбы в бассейне р. Шуи (Кончезерская и Вешкелицкая группы), которые изучались в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения малых водоемов [Гордеева-Перцева, Гордеева, 1968б; Гордеева, 1978]. На основе полученных материалов впоследствии создавался банк данных (паспортов) по озерам средней тайги Европы, в том числе и Карелии [Китаев, 1984].

С 1946 г. в изучение озер Карелии включается Карельская научно-исследовательская база, позднее Карельский филиал АН СССР, ныне Карельский научный центр РАН (Институт биологии, Институт водных проблем Севера). Наблюдениями, как рекогносцировочными, так и стационарными, многолетними (Сямозеро, Вендюрское, Урос, Кедрозеро), были охвачены многие водоемы на всей территории республики [Филимонова, 1956, 1962, 1965а, 1969а, 1977; Соколова, Филимонова, 1962; Соколова и др., 1966; Круглова, Филимонова, 1972; Круглова, 1975, 1978; Бушман, Русанова, 1976; Лазарева, 1977; Бушман, 1982; Изменение структуры..., 1982; Кучко, 1993, 2004; Стерлигова и др., 1993; Экосистема Сямозера..., 2002; Ильмаст и др., 2005, 2006, 2008; Комулайнен и др., 2012].

Изученность зоопланктона водных объектов Республики Карелия

Бассейн	Реки	Озера
Онежское озеро	53	387
р. Шуя	10	215
р. Суна	1	32
р. Водла	5	52
Северо-западное побережье	12	22
Северное побережье	5	41
Северо-восточное побережье	8	18
Южное и юго-восточное побережье	4	6
Юго-западное побережье	8	1
Белое море	58	203
р. Ковда	4	12
р. Кемь	16	64
р. Выг	19	107
Карельское побережье	14	8
Поморское побережье	5	12
Северное побережье Ладожского озера	24	194
р. Лендерка	2	10
р. Койтайоки	–	20
Частн. водосбор р. Вуоксы*	–	1
р. Асиланйоки	2	3
р. Иййоки	1	5
р. Мийналанйоки	1	1
От устья р. Мийналанйоки до устья р. Савайнйоки	1	6
р. Тохмайоки	2	5
р. Янисйоки	5	20
р. Сюскуянйоки	3	24
р. Койринйоки	–	8
р. Уксунйоки	4	25
р. Тулемайоки	–	2
р. Видлица	1	14
р. Тулокса	–	5
р. Олонка	1	27
Правобережье р. Свири	1	7
Валаамский архипелаг	–	11
Итого	135	784

Примечание. * – оз. Пюхяярви. Прочерк означает отсутствие данных.

В гидробиологических работах на карельских водоемах принимали участие Петрозаводский

государственный университет (с 1943 г.) и карельский пединститут [Гордеев, 1950, 1958, 1959, 1964; Гордеев, Гордеева, 1959, 1964; Гордеев, Филимонова, 1961], Институт озероведения РАН в период работы Онежской комплексной экспедиции (1964–1970 гг.), Зоологический институт РАН [Биологическая продуктивность..., 1975; Лимнологические исследования..., 1982].

К настоящему времени благодаря усилиям всех научных коллективов имеются данные (различной полноты) о зоопланктоне более чем 900 озер и рек республики, в том числе бассейнов Онежского и северной карельской части Ладожского озер, Белого моря [Куликова, 2004, 2007а, 2010, 2012]. Составлен довольно обширный список видов рачкового зоопланктона, который, согласно первоисточникам, включает свыше 650 таксонов [Куликова, 2001]. Перечень планктонных простейших насчитывает более 130 таксонов [Куликова и др., 1997; Мажейкайте, 1972].

К основным направлениям в изучении водоемов Карелии относится их инвентаризация, составление биологического озерного кадастра на основе систематизации сведений о видовом составе фауны, накопленных со времени выхода первой сводки С. В. Герда [1946, 1961а] и коллективного труда «Фауна озер Карелии» [1965]. Всего исследовано более 780 озер и 130 рек (табл.).

Наиболее полное представление имеется о зоопланктоне Онежского озера, крупнейшего в Карелии и Европе, и водоемов в его бассейне, основное число которых относится к бассейну р. Шуи. Многолетние исследования позволили уточнить видовой состав сообщества Онежского озера, объективнее оценить роль его мелкоразмерной фракции (коловраток и простейших) в функционировании экосистемы водоема, процессах трансформации энергии и биологического продуцирования органического вещества. Проанализированы структура сообщества, закономерности пространственного распределения гидробионтов, количественное развитие в годовом цикле. Описана экология и сезонная динамика массовых видов. Впервые дана оценка продуктивности и функционального значения основных групп зоопланктона и всего сообщества в целом в жизнедеятельности экосистемы. Особое внимание уделяется Кондопожской и Петрозаводской губам, наиболее подверженным антропогенному воздействию [Герд, 1946; Поливанная, 1950, 1954, 1956; Кутикова, 1965; Филимонова, 1965б, 1969а, 1974, 1975; Мажейкайте, 1972; Николаев, 1972а, б; Смирнова, 1972, 1975; Филимонова, Куликова, 1974, 1984; Куликова, Щурова, 1980; Лазарева, 1980, 1982, 1984; Куликова, 1982, 1986, 1990, 1992, 1998а, 2004, 2007а; Кустовлянкина, 1990, 1992; Куликова, Сярки, 1993, 1994, 1999, 2000, 2004, 2007; Куликова и др., 1997; Kulikova, 1997a, б; Тимакова и др., 1998, 2000; Вислянская и др., 1999; Timakova et al., 2000; Kulikova, Sarki, 2000, 2004; Кутикова, Николаева, 2002; Калинкина и др., 2011а].

Итоги изучения зоопланктона Онежского озера и его бассейна представлены в ряде монографий [Зоопланктон..., 1972; Литоральная зона..., 1975; Лососевые нерестовые реки..., 1978; Экосистема Онежского озера..., 1990; Зоопланктон..., 1997; Куликова и др., 1997; Онежское озеро..., 1999; Куликова, 2004, 2007а; Биоресурсы..., 2008] и сборников [Гидробиология..., 1980; Лимнологические исследования..., 1982; Петрозаводское Онего..., 1984; Лимнология..., 1986; Притоки..., 1990; Большая губа..., 1992].

Наиболее ранние гидробиологические наблюдения в ладожском бассейне известны с начала 20-го столетия, относятся к 1904–1905 гг. [Siitoin, 1908; Valle, 1927, 1928]. Комплексные исследования озерно-речных систем северной (карельской) части бассейна Ладожского озера проводятся начиная с 60-х годов прошлого века. Карельским отделением ГосНИОРХ (СевНИОРХ) в рыбохозяйственных целях были осуществлены рекогносцировочные наблюдения на большом количестве малых озер и ламб в бассейнах ряда рек [Озера..., 1959; Куликова, 2012]. В целях определения кормовой базы для рыб изучались озера в бассейнах рек Видлицы и Олонки научно-изыскательской лабораторией при Петрозаводском рыбокомбинате (1966–1969 гг.). В 1992–2006 гг. наблюдения в северном районе Ладожского озера в связи с необходимостью постоянного мониторинга его состояния, особенно на прибрежных участках вблизи населенных пунктов, подверженных антропогенному воздействию, выполнялись Институтом водных проблем Севера Карельского НЦ РАН [Polyakova et al., 1997; Куликова, 1998б, 2007б, 2012; Современное состояние..., 1998; Куликова, Власова, 2000а; Kulikova, Vlasova, 2000; Ладожское озеро..., 2000; Состояние водных объектов..., 2007]. Комплексные исследования в течение ряда лет (1994–1998 гг.) на озерно-речных системах Янисйоки, Сюскуянйоки, Тохмайоки, Иййоки осуществлял Петрозаводский университет [Рыжков, 1999; Рябинкина и др., 2012]. Биологические сообщества р. Вуоксы, второго по величине притока озера, исследовались Зоологическим институтом АН СССР в 1973–1975 гг. [Методы..., 1976], в 1989–1994 гг. – Институтом озероведения РАН [Состояние биоценозов..., 2004; Оценка..., 2006].

В 1977 г. впервые были получены данные по зоопланктону 10 внутренних озер уникального объекта природы – Валаамского архипелага [Куликова и др., 1983; Курапцева и др., 1992]. В 90-е годы история изучения водоемов связана с работой Валаамской экспедиции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей [Stepanova, Voyakina, 1997; Степанова, 1998].

Зоопланктон является одним из звеньев экосистемы, которые изучаются на водоемах Карелии в рамках многолетней программы «Комплексный экологический мониторинг водной среды Карелии» Институтом водных проблем Севера. Объекты мониторинга распределены по группам в зависимости от характера и степени антропогенного воздействия. Основное внимание уделяется водным объектам, для которых весьма остро стоят экологические проблемы и требуется принятие управленческих решений по осуществлению водоохранных мероприятий [Лозовик и др., 2000, 2002, 2003, 2004; Lozovik et al., 2000]. Сообщество зоопланктона, как известно, является хорошим индикатором состояния всей экосистемы водоема и отражает изменения, происходящие в нем в результате различного рода антропогенных воздействий [Дзюбан, Кузнецова, 1978; Куликова, 1983б, 1988, 2003, 2007ж; Андроникова, 1996; Andronikova et al., 1999].

Многолетнее изучение изменений, происходящих в сообществе в условиях воздействия сточных вод целлюлозно-бумажного производства (Кондопожский и Питкярантский ЦБК, Суоярвская картонная фабрика), одного из основных загрязнителей водоемов в республике, позволило определить их направленность. Состояние биоценозов северной части Выгозерского водохранилища, одного из наиболее изученных, отражает экологическую ситуацию, сложившуюся в водоеме за длительный период (1964–2006 гг.) под воздействием сточных вод Сегежского ЦБК до и после внедрения биологической очистки [Филимонова, 1969б, 1970а; Куликова, 1974, 1976, 1978а, 1983а, 1985, 1998в, 2007д, е, 2010; Гидробиология…, 1978; Гордеева, Куликова, 1978; Гордеева и др., 1978; Лозовик и др., 1989; Современное состояние…, 1998; Состояние водных объектов…, 2007; Теканова и др., 2011].

В 80-е годы было начато изучение биоценозов озерно-речной системы р. Кенти, которые формируются в условиях многолетнего и постоянного воздействия техногенных вод Костомукшского горно-обогатительного комбината (построен в 1982 г.), прежде всего попусков воды из хвостохранилища. Экосистема р. Кенти в силу сложившихся абиотических условий представляет собой уникальный водный объект, где в течение более 30 лет проводится своего рода натурный эксперимент – постоянное нарастание содержания минеральных компонентов в водной среде, от сильно загрязненных верхних озер до относительно слабозагрязненных водоемов в нижнем течении. Подобная ситуация позволяет наблюдать реакцию различных видов зоопланктона на постепенное увеличение минерализации и нарушение ионного состава среды [Биологические ресурсы…, 1977; Влияние…, 1995; Хазов, Власова, 1995; Калинкина и др., 2003, 2011б; Куликова, Калинкина, 2007; Куликова, 2007в; Калинкина, Куликова, 2009].

В список водных объектов мониторинга включены водоемы сельскохозяйственных районов республики (Сямозеро, Крошнозеро, Святозеро, Вагатозеро, Пряжинское, Ведлозеро). Проводится также фоновый мониторинг, в который входят озера кончезерской группы, нижнего участка р. Суны и Заонежья. Результаты исследований обобщены в ранее указанных монографиях [Современное состояние…, 1998; Состояние…, 2007], в ряде изданий не только последнего времени [Куликова, 1998, 2007г, е; Чупуков, 1998], но и в более ранних [Филимонова, 1956, 1962, 1963, 1965б; Соколова и др., 1977; Биологические ресурсы…, 1986; Власова, 1989; Гордеева, 1989; Куликова, 1989; Современный режим…, 1989; Современное состояние…, 1989].

Основной целью проекта «Оценка экологического состояния пограничного водоема» (1991–2004 гг.) являлась оценка возможных изменений в экологическом статусе оз. Пюхярви (бассейн р. Вуоксы) в условиях антропогенного эвтрофирования [Рябинкин и др., 2008].

Изучение и сохранение биологического разнообразия является составной частью программы, действующей на территории России. В рамках комплексного проекта «Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Республики Карелия», в том числе российско-финляндских проектов, продолжается работа по изучению зоопланктона водоемов на охраняемых территориях. Обследовано свыше 20 озер, ранее практически не изученных в гидробиологическом отношении, на уже действующих (национальные парки «Паанаярви» и «Калевальский», заповедники «Костомукшский», «Кивач», ландшафтные заказники «Исо-Ийярви» и «Толваярви») и предлагаемых в качестве охраняемых (национальный парк «Ладожские шхеры», заказники «Тулос», «Койтайоки») природных территориях Карелии [Вислянская и др., 1995а, б; 1999; Материалы…, 1998а, б, в; Куликова, Вла-

сова, 2000а, б, в, 2001, 2003а, б; Петрова, Бабий, 2001; Kulikova, Vlasova, 2003; Петрова, 2003; Разнообразие..., 2003; Рябинкин и др., 2003; Куликова, 2005; Стерлигова и др., 2005; Экологические проблемы..., 2005; Ильмаст и др., 2006; Куликова, Рябинкин, 2008; Куликова и др., 2009].

Изучение зоопланктона в условиях естественных водоемов с кислой реакцией среды позволило отметить изменения в составе доминирующего комплекса и размерах отдельных видов, количественном их развитии. Своеобразна фауна дистрофированных ламб, мочажин, озерков, ручьев, малых высокодистрофных или ультрадистрофных водоемов, расположенных на болотах. Среди исследованных более чем 150 малых водоемов, временных и постоянных, с атмосферным и грунтовым питанием, представлены также лужи, ручьи, колодцы [Мануйлова, 1949; Герд, 1961б; Куликова, 1961; Филимонова, Юрковская, 1964, 1971; Филимонова, 1970а, б; Филимонова, Козлова, 1974; Филимонова, Кутикова, 1975; Свирская, 1975, 1978, 1991; Филимонова, Белоусова, 1988; Ryabinkin, Vlasova, 1994].

Долгое время оставался малоизученным зоопланктон рек вследствие слабого знания прежде всего коловраток, которые в соответствии с условиями обитания в определенные периоды являются преобладающей группой зоопланктона [Филимонова, Кутикова, 1975; Филимонова, 1976; Филимонова, Круглова, 1994]. Интерес к изучению потамопланктона появился в связи с рыбохозяйственным использованием рек, оценкой производительности нерестово-выростных участков (особенно лососевых рек), изучением планктостока, зоопланктона как кормовой базы рыб [Круглова, 1975, 1976, 1978, 1981, 2003а, б, 2008; Круглова, Шустов, 1976; Филимонова, Смирнов, 1976; Куликова, 1978б, 1998д, 2004, 2010, 2012; Власова, 1982; Гордеева, 1985; Комулайнен и др., 1987, 2007а, 2012; Куликова, Сярки, 1988, 1990; Кучко, 1993; Филимонова, Круглова, 1994; Sterligova et al., 2001; Круглова, Барышев, 2010].

В последние годы в связи с интенсификацией форелеводства в Карелии Институт биологии КарНЦ РАН проводит комплексные исследования на водоемах, используемых для выращивания форели, с целью оценки последствий для зоопланктона и экосистемы в целом [Китаев и др., 2003; Комулайнен и др., 2007б; Круглова, 2008; Кучко, 2004; Кучко, Кучко, 2010; Стерлигова и др., 2011].

Большой объем информации потребовал применения вычислительной техники и создания базы данных по зоопланктону. Соответствующее программное обеспечение позволяет вводить и хранить данные, производить расчеты количественных величин, собрать большой объем сопутствующих сведений о сообществе. В настоящее время в Институте водных проблем Севера создана база данных по зоопланктону Онежского озера [Свидетельство..., 2012], в новом справочнике «Озера Карелии» [2013] обобщаются сведения о природе 225 наиболее изученных водоемов республики.

Заключение

Исследования на территории Республики Карелия позволяют отметить неравномерность изучения планктонной фауны по водоемам. Наблюдения зачастую носили рекогносцировочный характер, ограничивались единовременной съемкой, приуроченной главным образом к летнему периоду, на ряде водоемов были проведены впервые. К наиболее изученным относятся Онежское озеро и водоемы в его бассейне, крупные притоки и особенно лососевые реки. Недостаточно исследованными остаются большие и малые озера восточного (бассейны рек Пяльмы, Немины, Тубы) и юго-восточного (между истоком р. Свири и устьем р. Водлы) побережий озера, водные объекты западной части Карелии, озерно-речные системы бассейна Белого моря за исключением крупных водоемов. Следует включить в список изучаемых глубоководные водоемы северной (Топозеро, Пяозеро) и средней Карелии (Селецко-Маслозерская группа), находящихся в естественном состоянии, не испытывающих активного антропогенного воздействия и до сих пор малоисследованных.

Не все группы зоопланктона изучены равномерно (Rotatoria, Harpacticoida), особенно это замечание относится к простейшим (Protozoa), роль которых в функционировании сообществ водоемов представляется весьма значительной [Филимонова, Чухонкина, 1972; Филимонова, Кутикова, 1975; Куликова и др., 1997; Кутикова, Николаева, 2002]. Не обследованы многие биотопы литоральной зоны озер, где фауна наиболее разнообразна. Имеющийся список видов, несомненно, требует дальнейшей детализации, учета происходящих в последние годы изменений в систематике отдельных групп и видов.

Актуальными остаются задачи по изучению зоопланктона водных объектов Карелии в современных условиях, выявлению особенностей реакции северных экосистем на антропогенное воздействие различной природы (промышленные и сельскохозяйственные сточные воды, садковое форелеводство).

На одно из первых мест выходит проблема систематизации всех фактических материалов, полученных за более чем столетний период, создание единого гидробиологического банка данных карельского региона, доступного для практического использования в интересах рыбного хозяйства, охраны природы, сохранения биоразнообразия фауны.

Литература

Александров Б. М. Гидробиологические исследования на внутренних водоемах Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск, 1964. Вып. 8. С. 11–17.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 190 с.

Биологическая продуктивность северных озер. Т. 1. Озера Кривое и Круглое // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 56. Л.: Наука, 1975. 228 с.

Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. 191 с.

Биологические ресурсы водоемов бассейна реки Каменной. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. 183 с.

Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. 272 с.

Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1992. 122 с.

Бушман Л. Г. Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 34–62.

Бушман Л. Г., Русанова М. Н. Сезонные и межгодовые различия в развитии зоопланктона озер Вендюрской группы // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 83–104.

Верещагин Г. Ю. Возникновение и общий ход работ Олонецкой научной экспедиции в 1918–1923 гг. // Тр. Олонецкой науч. экспедиции. Л., 1924. Ч. 1, вып. 1–2. С. 1–20.

Вислянская И. Г., Куликова Т. П., Литвиненко А. В., Мартынова Н. Н. Современное состояние озерных экосистем бассейна р. Илексы // Природные экосистемы и историко-культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1995а. С. 97–117.

Вислянская И. Г., Куликова Т. П., Литвиненко А. В., Мартынова Н. Н., Полякова Т. Н. Лимнологическая характеристика оз. Монастырского // Там же. Петрозаводск, 1995б. С. 117–130.

Вислянская И. Г., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Тимакова Т. М. Современное состояние гидробиоценозов района Кижских шхер Онежского озера // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. «Биогеография Карелии». Вып. 1. Острова Кижского архипелага. Петрозаводск, 1999. С. 113–119.

Власова Л. И. Зоопланктон малых рек, притоков р. Кеми // Исследование озерно-речных систем Карелии: опер.-информ. матер. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 26–28.

Власова Л. И. Зоопланктон и качество воды р. Кеми и малых водоемов зоны проектируемого Белопорожского водохранилища // Современный режим природных вод бассейна р. Кеми. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 195–205.

Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1995. 100 с.

Водлозерское водохранилище (природные условия, биологическая продуктивность, рыбохозяйственное использование) // Сб. науч. тр. СеврыбНИИпроекта. Мурманск, 1983. 106 с.

Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Финского отд. ВНИОРХ. Л.; Петрозаводск, 1946. Т. 11. С. 27–139.

Герд С. В. Озера бассейна реки Шуи (биолимнологическая характеристика) // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск, 1961а. Т. 2. С. 23–35.

Герд С. В. Влияние болотных вод на флору и фауну озер // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Биол. науки. 1961б. Т. 11, вып. 2. С. 3–14.

Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. 191 с.

Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. 182 с.

Гордеев О. Н. Урозеро – тип олиготрофного водоема Средней Карелии // Уч. зап. Карело-Финского ун-та. Петрозаводск, 1950. Т. 111, вып. 3. С. 110–125.

Гордеев О. Н. Гидробиологический очерк некоторых озер Суоярвского района Карельской АССР // Тр. Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1958. Вып. 13. С. 108–124.

Гордеев О. Н. Оз. Урозеро // Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. С. 276–278.

Гордеев О. Н. Лимнологический очерк Укшозера. Вопросы гидробиологии водоемов Карелии // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Петрозаводск, 1964. Т. 15. С. 47–86.

Гордеев О. Н., Гордеева Л. Н. Гидробиологическая характеристика и питание рыб Пяозера // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та, 1959. Т. 8. С. 11–35.

Гордеев О. Н., Гордеева Л. Н. Материалы по зоопланктону Ладмозера (Заонежье) // Учен. зап. Карельск. пед. ин-та, 1964. Т. 15. С. 87–96.

Гордеев О. Н., Филимонова З. И. О зоопланктоне некоторых гумифицированных водоемов юго-западной Карелии // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Петрозаводск, 1961. Т. 11, вып. 2. С. 72–83.

Гордеева Л. И. Зоопланктон рек Поморского и Карельского побережий Белого моря // Исследование некоторых элементов экосистемы Белого моря и его бассейна: опер.-информ. матер. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 22–24.

Гордеева Л. И. Зоопланктон крупных водоемов бассейна реки Кеми (на примере озер Куйто) // Современный режим природных вод бассейна р. Кеми. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 77–97.

Гордеева Л. И., Куликова Т. П. Зоопланктон Беломорско-Балтийского канала // Гидробиологич. журн., 1978. Т. 14, № 6. С. 112–113.

Гордеева-Перцева Л. И., Гордеева Л. Н. Основные особенности распределения зоопланктона в озерах Карелии. Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ, 1968а. Т. 5, вып. 1. С. 140–149.

Гордеева-Перцева Л. И., Гордеева Л. Н. Зоопланктон Вешкелицких озер // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. Петрозаводск, 1968б. Т. 4, вып. 3. С. 17–41.

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

Гордеева Л. Н. Зоопланктон оз. Сандал // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Петрозаводск, 1961. Т. 11, вып. 2. С. 117–127.

Гордеева Л. Н. К вопросу о сезонной динамике зоопланктона Шотозера // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. 1968. Т. 4, вып. 3. С. 133–153.

Гордеева Л. Н. Зоопланктон озер Вешкелицкой группы // Тр. СеврыбНИИпроект. Мурманск, 1978. Т. 8, часть 1. С. 28–43.

Дзюбан Н. А., Кузнецова С. П. Зоопланктон как показатель загрязнения водохранилищ // Гидробиол. журн., 1978. Т. XIV, № 6. С. 42–47.

Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. 326 с.

Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1997. 111 с.

Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Брязгин М. В., Павлов В. Н., Кучко Я. А., Хренников В. В. Мунозеро и его состояние // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Природа государственного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2006. Вып. 10. С. 34–40.

Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Кучко Я. А., Павловский С. А. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. 92 с.

Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П., Иешко Т. А., Павловский С. А., Кучко Я. А. Состояние экосистемы Вашозера при вселении сиговых рыб // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 58–64.

Калинкина Н. М., Куликова Т. П. Эволюционная обусловленность реакции гидробионтов на изменение ионного состава воды (на примере пресноводного зоопланктона) // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 2. С. 243–248.

Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Литвинова И. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т. Биоиндикация загрязнения вод и донных отложений в Кондопожской губе Онежского озера // Геоэкология, 2011а. № 3. С. 265–273.

Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Морозов А. К., Власова Л. И. Причины техногенного изменения сообщества пресноводного зоопланктона // Известия АН. Серия биологическая, 2003. № 6. С. 747–753.

Калинкина Н. М., Чекрыжева Т. А., Куликова Т. П., Рябинкин А. В. Особенности реакции биоты водоемов Карелии на изменение ионного состава воды в условиях воздействия отходов горнорудного производства // Тр. Карельского НЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. Петрозаводск, 2011б. № 4. С. 29–35.

Каталог озер и рек Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 288 с.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.

Китаев С. П., Стерлигова О. П., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную систему реки Лижма (бас. Онежского озера) // Биология внутренних вод, 2003. № 2. С. 92–99.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Состояние малых рек водосбора. Гидробиология // Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007а. С. 104–114.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Гидробиоценозы р. Сяпся (бас. Онежского озера) в условиях воздействия стоков форелевой фермы // Рыбоводство и рыбное хозяйство, 2007б. № 2. С. 17–23.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря // Тр. Кольского НЦ РАН «Прикладная экология Севера». Апатиты, 2012. Вып. 1. С. 109–126.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Гидробиологический режим типичных нерестово-выростных участков реки Лижмы (бас. Онежского озера) // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 70–75.

Круглова А. Н. Фауна ракообразных и коловраток рек бассейна Онежского озера: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1975. 27 с.

Круглова А. Н. Видовой состав зоопланктона лососевых рек бассейна Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 138–145.

Круглова А. Н. Зоопланктон притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. С. 32–41.

Круглова А. Н. Значение озерного зоопланктона в формировании кормовой базы озерно-речной системы р. Лижма (бас. Онежского озера) // Гидробиол. журн., 1981. Т. 17, вып. 1. С. 28–33.

Круглова А. Н. Зоопланктон рек Паанаярвского национального парка // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. «Биология». Петрозаводск, 2003а. Вып. 3. С. 115–118.

Круглова А. Н. Фауна ракообразных и коловраток реки Кереть (Бассейн Белого моря) // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2003б. Вып. 4. С. 212–215.

Круглова А. Н. Состояние планктофауны р. Сяпся (бас. Онежского озера) в условиях антропогенного воздействия // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2008. Вып. 14. С. 43–48.

Круглова А. Н., Барышев И. А. Элиминация лимнического зоопланктона в порожистой реке (на примере оз. Кедрозеро и р. Лижма, бас. Онежского озера) // Гидробиол. журн., 2010. Т. 46, № 6. С. 15–23.

Круглова А. Н., Филимонова З. И. Зоопланктон малых озер Вендюрско-Вохтозерской группы и его роль в питании крупной ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1972. С. 97–109.

Круглова А. Н., Шустов Ю. А. Планктосток некоторых рек Онежского озера и его роль в питании молоди лососевых // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 146–149.

Куликова Е. Ф. Условия обитания ихтиофауны в гумифицированных водоемах юго-западной Карелии // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Биол. науки. 1961. Т. 11, вып. 2. С. 15–46.

Куликова Е. Ф., Куликова Т. П., Соколова В. А. Фауна озер Валаама // Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 156–174.

Куликова Т. П. Влияние сточных вод целлюлозно-бумажного комбината на зоопланктон Выгозерского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1974. Т. 98. С. 130–134.

Куликова Т. П. Сезонные изменения влияния сточных вод целлюлозно-бумажного комбината на зоопланктон Северного Выгозера (водохранилища) // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1976. Т. 109. С. 118–125.

Куликова Т. П. Зоопланктон Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978а. С. 58–79.

Куликова Т. П. О планктонной фауне некоторых притоков Выгозера // Там же. 1978б. С. 80–89.

Куликова Т. П. Зоопланктон залива Большое Онего и его продуктивность // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 130–155.

Куликова Т. П. Сравнительная характеристика влияния сточных вод целлюлозно-бумажного предприятия на зоопланктон водохранилища до и после внедрения биологической очистки: автореф. дис. … канд. биол. наук. Л., 1983а. 22 с.

Куликова Т. П. Рекомендации по определению сапробности с учетом биологических особенностей планктонных организмов Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983б. 6 с.

Куликова Т. П. Влияние сточных вод ЦБК после биологической очистки на зоопланктон водохранилища // Проблемы водной токсикологии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 34–40.

Куликова Т. П. Современное состояние зоопланктона Кондопожской губы // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 124–137.

Куликова Т. П. Оценка степени загрязнения водоема по зоопланктону и физико-химическим показателям среды // Проблемы водной токсикологии. Петрозаводск: Петрозаводский ун-т, 1988. С. 32–34.

Куликова Т. П. Зоопланктон // Современное состояние экосистемы Габозера как бальнеологического объекта. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 71–87.

Куликова Т. П. Зоопланктон // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. С. 207–216.

Куликова Т. П. Современное состояние и продукционные возможности зоопланктона Повенецкого залива Онежского озера // Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1992. С. 71–88.

Куликова Т. П. Онежское озеро. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998а. С. 61–64.

Куликова Т. П. Северный район Ладожского озера и его притоки. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 1998б. С. 90–94.

Куликова Т. П. Северное Выгозеро, река Нижний Выг и озеро Воицкое. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 1998в. С. 115–119.

Куликова Т. П. Озера Суоярви и Исо-Пюхяярви. Характеристика зоопланктона // Там же. 1998г. С. 157–158.

Куликова Т. П. Притоки Белого моря. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 1998д. С. 169–170.

Куликова Т. П. Видовой состав зоопланктона внутренних водоемов Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. «Биология». Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 133–151.

Куликова Т. П. Зоопланктон водоемов Карелии // Водная среда Карелии: исследования, использование и охрана. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. С. 34–53.

Куликова Т. П. Зоопланктон водоемов бассейна реки Шуи (Карелия). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. 124 с.

Куликова Т. П. Планктонная фауна водоемов Заонежского полуострова // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 142–150.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007а. 224 с.

Куликова Т. П. Северный район Ладожского озера и его притоки. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007б. С. 92–98.

Куликова Т. П. Водоемы района Костомукши. Бассейн реки Каменной. Зоопланктон // Там же. 2007в. С. 131–133.

Куликова Т. П. Водоемы района Костомукши. Фоновый мониторинг. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 2007 г. С. 137–138.

Куликова Т. П. Северное Выгозеро и озеро Воицкое. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 2007д. С. 152–158.

Куликова Т. П. Суоярвская группа озер. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Там же. 2007е. С. 168–171.

Куликова Т. П. Зоопланктон водоемов Карелии // Изучение водных объектов и природно-территориальных комплексов Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007ж. С. 58–77.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. 325 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов северной части бассейна Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2012. 192 с.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Зоопланктон северного шхерного района Ладоги (мониторинговые исследования 1992–1998 гг.) // Ладожское озеро. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000а. С. 194–201.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Заонежский полуостров. Флора и фауна водных экосистем: характеристика и тенденции изменений. Зоопланктон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000б. С. 178–183.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Северное Приладожье. Флора и фауна водных экосистем: характеристика и тенденции изменений. Зоопланктон // Там же. 2000в. С. 317–319.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Флора и фауна водных экосистем: характеристика и тенденции изменений. Зоопланктон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2001. С. 177–189.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Флора и фауна водных экосистем: характеристика и тенденции изменений. Зоопланктон // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003а. С. 189–200.

Куликова Т. П., Власова Л. И. Зоопланктон озера Паанаярви // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия Б. «Биология». Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003б. Вып. 3. С. 110–114.

Куликова Т. П., Калинкина Н. М. Водоемы района Костомукши. Озерно-речная система Кенти. Зоопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. С. 115–124.

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

Куликова Т. П., Кухарев В. И., Рябинкин А. В., Чекрыжева Т. А. Гидробиологическая характеристика водных экосистем особо охраняемых природных территорий Республики Карелии // Тр. Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2009. № 2. С. 56–70.

Куликова Т. П., Рябинкин А. В. Фауна водных объектов заповедника «Кивач» // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия «Биогеография». Петрозаводск, 2008. Вып. 12. С. 111–117.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Зоопланктон рек Лососинки и Неглинки // Комплексное изучение водных ресурсов Карелии: опер.-информ. матер. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 14–16.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Особенности формирования планктонной фауны притоков Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1990. С. 77–79.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Сезонная динамика зоопланктонного сообщества Петрозаводской губы Онежского озера // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1993. С. 186–197.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера (справочно-информ. материал). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1994. 16 с.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Особенности структуры и функционирования биологических сообществ под влиянием природных и антропогенных факторов. Структура и количественные показатели зоопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1999. С. 191–211.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Современное состояние зоопланктона в глубоководных районах Ладожского и Онежского озер // Ладожское озеро. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 202–207.

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

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Онежское озеро и его притоки. Характеристика биоценозов. Зоопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. С. 54–62.

Куликова Т. П., Щурова Л. Э. Метазойный зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский филиал СССР, 1980. С. 74–96.

Курапцева С. В., Куликова Т. П., Вислянская И. Г. Озера музея-заповедника Валаам // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии (экологические проблемы). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1992. С. 104–120.

Кустовлянкина Н. Б. Простейшие как составная часть биостока рек бассейна Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1990. С. 63–77.

Кустовлянкина Н. Б. Развитие протозойного планктона и его участие в формировании качества воды Большой губы Повенецкого залива // Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1992. С. 62–71.

Кутикова Л. А. Коловратки водоемов Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л., 1965. С. 52–70.

Кутикова Л. А., Николаева И. П. Каталог видов коловраток (Rotifera) пресных вод Северо-Запада России. [Электронный ресурс]. СПб.: ЗИН РАН, 2002. URL: http://www.zin.ru/books/rotcatalog/default.asp (дата обращения: 10.07.2013).

Кучко Я. А. Зоопланктон озер Кедрозеро, Тарасмозеро (бас. р. Лижмы) и Малой Лижемской губы Онежского озера // Контроль состояния и регуляции функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1993. С. 49–55.

Кучко Я. А. Влияние форелевого хозяйства на сообщество зоопланктона озерно-речной экосистемы: автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 26 с.

Кучко Я. А., Кучко Т. Ю. Сообщество зоопланктона Онежского озера в районах размещения форелевых хозяйств как индикатор качества воды // Уч. зап. Петрозаводского ун-та, 2010. С. 9–12.

Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. 490 с.

Лазарева Н. Б. Зоопланктон как кормовая база рыб // Сямозеро и перспективы его хозяйственного использования. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 64–82, 257–260.

Лазарева Н. Б. Протозойный планктон Петрозаводской губы Онежского озера // Гидробиология Петрозаводской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 52–73.

Лазарева Н. Б. Протозойный планктон залива Большое Онего и его продуктивность // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 117–130.

Лазарева Н. Б. Протозойный планктон и качество воды в Петрозаводском Онего // Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. С. 108–122.

Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. 210 с.

Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. 172 с.

Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. 244 с.

Лозовик П. А., Куликова Т. П., Мартынова Н. Н. Состояние отдельных водных объектов в связи со спецификой антропогенного воздействия // Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2001 г. Петрозаводск, 2002. С. 33–45.

Лозовик П. А., Куликова Т. П., Мартынова Н. Н. Мониторинг водных объектов Республики Карелия в 1992–2000 гг. // Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. С. 135–144.

Лозовик П. А., Куликова Т. П., Мартынова Н. Н. Мониторинг и состояние поверхностных вод Республики Карелия // Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2003 г. Петрозаводск, 2004. С. 41–53.

Лозовик П. А., Куликова Т. П., Филатов Н. Н., Сабылина А. В., Полякова Т. Н., Вислянская И. Г. Мониторинг и современное состояние больших озер Онежского, Ладожского и Выгозерского водохранилища // Ладожское озеро. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 57–66.

Лозовик П. А., Пальшин Н. И., Куликова Т. П., Тимакова Т. М., Вислянская И. Г., Чекрыжева Т. А. Изменение режима Северного Выгозера и реки Нижний Выг под действием сточных вод Сегежского ЦБК и допустимый объем их сброса. Практические рекомендации. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. 35 с.

Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978. 102 с.

Мажейкайте С. И. Планктонные простейшие // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 40–125.

Мануйлова Е. Ф. Влияние дистрофности водоема на фауну Cladocera // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1949. Вып. 2. С. 86–93.

Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Тулос». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998а. 44 с.

Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998б. 44 с.

Материалы по инвентаризации природных комплексов и экологической экспертизе Национального парка «Койтайоки». Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998в. 27 с.

Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. 168 с.

Николаев И. И. История исследования зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972а. С. 5–23.

Николаев И. И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972б. С. 283–303.

Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 619 с.

Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.

Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1999. 293 с.

Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. СПб., 2006. 130 с.

Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск: Карельский филиал СССР, 1984. 191 с.

Петрова Л. П. Водлозерское водохранилище и его биологические ресурсы // Водная среда Карелии: исследования, использование и охрана. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. С. 17–26.

Петрова Л. П., Бабий А. А. Водные экосистемы национального парка «Водлозерский» и их биота // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2001. С. 71–85.

Поливанная М. Ф. Материалы к познанию зоопланктона Онежского озера: автореф. дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск, 1950. 18 с.

(Поливанная М. Ф.) Поливана М. Ф. Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні Онезького озера. Повідомлення 1 // Науч. зап. Киевск. ун-та, 1954. Т. 13, вып. 6. С. 123–145.

(Поливанная М. Ф.) Поливана М. Ф. Гіллястовусі та веслоногі ракоподібні Онезького озера. Повідомлення 2 // Науч. зап. Киевск. ун-та, 1956. Т. 15, вып. 4. С. 95–100.

Притоки Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1990. 163 с.

Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. 262 с.

Русакова С. А. Характеристика зоопланктона Вендюрско-Вохтозерских озер // Тр. Карельск. отдел. ГосНИОРХ, 1968. Т. 5, вып. 1. С. 183–191.

Рылов В. М. К познанию фауны Rotatoria некоторых водоемов Олонецкого края (Пудожский уезд) // Тр. Олонецкой науч. экспедиции. Л., 1926. Ч. 6, вып. 2. С. 1–33.

Рылов В. М. К познанию фауны Eucopepoda некоторых водоемов Олонецкого края // Тр. Олонецкой научной экспедиции. Л., 1927. Ч. 6, вып. 3. 45 с.

Рыжков Л. П. Озера бассейна северной Ладоги. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1999. 201 с.

Рябинкин А. В., Куликова Т. П., Чекрыжева Т. А., Полякова Т. Н., Власова Л. И. Биоразнообразие флоры и фауны озер охраняемых природных территорий Республики Карелия // Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. С. 67–71.

Рябинкин А. В., Лозовик П. А., Куликова Т. П., Литвиненко А. В., Калмыков М. В. Качество воды и экологическое состояние российской части оз. Пюхяярви // Водная среда: комплексный подход к изучению, охране и использованию. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 32–39.

Рябинкина М. Г., Куликова Т. П., Рыжков Л. П. Зоопланктон водоемов бассейна Северной Ладоги // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия «Биогеография». Вып. 13, № 1. Петрозаводск, 2012. С. 113–125.

Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2012621150, 09.11.2012. Зоопланктон Онежского озера / Сярки М. Т., Куликова Т. П. Институт водных проблем Севера Карельского НЦ РАН (ФГНУ ИВПС КарНЦ РАН) (RU).

Свирская Н. Л. Ракообразные и коловратки и изменение динамики их развития в малых гумифицированных озерах южной Карелии под влиянием химической мелиорации: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1975. 28 с.

Свирская Н. Л. Зоопланктон // Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озер Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск, 1978. С. 40–64.

Свирская Н. Л. Модификации зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного закисления // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. междунар. симпоз. Л., 1991. С. 137–143.

Смирнов С. С. Материалы к познанию зоопланктона озер Карелии. Зоопланктон Кончезерской группы озер // Тр. Бородинск. биол. ст., 1933. Т. 7, вып. 1. С. 27–56.

Смирнова Т. С. Планктонные коловратки и ракообразные // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972. С. 126–233.

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

Современный режим природных вод бассейна р. Кеми. Петрозаводск: Карельский филиал СССР, 1989. 233 с.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998. 188 с.

Современное состояние экосистемы Габозера как бальнеологического объекта. Петрозаводск: Карельский филиал СССР, 1989. 111 с.

Соколова В. А., Гордеева Л. И., Клюкина Е. А., Родькин В. И. Гидробиологическая характеристика озер Каменного и Лувозера // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 161–174.

Соколова В. А., Филимонова З. И. О кормовых ресурсах некоторых малых озер южной Карелии // Тр. Карельск. филиала АН СССР. Вып. 33. Петрозаводск: Карельский филиал СССР, 1962. С. 49–62.

Соколова В. А., Филимонова З. И., Потапова О. И. Малые озера Сямозерской группы (зоопланктон, бентос, ихтиофауна) // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. Т. IV, вып. 2. Петрозаводск, 1966. С. 10–30.

Состояние биоценозов озерно-речной системы Вуоксы. СПб. 2004. 148 с.

Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 209 с.

Степанова А. Б. Зоопланктон внутренних озер Валаамского архипелага и прилегающей акватории Ладожского озера: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 19 с.

Стерлигова О. П., Китаев С. П., Павловский С. А., Кучко Я. А. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 211–217.

Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Павловский С. А., Савосин Е. С. Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели // Поволжский экологич. журн., 2011. № 3. С. 386–393.

Стерлигова О. П., Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Морозов А. К., Первозванский В. Я. Характеристика озера Тарасмозеро в его естественном состоянии // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1993. С. 133–154.

Стерлигова О. П., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Павловский С. А., Ильмаст Н. В., Морозов А. К. Биомониторинг озерно-речной системы реки Лижма (Южная Карелия) // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 307–312.

Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада. Кормовые ресурсы водоемов // Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ. Петрозаводск, 1968. Т. V, вып. 1. С. 101–266.

Теканова Е. В., Лозовик П. А., Калинкина Н. М., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Рябинкин А. В.,Ластина Ю. Л., Тимакова Т. М., Чекрыжева Т. А. Трансформация водных сообществ Выгозерского водохранилища в связи с изменением антропогенной нагрузки // Тр. Карельского НЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. Петрозаводск, 2011. № 4. С. 50–57.

Тимакова М. В. Зоопланктон Пертозера // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1989. С. 35–54.

Тимакова М. В. Коловратки и ракообразные оз. Пертозеро (структура, динамика, продуктивность): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1997. 24 с.

Тимакова М. В. Зоопланктон эвтрофируемого водоема // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1998. С. 53–57.

Тимакова М. В., Голубкова Э. Г., Кустовлянкина Н. Б. Структурно-функциональная организация зоопланктона оз. Пертозеро // Экологическая физиология водных организмов. Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1992. С. 53–57.

Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Вислянская И. Г., Сярки М. Т. Гидроэкология: Эвтрофирование экосистемы Онежского озера // Инженерная экология. 1998. № 6. С. 14–24.

Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Полякова Т. Н., Вислянская И. Г., Сярки М. Т. Особенности формирования и функционирования биоты Онежского озера в условиях антропогенного эвтрофирования // Ладожское озеро. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 276–285.

Урбан В. В. Характеристика зоопланктона карельских озер и значение его в питании рыб. Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962. С. 144–150.

Фауна озер Карелии (беспозвоночные). М.; Л., 1965. 325 с.

Филимонова З. И. Зоопланктон Миккельского озера и Крошнозера и его значение в питании рыб // Тр. Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1956. Вып. 2. С. 89–124.

Филимонова З. И. Зоопланктон озера Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1962. С. 56–81.

Филимонова З. И. Зоопланктон озера Куйто // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 243–249.

Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л., 1965а. С. 111–146.

Филимонова З. И. Зоопланктон озер Заонежья // Вопросы гидрологии, озероведения и водного хозяйства Карелии. Тр. СевНИИГиМ, вып. 23. Петрозаводск, 1965б. С. 212–235.

Филимонова З. И. Зоопланктон некоторых озер Прионежья // Вопросы гидрологии, озероведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1969а. С. 293–304.

Филимонова З. И. Влияние сточных вод целлюлозно-бумажных комбинатов на развитие зоопланктона // Там же. 1969б. С. 154–182.

Филимонова З. И. К вопросу о зоопланктоне малых водоемов Карелии // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1970а. С. 324–334.

Филимонова З. И. Зоопланктон озера Суоярви в зоне действия картонной фабрики // Там же. 1970б. С. 94–104.

Филимонова З. И. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1974. С. 212–247.

Филимонова З. И. Зоопланктон Кондопожской губы Онежского озера // Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1975. С. 117–132.

Филимонова З. И. Пресноводные коловратки (Rotatoria) Карелии // Гидробиол. журн., 1976. Т. 12. № 3. С. 23–28.

Филимонова З. И. О фауне коловраток (Rotatoria) // Сямозеро и перспективы его хозяйственного использования. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 83–93.

Филимонова З. И., Белоусова Н. А. О микрофауне болотных водоемов заповедника «Кивач» // Проблемы заповедного дела. 1988. № 2. С. 178–200.

Филимонова З. И., Козлова Р. П. Биоценозы различных элементов гидрографической сети болот в Калевальском районе // Пути изучения и освоения болот Северо-Запада Европейской части СССР. Л., Наука, 1974. С. 25–31.

Филимонова З. И., Круглова А. Н. О коловратках рек Карелии // Использование и охрана водных ресурсов Белого моря. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1994. С. 161–192.

Филимонова З. И., Куликова Т. П. Зоопланктон северной части Повенецкого залива // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1974. С. 179–193.

Филимонова З. И., Куликова Т. П. О зоопланктоне Петрозаводского Онего // Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. С. 123–138

Филимонова З. И., Кутикова Л. А. К фауне коловраток (Rotatoria) малых водоемов Карелии // Водные ресурсы Карелии и их использование. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1975. С. 79–109.

Филимонова З. И., Смирнов Ю. Ф. О зоопланктоне озерно-речных систем западной Карелии // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. С. 131–137.

Филимонова З. И., Чухонкина Г. А. Гарпактициды водоемов Карелии и их кормовое для рыб значение // Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР: тез. докл. Петрозаводск, 1972. С. 238–239.

Филимонова З. И., Юрковская Т. К. К вопросу изучения биоценозов ультрадистрофных водоемов болот южной Карелии // Уч. зап. Карельск. пед. ин-та. Петрозаводск, 1964. Т. 15. С. 97–103.

Филимонова З. И., Юрковская Т. К. О биоценозах некоторых типов водоемов прибеломорских болот в бассейне реки Нюхчи // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1971. С. 80–88.

Хазов А. Р., Власова Л. И. Влияние сточных вод Костомукшского ГОКа на зоопланктон озер системы р. Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1995. С. 79–87.

Чупуков А. Л. Водоемы среднего участка реки Шуи и озеро Ведлозеро. Зоопланктон // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1998. С. 150–151.

Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2005. 110 с.

Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. 264 с.

Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2002. 119 с.

Экосистемы озер Кончезерской группы. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. 193 с.

Andronikova I., Avinsky V., Kulikova T. and Särki M. Zooplankton monitoring // Analytical and sampling methods for environmentalmonitoring in Lake Ladoga and other large lakes in Russia. University of Joensuu. Karelian Institute. Working Papers 3. 1999. P. 29–34.

Kulikova T. Present state of the ecosystem of Lake Onega // Result of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa conducted in the Summer of 1990. Helsinki, 1997a. P. 47–56.

Kulikova T. Zooplankton studies // Result of the Finnish-Russian Joint Study of the Lakes Onega, Ladoga and Saimaa conducted in the Summer of 1990. Helsinki, 1997б. P. 30–33.

Kulikova T., Vlasova L. Present state of zooplankton in deepwater areas of Lake Ladoga monitoring // Proceedings of the third international Lake Ladoga symposium 1999. University of Joensuu, Publications of Karelian Institute № 129. Joensuu, 2000. P. 89–93.

Kulikova T., Vlasova L. Flora and fauna of aquatic ecosystems: characteristics and variation trends. Zooplancton // Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk, 2003. P. 163–173.

Kulikova T., Syarki M. Current state of zooplankton in deepwater regions of lakes Ladoga and Onega // Proceedings of the third international Lake Ladoga symposium 1999. University of Joensuu, Publications of Karelian Institute, N 129. Joensuu, 2000. P. 94–99.

Kulikova T., Syarki M. Effect of Anthropogenic Eutrophication on Zooplankton Distribution in Kondopoga Bay of Lake Onega // Water Resources. Vol. 31. N 1, 2004. P. 91–97.

Lozovik P., Kulikova T., Filatov N., Sabylina A., Polyakova T., Vislyanskaya I. The present state of Lake Onega, Lake Ladoga and the Vygozero reservoir and their monitoring // Proceedings of the third international Lake Ladoga symposium 1999. University of Joensuu, Publications of Karelian Institute, N 129. Joensuu, 2000. P. 250–257.

Polyakova T., Kulicova T., Vislyanskaya I., Timakova T. The current state of the biocoenosis in the northern part of Lake Ladoga // Proceedings of the second international Lake Ladoga symposium. 1996. University of Joensuu, Publications of Karelia Istitute, N 117. Joensuu, 1997. P. 103–107.

Timakova T., Kulikova T., Polyakova T., Vislyanskaya J., Syarki M. Effects of eutrophication on the aquatic biota of Lake Onega // Proceedings of the third international Lake Ladoga symposium 1999. University of Joensuu, Publications of Karelian Institute, N 129. Joensuu, 2000. P. 299–304.

Ryabinkin A., Vlasova L. Zooplankton and macrпobenthos in small acidic lakes of south Karelia // Acidification of inland waters. The Third symposium on water problems. Joensuu, Finland. 3–7 June 1991. Helsinki. 1994. P. 71–80

Siitoin K. Sarajärven elämistö // Acta societatispro fauna et flora Fennica, 29, N 10. Helsinki, 1908. 44 p.

Stepanova A., Voyakina E. Simultaneous dynamics of phyto-and zooplankton in three ecologically different locations by Valaam Island, Lake Ladoga // University of Publications of Karelian Institute, N 117. 1997. P. 226–237.

Sterligova O. P., Komulainen S. F., Pavlovsky S. A., Shchurov I. L., Ilmast N. V. The effect of a trout farm on the lake-river system of the river Lishma // Ecohydrology and Hydrobiology. Vol. 1. N 1–2. 2001. P. 121–128.

Valle K. J. Ökologisch-limnologische untersuchungen über die boden-und tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-see // Acta Zoologica Fennica. Bd. 2, 1. 1927. 179 pp.; Bd. 4, 2. 1928. S. 134–146.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Куликова Тамара Павловна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
эл. почта: tampk@mail.ru
тел.: (8142) 576520

Kulikova, Tamara
Northern Water Problems Institute,
Karelian Research Centre,
Russian Academy of Science
50 A. Nevsky St., 185030 Petrosavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: tampk@mail.ru
tel.: (8142) 576520

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 76–90

УДК 556.5:550.42:582.26:502

ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СОСТАВ ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ ДОННЫХ ОСАДКОВ Р. ШУИ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

Т. С. Шелехова, Н. В. Крутских

Институт геологии Карельского научного центра РАН

На основе комплексного изучения концентраций тяжелых металлов и диатомового анализа приповерхностных донных осадков проведена оценка загрязнения и воздействия токсикантов на диатомовые комплексы в нижнем течении р. Шуи. При повышении содержания тяжелых металлов значительно возрастает доля галофилов, появляются некоторые мезогалобы, снижается или выпадает из сообщества ряд планктонных диатомей рода *Aulacoseira* sp., которые вытесняются более толерантными видами *Aulacoseria granulata* var. *angustissima, Melosira varians, Navicula cryptocephala, N. rhyncocephala, N. viridula*, многими видами рода *Nitzschia* sp. Выявлена взаимосвязь геохимических данных и диатомовых комплексов и их зависимость от различных факторов среды: характера русла, типа техногенной нагрузки.

К л ю ч е в ы е с л о в а: донные отложения, оценка состояния, диатомовые комплексы, река Шуя, Карелия.

T. S. Shelekhova, N. V. Krutskikh. GEOCHEMICAL CHARACTERISTICS AND COMPOSITION OF THE DIATOM COMPLEXES OF BOTTOM SEDIMENTS IN THE SHUYA RIVER (RUSSIAN KARELIA)

Based on the results of the integrated study of heavy metal concentrations and analysis of diatoms from subsurface bottom sediments, the contamination of the lower Shuya River and the effect of toxic substances on diatom complexes there were assessed. As heavy metal concentations rise, the percentage of halophilic organisms increases considerably, some mesohalobic species emerge and some planktonic diatoms of the genus *Aulacoseira* sp., ousted by the more tolerant species *Aulacoseria granulata* var. *angustissima, Melosira varians, Navicula cryptocephala, N. rhyncocephala* and *N. viridula*, and by many species of the genus *Nitzschia sp*., become less abundant or “drop out” from the community. Geochemical characteristics and diatom complexes were found to be related to various environmental factors such as river bed properties and the type of human-induced load.

K e y w o r d s: bottom sediments, assessment of condition, diatom complexes.

Введение

Речные системы часто являются объектами техногенного воздействия и испытывают влияние различных источников загрязнения: сельскохозяйственных, промышленных, селитебных. Оценка такой трансформации является одной из задач экологии, для решения которой информативным объектом исследования являются донные отложения. Химический состав

донных отложений рассматривается как интегральный индикатор антропогенной нагрузки на реку и ее водосбор, отражает среднее загрязнение за длительный период и играет существенную роль в определении состояния водных экосистем [Экологические функции..., 2000]. Современная аппаратура не всегда может сравниться с «живыми приборами», индикаторами загрязнений – диатомовыми водорослями, реагирующими на различные изменения, связанные с воздействием комплекса факторов, включая тяжелые металлы.

Цель исследования – комплексное изучение геохимического состава и структуры диатомовых комплексов донных осадков на участках реки, в разной степени подверженных антропогенной трансформации.

Материалы и методы

Река Шуя (Онежская) берет начало в северо-восточной оконечности оз. Суоярви (62°13′51″ с. ш. 32°27′31″ в. д.) и впадает в оз. Логмозеро (61°52′41″ с. ш. 34°17′56″ в. д.), соединяющееся с Онежским озером небольшой протокой. Она протекает по территории Суоярвского, Пряжинского и Прионежского районов Карелии. Длина реки 200 км, уклон 0,54 м/км, ширина до 70–100 м, на порогах – сужения до 20–40 м [Ресурсы..., 1972].

Исследование донных отложений проведено в августе 2010 г. Всего в нижнем течении реки, в пределах территорий с повышенной техногенной нагрузкой взято 22 пробы донных осадков (рис. 1). Пробы отбирались в основном с наилка у берега примерно через 500 м, а на ненарушенных территориях – более чем через 1 км. В связи с жарким летом уровень воды установился на низких отметках, и точки отбора соответствовали глубине 0,3–0,5 м для среднего уровня. По гранулометрическому составу пробы преимущественно суглинистые, реже супесчаные. Для химического анализа использовалась фракция размером менее 0,1 мм, так как тонкие осадки геохимически наиболее информативны [Янин, 2004]. Химический анализ донных отложений проведен в аналитической лаборатории Института геологии КарНЦ РАН квадрупольным масс-спектрометром X-SERIES 2 (Terhmo scientific) с определением содержания 49 элементов.

Техническая обработка проб и приготовление постоянных препаратов на диатомовый анализ производились по общепринятой методике [Диатомовый анализ..., 1949, 1950; Давыдова, 1985]. Образцы дезинтегрировались в пирофосфорнокислом натрии с последующей отмывкой от него методом декантации. Для подъема диатомей использовалась калиево-кадмиевая тяжелая жидкость. В качестве твердой среды применялась анилин-формальдегидная смола (показатель преломления 1,68). Подсчет и определение створок диатомей проводились по горизонтальному ряду в средней части стекла до 250 экземпляров. По возможности створки идентифицировались до вида, разновидности и формы. При этом использовалась справочная

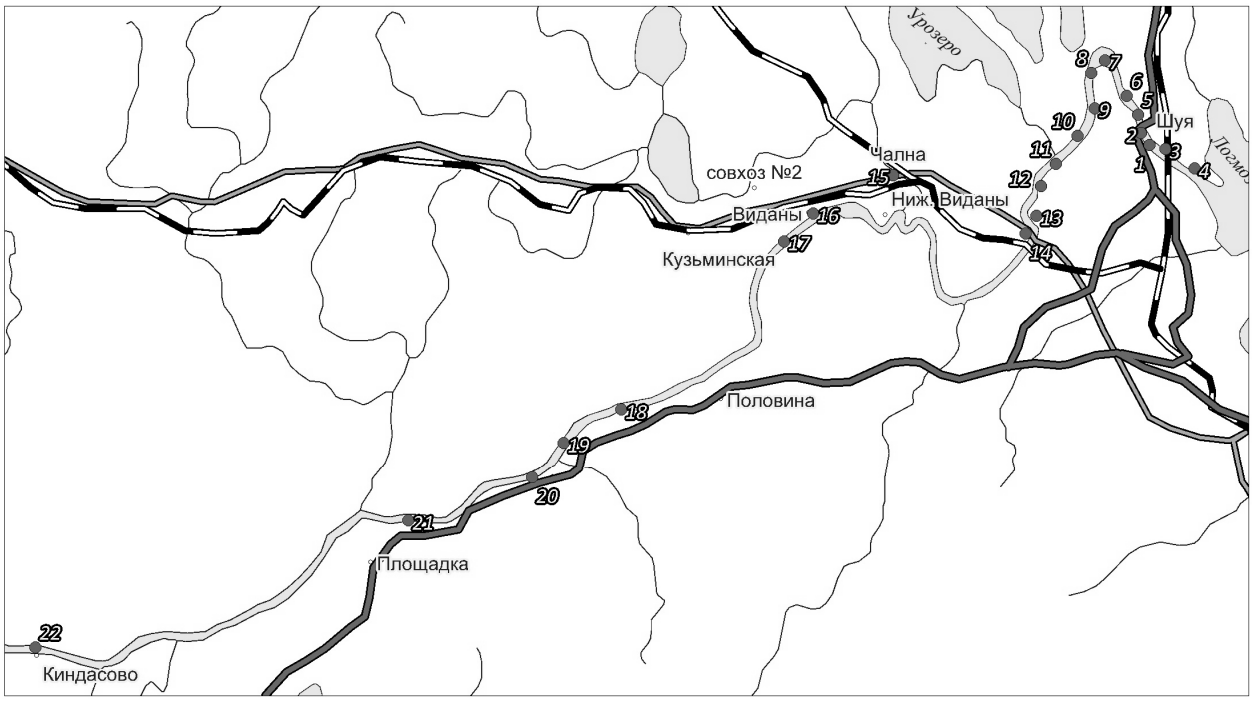


Рис. 1. Схема района исследований

литература [Диатомовый анализ..., 1949; 1950; Диатомовые водоросли..., 1951; Molder, Tynni, 1967–1973; Tynni, 1975–1980; Krammer, Lange-Bertalot, 1986]. Для выявления роли отдельных видов и состава доминирующих комплексов диатомеи подразделялись на: единичные, численность которых в осадках составляет менее 1 %; обычные – 1–5 %; массовые – более 5 %. Среди последних выделялись доминанты, численность створок которых составляла более 10 %, и субдоминанты – от 5 до 10 %.

По результатам диатомового анализа в каждой точке наблюдений (т. н.) установлен видовой состав, эколого-географические характеристики сообществ: процентное соотношение видов по местообитанию, по типу ареалов, по галобности и отношению к pH. Эколого-географические характеристики видов даны по [Давыдова, 1985; Лосева, 2000; Комулайнен и др., 2006; Баринова и др., 2006].

Результаты и обсуждение

Содержание тяжелых металлов в донных отложениях. Наибольший интерес в связи с экологической направленностью работы представляет группа технофильных тяжелых металлов, включающая Mn, Co, Cu, Zn, Cd, Sn, Ba, Pb, U и As. По содержанию этих элементов в донных отложениях р. Шуи были вычислены основные статистические характеристики, дающие общее представление об особенностях их распределения. Результаты химического анализа донных отложений сравнивались с ПДК для почв, кларком для почв, средними значениями содержания элементов в почвах г. Петрозаводска (табл. 1)

Для определения ассоциаций химических элементов, характерных для различных типов экосистем в пределах изучаемого участка, проведен кластерный анализ методом простой связи с применением критерия Пирсона. Так как выборки характеризуются логнормальным распределением, при анализе использовались логарифмы содержания элементов в донных отложениях. Для отложений р. Шуи получены следующие ряды элементов: 1) Mn, Co; 2) Cd, Zn, Cu, Pb (рис. 2).

Высокое содержание Co и Mn выявлено в районе поселков Кузьминское, Виданы (т. н. 16, 17), Бесовец (т. н. 14), Матросы (т. н. 20, 21) и Шуя (т. н. 6) (рис. 3). Низкие концентрации зафиксированы на участке от пос. Бесовец до излучины реки у пос. Шуя, а также в нижнем течении реки (т. н. 3, 4). Значение медианы для Mn не превышает ПДК, однако в некоторых пробах выявлено его семикратное превышение (т. н. 16, 17). По кобальту превышений ПДК и кларков не выявлено, но его содержание в донных отложениях в 1,5–2 раза выше фона по г. Петрозаводску.

Ассоциация Pb, Cd, Zn, Cu тяготеет к территориям с повышенной техногенной нагрузкой. Pb, Cd, Zn – элементы 1-го класса опасности, Pb – основной элемент-загрязнитель урбанизированных территорий. Значительное повышение его концентрации наблюдается у автомобильных и железных дорог [Экологические функции..., 2000]. В пределах исследуемого участка максимальные концентрации свинца отмечены в пределах селитебного участка реки (пос. Шуя, Бесовец), местами достигая значений ПДК для почв (рис. 4). Аналогичная ситуация наблюдается для Cd, Zn, Cu. Значение медианы содержания этих элементов в донных отложениях р. Шуи соответствует фоновым концентрациям для г. Петрозаводска.

Содержание As в донных осадках р. Шуи варьирует от 1,8 до 19,5 мг/кг (M = 5,4; Me = 3,9). Такие концентрации являются повышенными относительно ПДК для почв (2 мг/кг) и кларковых значений (1,7 мг/кг). В почвах г. Петрозаводска также наблюдается высокое содержание мышьяка, рассчитанные фоновые значения составля-

Таблица 1. Содержание элементов в донных осадках р. Шуи, мг/кг

	Mn	Co	Cu	Zn	As	Cd	Sn	Ba	Pb	U
Среднее	2446,73	13,05	22,11	82,43	5,35	1,64	3,48	674,04	20,87	1,16
Медиана	1147,84	12,18	16,80	79,35	3,95	1,65	1,88	661,71	20,32	1,06
Стандартное отклонение	2883,42	4,59	14,90	28,97	4,16	0,25	4,04	102,62	6,67	0,71
Минимум	403,84	6,56	10,64	33,45	1,79	1,18	0,87	533,66	11,03	0,56
Максимум	10415,03	25,93	75,14	130,81	19,49	2,06	15,18	1087,84	37,70	4,16
Количество проб	21	22	22	22	22	22	22	22	22	22
Класс опасности по [ГОСТ 17.4.1.02-83]	3	2	2	1	1	1	1		1	
ПДК [ГН 2.1.7.2041-06]	1500	50	55	100	2		1		32	
Средние значения для почв Петрозаводска [Рыбаков и др., 2011]	400	7,1	31,46	82,1	2	1,9	1,4		20,6	
Кларк по А. П. Виноградову [Войткевич и др., 1990]	1000	18	47	83	1,7		0,1		16	

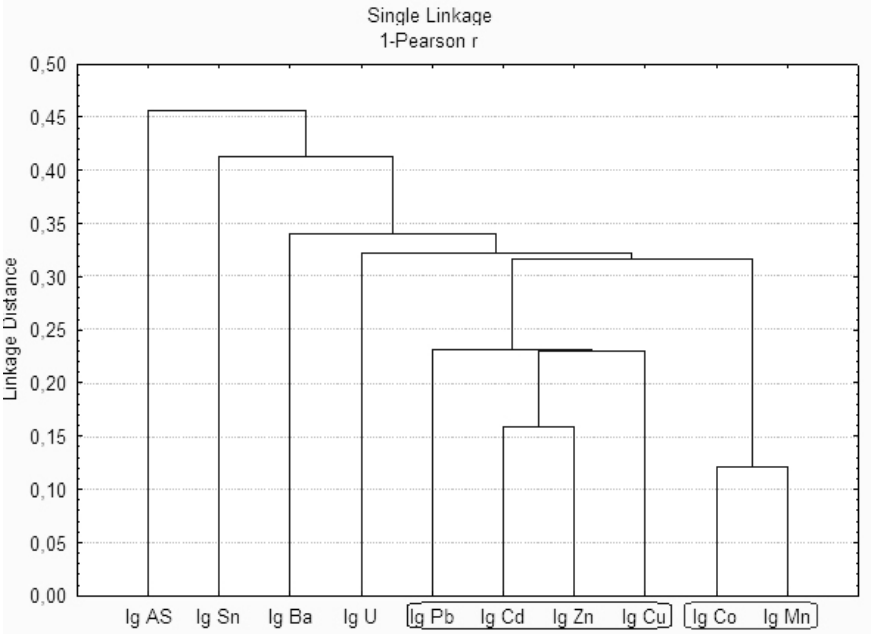


Рис. 2. Дендрограмма кластерного анализа по данным химического анализа донных отложений

ют 2 мк/кг [Рыбаков и др., 2011]. Отмечено, что максимальные концентрации приурочены к периферийным участкам города, а в центральных частях они снижены и чаще не достигают предела чувствительности метода анализа. Это в значительной мере связано с геологическим строением территории и подтверждается содержанием мышьяка в донных осадках р. Шуи.

Состав флоры. Диатомовый анализ выявил некоторые общие особенности диатомовой флоры, характерные для всех точек исследования. Сохранность створок во всех образцах очень плохая. Многие из них корродированы, а внутренние поры забиты очень тонким органическим материалом, что создает большие трудности при определении видов. Это можно объяснить плохими условиями захоронения и слабощелочной средой, которые приводят к разрушению створок. (По данным Института водных проблем Севера КарНЦ РАН [Изучение..., 2007. С. 49], р. Шуя относится к низкощелочным водным объектам.) Размеры створок многих видов меньше обычных (средних), что говорит об угнетенности флоры.

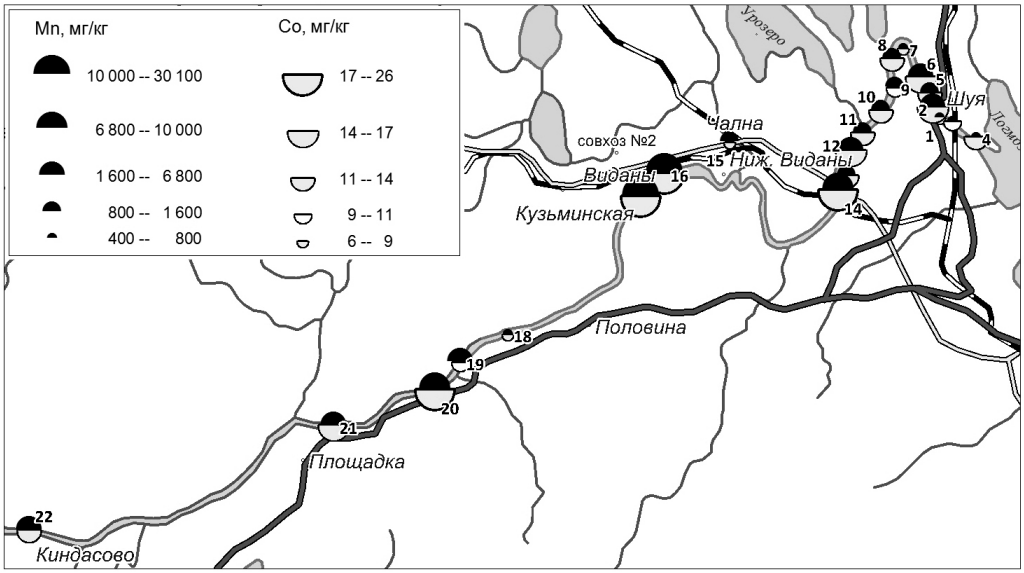


Рис. 3. Распределение Mn и Co в донных отложениях р. Шуи

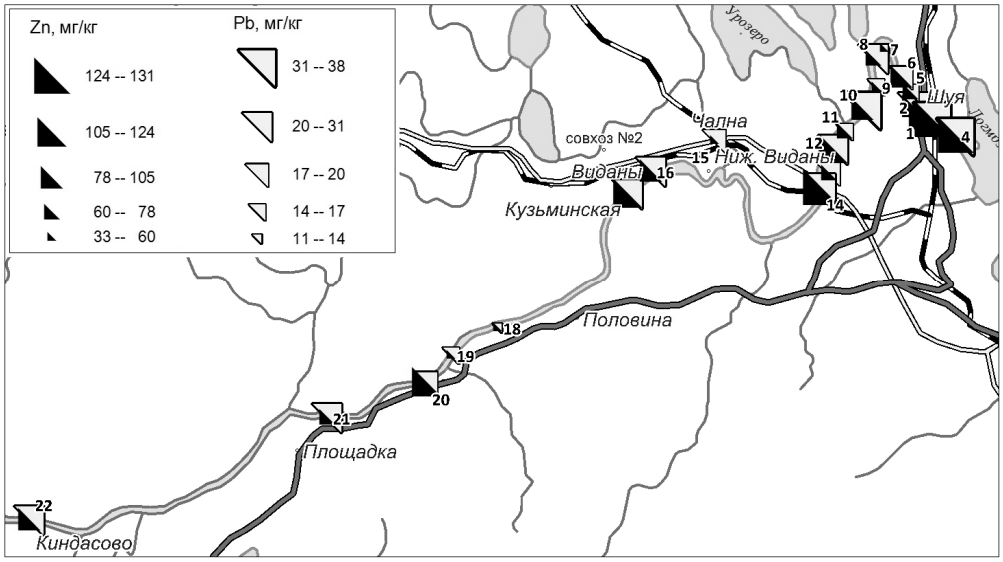


Рис. 4. Распределение Pb и Zn в донных отложениях р. Шуи

Общий систематический список (табл. 2) насчитывает 273 таксона диатомовых водорослей, относящихся к 27 родам; составлен в алфавитном порядке по системе, принятой в отечественных определителях [Диатомовый анализ..., 1949], с учетом некоторых таксономических преобразований [Krammer, Lange-Bertalot, 1986 и др.].

Анализ флоры диатомей. Экологический анализ флоры выявил различия в соотношении планктонных, донных и видов-обрастателей, на основании чего можно судить о природном и антропогенном эвтрофировании и даже загрязнении. В большинстве исследованных точек преобладают планктонные, однако иногда они вытесняются донными формами и видами из обрастаний; это будет подробно описано ниже. Установлено, что по отношению к галобности во всех исследованных точках доминируют индифференты, однако наблюдаются значительные колебания в численности галофилов (от 2 до 70 % от общего состава флоры). В отдельных точках исследования появляются и исчезают мезогалобы, причем большинство из них – донные формы, развивающиеся в слое наилка в условиях повышенной минерализации воды, что может свидетельствовать о поступлении в реку различных химических элементов и указывать на загрязнение. По отношению к кислотности водной среды количественно в большинстве образцов преобладают алкалифильные виды (32–90 %) при значительной доле ацидофилов (5–50 %) и небольшом присутствии индифферентов (5–25 %), отражая слабощелочные условия среды местообитания. Подтверждением этому является и очень плохая сохранность створок. Интересно заметить, что для большинства карельских водоемов характерно преобладание по отношению к кислотности водной среды видов-индифферентов (66 %) при значительной доле алкалифильных (24 %) и ацидофильных (10 %) форм [Комулайнен и др., 2006. С. 16]. Однако в исследованных точках в донных осадках р. Шуи этот показатель резко отличается от средних по Карелии.

Состав диатомовых комплексов заметно варьирует. Особенно четко прослеживаются изменения по местообитанию видов и экологической структуре. Среди основных доминантов можно выделить планктонные виды: рода *Aulacoseira* с вариациями, *Melosira varians*. Остальные планктонные – *Stephanodiscus* sp., *S. astraea, Cyclotella stelligera, C. kuetzingiana* – в виде единичных створок спорадически появляются во всех образцах и играют лишь подчиненную роль. В группе донных главные доминанты – диатомовые двух родов: *Navicula (N. cryptocephala и N. rhyncocephala)* и *Nitzschia.* Среди последних из-за плохой сохранности створок преобладающие формы выделить не удалось. Остальные очень разнообразные донные формы *Surirella* sp., *Pinnularia* sp., *Frustulia* sp. и др. встречаются единично. В одной точке, расположенной ближе всего к устью, в качестве господствующей группы выступают виды обрастаний рода *Fragilaria* и др. Большинство обрастателей – *Gomphonema, Surirella, Diatoma, Tabellaria flocculosa, T. fenestrata, Achnanthes, Cymbella, Eunotia, Gomphonema lanceolatum*, *Cymbella* sp., *Meridion circulare*, *Eunotia* sp. и ряд донных видов *Pinnularia*, *Neidium affine, Frustulia rhomboides* – встречаются практически во всех образцах единично.

Таблица 2. Систематический список диатомовых водорослей в донных осадках р. Шуи

№ п/п	Таксон	Местообитание	Галобность	pH	Биогеография	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	***Achnanthes*** *exiqua* Grun.	о	и	alkf	к					2																	
2	*A. exiqua v.heterovalvata* Krasske	д	и	alkf	к					1																	
3	*A. gracillima* Hustedt	о	и	ind	б				2																		
4	*A. jentzshii* (Grun.) Schulz.	о	и	ind	а							1															
5	*A. lanceolata* (Breb.) Grun.	о	и	ind	к			1	4											6							
6	*A. lanceolata* var.*elliptica* Cl.	о	и	ind	а		1						1														
7	*A. lanceolata v.rostrata* (Oestr.) Hust.	о	гл	alkf	к														3							1	1
8	*A. levanderi* Hust.	о	и				1																				
9	*A. linearis* (W. Sm.) Grun.	о	и	ind	б		1	2		1		1				1	3										
10	*A. minutissima* Kütz.	о	и	ind	б									1													
11	*A. minutissima* var.*cryptocephala* Grunow	о	и	ind	а				1																		
12	*A. obliqua* (Greg.) Hustedt	о	и																							1	
13	*A. oestrupii* (A. Cl.) Hustedt	о	и	ind	а			1																			
14	*A. peregalloi* Brun & Heribaud	о	и	ind	б																						1
15	*A. rhyncocephala* A. Cleve	о	и							1																	
16	*A. sp*	о		alkf		2		2	1						1	2				2	3		3				1
17	*A. subatomoides* (Hust.) L.-B.	о	и				1																				
18	*A. suchlandtii* Hustedt	о	гб	acf	с																	1					1
19	***Amphora*** *ovalis v.ovalis* Kütz.	д	и	alkf	к	4	1	4	1	4		1	2	2		1							1				
20	*A. ovalis v.pediculus* Kütz.	д	и	alkf	к																	2					
21	***Anomoconeis*** *brachysira* (Breb.) Bréb. in Rabenh.	д	гб	acf					1																		
22	***Asterionella*** *formosa* Hassal	п	и	ind	к		2	1	3	2			1		1			1						1		4	
23	***Aulacoseira*** *ambiqua* (Grun.) O. Mull.	п	и	ind	к	48	36	4			8		13	33	16	14		25		1		20	2		24	21	31
24	*A. distans* Kütz.	п	и	acf	а	48	73	27	4	9	23	77	69	70	76	23	17	43	15	4		49		3	20	38	23
25	*A. granulata* var. *angustissima* (Grun.) O. Mull.	п	и	alkf	к	10	9	3	3	5	10	15	19	5	11	13		14		2		12	12			45	27
26	*A. granulata* var.*muzzanensis* (Meist.) Sim.	п	и	ind	к	12																					
27	*A. granulata* Sim.	п	и	alkf	к	2	10	2		9	7	8	16	11	4	21	6	11		1	7	3	5	16	12	26	26
28	*A. islandica* O. Müll.	п	и	ind	а	4				1					1	5						6					3
29	*A. islandica ssp.helvetica* O. Mull.	п	и	ind	а		1							4												1	
30	*A. islandica v.islandica* (O. Mull.) Sim.	п	и	ind	а							9						4									
31	*A. italica* Kütz.	п	и	alkf	к	3	14	1		4	8	44	21	8	26	3		26	10	8		18	20	2	2	1	6
32	*A. italica* var. *valida* (Grun.) Sim.	п	и	ind	а		3	2	2			5															
33	*A. lacustris* (Grun.) Bethge	п	и	acf	а	2		4						2				2		3		2					
34	*A. muzzanensis* (Meist.) Kramm	п	и	ind	к		6											24									
35	***Caloneis*** *affine* var.*bereynica*	д												1													
36	*C. bacillum* Grun.	д	и	alkf	б						1																

Продолжение табл. 2

№ п/п	Таксон	Местообитание	Галобность	pH	Биогеография	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
37	*C. clevei* (Lagerst.) Cl.	д	и	alkf	а															1							
38	*C. ventricosa* (Ehren.) Meister	д	и	alkf	б													3		1		1					
39	***Cocconeis** diminuta* (Pant.) Scheshukova	о	и	alkf	б							1															
40	*C. placentula* Ehren.	о	и	alkf	б	2	1	4	45	3	1	7	4	3	6	20	10	5	4		4	2	1				
41	*C. sp.* Sippe Brockmann	о																									1
42	***Cyclotella** comta* Kütz.	п	и	alkf	к				10											3							
43	*C. kuetzingiana v.radiosa* Frucke	п	гл	ind	б																					1	
44	*C. kuetzingiana* var. *schumaniana* Grun.	п	гл	ind	б			1				1			1		2	2				1					
45	*C. meneghingiana* Kütz.	п	гл	ind	к				1									1									
46	*C. stelligera* Cl. et Grun.	п	и	alkf	к	1	1		2			2	1	1	1	1									1	1	1
47	***Cymbella** amphicephala* Näg. ex Kütz.	о	и	ind	б													1									1
48	*C. amphioxis* Naegli	о	и	ind	б																		1				
49	*C. angustata* (W. Sm.) Cl.	о	и	acf	б																				1		
50	*C. aspera* (Ehren.) Cl.	о	и	alkf	а				1																		
51	*C. cesatii* (Rabench.) Grun.	о	и	ind	к				1																		
52	*C. cesatii* var.*capitata* Krieger	о	и																						1		
53	*C. cistula* (Hemp.) Grun.	о	и	alkf	б	1						1															
54	*C. cuspidata* Kütz.	о	и	alkf	б	2			1		1										1		2	1			
55	*C. gracilis* (Rabench.) Cl.	о	и	ind	а				1	1			1				1							1			5
56	*C. heufleriana*	о	и																						1		
57	*C.naviculiformis* Auersw.	о	и	ind	б								1	2		1											
58	*C. sinuata* Greg.	о	и	ind	б		2																				
59	*C. tumida* (Breb.) V. H.	о	и	alkf	б												1	1									
60	*C. turgida* (W.) Greg.	о	и	alkf	к		1																	2		1	1
61	*C. ventricosa* Kütz.	о	и	ind	к			1	1	1	1				1	1			4	1	1	2			1	2	1
62	***Diatoma** elongatum* (Lyngb.) Agardch	п	гл	alkf	б				1																		
63	*D. elongatum v.tenuis (Agardch) van Heurck*	п	гл	ind	к		1																				
64	*D. hiemale* var.*mesodon* (Ehr.) Grunow	о	гб	alkf	а											1											
65	***Diploneis** elliptica v.elliptica* (Kütz.) Cl.	д	гл	alkf	б								2									1			1		
66	*D. elliptica v.ladogensis* Cl.	д	и	ind	а															1							
67	*D. finnica (Ehren.)* Cl.	д	и	ind	а	1		3			1				1							5					
68	*D. marginestriata* Hustedt	д	и	ind	б							1			1												
69	***Epithemia** zebra* (Ehren.) Kütz.	о	и	alkf	к							1															
70	*E. zebra* var.*saxonica* (Kütz.) Grun.	о	и	alkf	к		1					1	3														
71	***Eunotia** bigibba* Kütz.	о	гб	acf	а				1																		
72	*E. flexuosa* (Breb.) Kütz.	о	и	acf	к					1																	

73	*Eunotia formica* Ehren.	о	и	acf	к												1										
74	*Eunotia gracilis* (Ehren.) Rabenh.	о	и	acf	к												1	1	1								
75	*Eunotia curvata* (Kurz.)Lagerst.	о	и	ind	к										1				2			1			2	3
76	*Eunotia lunaris v.subarcuata* (Naeg.) Grun.	п	гл	alkf	к		1																			
77	*Eunotia pectinales* (Dillw.) Rabenh.	о	и	acf	к			1			1		1												1		
78	*Eunotia pectinales* var. *ventrales* (Ehren.) Grun.	о	и	acf	к				1									1	1						1		1
79	*Eunotia pectinales v.minor* (Kütz.) Rabenh.	о	гб	acf	к			1																			
80	*Eunotia praerupta* Ehren.	о	гб	acf	б	2			1			1	1						2								
81	*Eunotia robusta* Rolfs.	о	и	acf	а	1	1	1	4						1			1	1	5					3		
82	*Eunotia robusta v.diadema* (Ehren.) Rolfs.	о	и	acf	а																				8		2
83	*Eunotia septentrionalis* Oestr.	о	и	acf	а								1														
84	*Eunotia sp.*	о	и	acf	а											1											
85	*Eunotia tenella* (Grun.) Hust.	о	гб	acf	а				2	1					1												1
86	*Eunotia veneris* (Kütz.) De Toni	о	и	acf	а		1		2	1	2	2	1	5	4					1			1				1
87	***Fragilaria*** *alpestris* Krasske	о	и	alkf	а				3									1	1		2						
88	*F. bicapitata* A.Meyer	о	гб	acf	б				4					1			7										
89	*F. brevistriata* Grun.	о	и	alkf	к	20	4		13	21	25	8	3	4	7	30			2			10					15
90	*F. capucina* Desm.	о	и	alkf	к				2							30							1				
91	*F. constricta* Ehren.	о	и	acf	а				1																		
92	*F. construens* (Ehrb.) Grun.	о	и	alkf	к				1				1														
93	*F. construens v.binodis* (Ehrb.) Grun.	о	и	alkf	к		2								5												
94	*F. construens v.venter* (Ehrb.) Hust.	о	и	alkf	к			3	14	30								10			4						
95	*F. crotonensis* Kitton	п	и	alkf	к		8	10	7				3		4	14	2	6	19		18	4	9			30	
96	*F. fasciculata*	о							2																		
97	*F. intermedia* Grun.	о	и	alkf	б	2			13				1		6				1								3
98	*F. lapponica* Grun. in Van Heurck	о	и	ind	а					6																	
99	*F. leptostauron* (Ehr.) Hustedt	о	гб	alkf	б														1								
100	*Staurosirella pinnata* (Ehr.) Will.&Round	о	гл	alkf	б				1																		
101	*F. rumpens* (Kütz.) Carlson	о					2																2				
102	*F. rumpens* var.*familiaris* (Kütz.) A. Cl.	о					2																				
103	***Frustulia*** *rhomboides* (Ehrb.) D.T.	д	гб	acf	а	2	5			6	3	3	3	3	3	2	7	3	3	1	3	4	6	19	10	3	8
104	***Gomphonema*** *acuminatum* Ehren.	о	и	ind	б			1				1	2					1									
105	*G. angustatum v.producta* Grun.	о	и	ind	к		2		1							1											
106	*G. angustatum* (Kütz.) Rabenh.	о	и	alkf	б	2		1	6	4		3	1	1	2			1		7		1	10		2	4	2
107	*G. angustatum v.pumilla*	о	и																		1						
108	*G. angustatum v.sarcofagus* (Greg.) Grun.	о	и											1													
109	*G. angustatum v.angustatum* (Kütz.) Raben.	о	и																		12						
110	*G. bohemicum* Reich. et Fricke	о	и	ind	б									1													
111	*G. constrictum* Ehren.	о	и	ind	б				2					1		1		1	1				1				2
112	*G. lanceolatum* Ehren.	о	и	alkf	б											1	1										
113	*G. olivaceum* (Lyngbye) Kütz.	о	и	alkf	б				2																		
114	*G. parvulum* (Kütz.) Grun.	о	и	ind	б										1	1				2							
115	*G. sp.*	о	и					3							1	1											
116	***Gyrosigma*** *acuminatum* (Kütz.) Rabench.	д	гл	alkf	б						1	1	1									5				1	
117	***Hantzschia*** *amphioxis* (Ehren.) Grun.	д	и	alkf	к												1										

Продолжение табл. 2

№ п/п	Таксон	Местообитание	Галобность	pH	Биогеография	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
118	*H. spectabilis* (Ehren.) Hustedt	д	мз															1									
119	***Melosira*** *varians* Agardh	п	гл	alkf	к	9	5	8		4	30	10	15	17		9	81	10		4	88	14	##	32	57		
120	***Meridion*** *circulare* (Grev.) Agardh	д	мз	alkf	к		3	5	3						1			3		4					1	2	
121	*M. circulare* var.*constricta* (Ralfs) van Heurck	д	гб	alkf	к								1														
122	***Navicula*** *capitata* (Ehren.) P.T. Cleve	д	гл	alkf															1	1							
123	*N. clementis* Grun.	д	и	alkf	б															1							
124	*N. cocconeiformis* Greg. ex Grev.	д	и	ind	а																	1					
125	*N. cryptocephala* Kütz.	д	гл	alkf	б	4	1	24	18	18	4	1	1	5	3	9	8		93	6	49	4	12	77	11	2	12
126	*N. veneta* (Kütz.) Grun.	д	гл	ind	к												2										
127	*N. cuspidata* Kütz.	д	гл	alkf	к					8						5											
128	*N. dicephala* (Ehren.) W. Sm.	д	и	ind	к	1			1	2	1			1						3							
129	*N. elongata* Poretzky	д	гл	alkf	б			1				2							1								
130	*N. exiqua* (Greg.) O. Müller	д	и	alkf	к						1				1			1		1				1			
131	*N. gracilis* Ehren.	д	гл	alkf	б											1											
132	*N. graciloides* A. Mayer.	д	и	ind	б															5							
133	*N. gregaria (или semiaptura)* Donkin	д	мз	alkf			1													12					2	1	
134	*N. grimmei Krasske*	д																							2		
135	*N. halophila* (Grun.) Cl.	д	мз	alkf	б									1		2											1
136	*N. lanceolata* (Ag.) Kütz.	д	и	alkf	а	1		1																			
137	*N. meniscus* Schumann	д	мз	alkf		1				1	1		1			1											
138	*N. menisculus* Schumann	д	гл	alkf	б															3							
139	*N. mutica* Kütz.	д	мз	alkf	к													1									
140	*N. notanda* Pantocsek.	д		alkf																1							
141	*N. oblonga* Kütz.	д	гл	alkf	к	2																					
142	*N. peregrina* (Ehren.) Kütz.	д	мз	alkf	к					1									7	1							
143	*N. placentula f.rostrata* A.Mayer	д	и	alkf	б		1	4					2			1						1					
144	*N. placentula* var.*placentula* (Grun.)	д	и	alkf	к												2										
145	*N. pseudoscutiformis* Hust.	д	и	alkf	а			1																			
146	*Sellaphora pupula* (Kütz.) Meresch.	д	гл	ind	к							1															
147	*N. pupula v.rectangularis* (Greg.) Grun.	д	гл	ind	к					3		1	1	1						7						3	1
148	*N. radiosa v.tenella* (Breb.) Grun.	д	и	ind	б	1	1					1				2			5		4		5	28	18		1
149	*N. radiosa* Kütz.	д	и	ind	б				11	2		1	1	1			5	1	7		5	2	3	3	3		
150	*N. rhyncocephala* Kütz.	д	гл	alkf	к	8	6	5	3	10	13	1	1	8	4	6	6	2	17	8	27	3	3	13	10		1
151	*N. salinarum* Grunow	д	гл	alkf	б															5							
152	*N. scutelloides* W. Smith	д	и	alkf	б						1	1							1								
153	*N. scutiformis* Grunow	д		ind																						1	

154	*N. sp*	д										1			4				4					2	1	
155	*N. subtilissima* Cleve	д		acf	к	1																				
156	*N. ventralis* Krasske	д	и		а					6																
157	*N. viridula* Kütz.	д	гл	alkf	к					18								3	8		10		3			
158	*N. viridula f.capitata* Mayer	д	и	alkf	к			14			16				1			1	2							
159	*N. vulpina* Kütz.	д	и	alkf	б			1													1					
160	***Neidium*** *affine* (Ehren.) Cl.	д	и	acf	б					1	2			1	1			3		1						
161	*N. ampliatum* (Ehrenb.) Kramm.	д	гб	ind	б					1																
162	*N. dubium* (Ehren.) Cl.	д	и	alkf	а	1		1						1												
163	***Nitzschia*** *acicularis* (Kütz.) W. Sm.	д	и	alkf	к																					1
164	*N. acidoclinata* Lange-Bertalot	д	и	alkf	к		1		5										5							1
165	*N. acula* Hantzsch	д		alkf						1	1													3		
166	*N. alandica*	д	и	alkf	к	2																				
167	*N. angustata* (W. Sm.) Grun.	д	и	ind	к			1																		
168	*N. bacillariaformis*	д								1																
169	*N. bryophila* Hustedt	д			а	1		3	1	6						1				1				1		
170	*N. dissipata* (Kütz.) Grun.	д	гл	alkf	к		2																		1	1
171	*N. distans* Greg.	д	гл					3																		
172	*N. fasciculata* Grunow	д	мз								2						4									
173	*N. frigida* Grunow	д	и			1								2												
174	*N. fruticosa* Hustedt	д								2																
175	*N. gracilis* Hantzsch	д	и	alkf	к		3	9			2			8		4	4	1		8	1	4	5		11		1
176	*N. gutlery*	д						1																		
177	*N. heufleriana* Grunow	д	гл	alkf	б						1					1					1			7	6		
178	*N. ignorata* Krasske	д	мз													3										
179	*N. intermedia* Hantzsch	д	и	alkf	к	1					2						2		3						7	
180	*N. kuetzingiana* Hilse	п	и	alkf	к											2										
181	*N. lanceolata* Grun.	д																		1					2	
182	*N. linearis* W. Smith	д	гл	alkf	к																2	1		12	4	5	10
183	*N. linearis* var.*tenuis* (Ag.) W. Sm.	д	гб	alkf	к							1														
184	*N. macilenta* Greg.	д	мз		к										1							2				
185	*N. palea* (Kütz.) W. Sm.	п	и	ind	к	2				10	5	2	1		1	8				4	2					1
186	*N. paleacea* Grunow	д	и	alkf	б					9	6					1										1
187	*N. perminuta* Grunow	д		alkf						2																
188	*N. plana* W. Smith	д																1								
189	*N. pura* Hustedt	д			а	1			1																	
190	*Nitzschia pusilla* Grun. emend. Lange-Bert.	д							1																	
191	*N. recta* Hantzsch	д	и	alkf	б					1																
192	*N. scalaris* (Ehrb.) W. Sm.	д	гл									1	2		2		1									
193	*N. sigmoidea* (Ehrb.) W. Sm.	д	и	alkf	к						8					2						8		4	4	
194	*N. sociabilis* Hustedt	д		alkf															2							
195	*N. sp.* Grun.	д				8	2	3	1	4	8	1	3	7	5	5	1	1	16	6	7	3	6	14	6	7	
196	*N. sublinearis* Hustedt	д	мз	ind	б					4	7															
197	*N. tenuis* W. Smith	д						1			2															
198	*N. terrestris* (Petersen) Hustedt	д																					1			

Окончание табл. 2

№ п/п	Таксон	Местообитание	Галобность	pH	Биогеография	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
199	*N. tryblionella* Hantzsch	д	гл	alkf	б									1													
200	*N. vermicularis* (Kütz.) Grun.	д	и	alkf	к											1	3			38						2	
201	***Opephora** martyi* Herib.	о	и	alkf	б								1														
202	***Pinnularia** appendiculata* (Ag.) Cleve	д	и	ind	а																						1
203	*P. borealis* Ehren.	д	и	ind	а															1							1
204	*P. braunii (*Grun.) Cl.	д	гб	ind	а									1													
205	*P. dactylus* Ehren.	д	и	acf	б													1									
206	*P. gibba v.subundulata* Mayer, Hustedt	д	и	acf	б																				1		
207	*P. gibba v.parva* (Ehren.) Grun.	д	и	ind	б			1						1						2	5	2					
208	*P. gibba v.mesogongila (*Ehren.) Hust.	д	гб	ind	б									1													
209	*P. gibba v.gibba* Ehren.	д	и	acf	б	3	1	2		1	7	1	1	2		3	1	4	1	3	2	1			3		
210	*P. hemiptera* (Kütz.) Rabench.	д	и	acf	б									2				1									
211	*P. hemiptera* var.*inconstans* (May.) Hustedt	д	и																	1							
212	*P. interrupta* W. Sm.	д	и	acf	б				1	1							1	3								2	
213	*P. interrupta v.minor*	д	и	ind	б													1									
214	*P. krokii* (Grun.) Cleve	д	гл		к				1																		
215	*P. macilenta* (Ehren.)	д	гб	acf	к																				1		
216	*P. major* (Kütz.) Cl.	д	и	ind	б				1						1			2							1		
217	*P. mesolepta f.minor* Ehren.	д	гб																						1		
218	*P. microstauron* (Ehren.) Cl.	д	и	ind	б							1	1	1		1	1			1	2					1	
219	*P. microstauron v.brebissonii* (Ehren.) Cl.	д	и	ind	б																						1
220	*P. nobilis* (Ehren.) Ehren.	д	гб	acf	к																	1					
221	*P. nodosa* (Ehren.) W. Sm.	д	и	ind	а													1									
222	*P. polyonca* (Breb.) Cleve	д		acf	а												1										
223	*P. semicruciata* (A.S.) A. Cleve	д	и	ind	а													1									
224	*P. sp* Ehrenb.	д	гб			2			2								3			4		2	3				1
225	*P. viridis* (Nitzsch.) Ehren.	д	и	acf	б			1	2					1						1							
226	*P. viridis v.sudetica* (Hilse.) Hust.	д	и	acf	а	1																					
227	***Surirella** acus*	д										4															
228	*S. angusta* Kütz.	д	и	alkf	б		1	1			1				1	4											
229	*S. angustata* Kütz.	д	и	alkf	к										1							1					
230	*S. biseriata* Brebisson	д	и	alkf	к	3									3							3					
231	*S. biseriata v.constricta* Grun.	д	и	ind	к						1																
232	*S. brebissonii*	д																		24							
233	*S. capronii* Brebisson	д	и	ind	к						1						1										
234	*S. dydima* Kütz.	д	мз										1			1											

235	*S. dydima* var.*minor* Skv.	д	гл	ind	б						2																
236	*S. elegans* Ehrenberg	д	и	ind	б								1														
237	*S. gracilis* (W. Sm.) Grunow	д	и	ind	б						1		1				2									1	
238	*S. hoeflery* Hustedt	д				1																					
239	*S. linearis* W. Smith	д	и	ind	б						2														1	2	3	
240	*S. linearis v.constricta* (Ehr.) Grun.	д	и	ind	к			1																			
241	*S. ovata v.ovata* Kütz.	д	и	alkf	б														3						1		
242	*S. ovata* var.*pinnata* (W. Sm.) Hust.	д	и	alkf										1													1
243	*S. oöphora*	д									1																
244	*S. robusta* Ehrenberg	д	гб	ind	к		1				1				1	2							2				
245	*S. robusta v.splendida* (Ehr.) v. Heurck	д	и	ind	б					9			1	1										1			
246	*S. sp.*	д				1		1			1	1		1	2	1	1	1	2		1	1	1			1	
247	*S. subsalsa* W. Smith	д	гл																				1				
248	*S. tenera* Greg.	д	и	alkf															1								
249	*S. tenera v.nervosa* A. Schmidt	д	и	alkf											1												
250	*S. ulna*	д										2															
251	*S. обл.* Turp.	д				1																					
252	***Stauroneis*** *anseps* (Ehren.)	д	и	acf	к			1						1	1												
253	*S. anseps f.linearis* (Ehren.) Cl.	д	и	ind	б	1		1					1													3	1
254	*S. javanica* (Grun.) Cl.	д		acf	к				1																		
255	*S. kriegeri* (Krieg.) Patrick	д	и	ind	к				1																		
256	*S. phoenicentiron* Ehren.	д	и	ind	к				5															1			
257	*S. smithi* Grun.	д	и	alkf	к																		1				
258	*S. sp.*	д	и												1												
259	***Stenopterobia*** *intermedia* Lewis.	д	гл	acf	б							2													1		2
260	***Stephanodiscus*** *astraea* (Ehr.) Grun.	п		ind	к		1						1		2												1
261	*S. astraea v.intermedius* (Ehr.) Grun.	п	и	ind	б						1	2		1	1	1											
262	*S. hantzschii* Grunow	п	и	alkf	к															1						2	
263	***Synedra*** *acus* Kütz.	п	и	alkf	к								2													1	
264	*S. acus* var.*radians* (Kütz.) Hustedt	о	и	alkf	к				2																	4	
265	*S. montana* Krasske	о																								2	
266	*S. nana* Meister	о							3																		
267	*S. pulchella* (Ralfs) Kutz.	д								1																	
268	*S. sp.*	о	гл							1					4	1								2			4
269	*S. ulna* (Nitzsch.) Grun.	о	и	alkf	к	1				2						1	7	2	1	2	2		22				1
270	*S. ulna v.danica* (Kütz.) Grun.	п	и	alkf	к										2												
271	***Tabellaria*** *fenestrata* (Lyngb.) Kütz.	п	гб	acf	б	6	13	4	2	2	4	7	23	12	20	2	8	15	1	6		13	2	7	12	10	5
272	*T. flocculosa* (Roth.) Kütz.	о	гб	acf	б	2	14	6	16	3	15	11	11	9	9	3		6	1	6		5		1	3	3	13
273	***Tetracyclus*** *lacustris* Ralfs.	о	и	acf	а				1																		
	Итого					238	251	189	252	249	244	250	248	249	250	248	226	250	241	252	248	241	250	252	253	250	232

Примечание. п – планктон, о – обрастатели, д – донные; мз – мезогалобы, гл – галофилы, гб – галофобы, и – индифференты; ind – индифференты, alkf – алкалифилы, acf – ацидофилы; а – арктоальпийские, б – бореальные, к – космополитные.

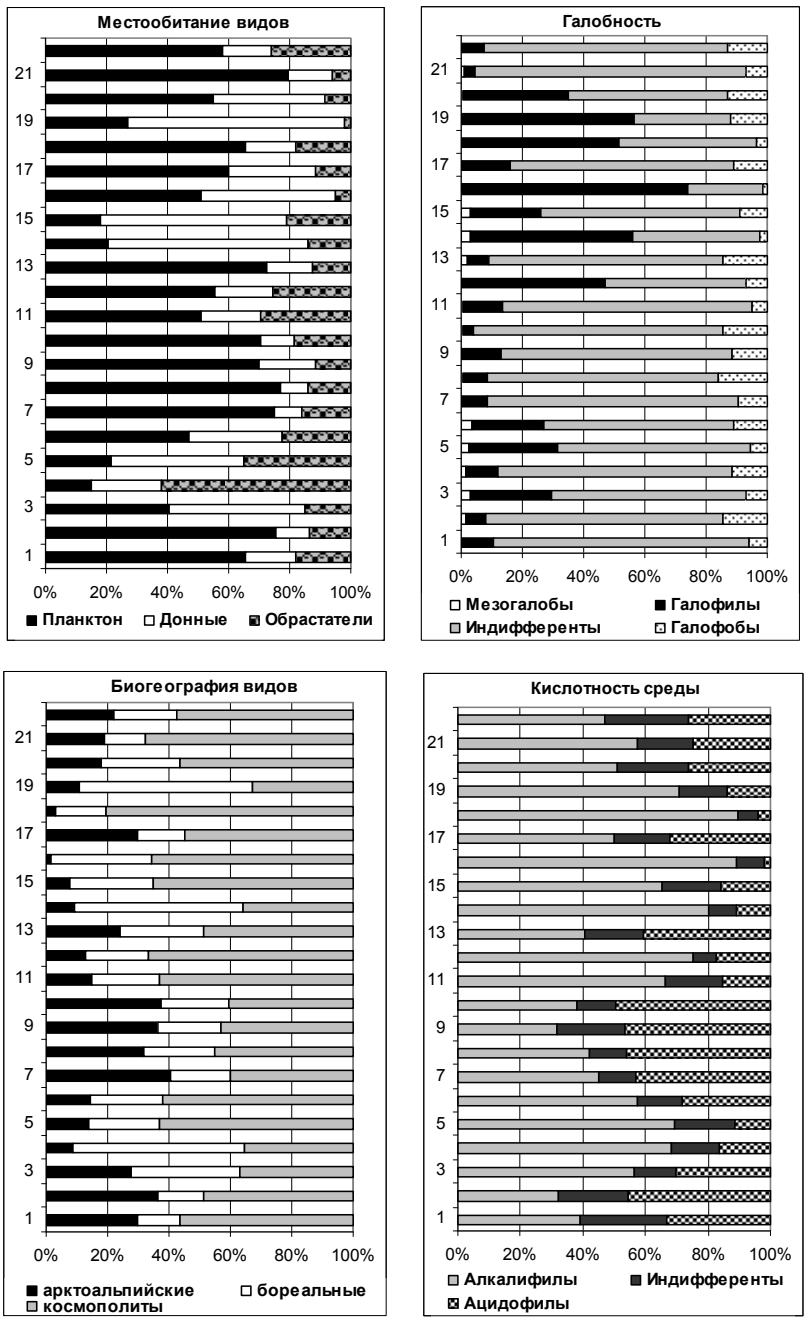


Рис. 5. Эколого-географические характеристики диатомовых комплексов в донных осадках р. Шуи

В структуре видов по типу местообитания наблюдаются следующие изменения. В точках наблюдений 22–18 преобладает в количественном отношении сообщество планктонных видов, составляя 60–80 % от общего состава флоры (рис. 5). Однако внутри планктонной группы видов вниз по профилю реки изменяется состав доминантов. Вначале (т. н. 22) доминируют виды рода *Aulacoseira*, которые затем постепенно вытесняются видом *Melosira varians*, достигающим более 40 % от общего состава в т. н. 18. Кроме того, вниз по течению среди *Aulacoseira* наблюдаются заметные смены ассоциаций: *A. distans, A. italica, A. ambigua, A. granulata* сменяются *A. granulata* var. *angustissima*.

Некоторая перестройка происходит и в структуре донной группы: расширяется разнообразие *Navicula* и *Nitzschia*, возрастает их численность, среди них появляются отдельные мезогалобы. В т. н. 17 и 16 происходит существенное снижение общего содержания планктонных форм с 80 до 65 %, среди которых более значимую роль начинает играть *Melosira varians,* превосходя 42 % в общем составе флоры. В т. н. 16 последние полностью вытесняют род

Aulacoseira до единичных экземпляров, представленных видом *A. granulata* var. *angustissima*.

В группе содоминантов, которыми являются донные *Navicula* и *Nitzschia*, расширяется разнообразие и численность, а среди обрастателей появляются индикаторы эвтрофирования и загрязнения *Fragilaria crotonensis*. В т. н. 14 и 15 планктонные практически выпадают из сообщества, среди них обнаружены только единичные створки двух видов: *Aulacoseira distans* и *A. italica,* а *Melosira varians* полностью отсутствует. Главенствуют донные виды родов *Navicula* (9 видов) с доминантом *Navicula cryptocephala* и *Nitzschia* sp. Кроме этого, несколько повышено содержание обрастателей *Fragilaria crotonensis.* Следует заметить, что преобладающие донные формы относятся к галофилам и алкалифилам, появляется мезогалоб *Navicula peregrina,* а также не выявленные прежде *N. salinarum, N. gregaria, N. viridula.*

На участке с 13-й по 6-ю т. н. вновь господствует планктонное сообщество (75–50 %). Но именно в этих точках исследования отмечаются существенные и резкие изменения состава диатомовых в группе планктонных, которые связаны, вероятно, как с природными, так и с наложенными на них антропогенными факторами, отмечается увеличение видового разнообразия рода *Aulacoseira*. Кроме этого, здесь же заметно (до 8 %) возрастает доля *Cocconeis placentula*. А ближе к устью в т. н. 5 снова доминируют донные формы родов *Navicula* и *Nitzschia,* планктонные *Aulacoseira* составляют около 20 %, а *Melosira varians* не превышает 2 %. Это может быть связано как с обмелением русла, так и с антропогенным влиянием. Далее, в т. н. 2 и 1, господство донных сменяется главенствующей ролью довольно разнообразных планктонных видов рода *Aulacoseira* (до 75 %), а содержание *Melosira varians* остается прежним (около 2 %). В т. н. 3 количество планктонных и донных практически одинаково.

В самой близкой к устью реки т. н. 4 происходит полная перестройка в структуре комплекса: планктонное сообщество сменяется доминированием форм обрастаний и донных видов, что указывает на их развитие в мелководной зоне. Среди обрастателей вновь появляется галофил *Cocconeis placentula*, достигающий около 18 % от общего состава флоры, многочисленны и разнообразны *Fragilaria* (11 видов) – 24 %, появляются новые виды родов *Achnanthes*, *Gomphonema*, *Cymbella*, *Eunotia*. В донной группе постоянно присутствуют *Navicula* и *Nitzschia*.

Наиболее значимые отличия по точкам исследования отмечаются в структуре видов по галобности. Наибольшая доля галофилов (50–70 %) характерна для участка от 20-й до 12-й точки со снижением их содержания до 10 % в т. н. 22, 21, 17, 13, 10 (Киндасово, Площадка, Кузьминское, Чална). Далее, начиная с т. н. 11, доля галофилов снижается до 30 %, в небольших количествах присутствуют мезогалобы. В значительной мере это связано с тем, что на данном участке русла усиливаются процессы подкисления среды.

Линейный корреляционный анализ, проведенный между содержанием химических элементов в пробе и данными диатомового анализа, выявил некоторые значимые связи. Так, разнообразие видов снижается с ростом содержания в донных осадках Mn и As ($r = -0{,}45$, при $r_{крит} = 0{,}42$), количество галофильных видов возрастает с увеличением Mn ($r = -0{,}44$). При увеличении содержания элементов 1 и 2 классов опасности (Cd, Sn, Cu) возрастает количество створок *Cocconeis placentula* ($r = 0{,}42–0{,}60$), следовательно, данный вид может быть индикатором загрязнения этими элементами. При увеличении содержания As (элемента 1 класса опасности) в количественном отношении возрастает доля *Melosira varians*, возможно, наиболее устойчивого к загрязнению данным элементом.

Выводы

На отдельных участках р. Шуи наблюдается увеличение численности *Melosira varians, Cocconeis placentula, Navicula cryptocephala и N. rhyncocephala, N. viridula,* а также появление *Rhoicosphenia curvata, Diatoma vulgare, Gomphonema parvulum, Epithemia sorex* и ряда других галофильных и алкалифильных видов, что указывает на эвтрофирование под влиянием как естественных условий, так и антропогенных факторов, в том числе связанных с привносом в реку различных химических элементов (Cd, Sn, Cu).

Повышенное содержание Mn, Ba, Co, As наблюдается в донных отложениях в изгибе меандры реки Шуи (т. н. 20, 21, 6), следовательно, можно предположить, что их накопление зависит от природных факторов, связанных с механизмом выноса и переотложения материала. Однако повышенное содержание Cu, Zn, Cd, Sn, Pb, U вблизи населенных пунктов, автомобильных и ж/д мостов, мест отдыха и дачных поселков, в самой близкой к устью точке можно отнести к влиянию антропогенных факторов.

Откликом диатомовых на загрязнение является выпадение из сообществ или значительное сокращение численности и разнообразия чувствительных к загрязнению представителей родов *Aulacoseira*, главным образом ацидофилов *A. distans, A. lyrata*, вытеснение *Aulacoseira*

granulata его формой *A. granulata* var. *angustissima*, единичное присутствие эпифитов *Cymbella*, *Achnanthes*, *Eunotia*, *Tabellaria* и замещение их толерантными видами из родов *Diatoma*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Fragilaria*, *Navicula*, в частности *Navicula cryptocephala* и *N. rhyncocephala, N. viridula*. Увеличение разнообразия видов из родов *Nitzschia* и *Navicula* в точках с повышенными концентрациями цинка по сравнению с природными водами также указывает на загрязнение.

Накопление различных химических элементов (Mn, Ba, Co, As) в донных осадках происходит в заводях, на плесах и в меандрах, при этом в основном русле, особенно на порогах, несмотря на наличие свалок на берегу, заметных изменений в составе диатомовых комплексов не наблюдается.

Литература

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PilliesStudio, 2006. 498 с.

Войткевич Г. В., Кокин А. В., Мирошников А. Е. и др. Справочник по геохимии. М.: Недра, 1990. 480 с.

Гигиенические нормативы ГН 2.1.7.2041-06. 2.1.7. Почва, очистка населенных мест, отходы производства и потребления, санитарная охрана почвы. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве / Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. М., 2006. 15 с.

ГОСТ 17.4.1.02-83. Охрана природы. Почвы. Классификация химических веществ для контроля загрязнения / Стандартинформ. М., 2008. 4 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука, 1985. 243 с.

Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М., 1951. 619 с.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Л., 1949. Кн. 2. 288 с.; 1950. Кн. 3. 399 с.

Изучение водных объектов и природно-территориальных комплексов Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. С. 49.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск, КНЦ РАН, 2006. 81 с.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского северо-востока. СПб.: Наука, 2000. 211 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 2. Карелия и Северо-Запад. Часть 1 / Под ред. В. Е. Водогрецкого. Л.: Гидрометеоиздат, 1972 г. 528 с.

Рыбаков Д. С., Крутских Н. В., Лазарева О. В., Слуковский З. И., Кричевцова М. В. Оценка состояния природно-техногенных геосистем в пределах города Петрозаводска и прилегающих территорий // Геология Карелии от архея до наших дней: материалы докладов Всероссийской конференции. Петрозаводск: ИГ КарНЦ РАН, 2011. С. 213–218.

Экологические функции литосферы / Под ред. В. Т. Трофимова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2000. 432 с.

Янин Е. П. Техногенные илы в реках Московской области (геохимические особенности и экологическая оценка). М.: ИМГРЭ, 2004. 94 с.

*Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophiceae.*1.Teil: Naviculaceae // Sûßwasserflora von Mittelflora, Bd 2/1 / Veb Gustav Fischer Verlag, Jena, 1986. 876 p.

Molder, K., Tynni, R. Uber Finnlands rezente und subfossile Diatomeen. I–VII // Bull. Geol. Soc. Finlan, 1967–73: d39: 199–217 (1967); 40: 151–170 (1968); 41: 235–251 (1969); 42: 129–144 (1970); 43: 203–220 (1971); 44: 141–149(1972); 45: 159–179 (1973).

Tynni R., 1975–1980. Uber Finnlands rezente und subfossile Diatomeen VIII–XI. Geol. Surv. Finland Bull. 274: 1–55 (1975); 284: 1–37 (1976); 296: 1–55 (1978); 312: 1–93 (1980).

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шелехова Татьяна Станиславовна
старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт геологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: shelekh@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 782753, 89114324205

Крутских Наталья Владимировна
старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт геологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: sonne77@yandex.ru
тел.: (8142) 782753, 89062090608

Shelekhova, Tatyana
Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shelekh@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 782753, 89114324205

Krutskikh, Natalya
Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sonne77@yandex.ru
tel.: (8142) 782753, 89062090608

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 91–95

УДК 582.272:574.586

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ТЕЧЕНИЯ НА СТРУКТУРУ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СУКЦЕССИЮ ФИТОПЕРИФИТОНА В РЕКАХ

С. Ф. Комулайнен

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Приведены результаты исследования структуры и разнообразия фитоперифитона при разных скоростях течения. Пробы перифитона были отобраны в трех карельских реках (Лососинка, Сяпся и Лижма). Анализ фитоперифитона включал определение видового состава, численности водорослей и оценку биомассы по содержанию хлорофилла.

К л ю ч е в ы е с л о в а: фитоперифитон, структура, реки, скорость течения.

S. F. Komulainen. EFFECTS OF CURRENT VELOCITY ON PHYTOPERIPHYTON STRUCTURE, DISTRIBUTION AND SUCCESSION IN RIVERS

The results of studies on the diversity and spatial distribution patterns of phytoperiphyton, and their relationships to the current velocity are presented. Phytoperiphyton assemblages were sampled in three Karelian rivers (Lososinka, Sjapsa and Lihzma). Phytoperiphyton analysis included identification of the taxa, determination of algal abundances, and biomass estimation based on chlorophyll content.

K e y w o r d s: phytoperiphyton, structure, rivers, current velocity.

Введение

Течение выполняет в реке множество функций. Помимо прямого механического воздействия на организмы, оно перемешивает воду, облегчает газообмен с атмосферой, обеспечивает дрифт и расселение гидробионтов, формирует грунты, определяет накопление детрита. Имеются данные, указывающие как на позитивное [Horner et al., 1990; Stevenson, 1996], так и на негативное [Poff, 1996; Uehlinger, Naegeli, 1998] влияние увеличения скорости течения на сукцессию фитоперифитона. Это объясняется тем, что течение, оказывая механическое воздействие, одновременно обеспечивает приток биогенов и удаление продуктов распада [McIntire, 1966]. В настоящей работе ставилась задача оценить влияние скорости течения на структуру фитоперифитона в реках.

Материалы и методы

Исследования были выполнены в реках Лососинка, Сяпся и Лижма (табл. 1), типичных для гидрографической сети Республики Карелия [Ресурсы..., 1972].

Продольный профиль рек носит ступенчатый характер и представляет ряд порожистых участков, чередующихся с плесами, озерами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, со скоростью течения, достигающей 2–3 м/с. Плесы часто переходят в проточные озера, имеют большую глубину и скорость течения в межень порядка 0,1–0,15 м/с.

Таблица 1. Гидрологическая характеристика водосборов исследованных рек

Реки	Характеристика водосбора					Расход воды
	L	S	LS	WLS	FS	
	км	км^2	%	%	%	м^3/с,
Лососинка	25	302	7,0	9,0	82,0	4,0
Сяпся	34	1803	23,4	11,0	60,0	15,7
Лижма	68	717	15,0	11,0	73,0	5,1

Примечание. L – длина реки, S – площадь водосбора, LS – озерность, WLS – заболоченность, FS – лесистость.

Таблица 2. Химический состав воды исследованных рек в период летней межени

Реки	Сумма ионов	NH_4	$N_{орг}$	$Fe_{общ}$	$P_{общ}$, мкг/л	Цветность, градусы	pH
	мг/л						
Лососинка	24,0–37,0	0,08	0,56	1,11	32,0	104	7,0
Сяпся	10,1–38,3	0,09	0,65	0,54	25,0	100	6,8
Лижма	37,4–38,8	0,11	0,45	0,13	18,0	90	7,1

Указанные реки относятся к восточно-европейскому гидрокарбонатному гидрохимическому типу и по минерализации – к ультрапресным (табл. 2).

Концентрация биогенных элементов соответствует наблюдаемой в водотоках, имеющих неосвоенные водосборы. Локальные повышения отмечены в реке Лососинка в черте города, в истоке реки Сяпся из озера Сямозеро и в реке Лижма в районе форелевого комплекса.

Для оценки влияния скорости течения на структуру фитоперифитона отбирались пробы трех типов. Во-первых, производился отбор проб с каменистого субстрата, находящегося в реке. Во-вторых, анализировалась структура фитоперифитона на собранных на берегу и предварительно очищенных мелких валунах (20–25 см) и гальке (5–7 см) после различной по продолжительности экспозиции в водотоках (от нескольких дней до трех месяцев). И наконец, для оценки скорости формирования альгоценозов перифитона использовались искусственные субстраты (стеклянные пластинки и стержни, пластмасса). Для экспонирования искусственных субстратов применялись приспособления различной конструкции [Комулайнен, Смирнов, 1985; Komulaynen, Smirnov, 1985]. Скорость течения измеряли с помощью речной гидрометрической вертушки ГОСТ 15126-80.

Обработку и анализ собранного материала проводили в лаборатории по стандартной методике [Комулайнен и др. 1989; Комулайнен, 2003]. Для оценки разнообразия использовали индекс Шеннона–Уивера H [Shannon, Weaver, 1963], для оценки доминирования – индекс Симпсона I [Simpson, 1949].

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что скорость течения влияет на структуру и динамику фитоперифитона. При высоких скоростях течения (> 0,5 м/с) успешно развиваются только виды, имеющие специальный аппарат для прикрепления к субстрату и способные поэтому выдерживать значительное механическое воздействие. Это формы, плотно прижимающиеся к субстрату (Ceratoneis, Cocconeis, Epithemia*),* формирующие комковидные колонии или тяжи (Cymbella) и стебельковые формы (Gomphonema). Некоторые из них (*Didymosphenia geminata* и *Cocconeis placentula)* достаточно широко распространены при скорости течения более 0,8 м/с. Большинство диатомей, однако, чаще встречается при скорости течения от 0,3 до 0,6 м/с (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость некоторых таксонов водорослей при разных скоростях течения (реки Лижма, Сяпся и Лососинка)

Таксоны	Скорость течения, м/с		
	≤ 0,2	0,3–0,6	≥ 0,8
	Встречаемость, %		
Calothrix spp. + *Tolypothrix* spp.	5,4	89,6	5,0
Stigonema mamillosum (Lyngb.) Ag.	20,0	69,5	10,5
*Ulothrix zonata (*Web. et Mohr.) Kütz.	5,0	80,5	14,5
Zygnema spp.	5,0	69,2	25,8
Lemanea fluviatilis Ag.	0	19,6	80,4
Batrachospermum moniliforme Roth.	10,5	89,5	0
Aulacoseira spp.	43,0	52,5	4,5
Cyclotella spp.	63,7	31,1	5,2
Fragilaria + *Synedra* spp.	23,1	68,3	8,6
Cocconeis placentula Ehr.	18,7	64,5	16,8
Achnanthes spp.	16,4	81,9	1,7
Navicula spp. + *Pinnularia* spp.	64,8	34,6	0,6
Cymbella spp.	47,3	52,1	0,7
Gomphonema spp.	3,6	88,8	7,6
Didymosphenia geminata (Lyngb.) Schmidt.	2,3	76,3	21,4
Epithemia spp.	33,4	66,0	0,6

Большинство планктонных (Cyclotella, Aulacoseira) и донных форм (Navicula, Pinnularia) более часто встречаются при скорости течения меньше 0,2 м/с. Это объясняет изменение экологической структуры фитоперифитона. Отмечено изменение разнообразия планктонных и донных форм (табл. 4, 5), хотя их относительное обилие при этом на большинстве участков редко превышает 5–7 %.

Особое внимание следует обратить на встречаемость водорослей родов *Navicula* и *Pinnularia.* Именно представители этих родов являются показателями α-мезосапробности, поэтому анализ проб, отобранных на плесовых заиленных участках, дает более высокие значения индексов сапробности [Eloranta, Andersson, 1997].

Таблица 4. Относительное обилие (S-число видов) донных видов в перифитоне при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	S%				
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.	Стоткл	Сош
0,0	1,3 ± 0,8	0,1	2,1	0,8	0,3
0,2	1,7 ± 0,5	0,1	3,1	1,2	0,5
0,4	8,9 ± 1,7	3,2	13,5	4,1	1,7
0,6	1,0 ± 0,3	0,4	2,2	0,7	0,3
0,8	1,4 ± 0,2	0,7	1,8	0,4	0,2
1,0	1,0 ± 0,2	0,2	1,7	0,6	0,2

Примечание. Здесь и в таблицах 5, 7, 8, 9 и 10: Me – медиана; Стоткл – стандартное отклонение; Сош – стандартная ошибка.

Таблица 5. Относительное обилие (S-число видов) планктонных видов в перифитоне при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	S%				
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.	Стоткл	Сош
0,0	10,8 ± 3,5	6,0	16,1	3,5	1,3
0,2	14,2 ± 4,3	7,0	20,1	4,3	1,5
0,4	8,8 ± 4,1	3,2	13,5	4,1	1,1
0,6	1,0 ± 0,7	0,4	2,2	0,7	0,3
0,8	1,2 ± 0,6	0,2	1,8	0,6	0,2
1,0	1,0 ± 0,5	0,2	1,7	0,5	0,2

В альгоценозах обрастаний на порогах отмечено доминирование нитчатых неветвящихся форм: Zygnema, *Ulothrix zonata, Lemanea fluviatilis* и др. Причем такие виды, как *Lemanea fluviatilis*, только при скорости течения > 1 м/с достигают максимального развития. Этим объясняется специфичность структуры фитоперифитона на порожистых и плесовых участках: высокая биомасса и большее разнообразие фитоперифитона. То есть на порогах создаются условия для «*сгущения жизни*» [Wetzel, 1979] и формирования максимальной для данной реки биомассы. Основные параметры, характеризующие структуру фитоперифитона, на примыкающих порожистых и плесовых участках заметно различаются (табл. 6).

Таблица 6. Основные параметры, характеризующие структуру фитоперифитона на порожистых и плесовых участках (р. Лижма, август)

Параметры	Плес	Порог
	Me (Мин. – Макс.)	
Разнообразие, H	2,2 (1,8–3,0)	2,8 (1,2–3,8)
Биомасса, г/м^2	7,4 (0,9–32,0)	132,0 (4,3–324,0)
Хлорофилл, мг/м^2	26,9 (5,9–71,0)	443,1 (21,0–1621,5)

В то же время в обогащенных биогенами водотоках (река Сяпся) максимальные значения биомассы были отмечены на плесах и перекатах с невысокой скоростью течения (0,1–0,2 м/с), где доминируют нитчатые зеленые (Spirogyra) и сине-зеленые (Oscillatoria и Phormidium) водоросли.

Положительный эффект течения обнаруживается до тех пор, пока обеспечиваемая им доступность биогенов нивелирует эрозивное действие течения. При дальнейшем, особенно резком, увеличении скорости течения – выше некой «*обогащающей*», по определению Стивенсона [Stevenson, 1996. P. 325], ускоряется эмиграция, сдерживается иммиграция и происходит разрушение. Величина этой «*обогащающей*» скорости по-разному определяется исследователями: от 0,05 м/с [Lock, John, 1979] до 0,6 м/с [Horner et al., 1990], что, по-видимому, связано с методическими трудностями и влиянием других факторов.

В проводимых нами наблюдениях за формированием перифитона на искусственных экспериментальных субстратах максимальной плотность перифитона чаще всего была при скорости течения от 0,1 до 0,2 м/с (табл. 7).

Таблица 7. Плотность группировок фитоперифитона при различных скоростях течения на экспериментальных субстратах (предметные стекла). Река Сяпся. Экспозиция 23 дня (21.07–13.08)

Скорость течения, м/с	10^3 клеток/см^2		
	Me ± Стоткл.	Мин.	Макс.
0,0	5,42 ± 1,13	4,10	8,10
0,1	7,25 ± 1,42	4,20	9,40
0,3	2,83 ± 1,31	1,20	5,20
0,5	2,01 ± 0,92	0,80	3,70
1,2	2,09 ± 0,93	1,10	4,30

В то же время максимальное разнообразие группировок фитоперифитона наблюдалось при более высокой скорости течения и заметно снижалось только при скорости > 0,6 м/с. Причем как на естественных (табл. 8), так и на экспериментальных субстратах (табл. 9).

Таблица 8. Видовое разнообразие (H) фитоперифитона при различных скоростях течения на естественном субстрате (крупный и средний валун, экспозиция 65 дней)

Скорость течения, м/с	H		
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.
0,1	2,1 ± 0,7	0,9	3,1
0,2	2,2 ± 0,9	0,9	3,5
0,4	2,4 ± 0,8	1,1	3,6
0,8	1,3 ± 0,4	0,8	2,1
0,0	1,3 ± 0,5	0,5	2,1

Изменение биомассы перифитона при разных скоростях течения зависит и от первоначальной плотности альгоценозов. В на-

шем эксперименте мы перемещали пластинки из оргстекла, которые с апреля находились в реке и имели разную плотность обрастаний, на два участка с заметно различающимися скоростями течения (табл. 10). При скорости течения 0,8 м/с увеличение биомассы наблюдалось только в группировках, имевших небольшую стартовую биомассу фитоперифитона. Для образцов, где к началу эксперимента сформировались достаточно плотные водорослевые маты, отмечено уменьшение их плотности. Хотя возможно, что это характерно только для конца биологического лета, когда водоросли начинают отмирать и снижают способность удерживаться на субстрате.

Таблица 9. Видовое разнообразие (H) фитоперифитона при различных скоростях на искусственном субстрате (предметные стекла, экспозиция 65 дней)

Скорость течения, м/с	H		
	Me ± Стоткл	Мин.	Макс.
0,0	1,9 ± 0,6	0,90	3,10
0,2	2,0 ± 0,8	0,90	3,20
0,4	2,1 ± 0,6	1,10	3,40
0,8	1,7 ± 0,7	0,80	3,20
0,0	1,6 ± 0,5	0,80	2,30

Таблица 10. Изменение биомассы (хлорофилл *a*) фитоперифитона при скоростях течения 0,1 и 0,8 м/с (р. Лижма, экспозиция 53 дня, оргстекло)

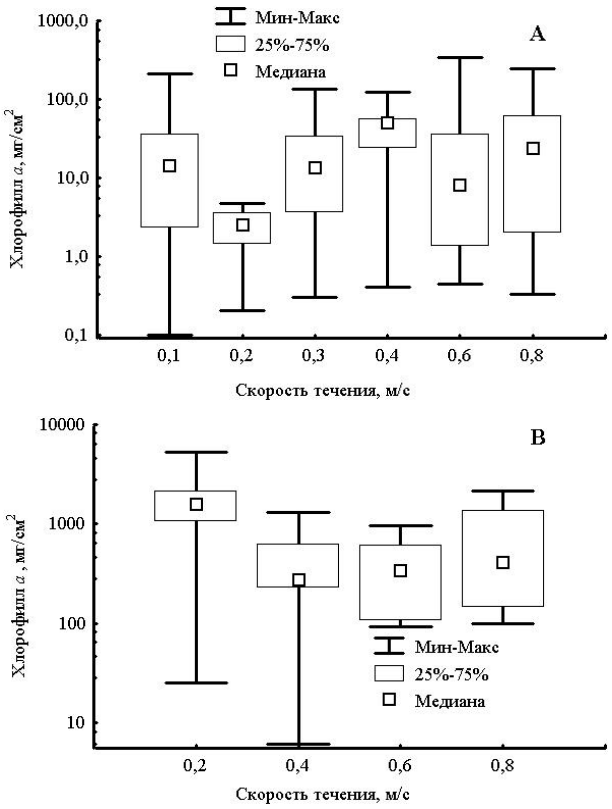
Скорость течения, м/с	7 июля	29 августа	df
	хлорофилл *a*, мкг/см		
	Me ± Стоткл		
0,1	4,10 ± 1,20	5,34 ± 0,81	1,24 ± 1,39
	0,54 ± 0,15	0,78 ± 0,24	0,24 ± 0,23
0,8	4,10 ± 1,20	2,58 ± 0,51	–1,52 ± 1,13
	0,54 ± 0,15	1,22 ± 0,44	0,68 ± 0,57

Примечание. df = Хлорофилл$_{(7.07)}$ – Хлорофилл$_{(29.08)}$

При скорости течения 0,1 м/с увеличение биомассы было отмечено как при низкой, так и при высокой начальной биомассе.

Биомасса фитоперифитона, которая формируется в водотоках на каменистом субстрате, заметно превышает те значения, которые наблюдаются на экспериментальных субстратах во все сезоны (рис.).

Максимальные для рек значения биомассы фитоперифитона при всех скоростях течения, как правило, наблюдаются в конце биологического лета при доминировании нитчатых зеленых водорослей [Komulaynen, 2007]. Хотя на некоторых затененных участках рек наиболее высокие показатели биомассы отмечены ранней весной до начала паводка [Комулайнен, 2004].



Биомасса (хлорофилл *a*) фитоперифитона при различных скоростях течения в апреле (A) и в августе (B) на крупных валунах (30–45 см)

Выводы

В условиях однообразия химического состава и отсутствия антропогенного воздействия течение наряду с доступностью субстрата и уровнем освещенности является основным фактором, определяющим структуру и плотность альгоценозов перифитона в реках. Изменение скорости течения определяет таксономическую и экологическую структуру фитоперифитона. Наиболее разнообразны группировки фитоперифитона на каменистом устойчивом субстрате при скорости течения от 0,2 до 0,5 м/с.

Полученные результаты необходимо учитывать при организации экологического мониторинга для правильного выбора времени и места отбора проб. Показано также, что скорость формирования и структура фитоперифитона на искусственных субстратах отличается от наблюдаемой на естественных субстратах, что ограничивает их использование при экологическом мониторинге.

Литература

Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 43 с.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 182 с.

Комулайнен С. Ф., Смирнов Ю. А. Оборудование для изучения перифитона в потоке // Гидробиологический журн. 1985. Т. 21, № 2. С. 96–97.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1989. 41 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Л.: Гидрометиздат, 1972. 525 с.

Eloranta P., Andersen K. Diatom indices in water quality of some South-Finnish rivers. Verh. Internat. Verein. Limnol. 1998. Vol. 27: 1213–1215.

Horner R. R., Welch E. B. Seeley M. R., Jacoby J. M. Response of periphyton on changes in current velocity suspended sediment and phosporus concentration // Freshwater biology. 1990. Vol. 24, N 2. P. 215–232.

Komulaynen S. Short- and long term changes in phytoperiphyton structure and production in small streams of Eastern Fennoscandia // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2007. Vol. 36, N 1. P. 189–198.

Komulaynen S., Smirnov J. Equipment for studying periphyton in a stream. // Hydrobiological J. Scripta Technica, Inc. 1985. Vol. 21, N 6. P. 108–110.

Lock M. A., John J. R. The effect of flow patterns on uptake of phosphorus by river periphyton // Limnol. Oceanogr. 1979. Vol. 24, N 2. P. 376–383.

McIntire C.D. Some effect of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. Hydrobiologia 1966. Vol. 27, N 3–4: 559–570.

Poff N. L. A hydrogeograhy of unregulated streams in the United States and an examination of scale-dependence in some hydrological description // Freshwater Biology.1996. Vol. 36, N 1. P. 71– 91.

Stevenson R. J. The simulation and drag of current In: Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems / Eds. by R. J. Stevensen, M. L. Bothwell, R. L. Lowe. London: Academic Press, 1996. P. 321–340.

Shannon C. B., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. – Urbana (Illinois): Univ. of Illinois Press, 1963. 345 p.

Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. London. 1949. Vol. 163, N 4148. P. 668.

Uehlinger U., Naegeli M. W. Ecosystem metabolism, disturbance, and stability in a prealpine gravel bed river // J. North American Benthology Society. 1998. Vol. 17, N 2: P. 165–178.

Wetzel R. G. Periphyton measurements and applications // Methods and measurements of periphyton communities: A review. American Society for Testing and Materials, Philadelphia Pa. / Ed. By R. G. Wetzel. 1979. P. 3–33.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Комулайнен Сергей Федорович
ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: komsf@mail.ru
тел.: (8142) 769810, 89214521666

Komulainen, Sergey
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: komsf@mail.ru
tel.: (8142) 769810, 89214521666

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 96–104

УДК 556.114.7 (282.247.211)

ЛАБИЛЬНЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА (УГЛЕВОДЫ, ЛИПИДЫ И БЕЛКИ) В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

Т. А. Ефремова, А. В. Сабылина, П. А. Лозовик

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

Впервые проведены исследования содержания лабильных органических веществ (углеводов, липидов, белков) в отдельных районах акватории Онежского озера, отличающихся по уровню трофности, речному притоку и антропогенному воздействию. Эти соединения могут служить индикаторами экологического состояния водного объекта. Среди исследованных веществ превалируют углеводы, содержание которых в олиготрофных районах озера в среднем составляет 2,2 мг/л, а в антропогенно эвтрофированных заливах в 2 раза выше. Концентрации липидов и белков в среднем по озеру составляют 0,35 и 0,32 мг/л соответственно, и их содержание в заливах несколько выше, чем в центре озера, что связано с более высоким уровнем трофии заливов. Содержание липидов в озере максимально в весенний период.

Ключевые слова: Онежское озеро, органическое вещество, автохтонное органическое вещество, аллохтонное органическое вещество, углеводы, белки, липиды.

T. A. Efremova, A. V. Sabylina, P. A. Lozovik. LABILE ORGANIC MATTER (CARBOHYDRATES, LIPIDS AND PROTEINS) IN LAKE ONEGA

First studies of the labile organic matter (OM) (carbohydrates, lipids, proteins) in different parts of Lake Onega which differ in the trophic status, discharge from rivers and human impact were carried out. These compounds can serve as indicators of the ecological status of the lake. Carbohydrates prevail among labile OM. Their content in the oligotrophic parts of the lake was on average 2.2 mg/l, and twice higher in the anthropogenically eutrophic bays. The concentrations of lipids and proteins in the lake were on average 0.35 and 0.32 mg/l, respectively, and their content was a little higher in the bays than in the lake center, due to the higher trophic levels in bays compared with the pelagic zone. The content of lipids in the lake was the highest in spring.

Key words: Lake Onega, organic matter, autochthonous organic matter, allochthonous organic matter, carbohydrates, proteins, lipids.

Введение

Органическое вещество (ОВ) в природных водах имеет в основном два источника происхождения. Это аллохтонное ОВ, образовавшееся при разложении наземной растительности и поступающее с водосбора, и автохтонное ОВ, которое образуется в результате протекания продукционно-деструкционных процессов в водоеме.

Основным источником автохтонного ОВ в водоеме являются одноклеточные водоросли. Углеводы – первые продукты фотосинтетически аккумулированного углерода в биосфере. Освещенность, температура воды, содержание в ней биогенных элементов не только определяют

количественные показатели продукции автотрофов, но и оказывают влияние на состав их ОВ. Например, при понижении температуры среды обитания в фитопланктоне изменяется соотношение полисахаридов и липидов в сторону увеличения последних [Ackman et al., 1974; Романкевич и др., 1982; Раймонт, 1983; Hedges, 1992; Агатова и др., 1994, 2011; Беляева, 2004]. Для видов фитопланктона северных водоемов характерно повышенное (в среднем в 2 раза) содержание аминокислот по сравнению с южными. Липиды, углеводы и белки могут служить индикаторами экологического состояния водных объектов, поскольку на их содержании отражается развитие биоты в водоемах [Gerin, Goutx, 1994].

У разных видов фитопланктона, в зависимости от видовой принадлежности, содержание углеводов, липидов и белков в расчете на сухую массу варьирует в широких пределах. Количество углеводов в расчете на сухую массу в водорослях изменяется от 6 до 60 % [Сиренко, Гавриленко, 1978; Раймонт, 1988; Myklestad, 2000]. Концентрация общих липидов в планктоне изменяется в широких пределах – от 2 до 44 %, максимальное содержание характерно для диатомовых водорослей, минимальное – для сине-зеленых [Раймонт, 1988; Viron et al., 2000; Басова, 2003]. Доля белков в фитопланктоне разных видов водорослей высокая – в среднем составляет 30 %, и она в 2–3 раза выше, чем в наземных растениях [Раймонт, 1983; Саут, Уиттик, 1990].

За год в Онежском озере, исходя из разных литературных источников оценки первичной продукции (ПП), образуется порядка 150 тыс. т органического углерода [Тимакова, 1999; Теканова, 2012]. С речными, сточными водами и атмосферными осадками поступает 323 тыс. т $C_{орг}$ [Сабылина и др., 2010, 2012] (рис. 1).

В Центральном Онего и заливе Большое Онего среднесуточная ПП составляет 114,0 и 106,2, а хемолитотрофная нитрификация – 8,1 и 3,0 мгС/($м^2$·сутки) соответственно. В центральной части озера средняя годовая ПП равняется 15,5 гС/$м^2$. В Петрозаводской и Кондопожской губах (заливах) она выше и достигает 31 и 50 гС/$м^2$ в год соответственно. Первичный синтез ОВ хемоавтотрофами в Онежском озере невысокий и составляет 4 % от ПП фитопланктона [Теканова, 2012; Тимакова, Лежнева, 2012].

Весной фитопланктон Онежского озера представлен в основном диатомовыми водорослями (98 % общей численности). В период летней стагнации в Онежском озере, особенно в его антропогенно эвтрофированных губах (Кондопожской и Петрозаводской), наблюдается возрастание видового разнообразия фитопланктона. Хотя численность (45 %) и биомасса (~ 50 %) диатомей по-прежнему является превалирующей, в планктоне возрастает доля зеленых (до 25 %) и сине-зеленых (до 15–20 %) водорослей. Зимний планктон представлен диатомовыми водорослями [Вислянская, 1990; Чекрыжева, 2008]. Весной биомасса фитопланктона в Центральном Онего составляет около 0,7 г/$м^3$.

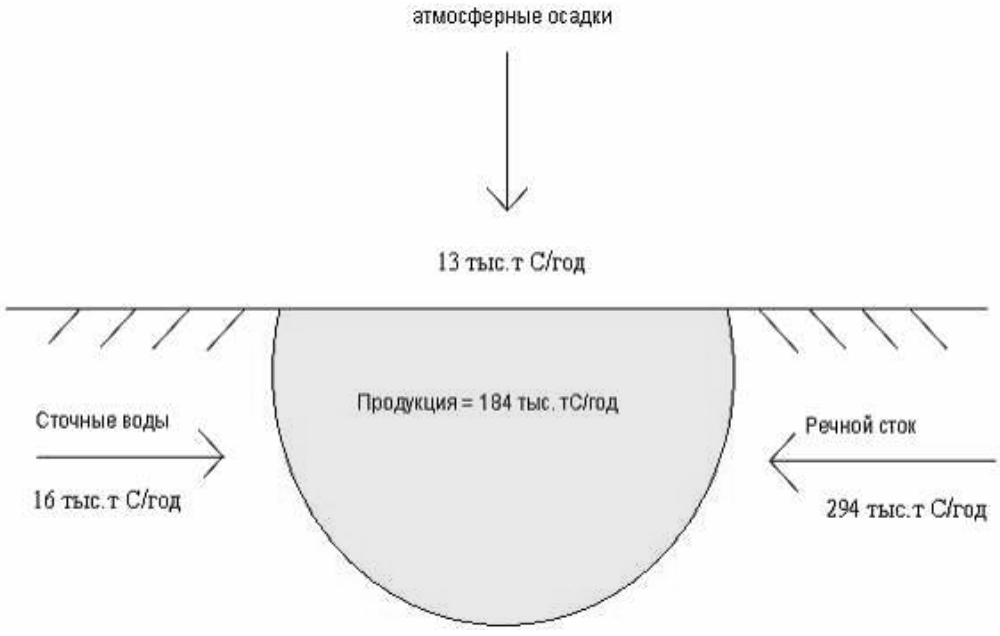


Рис. 1. Поступление органического углерода в озеро от внешних источников и его образование за счет продукционных процессов

Объекты и методы исследования

Исследование содержания углеводов, липидов и белков проводилось в центральной части Онежского озера, заливе Большое Онего, Петрозаводской и Кондопожской губах (рис. 2).

Онежское озеро, расположенное между 60°53′ и 62°54′ с. ш., является одним из самых северных среди крупнейших озер мира, и это обусловливает особенности его радиационного и термического режима. Значительные размеры (площадь – 9720 км^2, водосбор – 66,3 тыс. км^2, средняя глубина – 30 м, максимальная – 105 м, объем водной массы – 291 км^3) и большой период водообмена (15,6 года) служат причиной консервативности экосистемы озера.

Петрозаводская губа (площадь зеркала 73 км^2, средняя глубина 16,0 м) выделяется из всех заливов Онежского озера высокой проточностью и значительным уровнем антропогенной нагрузки. На ее побережье расположен крупный промцентр г. Петрозаводск, с территории которого в губу ежегодно поступает 10 млн м^3 ливневых и дренажных вод, а в ее внешнюю часть сбрасывается около 50 млн м^3 сточных вод города. В Петрозаводскую губу впадает один из крупных притоков озера – р. Шуя со среднемноголетним расходом воды 3,1 км^3/год.

Кондопожская губа – один из наиболее крупных и глубоководных заливов озера (площадь зеркала 223 км^2, средняя глубина 21,0 м), в который более 70 лет осуществляется сброс сточных вод Кондопожского ЦБК (~ 50 млн м^3/год). Приточные воды р. Суны (2,4 км^3/год) и более чистые озерные воды повышают качество воды в губе благодаря разбавлению. Для Кондопожской губы характерна бóльшая локализация сточных вод, чем для Петрозаводской.

Пробы воды (n = 45) для исследования лабильных компонентов в воде Онежского озера отбирали на станциях, указанных на рис. 2. Определение углеводов, липидов и белков проводилось в двух повторностях. В ходе химического анализа определяли содержание в воде хлорофилла «а» (Chl «а»), биогенных элементов ($P_{мин}$, $P_{общ}$, $N_{орг}$, $N_{общ}$), величину перманганатной окисляемости (ПО) и $БПК_5$. Для определения указанных выше компонентов использовались методы, применяемые для поверхностных вод [Руководство…, 1977]. Содержание $C_{орг}$ оценивалось расчетным методом по химическому потреблению кислорода (ХПК) воды ($C_{орг}$ = 0,375 ХПК), а концентрация общего растворенного ОВ (РОВ) принималась равной 2 х $C_{орг}$. Указанная выше процедура широко применяется в гидрохимической практике. Оценка содержания автохтонного ОВ проведена по эмпирической формуле:

$$\rho_{авт} = 0{,}62\ (ХПК / \sqrt{ЦВ \cdot ПО}) - 0{,}35$$ [Лозовик и др., 2007],

где ЦВ – цветность воды, град.
ПО – перманганатная окисляемость, мгО/л.

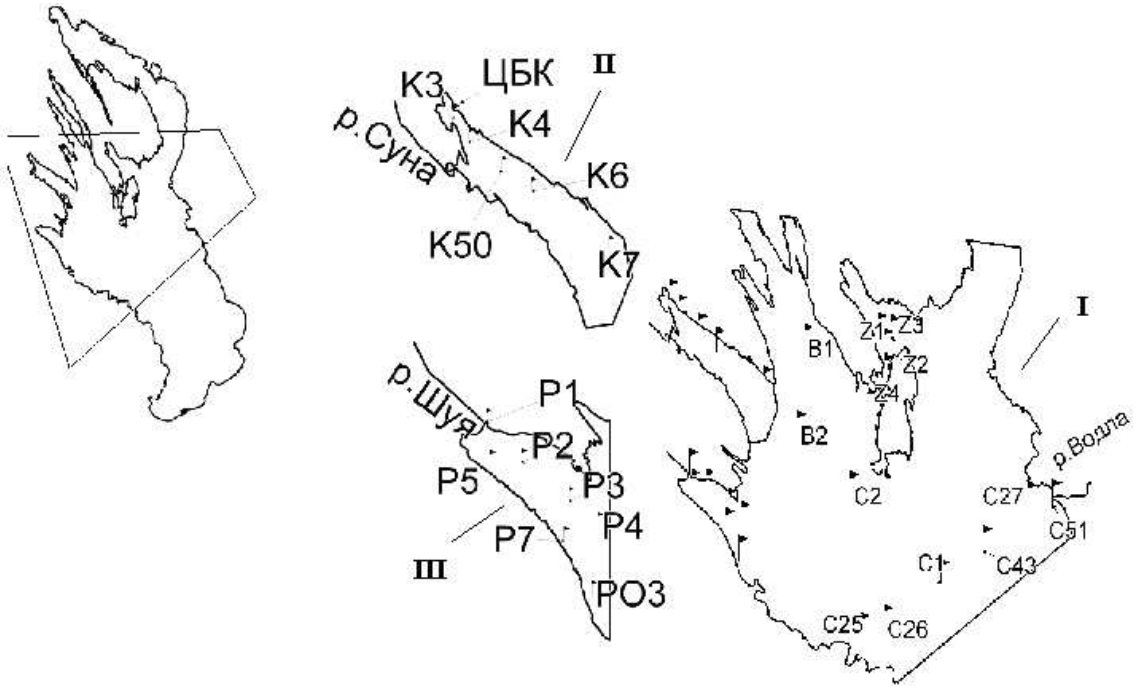


Рис. 2. Схема расположения станций отбора проб воды на Онежском озере:

I – Центральная часть озера и залив Большое Онего; II – Кондопожская губа; III – Петрозаводская губа

Для определения липидов, углеводов и белков использовались методы, применяемые в морской гидрохимии [Руководство..., 2004]. Углеводы определялись L-триптофановым методом [Johnson et al., 1977], а липиды – сульфофосфованилиновым методом [Josefsson et al., 1972]. Последние методы были модифицированы для анализа поверхностных вод, зачастую содержащих большое количество гумусовых веществ [Лозовик и др., 2007].

Концентрацию белков в воде определяли методом Макнайта [McKhnight, 1977], отличающимся высокой чувствительностью (1 мкг белка в пробе) и позволяющим с высокой точностью определять концентрацию растворенного белка от 1 до 5 мкг. Кислотный краситель Кумасси R-250 при взаимодействии с белком дает яркосинее окрашивание. Реакцию (количественно) проводили на стекловолокнистых фильтрах GF/F или GF/H (Ø 24 мм), на которых из раствора сорбируются белковые молекулы. Калибровочный график для расчета концентраций белка строили по бычьему сывороточному альбумину.

Результаты и их обсуждение

Исследованные участки Онежского озера (см. рис. 2) отличаются между собой химическими показателями (табл. 1). Так, центральная часть озера и залив Большое Онего во все сезоны года характеризуется низким содержанием $P_{общ}$ (7–8 мкг/л) и почти полным отсутствием минерального фосфора (≤ 2 мкг/л). Вода в этих районах характеризуется небольшим содержанием органических веществ с преобладанием в период открытой воды автохтонного ОВ.

На гидрохимическом режиме обследованных губ (Петрозаводской и Кондопожской) сказывается влияние притоков и поступление сточных и дренажных вод с селитебных территорий. Немаловажное значение имеет их водообмен с Онежским озером, который по-разному проявляется в различные сезоны года. Воды Петрозаводской губы в весенний период характеризовались повышенной гумусностью и невысокой долей автохтонного ОВ (20–28 %), тогда как летом котловина губы была практически полностью заполнена водами Онежского озера. Показатели содержания ОВ в губе больше соответствуют онежским водам, а влияние р. Шуи – основного притока губы – было незначительным. Зимой трансформированные шуйские воды заполняют котловину губы на 60 % ее объема. Воды Петрозаводской губы по концентрации $P_{общ}$ и содержанию Chl «a» соответствуют мезотрофному типу.

Таблица 1. Средние значения (по станциям и горизонтам) косвенных показателей содержания органического вещества, концентрации хлорофилла «а», минерального и общего фосфора в воде различных участков Онежского озера

Дата отбора проб	ХПК	ПО	Цветность, град.	$\rho_{авт.,\%}$	Chl «a», мкг/л	Фосфор, мкг/л	
	мгО/л					минер.	общий
Центральное Онего							
06.08.2011 г.	18,5	7,4	23	53	2,10	< 1	8
05.06.2012 г.	21,8	8,4	21	68	1,77	1	8
05.03.2013 г.	15,6	7,7	18	45	–	2	8
Залив Большое Онего							
06.08.2011 г.	20,0	7,6	23	59	2,10	< 1	8
05.06.2012 г.	21,5	7,2	20	76	0,53	1	7
Кондопожская губа							
Вершинная часть							
08.08.2011 г.	30,7	12,6	38	53	7,73	30	58
05.06.2012 г.	33,4	13,4	48	48	4,46	11	40
Центральная часть							
08.08.2011 г.	18,3	8,8	25	42	4,87	6	28
05.06.2012 г.	27,3	10,4	36	52	8,71	7	30
13.02.2013 г.	17,8	8,3	23	44	–	8	18
Внешняя часть							
08.08.2011 г.	18,4	8,7	25	44	2,03	4	16
05.06.2012 г.	24,0	8,9	23	70	3,66	5	18
Петрозаводская губа							
Вершинная часть							
04.06.2011 г.	32,2	16,4	80	21	4,91	5	26
Центральная часть							
08.08.2011 г.	21,4	8,2	25	58	5,20	< 1	15
04.06.2012 г.	32,4	14,0	78	20	2,53	4	21
12.02.2013 г.	8,9	8,5	33	45	–	5	14
Внешняя часть							
04.06.2011 г.	31,4	13,0	75	28	2,67	4	21

Таблица 2. Распределение углеводов (У), липидов (Л) и белков (Б) (медианные значения) в различных участках Онежского озера по сезонам года

Участок озера	Лето 2011 г., мг/л			Весна 2012 г., мг/л			Зима 2013 г., мг/л		Среднегодовые по участкам		
	У	Л	Б	У	Л	Б	У	Л	У	Л	Б
Центральный*	2,0	0,16	0,14	2,0	0,35	0,27	2,7	0,25	2,2	0,25	0,21
Кондопожская губа	1,2	0,21	0,16	3,1	0,9	0,29	1,2	0,16	1,8	0,42	0,24
Петрозаводская губа	0,9	0,24	не опр.	3,9	0,49	0,52	2,1	0,41	2,3	0,38	0,52
Среднесезонные по озеру	1,4	0,20	0,16	3,0	0,58	0,36	2,0	0,27	2,1	0,35	0,32

Примечание. * Включая залив Большое Онего.

На качество воды в Кондопожской губе оказывают влияние сточные воды Кондопожского промцентра, сток р. Суны, а также водообмен губы с Онежским озером. Поступление сточных вод отражается в первую очередь на уровне трофии губы. Так, содержание $P_{общ}$ в вершинной части губы достигает 40–60 мкг/л, и этот участок соответствует эвтрофному типу. Внешняя часть губы соответствует мезотрофному типу. В Кондопожской губе ОВ представлено практически в равных частях автохтонным и аллохтонным, и только весной 2012 г. во внешней части губы превалировало автохтонное ОВ.

Наблюдения за содержанием биохимически лабильных компонентов ОВ в центральном плесе Онежского озера, Кондопожской и Петрозаводской губах проводились летом 2011 г., весной 2012 г. и зимой 2013 г. Несмотря на различные годы наблюдения, полученные данные позволяют дать характеристику сезонного распределения и выявить особенности их содержания в различных участках Онежского озера (табл. 2). Большое значение для нормального метаболизма водной экосистемы имеют не запасы ОВ, а наличие в составе растворенного, взвешенного ОВ легкоусвояемых биохимических компонентов (углеводов, липидов, белков) и интенсивность превращения метаболитов на разных трофических уровнях экосистемы данного водоема. Это отражается на экологической обстановке водоема в целом.

Показатели среднегодового содержания углеводов в центральной части Онежского озера, в заливе Большое Онего, Петрозаводской и Кондопожской губах достаточно близки и соответствуют значению 2,1 мг/л. В составе растворенного ОВ на долю углеводов приходится 6–29 % (в среднем 14 %). Следует учесть, что обнаруживаемые в воде углеводы составляют только часть их суммы, выделяемой организмами, из-за быстрой утилизации углеводов бактериями. В летний период года численность бактерий возрастает в 2–3 раза [Тимакова и др., 2012]. Количество растворенных углеводов,

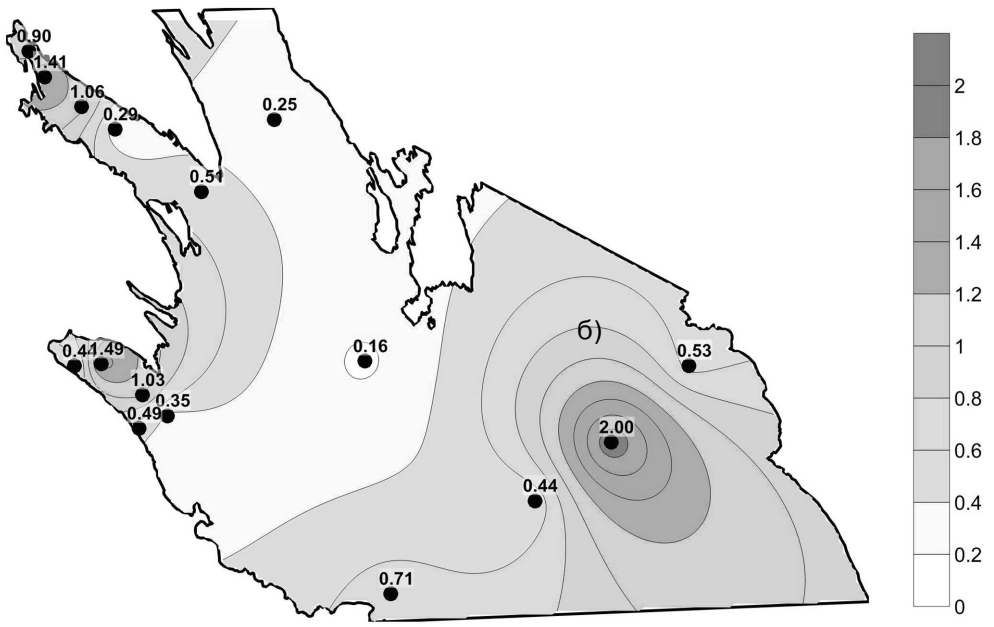


Рис. 3. Концентрация липидов (мг/л) в поверхностном слое воды Онежского озера в весенний период 2012 г.

Таблица 3. Среднее содержание биохимических лабильных ОВ в озерах Карелии, Камчатки, Белом море, Северном Ледовитом океане и южных морях России

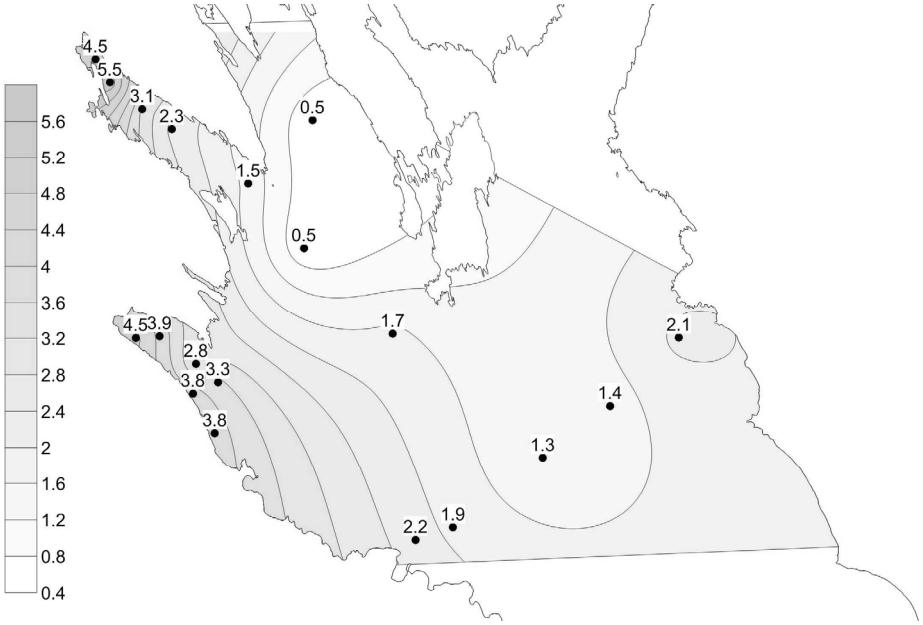
Озеро, район	Сезон исследования	Углеводы		Липиды		Белки		Источник
		мг/л	% РОВ	мг/л	% РОВ	мг/л	% РОВ	
Озера Карелии								
Уросозеро, Вендюрское, Вегарус, Салонъярви, Крошнозеро, Святозеро, Валгомозеро, Яндомозеро, Урозеро	лето	3,0	18	0,25	2	–	–	Наши данные
	зима	3,2	19	0,17	1	–	–	
	весна	3	18	0,46	3	0,28	2	
Озера Камчатки								
Курильское	лето	2,11	57	0,70	19	0,15	4	Агатова и др., 2004
	осень	1,14	45	0,65	14	0,22	5	
Азабачье	лето	1,28	30	1,67	37	0,51	12	
Белое море								
Кандалакшский залив 66□25' с. ш. 34□22' в. д.	весна	2,75	21	0,93	7	0,092	0,7	Агатова и др., 1994
	лето	3,21	30	1,92	18	0,078	0,7	
	осень	2,62	25	0,83	9	0,098	1,0	
Северный Ледовитый океан								
Шельф 65□÷120□в. д.		1,42	32	1,16	20	0,061	1,3	Агатова и др., 2002, 2011
120□÷180□в. д.		0,87	24	0,64	18	0,045	1,0	
Материковый склон 65□÷120□в. д.		1,31	40	0,61	37	0,041	1,3	
120□÷180□в. д.		1,07	39	0,53	21	0,024	1,0	
Глубоководный район 65□÷120□в. д.		1,44	39	–	–	0,059	1,7	
120□÷180□в. д.		1,1	51	0,59	27	0,027	1,2	
Черное море								
Северо-восточ. шельф 43□÷45□с. ш. 36□÷40□в. д .	лето	1,43	14	1,32	14	0,94	1,0	Агатова и др., 2005а
	осень	2,08	33	0,95	14	0,93	1,4	
Континентальный склон		1,08	11	–	–	–	–	
пелагиаль		0,94	12	–	–	–	–	
Каспийское море								
Средний Каспий 40□÷58□с. ш. 49□÷50□в. д.		4,5	32	1,95	14	–		Агатова и др., 2005б

синтезируемых фитопланктоном в бактериально чистых условиях, на порядок превышает их количество, продуцируемое в естественных условиях [Wangersky, 1959]. Концентрации липидов и белков несколько выше в губах, чем в центре озера, что, по-видимому, связано с более высоким уровнем трофии губ, чем центральной части озера (см. табл. 2). Содержание белков и липидов было приблизительно одинаково, а углеводов в 6 раз выше. Весной концентрация липидов (рис. 3) равняется в среднем 0,58 мг/л и является наибольшей в году, что связано с вегетацией диатомового планктона, в котором содержание липидов максимальное (в среднем 35–44 % сухой массы) по сравнению с другими водорослями.

Наиболее высокие концентрации углеводов были отмечены весной 2012 г. в Петрозаводской и Кондопожской губах (3,1–3,9 мг/л), что обусловлено более высокой гумусностью их вод в этот период (рис. 4). Известно, что гумусовые вещества – это продукт конденсации лигнина, углеводов и аминокислот [Орлов, 1990].

Для выяснения соотношения взвешенных и растворенных углеводов, а также углеводов, связанных с гумусовыми веществами, в отдельных пробах воды проводился их анализ в исходной воде, в воде после удаления взвешенных веществ путем центрифугирования и в воде после удаления гумусовых веществ адсорбцией на ДЭАЭ-целлюлозе. В результате выполненной работы установлено, что содержание углеводов в составе взвешенного вещества низкое (в пределах 10–20 % от общего содержания). На долю связанных углеводов в центральной части Онежского озера весной 2012 г. приходилось 15 %, а в Петрозаводской и Кондопожской губах – 40–50 %. Воды Центрального Онего бедны гумусовыми веществами, тогда как в губах в этот период наблюдений их содержание было повышено. Анализ липидов в единичных пробах воды до и после центрифугирования дал близкие результаты, что свидетельствует о преобладании в воде растворенных форм липидов, а не взвешенных.

а)



б)

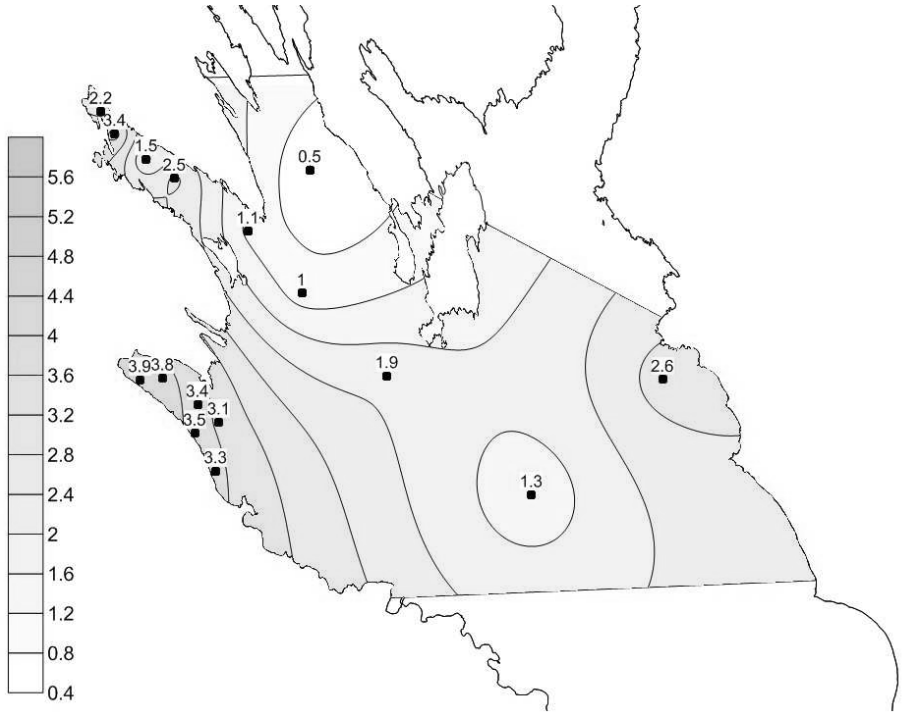


Рис. 4. Содержание углеводов (мг/л) в поверхностном (а) и придонном (б) слоях воды Онежского озера весной 2012 года

Средние концентрации углеводов, липидов и белков, полученные на одинаковой методической основе, в Онежском озере (см. табл. 2) соизмеримы с их содержанием в других озерах (карельских и камчатских), в южных и северных морях России (табл. 3). Углеводы являются основным компонентом растворенного ОВ в озерах и морях России, в том числе в Онежском озере. В воде карельских озер содержание углеводов достигает 20 %, в камчатских озерах – 60 %, а в Каспийском море – 32 % РОВ. Растворенные липиды в арктических морях России и озерах Камчатки вносят большой вклад в общий пул растворенного ОВ, сопоставимый с углеводами. Содержание растворенных белков в морских водах близко к их концентрациям в Онежском озере. Они составляют незначительную долю в РОВ (2 %) по сравнению с углеводами (см. табл. 3).

Выводы

Одним из биохимически лабильных компонентов в воде Онежского озера являются углеводы, на долю которых в составе РОВ приходится в среднем 14 %, а от суммы лабильных веществ (липидов, белков, углеводов) – 70 %.

Концентрации углеводов, липидов и белков в центральной части озера зависят от синтезированного фитопланктоном ОВ, тогда как в губах на их содержании сказывается еще и поступление аллохтонного ОВ с речными и сточными водами.

Количество липидов и белков в составе РОВ примерно одинаково и по сравнению с углеводами (по углероду) в 5–6 раз меньше. В весенний период за счет вегетации диатомовых водорослей отмечено наибольшее содержание липидов в воде Онежского озера. В целом данные по содержанию углеводов, липидов и белков в Онежском озере согласуются с литературными данными по другим северным водным объектам России, и их содержание в определенной степени отражает экологическое состояние водоема.

Литература

Агатова А. И., Аржанова Н. В., Лапина Н. М., Торгунова Н. И., Красюков Д. В. Пространственно-временная изменчивость органического вещества в прибрежных экосистемах Кавказского шельфа Черного моря // Океанология. 2005а. Т. 45, № 5. С. 670–677.

Агатова А. И., Дафнер Е. В., Торгунова Н. И. Биохимический состав органического вещества Белого моря и скорости регенерации биогенных элементов в летний период. Комплексные исследования экосистемы Белого моря: Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, 1994. С. 53–76.

Агатова А. И., Кирпичев К. Б., Лапина Н. М., Лукьянова О. Н., Сапожников В. В., Торгунова Н. И. Органическое вещество Каспийского моря // Океанология. 2005б. Т. 45, № 6. С. 841–850.

Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. Органическое вещество в водах Арктических морей // Арктика и Антарктика. Вып. I (35). 2002. С. 172–192.

Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И., Сапожников В. В., Миловская Л. В. Органическое вещество и скорости его трансформации в нерестово-нагульных озерах Камчатки // Водные ресурсы. 2004. Т. 31, № 6. С. 691–701.

Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. Органическое вещество, его элементарный состав в водах российской части Арктического бассейна в современных условиях // Океанология. 2011. Т. 51, № 3. С. 450–460.

Басова М. М. Жирнокислотный состав липидов микроводорослей (обзор). Севастополь: ИнБЮМ. 2003. 34 с.

Беляева А. Н. Молекулярный состав органического вещества в океане. Новые идеи в океанологии. М.: Наука, 2004. С. 325–350.

Вислянская И. Г. Фитопланктон. Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. С. 183–192.

Лозовик П. А., Морозов А. К., Зобков М. Б., Духовичева Т. А., Осипова Л. А. Аллохтонное и автохтонное органическое вещество в поверхностных водах Карелии // Водные ресурсы. 2007. Т. 34, № 26. С. 225–237.

Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. Изд-во МГУ, М., 1990. 325 с.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 214–229.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон: в 2-х частях. 4. II. М.: Агропромиздат, 1988. С. 223–263.

Романкевич Е. А., Данюшевская А. И., Беляева А. Н., Русаков В. П. Биогеохимия органического вещества арктических морей. М.: Наука, 1982. С. 198–239.

Руководство по современным биохимическим методам исследования водных экосистем, перспективных для промысла и марикультуры. М.: Издательство ВНИРО, 2004. 123 с.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / Ред. А. Д. Семенов. Л., 1977. 540 с.

Сабылина А. В., Ефремова Т. А., Рыжаков А. В., Зобков М. Б. Биогенные элементы и органическое вещество в Онежском озере и его заливах // Материалы V Всерос. симп. с междунар. участием 10–14 сентября 2012 г. Петрозаводск: Кар НЦ РАН. 2012. С. 75–78.

Сабылина А. В., Лозовик П. А., Зобков М. Б. Химический состав воды Онежского озера и его притоков // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 6. С. 717–729.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии М.: Мир, 1990. С. 272–279.

Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. Цветение воды и евтрофирование. Киев.: Наукова думка, 1978. С. 131–132.

Теканова Е. В. Вклад первичной продукции в содержание органического углерода в Онежском озере // Биология внутренних вод. 2012. № 4. С. 38–43.

Тимакова Т. М. Бактериальные процессы продукции и деструкции органического вещества. Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 174–191.

Тимакова Т. М., Лежнева Е. К. Вклад хемолитотрофной нитрификации в новообразование органического вещества в Онежском озере. Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах // Материалы V Всерос. симп. с междунар. участием. 10–14 сентября 2012. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 82–86.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон как компонент биоресурсной базы Онежского озера. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 24–36.

Ackman R. G., Zinke B. A., Hingley J. Some details of the fatty acids and alcohols in the lipids of North Atlantic copepods // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. Vol. 31. P. 1818–1821.

Gerin C., Gouts J. M. latroscan-measured particulate and dissolved lipids in the Almeria – Oran frontal system (Almofront – 1, May 1991) // J. Mar. Syst. 1994. Vol. 5. P. 343–360.

Hedges J. J. Global biogeochemical cycles: progress and problems // Mar. Chem. 1992. Vol. 39. P. 67–93.

Johnson K. M., Sieburth J., McN. Dissolved carbohydrates in seawater // Mar. Chem. 1977. Vol. 5. P. 1–13

Josefsson B., Uppsström Z., Östling Y. Automatic spectrophotometric procedures for the total amount of dissolved carbohydrates in sea water // Deep-Sea Res. 1972. Vol. 19. P. 385–395.

McKnight G. I. A colorimetric method for the determination of submicrogram quantities of protein // Analyt. Biochem. 1977. Vol. 78. P. 86–92.

Myklestad S. M. Dissolved organic carbon from phytoplankton. In: Wangersky P. (Ed.). The Handbook of Environmental Chemistry (D.) Marine Chemistry. Springer Verlag. Berlin, 2000. P. 111–148.

Viron C., Saunois A., Andre P., Perly B., Lafosse M. Isolation and identification of unsaturated fatty acid methyl esters from marine micro-algal // Analytical Chemicals Acta. 2000. Vol. 409. P. 257–266.

Wangersky P. J. Dissolved carbohydrate in Long Island Sound // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 1959. Vol. 17. P. 267–274.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ефремова Татьяна Алексеевна
аспирант, главный химик
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030.
e-mail: tanyusha_ptz@mail.ru
тел.: (8142) 576541, 89214500526

Сабылина Альбина Васильевна
старший научный сотрудник, к. х. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
тел.: (8142) 576541

Лозовик Петр Александрович
зав. лаб. гидрохимии и гидрогеологии, д. х. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185030
e-mail: lozovik@nwpi.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 576541

Efremova, Tatiana
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: tanyusha_ptz@mail.ru
tel.: (8142) 576541, 89214500526

Sabylina, Albina
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
tel.: (8142) 576541

Lozovik, Pyotr
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: lozovik@nwpi.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 576541

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 105–115

УДК 575.86:574.9

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИГОВ (*COREGONUS*) ЕВРОПЫ: МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Е. А. Боровикова[1], А. А. Махров[2]

[1] *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*
[2] *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН*

В обзоре рассмотрены данные о различиях между популяциями сиговых Европы по морфологическим и экологическим признакам, данные о пре- и постзиготической репродуктивной изоляции популяций, особенностях их паразитофауны. Особое внимание уделено оценке устойчивости признаков, которые считаются диагностическими для тех или иных форм. Авторы приходят к выводу, что диагностика видов сиговых и выяснение путей их расселения на основе морфо-экологических признаков в ряде случаев затруднительны: выделение с их помощью большей части «видов», якобы распространенных в водоемах Европы, необоснованно. Необходимо критически подходить к данным морфо-экологического анализа, выясняя причины дифференциации популяций, и использовать его в комплексе с молекулярно-генетическими данными.

К л ю ч е в ы е с л о в а: адаптация, микроэволюция, параллелизм, дивергенция.

E. A. Borovikova, A. A. Makhrov. TAXONOMY AND ORIGIN OF WHITEFISH AND CISCOES (*COREGONUS*) IN EUROPE: A MORPHOECOLOGICAL APPROACH

The review deals with differences between European populations of *Coregonus* with respect to morphological and ecological traits, pre- and postzygotic reproductive isolation, and characteristics of their parasitic fauna. Special attention is paid to the stability of the traits that are considered diagnostic for individual forms. It is concluded that the diagnosis of species of *Coregonus* on the basis of morphological and ecological traits alone may be problematic. Therefore, it is necessary to combine the results of morphological and ecological analysis with molecular genetic data.

K e y w o r d s: adaptation, microevolution, parallelism, divergence.

Введение

Изучение происхождения популяций сиговых рыб (семейство Coregonidae), оценка степени их дифференциации друг от друга и систематической самостоятельности представляют значительный теоретический и практический интерес [обзоры: Bernatchez, Wilson, 1998; Douglas, Brunner, 2002; Попов, Сендек, 2003; Андрияшева, 2011]. В частности, как можно более четкого определения таксономического положения той или иной популяции требует разработка и планирование мер рационального использования ее ресурсов, охраны и воспроизводства.

Особую проблему для систематиков, эволюционистов и зоогеографов представляют сиговые (особенно род *Coregonus*) Европы, поскольку именно на этой территории в связи со срав-

нительной молодостью пресноводных экосистем, сформировавшихся здесь лишь после отступления последнего ледника, процессы формо- (видо-) образования внутри рассматриваемой группы идут в настоящее время наиболее активно. Целый ряд специалистов десятки лет изучают этих рыб с применением самых разнообразных методов; в результате сформировались весьма различные представления о видовом составе и путях эволюции сигов [Järvi, 1928; Steinmann, 1951; Правдин, 1954; Dottrens, 1959; Svärdson, 1979; Решетников, 1980].

Большинство ихтиологов считают, что род *Coregonus* в Европе представлен европейской ряпушкой, *C. albula*, и обыкновенным сигом, *C. lavaretus* (далее «сиг»). На крайнем северо-востоке Европы (бассейн р. Печоры и прилегающие бассейны) обитает также целый ряд видов, широко распространенных в Сибири: сибирская ряпушка *C. sardinella*, омуль *C. autumnalis,* пелядь *C. peled*, чир *C. nasus*. Ряд авторов, однако, полагают, что эти виды распространены в Европе более широко (табл.).

Ситуация затрудняется существованием множества локальных форм в европейских водоемах, которые характеризуются различными морфологическими признаками. Некоторые специалисты принимают данные формы за эндемичные виды [Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007].

Цель настоящего обзора – критический анализ экологических и морфологических признаков, использовавшихся в разное время в систематике европейских сиговых (*Coregonus)*: мы постараемся выяснить, соответствуют ли различия, обнаруженные между отдельными формами сиговых, критериям видовой самостоятельности.

Подобных критериев не так уж много: это наличие диагностических морфологических признаков, пре- и постзиготическая репродуктивная изоляция. Основное внимание уделено оценке устойчивости перечисленных признаков при изменении условий среды. В обзоре рассмотрены также данные о паразитофауне некоторых форм, поскольку такие сведения могут оказаться важными при определении их происхождения.

Кроме того, анализ литературных данных о морфологической изменчивости сиговых может быть полезен при ответе на вопрос о присутствии в Европе видов, широко распространенных в Сибири.

Поскольку среди исследователей нет разногласий по видовому составу сиговых крайнего северо-востока Европы, этот регион был исключен из рассмотрения. Данные по геногеографии рыб рода *Coregonus* Европы анализируются нами в другом обзоре [Боровикова, Махров, 2009], здесь мы будем ссылаться только на основные результаты генетических работ.

Результаты исследования

Темп роста и размеры. В соответствии с характерным темпом роста и принимая во внимание время наступления половозрелости, ряпушек разделяют на крупную и мелкую формы, которые образуют как симпатричные, так и аллопатричные популяции [Потапова, 1978]. Различие между данными формами ряпушек по размерам дало основания для всевозможных предположений о происхождении этого различия.

Так, Свардсон [Svärdson, 1979], основываясь главным образом на особенностях экологии, считал, что крупная ряпушка Ладожского и Онежского озер – это производное сибирской ряпушки. Аналогичное предположение высказывали и в отношении ряпушки норвежского озера Мьёса (Mjøsa) [Kitaev, 2002], но эти гипотезы не подтверждаются результатами морфологических [Правдин, 1939; Ильмаст, 2001] и генетических [Perelygin, 1992] исследований. Недавно крупная ряпушка Ладожского озера выделена в самостоятельный вид [Kottelat et al., 2005], однако авторы не приводят каких-либо доказательств устойчивости диагностических признаков этого «вида».

Тугорослые, карликовые формы с ранним созреванием характерны и для сига. Образование мелких тугорослых форм связано с разными причинами: в одних случаях это адаптация, позволяющая виду более эффективно использовать ресурсы водоема [Steinmann, 1951; Шапошникова, 1977]; в других же карликовость, по-видимому, вызвана ухудшением условий обитания или является аберрацией [Шапошникова, 1977; Лебедев, 1982а].

Карликовые формы сига могут быть генетически дифференцированы от нормальных; это показано, в частности, для карликового сига нельмушки Кубенского озера [Боровикова и др., 2005]. В то же время согласно генетическим исследованиям сигов альпийских озер дифференциация на формы, различающиеся размером производителей, происходит в разных озерах независимо [Douglas et al., 2005]. Очевидно, что у сиговых, как и у многих других рыб, темп роста определяется в основном условиями обитания [Дгебуадзе, 2001].

Внешнеморфологические признаки. На основании морфологических критериев неоднократно выдвигались предположения о наличии в Европе видов сиговых, широко распространенных в Сибири. В частности, эндемич-

ную ирландскую форму – поллана – сближали с омулем [Gasowska, 1964; Behnke, 1972]. В то же время некоторые исследователи не исключали, что поллан – это гибрид ряпушки и сига [Решетников, 1980]. В Фенноскандии предполагали также наличие нативных популяций пеляди [Svärdson, 1979], чира [Svärdson, 1957] и сибирского эндемика – муксуна, *C. muksun* [Китаев, 2004] (табл.).

Молекулярно-генетические исследования подтверждают близость поллана к омулю, в то время как предположения относительно наличия в Европе остальных видов опровергаются [обзор: Боровикова, Махров, 2009]. Проблема распространения сибирской ряпушки в Европе обсуждается ниже.

Обыкновенный сиг. Пластические признаки сигов зависят в значительной мере от условий обитания [обзор: Правдин, 1954], и к тому же они подвержены размерной и временной изменчивости [обзор: Канеп, 1976]. Однако этот факт порой не учитывается, когда пластические признаки используют для диагностики видов.

Так, наличие длинного остроконечного рыла послужило поводом для обоснования видового статуса *C. oxyrinchus* [Freyhof, Schöter, 2005]. Между тем экспериментально показано, что форма рыла у сигов зависит от условий обитания, и при использовании этого признака в систематике необходимо соблюдать исключительную осторожность [Etheridge et al., 2010]. Более того, генетические исследования выявили, что популяции с признаками «*C. oxyrinchus*» формировались полифилетично [Jacobsen et al., 2012]. Особое значение имеет методически безупречно выполненная работа [Etheridge et al., 2012], демонстрирующая, что на острове Великобритания обитает не три вида – *C. clupeoides*, *C. stigmaticus* и *C. pennantii*, как указано в сводке [Kottelat, Freyhof, 2007], а один фенотипически пластичный вид.

Одним из счетных признаков, которому придают чрезвычайно большое значение в систематике сиговых, является число жаберных тычинок: выделяют мало- (не более 30 тычинок), средне- (от 31 до 41) и многотычинковых (более 41) сигов. Многолетние экспериментальные исследования [Svärdson, 1957] показали чрезвычайно высокую наследуемость данного признака, что для количественных признаков, вообще говоря, нетипично. Это приводит к тому, что отбор по числу тычинок оказывается чрезвычайно эффективным и позволяет изменить их модальное число на 4,5 в течение одного поколения.

Действительно, недавно показано, что сразу у двух форм сига, обитающих в озере Тюн (Thun) в Швейцарии, в период с 1948 по 1982–84 год число тычинок возросло примерно на 7, а затем, к 2004 году, уменьшилось примерно на 4. Как оказалось, эти изменения коррелируют с уровнем эвтрофикации озера [Bittner et al., 2010]. У сига из другого швейцарского озера, Невшатель (Neuchâtel), отмечен постепенный рост числа тычинок в зависимости от глубины водоема [Vonlanthen et al., 2009].

Попытки обосновать четкую обособленность форм сигов с помощью этого признака еще более усложняются, если принять во внимание, что число жаберных тычинок у сиговых рыб зависит, помимо всего прочего, от температуры воды, в которой происходит эмбриональное и постэмбриональное развитие: с повышением температуры воды число жаберных тычинок увеличивается [Todd, 1998]. Следует отметить также, что существуют данные об изменении числа жаберных тычинок у некоторых сиговых рыб с возрастом [Меньшиков, 1951].

Критический анализ работ, посвященных сигу Европы, позволил сделать вывод, что заключения ряда авторов о существенном изменении числа тычинок при акклиматизации рыб в новом водоеме нельзя считать бесспорными [обзоры: Svärdson, 1952; Правдин, 1954]. Однако в более поздних работах появились веские доказательства значительного изменения числа тычинок у акклиматизированных форм: максимальное зарегистрированное изменение числа тычинок составило 3,7 за 2–3 генерации [Sandlund et al., 2007; см. также ссылки в работе: Lindsey, 1981]. Значительное уменьшение количества тычинок в ходе селекционных работ отмечено и у муксуна [Костюничев, Князева, 2007].

Результаты генетических исследований свидетельствуют о независимой дивергенции различающихся по числу тычинок форм сига во многих водоемах [Østbye et al., 2006; Hudson et al., 2011]. В то же время нельзя исключать и возможность аллопатричного происхождения этих форм. Так, в ходе генетических исследований [Боровикова и др., 2005; Сендек и др., 2005] подтвердилось предположение о вселении сигов балтийского происхождения с разным числом тычинок в западную часть бассейна Белого моря, где обычны малотычинковые сиги [Новиков, 1951; Правдин, 1954].

Ряпушки. Выделяют европейскую ряпушку, распространенную на севере Европы, и сибирскую ряпушку (обычно ее считают отдельным видом), населяющую реки Сибири. Ареалы этих форм перекрываются в бассейне Печоры [Соловкина, 1974], при этом систематический ста-

тус многих популяций, расположенных к западу и к востоку от Печоры, остается неясным и постоянно обсуждается в литературе. Так, некоторые авторы отмечали, что в восточной части бассейна Белого моря обитает ряпушка, сходная по своим морфологическим признакам с сибирской, и выделяли ее в подвид *C. sardinella* [Берг, 1916; Покровский, 1967]. К подвиду *C. s. marisalbi* одно время относили также популяцию озера Водлозеро в восточной части бассейна Онежского озера [Покровский, 1967], которая первоначально была описана как подвид европейской ряпушки *C. a. vodlosericus* [Лукаш, 1939]. Ряпушку озера Белого в верховьях Волги тоже считали сибирской, но рассматривали ее как другой подвид – *C. s. vessicus* [Дрягин, 1933]. В то же время было показано, что в западной части беломорского бассейна обитает уже европейская ряпушка [Первозванский, 1986 и ссылки в этой работе]. В итоге на основании особенностей морфологии ряпушек озер и рек бассейнов Белого и Баренцева морей было предложено объединить виды *C. albula* и *C. sardinella* [Покровский, 1967].

Позже, однако, Ю. С. Решетников [1980] обобщил данные ряда исследователей и показал, что антедорсальное расстояние, которое использовали в качестве диагностического признака при разделении двух видов ряпушек, – признак достаточно пластичный, и, следовательно, для целей систематики он не пригоден. В качестве диагностических признаков этим автором было предложено использовать число позвонков и отношение вентроанального расстояния к антедорсальному (в среднем 56 % у европейской и свыше 62 % у сибирской ряпушки). По мнению Решетникова [1980], анализ этих признаков подтверждает существование двух видов ряпушек. Однако, как отмечал В. Кузнецов [1987], хиатуса по данным признакам между видами не наблюдается.

В работе [Решетников, 2003] наряду с числом позвонков (54–59 у европейской, 57–64 у сибирской ряпушки) в качестве диагностического признака для двух видов вновь использовано отношение антедорсального расстояния к длине по Смитту (больше 42 % и «часто менее 42 %» соответственно). Согласно Решетникову [там же], сибирская ряпушка не встречается западнее Печоры. Однако в работах [Кузищин и др., 1999; Дворянкин, 2005; Боровикова, 2009; Borovikova et al., 2013] отмечено, что в озерах Белом, Водлозере и озерах Соловецких островов обнаружены экземпляры, у которых значение предложенных Решетниковым [2003] диагностических признаков соответствует характерным для сибирской ряпушки. В озере Имандра на Кольском полуострове выявлена популяция, число позвонков у особей которой – промежуточное между значениями для двух видов – 59–61 [Марченко, 1981].

Ряпушка Сибири изучена хуже, чем ряпушка Европы, но и здесь имеются проблемы с определением видового статуса отдельных популяций. При использовании морфологических критериев вида по [Решетников, 1980, 2003] некоторые озерные популяции ряпушки Сибири могут быть классифицированы как европейская ряпушка [Романов, 2000].

Таким образом, вероятно, оба признака, считающиеся диагностическими для двух видов ряпушек, в значительной степени определяются факторами среды. Так, уменьшение антедорсального расстояния может быть связано с полупроходным образом жизни – показано, в частности, что при смолтификации атлантического лосося (*Salmo salar*) этот признак уменьшается [Кузищин, Новиков, 1994]. Число же позвонков у рыб зависит от температуры воды в период инкубации икры [обзор: Lindsey, 1988].

Не выявлено четких видовых маркеров и в ходе генетических исследований – удалось лишь показать, что европейская ряпушка происходит от сибирской, и установить постепенное изменение генетической структуры популяций с востока на запад [Боровикова, 2009]. Вполне вероятно, что формирование вида *C. albula* еще не завершено и мы наблюдаем процесс аллопатрического видообразования [Боровикова, Махров, 2012].

Некоторые авторы полагают, что у ряпушек Европы имело место и симпатрическое видообразование, и рассматривают как самостоятельные виды весенненерестующих ряпушек из озер Скандинавии и Германии [Svärdson, 1979; Schulz, Freyhof, 2003]. О времени нереста как о видовом критерии мы скажем ниже, а здесь остановимся на морфологических особенностях этих «видов» – между формами, нерестующими в разные сезоны, отмечены различия по целому ряду признаков: количеству позвонков, чешуй в боковой линии, лучей в плавниках, числу жаберных тычинок. Однако эти отличия сами по себе не могут служить критериями вида.

По-видимому, особенности морфологии весенненерестующих ряпушек связаны с особенностями их эмбрионального развития. Так, после вселения ряпушки в одно из озер Норвегии через 80 лет отмечено достоверное уменьшение числа жаберных тычинок в интродуцированной популяции, которая обитала в более холодной воде, чем исходная [Sandlund, 1992]. Через 50 лет после вселения ряпушки в ряд

озер Латвии у вселенцев также уменьшилось число жаберных тычинок, а в озере Alûksnes еще и увеличилось число чешуй в боковой линии [Oreha, Škute, 2009].

Краниологические признаки. Специалисты-остеологи выделяют у сиговых рыб целый ряд признаков, в той или иной степени пригодных для целей таксономии, но наибольшее значение придают пропорциям черепа, в том числе строению челюстного аппарата [Gasowska, 1970; Шапошникова, 1974; Лебедев, 1982б]. Однако для изученных форм европейских сигов либо не удается найти существенных различий в строении черепа [Gasowska, 1970], либо обнаруживаются различия между формами, ранее выделенными на основе внешнеморфологических признаков. Так, краниологические признаки подтверждают дифференциацию сигов Ладожского озера [Шапошникова, 1973], сигов Польши, различающихся по числу жаберных тычинок [Heese, 1992], сигов Центральной Европы (*C.* cf. *lavaretus* и *C.* cf. *oxyrhynchus*) с разной длиной рыла [Schmoll, 1991].

Создается впечатление, что краниологические признаки в значительной степени связаны с внешнеморфологическими, а те, как отмечено выше, во многом определяются условиями обитания. Особенно четко видна связь внешней морфологии и остеологии в случае сигов с разной длиной рыла. Зависимость краниологических признаков от условий обитания экспериментально показана на модельных видах, в частности, на систематически близких к сиговым лососевых рыбах [Balon, 1989; Yurtseva et al., 2010].

Презиготическая репродуктивная изоляция. Для сиговых рыб очень характерны симпатрические формы, различающиеся местом или временем нереста. Подобные формы иногда рассматривают как отдельные виды: так, в Европе описаны эндемичные виды летненерестующего сига, весенненерестующего сига и сига с зимне-весенним нерестом [Kottelat, Freyhof, 2007; Müller, 2007], а также весенненерестующих ряпушек [Svärdson, 1979; Schulz, Freyhof, 2003].

Между тем изучение акклиматизации сигов показало, что эти рыбы с легкостью меняют место нереста. Например, когда сиг, нагуливавшийся в Онежском озере и нерестившийся в его притоке, реке Суне, был вселен в небольшое озеро Вашозеро, лишенное притоков, он стал нереститься непосредственно в водоеме [Новиков, 1959]. И ряпушка из популяции, нерестившейся в притоке норвежского озера Мьёса (Mjøsa), после вселения ее в озеро Осенсьёен (Osensjøen) стала нереститься прямо в озере [Sandlund, 1992].

Время нереста – признак также очень пластичный, и у сиговых он подвержен сильной индивидуальной изменчивости [Андрияшева, 2011]. Так, в озере Констанц (Constance/Bodensee) одна из форм сига по прошествии ряда лет стала нереститься на три недели позже [Nümann, 1972]. А в озере Маджиоре (Maggiore, Central Alpine Region) за 50 лет появилась новая форма с иным временем и местом нереста по сравнению с уже существовавшими там сигами [Douglas, Brunner, 2002].

Кроме того, в литературе имеется много указаний на зависимость сроков нереста сиговых от условий среды, прежде всего от температуры. Так, все три формы сига, населяющие озеро Локнесьёен (Locknesjøen), имеющее преимущественно родниковое питание, нерестятся позже, чем аналогичные формы других озер Швеции [Svärdson, 1979]. Экспериментальные данные также указывают на сильную зависимость времени нереста сиговых рыб от условий внешней среды. Например, в экспериментах по удлинению светового дня удалось добиться задержки нереста у сига из Женевского озера (Lake Geneva) на два месяца [Gillet, 1991].

У других видов рыб, например у лососей, систематически близких сиговым, время нереста тоже зависит от ряда факторов среды [обзор: Pankhurst, King, 2010]. У одного из видов лососевых рыб, кумжи *Salmo trutta*, изменение температурного режима радикально меняло время нереста — с осеннего на зимне-весенний [Махров и др., 2011]. В данном эксперименте кумжу выращивали на родниковой воде при очень небольших изменениях температуры в течение года.

Между тем подобный температурный режим характерен для придонных слоев глубоких озер, где и обитают формы кумжи и сига с зимним или весенним нерестом. Таким образом, представляется весьма вероятным, что эти формы могут возникать под непосредственным влиянием условий среды, а вся совокупность данных указывает на то, что различие в местах или времени нереста отдельных форм сиговых совсем не обязательно свидетельствует о том, что мы имеем дело с разными видами. Более того, генетический анализ подтверждает независимое происхождение форм с весенним и зимним нерестом в разных озерах [Schulz et al., 2006].

Генетическая природа различий во времени нереста показана лишь для местного и чужеродного сигов из озера Мондзее (Mondsee, Австрия) [Wanzenböck et al., 2012]. Однако, несмотря на данный факт, между двумя популяциями отмечена гибридизация [Pamminger-Lahnsteiner et al., 2012].

Судя по всему, презиготическая репродуктивная изоляция не только легко возникает, но и легко разрушается. Так, в озере Валенштадт (Walenstadt, Швейцария) раньше обитало две формы сига – летне- и зимненерестующая. В настоящее время две популяции слились в одну с очень растянутым временем нереста [Ruhle, 1986].

Постзиготическая репродуктивная изоляция. Характерная черта сиговых рыб – высокая выживаемость и плодовитость гибридов первого поколения даже между формами, заведомо относящимися к разным видам. Однако неблагоприятные последствия межвидовой гибридизации все-таки дают о себе знать у гибридов как первого, так и последующих поколений [обзор: Медников и др., 2000].

Так, есть наблюдения, касающиеся высокой смертности икры в одном из шведских озер, куда вселяли сига двух разных форм [Svärdson, 1952]. В другой работе [Kupka, 1948] говорится о полной гибели потомства от скрещивания двух форм сига, описанных как виды (*C. wartmanni coeruleus* и *C. exiguus albellus*) из Цюрихского озера (Lake Zürich) в Швейцарии. В то же время при скрещивании сигов *C. fera* и *C. macrophtalmus* из озера Невшатель (Neuchâtel) было получено жизнеспособное потомство [Steinmann, 1951; Bargetzi, 1960].

В целом явления высокой смертности гибридов на ранних стадиях развития могут быть следствием не генетических различий между формами, а неблагоприятных условий эмбриогенеза. Подтверждением этого можно считать экспериментальные данные, полученные при скрещивании сигов с разной продолжительностью эмбриогенеза и размером икры: авторами работы [Woods et al., 2009] выявлены изменения во времени развития гибридов и показано наличие некоторых морфологических отклонений, но четкой тенденции к снижению жизнеспособности не отмечено.

Длительные наблюдения за репродуктивными взаимоотношениями двух форм сига проведены на озере Севан (Армения), куда с 1924 по 1927 годы завозили оплодотворенную икру сига из Чудского озера и ладожского сига – лудоги. Если в 1952–1953-м годах потомки двух исходных форм отличались друг от друга еще достаточно сильно, хотя и сблизились по некоторым признакам [Маилян, 1954], то в конце 1960-х годов особи с морфологическими признаками «чистых» форм стали редки [Шапошникова, 1971; Решетников, 1980]. В 1986–1987 годах две формы можно было различить только по двум морфологическим признакам. О гибридном происхождении популяции севанского сига свидетельствовал кариологический анализ [Бахум, 1989]. В то же время отмечалась значительная гибель икры и уродства эмбрионов у рыб из группы с промежуточной между исходными формами морфологией [Никитин, 1977]. К началу 21 столетия в озере Севан «образовалась морфометрически сравнительно однородная популяция» [Пипоян и др., 2012. С. 254].

Описанный случай формирования гибридных популяций не уникален: подобную популяцию образовали акклиматизированные сиги, относимые к видам *C. wartmanni* и *C. schinzi* [Dottrens, 1955]. Об интрогрессивной гибридизации разных форм сига сообщают и многие другие авторы [Svärdson, 1979; Ильмаст, Хренников, 2002; Winkler et al., 2011; Vonlanthen et al., 2012]. Таким образом, экспериментальные данные показывают, что постзиготическая репродуктивная изоляция между формами европейского сига, рассматриваемыми некоторыми авторами как виды, отсутствует в большинстве случаев. Постзиготическая изоляция у сиговых отсутствует не только между формами, но и между видами.

Паразитологические данные. Анализ распространения паразитов сиговых рыб позволил заключить, что паразитофауна сиговых Сибири существенно богаче паразитофауны сиговых Европы, причем последняя является производной от сибирской паразитофауны [Bauer, 1970].

В некоторых регионах встречаются, видимо, и относительно недавние переселенцы из Сибири. Так, в бассейне беломорской реки Ковды на кумже обнаружен паразит, характерный для сибирских сиговых, – скребень *Neoechinorhynchus crassus*. Другой типичный для Сибири паразит, нематода *Philonema sibirica*, был обнаружен у ряпушки, сига и лосося в озерах бассейна беломорской реки Кемь, встречается он у ряпушки Кольского полуострова и одного из озер Финляндии [обзор: Барская и др., 2008]. Эта нематода обнаружена также в бессточном озере в бассейне Печоры [Доровских, 2011]. Паразиты – переселенцы из Сибири отмечены и в бассейне Онежского озера [Румянцев, 2007].

Таким образом, паразитологические данные позволяют достаточно уверенно говорить о том, что отдаленные предки сиговых Европы проникли в этот регион из Сибири. Однако эти сведения не могут прояснить ни систематическое положение, ни происхождение отдельных форм сига, поскольку жесткой связи между определенным видом паразита и определенным видом хозяина, как правило, нет (как отмечено выше, скребень, характерный для сибирских сиговых, был обнаружен на кумже). В связи с этим интересен паразит поллана Ирландии –

Proteocephalus pollanicola, который по своим морфологическим особенностям ближе к аналогичному паразиту (*P. exiguous*) сига, а не омуля [Аникиева, 1991]. Однако данный факт нельзя рассматривать как опровержение большей близости поллана к омулю, чем к сигу.

Заключение

Признаки, традиционно используемые в систематике сиговых, – морфологические, экологические, физиологические и другие – весьма пластичны и сильно зависят от условий, в которых обитают рыбы. В связи с этим решение вопроса о наличии сибирских видов сиговых в Европе традиционными методами оказалось затруднительным. Морфологические, паразитологические и палеогеографические данные свидетельствуют о вселении некоторых форм сиговых на север Европы из Сибири по цепи приледниковых водоемов [обзоры: Кудерский, 1987; Митенев, 1998; Svärdson, 1998; Румянцев, 2007]. Однако дискуссии о присутствии в Европе того или иного вида сиговых рыб продолжаются десятилетиями, поскольку разные авторы используют разные диагностические признаки (см. табл.).

Еще труднее оказалось решить другой ключевой вопрос в систематике сигов – что представляют собой их симпатрические формы, различающиеся морфологически и экологически. В литературе отражены три точки зрения. Первая состоит в том, что эти формы представляют собой различные виды, а присутствие их в водоеме – это результат встречного расселения [Svärdson, 1998]. Вторая группа авторов также поддерживает идею о встречном расселении разных форм сига, но считает эти формы внутривидовыми единицами [Правдин, 1954; Шапошникова, 1977; Решетников, 2010]. Сторонники третьей точки зрения доказывают, что разные формы из одного водоема, как правило, принадлежат к одной филогенетической линии и формообразование происходит независимо в каждом водоеме [Østbye et al., 2006].

Похожие проблемы выбора из нескольких вариантов формообразования возникают при анализе разнообразия многих видов рыб [Мина, 1986]. Обычно вопрос решается в ходе кропотливых исследований, которые позволяют обнаружить и изучить разные стадии формообразования и тем самым реконструировать этот процесс. Однако у сигов, как было показано выше, процессы эволюции обычно идут очень быстро, их промежуточные стадии обнаруживаются редко, что затрудняет реконструкцию этих процессов.

Молекулярно-генетические методы помогли решить обе ключевые проблемы систематики сиговых Европы [обзор: Боровикова, Махров, 2009]. Так, показано, что эндемичный сиг-поллан конспецифичен омулю; естественные популяции пеляди и чира обитают только на крайнем северо-востоке Европы; нативные популяции муксуна отсутствуют в Европе; европейская и сибирская ряпушки, видимо, должны быть объединены в один вид. Для европейских сигов более характерно симпатрическое формообразование (см. табл.).

Заметим, что в данном случае не происходит подмены «традиционных» методов молекулярными (которая иногда имеет место, и зачастую неоправданно): речь идет о выяснении филогенетических взаимоотношений между формами, выделенными методами традиционной систематики. Показательно, что, как правило, генетические методы не опровергают

Основные точки зрения на систематику и происхождение сигов Европы

Проблемы	Основные точки зрения		Точка зрения авторов
Основная: сколько видов рода *Coregonus* в Европе (за исключением северо-востока)?	5 видов [Китаев, 2004]; 6 видов [Svärdson, 1998]; 57 видов [Kottelat, Freyhof, 2007]	Сиг и европейская ряпушка [обзоры: Правдин, 1954; Решетников, 1980, 2010]	Сиг, ряпушка и омуль (поллан)
Частные: а) есть ли муксун?	Есть [Китаев, 2004]	Нет [Правдин, 1954; Решетников, 1980]	Нет
б) …сибирская ряпушка?	Есть [Покровский, 1967; Kitaev, 2002]	Нет [Решетников, 1980]	Видовой статус сибирской ряпушки сомнителен
в) …омуль?	Есть, это поллан [Behnke, 1972]	Нет [Решетников, 1980]	Есть
г) …пелядь?	Есть [Svärdson, 1979, 1998]	Нет [Решетников, 1980]	Есть только интродуцированные популяции
д) …чир?	Есть [Svärdson, 1957]	Нет [Решетников, 1980]	Нет
Как произошли симпатрические формы сиговых рыб Европы?	Формообразование происходило аллопатрически [Himberg, 1970; Шапошникова, 1977]	Формы образовывались симпатрически [Østbye et al., 2006]	В большинстве случаев происходило симпатрическое формообразование (исключение – вселение в один водоем форм из разных приледниковых рефугиумов)

данные, полученные другими методами, а позволяют доказать справедливость одной из имеющихся точек зрения.

В заключение отметим, что изучение сиговых рыб дает все новые материалы для понимания закономерностей эволюции. Эта группа является прекрасным модельным объектом для изучения роли фенотипической пластичности в эволюции – интенсивно развивающейся в последние годы области исследований [West-Eberhard, 2003]. Системы сохранения генофонда, определяющие эволюцию большинства высших организмов [Артамонова, Махров, 2008] у сиговых, видимо, менее развиты.

Высокая фенотипическая пластичность и ослабление систем сохранения генофонда (выражающаяся, в частности, в значительной межвидовой гибридизации) позволяет сиговым быстро адаптироваться к условиям обитания. Однако эти же особенности сиговых вызывают затянутость процессов видообразования – генетические барьеры между видами формируются в течение долгого времени.

Авторы глубоко признательны за обсуждение затронутых в статье проблем Я. И. Алексеевой, Л. В. Аникиевой, В. С. Артамоновой, Н. А. Бочкареву, Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. В. Ильмасту, С. П. Китаеву, Л. А. Кудерскому, К. В. Кузищину, В. Я. Первозванскому, Ю. С. Решетникову, В. И. Романову, О. П. Стерлиговой.

Выполнение работы поддержано грантом РФФИ № 11-04-00697-а, программой «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и грантами поддержки молодых ученых МК-2049.2013.4 и МК-2455.2013.4.

Литература

Андрияшева М. А. Генетические аспекты разведения сиговых рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 2011. 640 с.

Аникиева Л. В. Использование морфологических показателей *Proteocephalus pollanicola* (Cestoda: Proteocephalidea) для уточнения происхождения его хозяина – ирландского сига *Coregonus pollan* Thompson // Паразитология. 1991. Т. 25, № 3. С. 228–233.

Артамонова В. С., Махров А. А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования // Совр. проблемы биол. эволюции. М., 2008. С. 381–403.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2008. 168 с.

Бахум Ш. А. Изучение гетерогенности севанских сигов методами морфобиологического и кариологического анализов: автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1989. 29 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент Земледелия, 1916. 563 с.

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 389 с.

Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России: автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: РУДН, 2009. 24 с.

Боровикова Е. А., Гордон Н. Ю., Политов Д. В. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рац. использования и охраны ресурсов Белого моря: материалы IX Междунар. конф. (Петрозаводск, 11–14 окт. 2004 г.). Петрозаводск, 2005. С. 62–66.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus,* Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129, № 1. С. 58–66.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 4. С. 5–18.

Дворянкин Г. А. Озера Соловецкого архипелага: особенности ихтиофауны и состояние промысла // Материалы отчетной сессии СевПИНРО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск. 2005. С. 239–246.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Доровских Г. Н. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та. 2011. 142 с.

Дрягин П. А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22–39.

Ильмаст Н. В. Ряпушка озера Осенсьёен (Норвегия) // Биоразнообразие Европейского Севера: тез. докл. междунар. конф. (Петрозаводск, 3–7 сент. 2001 г.). Петрозаводск. 2001. С. 69.

Ильмаст Н. В., Хренников В. В. Сиговые рыбы озера Пюхяярви и изменения рыбного населения под воздействием интродукции новых видов // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42, № 6. С. 763–767.

Канеп С. В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae) // Вопр. ихтиол. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 610–623.

Китаев С. П. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явлении параллелизма, дивергенции и конвергенции у сиговых и гольцов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2004. 60 с.

Костюничев В. В., Князева Л. М. Создание новых пород сиговых рыб в индустриальных условиях выращивания // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2007. Вып. 336. С. 237–253.

Кудерский Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102–121.

Кузищин К. В., Груздева М. А., Андреева А. П. и др. К вопросу о таксономическом статусе ряпушки (Coregonidae, Osteichthyes) Соловецких островов // Биол. основы изучения, освоения и охраны животно-

го и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: тез. докл. междунар. конф. (Петрозаводск, 6–10 сент. 1999 г.). Петрозаводск. 1999. С. 135–136.

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

Кузнецов В. В. Определение видовой принадлежности и биометрическое исследование молоди сиговых рыб в дельте Печоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 50–58.

Лебедев В. Г. Происхождение и систематическое положение нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982а. Вып. 183. С. 58–70.

Лебедев В. Г. Остеологическая характеристика нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982б. Вып. 190. С. 102–107.

Лукаш Б. С. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Водлозера // Рыбное хозяйство Карелии. 1939. Вып. 5. С. 121–148.

Маилян Р. А. Систематика севанских сигов // Изв. АН АрмССР. 1954. Т. 7, № 9. С. 37–46.

Марченко Л. П. Ряпушка оз. Имандра // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера: матер. семинара (Петрозаводск, 23–25 янв. 1980 г.). Петрозаводск. 1981. С. 74–75.

Махров А. А., Артамонова В. С., Сумароков В. С. и др. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Серия биол. 2011. № 2. С. 178–186.

Медников Б. М., Шубина Е. А., Мельникова М. Н. Сиговые рыбы: новый механизм репродуктивной изоляции // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61, № 4. С. 393–399.

Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карело-Финского отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 292–306.

Мина М. В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Митенев В. К. К истории формирования пресноводной фауны паразитов рыб Европейского Севера России // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск, 1998. С. 34–49.

Никитин А. А. Некоторые вопросы морфологии сиговых интродуцированных в водоемах Киргизии // Ихтиол. и гидробиол. исследования в Киргизии. Фрунзе. 1977. С. 101–109.

Новиков П. И. О нахождении сигов балтийско-морского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР. 1951. № 1. С. 89–91.

Новиков П. И. Озеро Вашозеро // Озера Карелии. Петрозаводск. 1959. С. 312–318.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.

Пипоян С. Х., Киракосян Л. А., Туниев С. Б. Особенности изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Coregonidae) оз. Севан // Труды Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316, № 3. С. 254–265.

Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.

Попов И. Ю., Сендек Д. С. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб.: СПб ФИЕТ РАН, 2003. С. 172–189.

Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.

Правдин И. Ф. О ладожском рипусе (*Coregonus albula* infraspecies *ladogae* Pravdin) и онежском кильце (*Coregonus albula* infraspecies *kiletz* Michajlowsky) // Изв. ВНИОРХ. 1939. Т. 21. С. 251–270.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

Решетников Ю. С. (ред.). Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.

Решетников Ю. С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Акт. проблемы совр. ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 62–87.

Романов В. И. Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибирский экол. журн. 2000. № 3. С. 293–303.

Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 252 с.

Сендек Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus,* L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Вост. Фенноскандии. Петрозаводск. 2005. С. 135–147.

Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 769–781.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 11, вып. 4. С. 575–586.

Шапошникова Г. Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера // Вопр. ихтиол. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 43–65.

Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 749–768.

Шапошникова Г. Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 78–86.

Balon E. K. The epigenetic mechanisms of bifurcation and alternative life-history styles // Alternative Life-History Styles of Animals. Dordrecht. 1989. P. 467–501.

Bargetzi J.-P. Application de méthods d'analyse biochimique á un problème taxonomique: les coregones du lac de Neuchâtel // Schweizer Zeitschrift für Hydrol. 1960. Vol. 22. P. 641–758.

Bauer O. N. Parasites and diseases of USSR coregonids // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 267–278.

Behnke R. J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board. Canada. 1972. Vol. 29. P. 639–671.

Bernatchez L., Wilson C. C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 431–452.

Bittner D., Excoffier L., Largiader C. R. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 2152–2167.

Borovikova E. A., Alekseeva Ya. I., Schreider M. J. et al. Morphology and genetics of the ciscoes vendace (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // Acta Ichthyologica et Piscatoria. Vol. 43. P. 183–194.

Dottrens E. Acclimatation et hybridation des Coregones // Revue Suisse de Zoologie. 1955. Vol. 62. Suppl. P. 101–118.

Dottrens E. Systématique des Coregones de l'Europe occidentale basée sur une étude biometrique // Revue Suisse de Zoologie. 1959. Vol. 66. P. 1–66.

Douglas M. R., Brunner P. Biodiversity of Central Alpine Coregonids (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management // Ecol. Appl. 2002. Vol. 12. P. 154–172.

Douglas M. R., Brunner P. C., Douglas M. E. Evolutionary homoplasy among species flocks of Central Alpine *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) // Copeia. 2005. P. 347–358.

Etheridge E. C., Adams C. E., Bean C. W. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori Coregonus* taxa? // J. Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 387–407.

Etheridge E. C., Bean C. W., Maitland P. S., Adams C. E. Morphological and ecological responses to a conservation translocation of powan (*Coregonus lavaretus*) in Scotland // Aquatic Conserv. 2010. Vol. 20. P. 274–281.

Freyhof J., Schöter C. The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes: Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin // J. Fish Biol. 2005. Vol. 67. P. 713–729.

Gasowska M. Coregonids classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland) // Ann. Zool. 1964. Vol. 22. P. 413–419.

Gasowska M. Osteological analyses of the forms of the species *Coregonus lavaretus* (L.) from Poland and their relationship to forms from other places // Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 209–217.

Gillet C. Egg production in a whitefish (*Coregonus shinzi palea*) brood stock: Effects of photoperiod on timing of spawning and quality eggs // Aquat. Living Resour. 1991. Vol. 4. P. 33–39.

Heese T. Systematics of Polish populations of European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), based on skill osteology // Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39. P. 491–500.

Himberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some north European coregonids // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. 1970. P. 219–250.

Hudson A. G., Vonlanthen P., Seehausen O. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population // Proc. R. Soc. B. 2011. Vol. 278. P. 58–66.

Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L. et al. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Mol. Ecol. 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.

Järvi T. H. Über die Arten und Formen der Koregonen s. str. in Finnland // Acta zool. fenn. Vol. 5. Helsingforsiae: Societas pro fauna and flora Fennica, 1928. 259 p.

Kitaev S. P. Vendace of Lakes Mjøsa and Osensjøen (Norway) – *Coregonus sardinella* Valenciennes? // Coregonid. Internat. Symposium on the Biol. and Management of Coregonid Fishes: abstract book (Rovaniemi, Finland, 26–29 August 2002). 2002. P. 24.

Kottelat M., Bogutskaya N. G., Freyhof J. On the migratory Black Sea lamprey and the nomenclature of the ludoga, Peipsi and ripus whitefishes (Agnatha: Petromyzontidae; Teleostei: Coregonidae) // Zoosystematica Rossica. 2005. Vol. 14. P. 181–186.

Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. 2007. 646 p.

Kupka E. Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Koregonen (Felchen) // Revue Suisse de Zoologie. 1948. Vol. 55. P. 285–293.

Lindsey C. C. Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. P. 1497–1506.

Lindsey C. C. Factors controlling meristic variation // Fish physiology. Vol. XI, part B. San Diego etc. 1988. P. 197–274.

Müller R. The re-discovery of the vanished "Edelfisch" *Coregonus nobilis* Haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland // Advanc. Limnol. 2007. Vol. 60. P. 419–430.

Nümann W. The Bodensee: effects of exploitation and eutrophication on the salmonid community // J. Fish. Res. Board. Canada. 1972. Vol. 29. P. 833–847.

Oreha J., Škute N. Morphological characteristics of local populations of European vendace *Coregonus albula* (L.) of some lakes of Latvia during 50 years // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. 2009. Vol. 63. P. 271–278.

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

Pamminger-Lahnsteiner B., Winkler K. A., Wanzenböck J., Weiss S. Does segregated spawning time prevent the introgression of stocked whitefish species into native species? A morphometric and genetic study in Lake Mondsee, Austria // Advanc. Limnol. 2012. Vol. 63. P. 197–208.

Pankhurst N. W., King H. R. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture // J. Fish Biol. 2010. Vol. 76. P. 69–85.

Perelygin A. A. Genetic variability of proteins in the populations of vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) // Nordic J. Fresh. Res. 1992. Vol. 67. P. 99.

Ruhle Ch. Ergebnisse bisheriger Abklärungen über die systematische Beziehung zwischen Sommeralbeli und Winteralbeli (*Coregonus lavaretus* (L.)) im Walensee // Schweizer. Zeitschrift für Hydrol. 1986. Vol. 48. P. 145–152.

Sandlund O. T. Differences in the ecology of two vendace populations separated in 1895 // Nordic J. Fresh. Res. 1992. Vol. 67. P. 52–60.

Sandlund O. T., Museth J., Taugbøl T., Østbye K. Population characteristics of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in a 30 years old river reservoir: Løpsjøen, SE Norway // Advanc. Limnol. 2007. Vol. 60. P. 205–212.

Schmoll A. Der Schädel mitteleuropaischer Koregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*) // Bonn Zool. Beitr. 1991. Bd. 42. P. 75–91.

Schulz M., Freyhof J. Coregonus fontanae, a new spring-spawning cisco from Lake Stechlin, northern Germany (Salmoniformes: Coregonidae) // Ichthyol. Explor. Freshwaters. 2003. Vol. 14. P. 209–216.

Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R. et al. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany // J. Fish Biol. 2006. Vol. 68. P. 119–135.

Steinmann P. Monographie der schweizerischen Koregonen // Schweizer. Zeitschrift für Hydrol. 1951. Vol. 13. P. 54–155.

Svärdson G. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gill rakers // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1952. Vol. 33. P. 204–232.

Svärdson G. The Coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1957. Vol. 38. P. 267–356.

Svärdson G. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1979. Vol. 57. P. 1–95.

Svärdson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // Nordic J. Fresh. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.

Todd T. N. Environmental modification of gill raker number in coregonine fishes // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1998. Vol. 50. P. 305–315.

Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A. G. et al. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // Nature. 2012. Vol. 482. P. 357–363.

Vonlanthen P., Roy D., Hudson A. G. et al. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) // J. Evol. Biol. 2009. Vol. 22. P. 498–514.

Wanzenböck J., Pamminger-Lahnsteiner B., Winkler K., Weiss S. J. Experimental evaluation of the spawning periods of whitefish (*Coregonus lavaretus* complex) in Lake Mondsee, Austria // Advanc. Limnol. 2012. Vol. 63. P. 89–97.

West-Eberhard M. J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford University Press, Inc., 2003. 794 p.

Winkler K. A., Pamminger-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // Mol. Ecol. 2011. Vol. 20. P. 456–472.

Woods P. J., Müller R., Seehausen O. Intergenomic epistasis causes asynchronous hatch times in whitefish hybrids, but only when parental ecotypes differ // J. Evol. Biol. 2009. Vol. 22. P. 2305–2319.

Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // J. Appl. Ichthyol. 2010. Vol. 26. P. 307–314.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Боровикова Елена Александровна
научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия,152742
эл. почта: elenalex1@yandex.ru

Махров Александр Анатольевич
научный сотрудник
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: makhrov12@mail.ru
тел.: 89036667215

Borovikova, Elena
I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia,
e-mail: elenalex1@yandex.ru

Makhrov, Alexander
A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninskij pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: makhrov12@mail.ru
tel.: 89036667215

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 116–125

УДК 599.323.43

К ИЗУЧЕНИЮ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS AGRESTIS* L.) В КАРЕЛИИ

Э. В. Ивантер, И. А. Леонтьев

Петрозаводский государственный университет

Анализируются многолетние (1958–2012) материалы по размножению и экологической (половой и возрастной) структуре популяции темной полевки (*Microtus agrestis* L.) на северо-западе России. Установлено, что период репродукции у этого вида в регионе начинается в первых числах апреля и продолжается до сентября. За это время перезимовавшие самки приносят два-три, а молодые из ранних выводков до двух и даже трех выводков за сезон. В популяции темных полевок присутствует несколько сезонных генераций молодых, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении. Сеголетки ранних выводков отличаются быстрым ростом и развитием и почти поголовно размножаются в год рождения. Молодые, появившиеся на свет в июне и позднее, в основном созревают лишь после зимовки. Первые обеспечивают рост популяции в текущем году, а вторые – основу позднелетнего и осеннего поголовья на следующий год. Размер выводка – от 2 до 10 (в среднем 5,7 ± 0,2), что несколько выше соответствующих показателей более южных районов. Эмбриональная смертность составляет около 2 %, постэмбриональная – около 20 %. Интенсивность и сроки размножения меняются по годам в зависимости от экологических условий и численности популяций. Отмеченный возрастной полиморфизм популяции способствует ее устойчивости и функционирует как механизм популяционной авторегуляции.

К л ю ч е в ы е с л о в а: темная полевка, популяция, эмбрион, генерация, семенник, матка.

E. V. Ivanter, I. A. Leontiev. ON THE STUDY OF THE REPRODUCTION AND ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE FIELD VOLE (*MICROTUS AGRESTIS* L.) POPULATION IN KARELIA

Long-term (1958–2012) materials on the reproduction and ecological (sex and age) structure of the field vole (*Microtus agrestis* L.) population in Northwest Russia are analysed. The breeding season in this species in the region begins early in April and lasts until September. During this time, the over-wintered females produce two or three litters, and the young from the early litters produce up to two or even three litters. The field vole population comprises several seasonal generations of the young, differing in the rates of growth and development, and the scope of participation in breeding. Juveniles from early litters of the year are noted for rapid growth and development, and almost all of them breed in the year of birth. The young born in June or later mainly mature only after a winter. The former ensure the population growth in the current year, and the latter are the basis for the late summer and autumn population of the next year. Litter size is 2 to 10 (with an average of 5.7 ± 0.2), which is slightly higher than the values in southerner areas. Embryonic mortality is about 2 %, postembryonic – around 20 %. The intensity and timing

of breeding vary among years depending on the environmental conditions and the consolidated population abundances. The population age polymorphism contributes to its stability, and acts as a mechanism of the population self-regulation.

K e y w o r d s: *Microtus agrestis*, population, embryo, generation, testis, uterus.

Введение

Темная полевка в населении мелких млекопитающих таежного северо-запада России по численности и степени доминирования занимает третье место. Соответственно, велико и разнообразно биоценотическое значение этого вида. Тем не менее он по-прежнему остается изученным совершенно недостаточно. В данном сообщении, подводящем итоги более чем полувековых исследований (1958–2011 гг.) в Карелии, мы попытались восполнить этот пробел, по крайней мере в отношении наименее исследованных аспектов экологии темной полевки – размножения и возрастно-половой структуры популяции.

Как известно, исследования подобного рода неизбежно сталкиваются с необходимостью поиска надежных методов определения возраста животных. Решать эту проблему пришлось и нам. В итоге мы остановились на использовании в качестве основных возрастных критериев одонтологических и краниометрических особенностей, а весовые показатели и размеры тимуса применяли лишь как вспомогательные [Ивантер, 1975]. На основе этих признаков нам удалось выделить взрослых, а в пределах группы прибылых – четыре последовательных генерации молодых полевок: I – родившиеся в конце апреля – начале мая (первый помет зимовавших самок), II – родившиеся во второй половине мая – начале июня (второй помет зимовавших животных), III – родившиеся в конце июня – июле (третий помет зимовавших и первый – прибылых самок раннего рождения), IV – родившиеся в августе-сентябре (в основном второй выводок прибылых первой генерации и первые два выводка прибылых второй генерации, а также некоторая часть молодых из третьего и четвертого выводков перезимовавших самок).

Результаты и обсуждение

Общая продолжительность репродуктивного периода у темной полевки Карелии, по-видимому, такая же, как у рыжей [Ивантер, Жигальский, 2000; Ивантер, 2008]. Размножение начинается, в зависимости от хода весны, в середине или самом конце апреля, т. е. в те же сроки, что и в других частях ареала [Заблоцкая, 1957; Грибова, 1959; Реймерс, 1966; Breed, 1969; Myllymaki, 1970, 1971; Марвин, Турьева, 1979; Ануфриев, 1994]. В марте семенники самцов имеют длину 8,5–9 мм, в апреле 8,8–10,7, в мае 10,6–12,2, в июне 12,2–15,6, в июле 9,8–12,4, в

Таблица 1. Состояние половой системы и участие в размножении самцов и самок темной полевки

Месяц	Число исследованных зверьков	Характеристика половой системы самцов			Доля самцов со сперматогенезом, % от общего числа	Число самок			
		Длина семенника, мм	Длина семенных пузырьков, мм	Вес двух семенников, мг		беременных	кормящих	рожавших	без следов размножения
Зимовавшие									
Апрель	27	9,8 (8,8–10,7)	12,1 (9–13,8)	423 (295–565)	100	1	–	–	4
Май	39	11,5 (10,6–12,2)	14,0 (12,6–14,9)	742 (686–812)	100	2	1	–	–
Июнь	38	13,4 (12,2–15,6)	15,1 (11–18,6)	854 (350–1300)	100	13	3	4	–
Июль	41	11,5 (9,8–12,4)	13,5 (8–19,8)	636 (480–864)	100	19	5	4	–
Август	19	12,0 (11,4–12,6)	12,4 (7–14,5)	650 (510–720)	100	7	1	1	–
Прибылые ранние									
Июнь	58	8,3 (6,5–10,0)	5,3 (2,1–9,3)	297 (161–394)	35,7	22	3	3	11
Июль	180	9,2 (4,5–12,5)	10,2 (3,3–15,5)	480 (162–816)	60,9	63	7	11	10
Август	100	10,8 (8–12,6)	13,2 (6,9–17,5)	752 (535–1068)	86,8	54	5	11	1
Сентябрь-октябрь	49	6,2 (4,1–7,2)	4,1 (1,9–5,1)	173 (53–243)	16,7	12	12	13	1
Прибылые поздние									
Июль	64	7,6 (4,5–10,5)	5,3 (2,9–9)	285 (18–568)	12,5	2	–	1	13
Август	139	6,3 (2,7–10,9)	3,7 (0–7,8)	178 (32–391)	28,6	7	–	1	17
Сентябрь	149	6,2 (3,0–10,4)	4,2 (0–10)	436 (19–315)	10,9	3	1	5	18
Октябрь	107	3,0 (3,1–4,2)	–	65 (16–115)	0	2	1	4	32

августе 11,4–12,2, в сентябре 9,4–10,1. Приблизительно так же изменяется вес семенников и длина семенных пузырьков (табл. 1, рис. 1). В марте герминативный эпителий семенных канальцев находится в стадии пассивного сперматогенеза (появляются сперматоциты обоих порядков и сперматиды), а в апреле-мае у всех исследованных самцов отмечен активный сперматогенез: в семенных канальцах обнаружены зрелые сперматозоиды. Судя по размерам семенников и придаточных желез, способность к оплодотворению сохраняется у взрослых животных вплоть до сентября, но интенсивность сперматогенеза резко снижается.

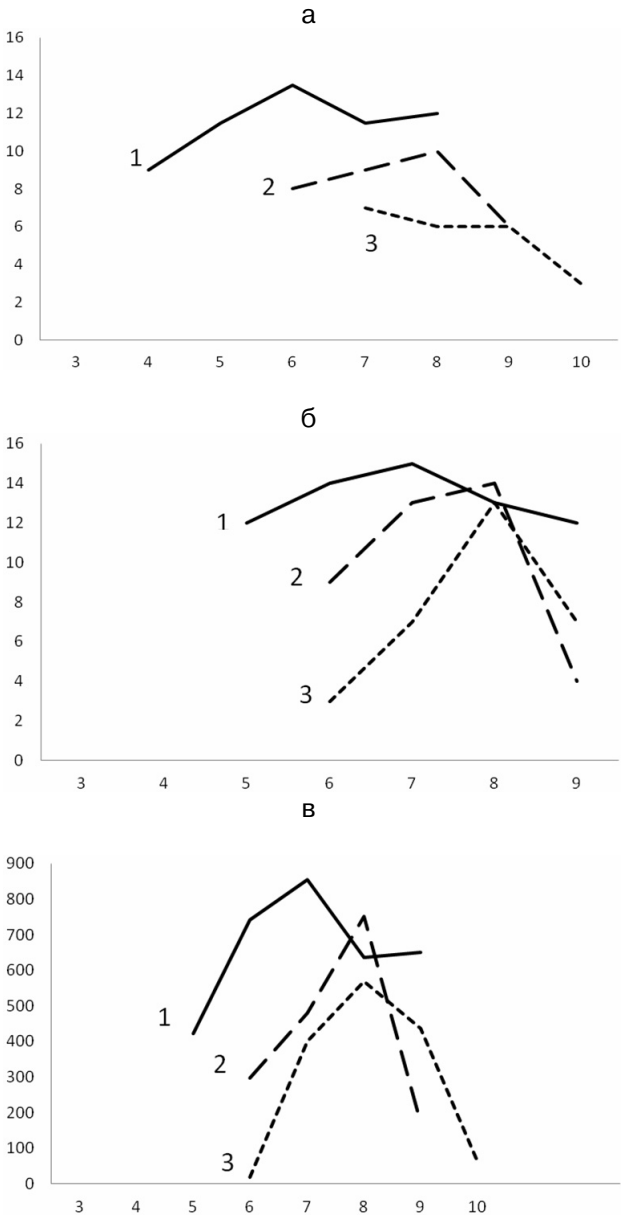


Рис. 1. Изменение длины семенника (а), семенных пузырьков (б) и веса двух семенников (в) у темных полевок разного возраста

Взрослые беременные самки отлавливались с конца апреля (самая ранняя дата 19.04.2002), а первые кормящие – в первой декаде мая (4.05.1989). В июне беременные самки составляли 74 %, а лактирующие – 13 % (см. табл. 1). У остальных самок (13 %) лактация совмещалась со второй беременностью. В июле-августе размножение зимовавших самок продолжается с прежней интенсивностью. В нем участвуют все особи данной возрастной группы, причем в июле они приносят третий, а в августе – четвертый выводок. В основном это заключение основывается на косвенных данных, поскольку плацентарные пятна исчезают у темных полевок довольно быстро и не позволяют судить о числе генераций. Учитывая продолжительность беременности, составляющую у этого вида 18 дней, а лактации – 14 дней [Breed, 1969], а также отсутствие в наших летних сборах взрослых самок без следов размножения, можно предполагать, что каждая зимовавшая самка, доживающая до конца репродуктивного периода, успевает принести за это время до четырех, а иногда и пяти пометов. Правда, это касается очень небольшого числа зверьков, поскольку основная их часть уже к концу июля вымирает и, соответственно, исчезает из уловов. В Финляндии самки дают за сезон до семи выводков с интервалом в 20 дней [Myllymai, 1970, 1971].

Первые молодые зверьки отловлены в последней декаде мая (самые ранние даты 23.05.1965, 28.05.1967, 27.05.1992 и 24.05.2002), причем уже во второй половине июня более 70 % сеголеток I генерации принимало участие в размножении (см. табл. 1), а одна из самок, добытая 27.06.1966, заканчивала кормление первого выводка и была уже беременна вторично. Вес их в это время достигает 19–36 г, а длина тела 86–100 мм. Прибылые II генерации появляются на свет в конце мая – начале июня и в июне еще не размножаются (вес 12–22,7 г). Размеры гонад и состояние герминативного эпителия свидетельствуют о начальной стадии гаметогенеза. Самки имеют тонкую девственную матку диаметром около 2 мм, длина рогов 10–16 мм, но в яичнике уже появляются крупные полостные фолликулы размером 0,6–0,8 мм. Вслед за этим наступает течка. Стенки матки набухают и утолщаются, появляется складчатость, половое отверстие расширяется, края его набухают и покрываются слизью. В июле среди самок этого возраста размножалось 50 % (первая беременная самка была добыта 3.07.1966), в августе – 90 %. Последние выявления беременных и кормящих

самок-сеголеток приходятся на середину октября (12 и 18.10.1951). Зимовавшие самки заканчивают размножение на один-полтора месяца раньше.

В июне у молодых самцов II генерации (вес 16,7–22,5 г) длина семенников не превышает 7–8 мм, герминативный эпителий 1–3-рядный и в извитых канальцах отсутствуют зрелые сперматозоиды. В июле у них начинается активный сперматогенез (эпителий становится многослойным, в просвете канальцев масса сперматозоидов, длина семенников 9–12 мм, вес 400–730 мг), охватывающий до 50 % самцов. В августе сперматогенез отмечен у 74 %, а в сентябре – у половины прибылых самцов II генерации. Их вес к этому времени достигает 31–41 г.

Таким образом, прибылые полевки ранних выводков, родившиеся до середины июня, успевают принести за лето и осень один-два, а некоторые и три выводка, и участие их в размножении достигает 100 % (у самцов меньше). Сеголетки более поздних выводков (III и IV генерации) в год рождения обычно не созревают и начинают размножаться лишь весной следующего года. Из общего числа исследованных молодых самок данной возрастной группы (216 экз.) признаки размножения обнаружены только у 22 (10,2 %), причем большинство из них размножалось осенью. Приблизительно так же редко созревают в год рождения самцы поздних выводков. Из 334 молодых самцов этого возраста сперматогенез обнаружен лишь у 35, или 10,5 % (см. табл. 1).

Половое созревание молодых полевок связано со скоростью их роста. Зверьки первых выводков растут очень быстро, причем высокая скорость роста в равной мере характерна и для гнездового и для послегнездового периодов жизни (рис. 2). Это видно из сравнения начального веса полевок разных генераций. Средний вес зверьков первого и второго выводков в первый месяц их появления в уловах составлял 22,5 г, тогда как у сеголеток поздних выводков – 16,1 г. Тот же результат дает сравнение по минимальному весу. Самые мелкие сеголетки ранних выводков весили 11,9–19,5 г, а поздних генераций – 8,3–13,5. Следовательно, полевки ранних периодов рождения покидают гнездо при весе в среднем на 4–9 г больше, чем зверьки поздних выводков. Рост в послегнездовой период также зависит от времени рождения. Если самцы и самки I генерации за четыре месяца самостоятельной жизни прибавляют в весе в среднем 14,5 г, II генерации – 17,3 г, то III и IV – 9,9 и 6,0, т. е. растут в два-три раза медленнее (см. рис. 2).

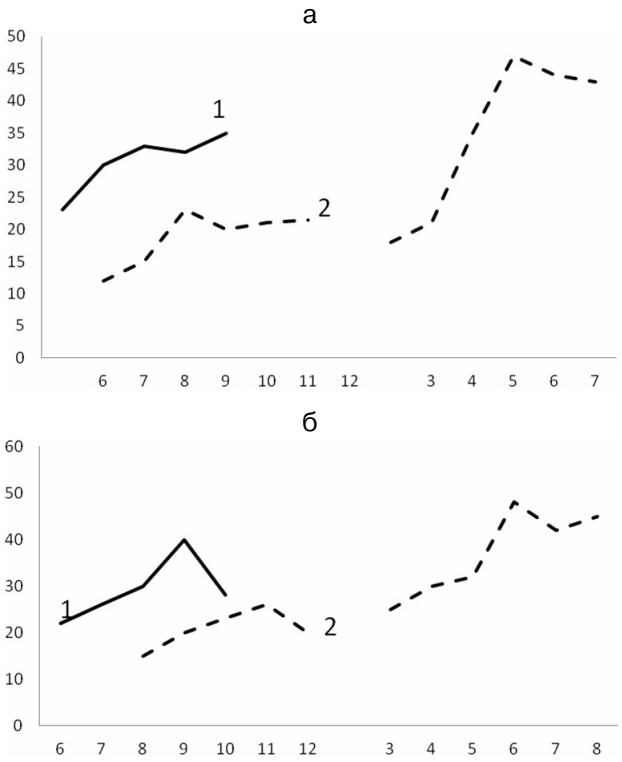


Рис. 2. Весовой рост самок (А) и самцов (Б) темных полевок разного времени рождения:

1 – ранние; 2 – поздние

Таким образом, в популяции темных полевок присутствует несколько сезонных генераций, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении (табл. 2 и 3). Сеголетки ранних выводков развиваются очень быстро. Уже в месячном возрасте они становятся половозрелыми и поголовно размножаются в год рождения. Они обеспечивают рост населения к осени текущего года, поскольку во второй половине лета размножение популяции происходит в основном за их счет. Уже в июне 42–45 % размножающихся самок составляют сеголетки, в июле их почти 80, в августе – 85, в сентябре-октябре – 100 %. Отсюда следует, что зимовавшие особи дают не более четверти родившихся в данный сезон молодых полевок, а остальную массу прибылых приносят сеголетки ранних выводков. Это подтверждает следующий расчет. Если каждые 100 взрослых самок дадут за сезон 3 выводка по 7 детенышей в каждом, то всего они произведут 2100 молодых (без учета смертности прибылых и взрослых полевок). Из них два первых выводка, т. е. около 700 самок-сеголеток, созреют в год рождения и принесут не менее двух пометов из 5,5–6,0 детенышей в каждом, т. е. еще не менее 8000. Общее число прибылых составит, следовательно, около 10 100, из которых 79 % воспроизводят сеголетки ранних выводков.

Таблица 2. Участие в размножении самок темной полевки разного возраста (относительное количество размножающихся самок, % от общего числа самок данного возраста, отловленных за месяц)

Возрастная группа	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего с признаками размножения
Зимовавшие	100	100	100	100	–	–	100
Прибылые:							
ранние	–	70,6	92,4	92,3	57,1	29,1	68,3
поздние	–		16,6	16,6	15,4	10,2	14,7
Самки всех возрастов	100	85,3	69,7	69,6	36,2	19,6	61

Таблица 3. Возрастной состав размножающихся самок темной полевки (относительное количество самок разных возрастных групп, % от общего числа)

Месяц	Общее число размножающихся самок	Зимовавшие	Прибылые	
			ранние	поздние
Май	3	100	–	–
Июнь	36	38,9	61,1	–
Июль	83	25,3	74,7	–
Август	67	10,4	79,2	10,4
Сентябрь	13	7,7	69,3	13,0
Октябрь	10	–	30,0	70,0
За весь сезон размножения	212	21,7	70,3	8,0

Молодые, появившиеся на свет позднее (из июльских и августовских пометов зимовавших самок, а также потомство прибылых), за небольшим исключением созревают лишь после зимовки. Им также принадлежит важная роль в поддержании численности популяции. Составляя основу позднелетнего и осеннего поголовья, они определяют численность вида весной будущего года.

Сроки окончания размножения зависят от плотности популяции. В годы быстрого нарастания численности и максимальной осенней плотности (1957, 1963, 1966–1967, 1982, 1990, 2010) оно заканчивалось раньше, а при низких темпах репродукции и невысокой численности к концу сезона размножения (1949, 1958, 1960, 1965, 1972, 1979–1981, 1991–1996, 2000–2008) – позднее.

Размер выводка, судя по числу эмбрионов (табл. 4), колеблется от 2 до 10 и составляет в среднем 5,65 ± 0,18. Это несколько выше плодовитости вида в более южных районах (популяции, занимающие центральные части ареала) и близко к показателям для большинства северных (периферических) популяций [Грибова, 1959; Попов, 1960; Лапинь, 1963; Башенина, 1968; Большаков, 1969; Айрапетьянц, 1970; Ивантер, 1975; Ануфриев, 1994]. Относительно высокая плодовитость северных популяций широко распространенных видов призвана компенсировать повышенную здесь смертность зверьков и в конечном итоге способствует резкому увеличению их численности при благоприятных условиях, что в свою очередь ведет к расширению диапазона занимаемых биотопов и расширению ареала.

Показатель асимметрии распределения зимовавших самок по числу эмбрионов составляет, по нашим данным, 0,05, а у молодых – 0,06. Это говорит о стабилизации плодовитости на относительно высоком уровне и поддержании этого тренда отбором [Ивантер, 1975].

Плодовитость самок зависит от возраста и увеличивается вместе с ним (см. табл. 4). У прибылых самок поздних периодов рождения среднее число эмбрионов на одну самку равно 4,0; у самок II генерации – 5,1; I генерации – 5,6; у взрослых – 6,9. Размер выводка изменяется и по сезонам. У зимовавших самок он больше в июле и меньше весной и в конце лета, а у прибылых закономерно падает от начала лета к осени.

Эмбриональная смертность, рассчитанная по разности между средними показателями числа эмбрионов и числа плацентарных пятен, составляет у зимовавших самок 3,4 % (по эмбрионам средняя величина выводка 7,06; по плацентарным пятнам – 6,80). Прямые наблюдения дают близкие цифры. Резорбирующиеся зародыши

Таблица 4. Вариации величины выводка у темных полевок Карелии (1972–2011 гг.)

Месяц	Общее число беременных самок	Количество самок (экз.) с числом эмбрионов										Среднее число эмбрионов на одну самку; в скобках – распределение по рогам матки (правый + левый)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Зимовавшие												
Май-июнь	23	1	–	–	3	3	3	8	3	–	2	6,4 ± 0,5 (3,4 + 3,3)
Июль	24	–	1	1	–	3	7	4	4	3	1	6,6 ± 0,3 (3,8 + 3,1)
Август	6	–	–	–	–	1	3	1	–	1	–	6,5 ± 0,6 (4,5 + 2,3)
Май-август	63	1	1	1	3	7	13	13	7	4	3	6,5 ± 0,2 (3,7 + 3,1)
Прибылые ранние												
Июнь	24	–	2	3	2	3	7	7	3	1	–	6,2 ± 0,4 (4, 0+ 2,2)
Июль	77	–	1	2	10	26	17	9	7	3	2	5,8 ± 0,5 (3,2 + 2,3)
Август	68	1	3	4	18	14	14	10	1	2	1	5,3 ± 0,3 (2,8 + 2,4)
Сентябрь-октябрь	25	–	–	4	10	6	3	1	–	1	–	4,6 ± 0,5 (2,3 + 2,2)
Июнь-октябрь	194	1	6	13	40	59	57	27	11	7	–	5,7 ± 0,3 (3,0 + 2,2)
Прибылые поздние												
Август-октябрь	20	–	–	5	7	3	5	–	–	–	–	4,4 ± 0,5 (2,1 + 1,8)
Всего	277	4	7	19	50	69	75	40	18	11	3	5,65 ± 0,18 (3,09 + 2,56)

обнаружены у 5 из 43 (11,6 %) исследованных самок, у них рассасывалось 2,5 % зародышей (5 из 203). У прибылых I генерации отстающие в росте эмбрионы отмечены у 4 % самок (3 из 75) и общая доля резорбции составила 1,1 % (4 эмбриона из 365). У прибылых II генерации автолиз охватывает 10,8 % самок (4 из 37) и подсчет резорбирующихся зародышей дал величину 1,8 % (4 из 227). Почти такая же цифра получается при сопоставлении среднего числа эмбрионов (5,28) и плацентарных пятен (5,18) – 1,9 %. Подсчет резорбирующихся эмбрионов по рогам матки показывает, что эмбриональная смертность затрагивает в основном левый рог, где диспропорция между средним числом эмбрионов и плацентарных пятен в 5 раз больше. Этим можно объяснить некоторую неравномерность распределения эмбрионов по рогам матки: в правом их бывает несколько больше, чем в левом (см. табл. 4).

О масштабах постэмбриональной смертности молодых в первые дни жизни дают представление следующие показатели. Средний размер выводка с еще слепыми детенышами оказался равен (по 13 гнездам) 5,51 (от 3 до 11), а с уже прозревшими и самостоятельно передвигающимися (9 гнезд) – 4,8 (3–8). Если принять средний выводок при рождении равным 6,04 (осенние выводки из расчета исключены), то в первую половину гнездовой жизни гибнет около 9, а во вторую – 13 % детенышей. Общая смертность молодых за время нахождения в гнезде составляет, по этим данным, около 18 %. Однако на самом деле она гораздо выше, поскольку мы не учитываем выводки, гибнущие целиком.

Интенсивность и сроки размножения темной полевки меняются по годам в зависимости от метеорологических условий и исходной численности популяции. При этом главной переменной является не разовая плодовитость самок и даже не степень участия взрослых в размножении, а скорость полового созревания молодняка, число и размер выводков, которые успевают принести за сезон репродукции зимовавшие и прибылые самки. В годы с ранней весной, особенно если они следуют за длительной депрессией численности (1951, 1957, 1963, 1966, 1970, 1974, 1982, 1986, 1990, 2001 и 2009), размножение начинается рано и в первых (основных) фазах проходит весьма интенсивно. В нем, помимо взрослых животных, самое активное участие принимают молодые ранних периодов рождения. К концу июня молодые зимовавшие самки успевают принести по два выводка, а прибылые – по одному; в июле они дают еще один помет. В результате численность популяции резко возрастает, что вызывает компенсаторное включение авторегуляторного торможения репродукции. Поэтому, если размножение начинается рано и проходит активно, оно, как правило, и рано заканчивается. Наоборот, в годы с поздней весной и поздним началом размножения, особенно при высокой исходной численности весеннего поголовья, размножение полевок завершается поздно и характеризуется низкой интенсивностью и особенно слабым участием в нем прибылых животных. Ярким примером могут служить 1953–1956, 1958–1962, 1968–1975, 1992–2000 и 2002–2008 гг. Отличительной чертой этих депрессионных лет было, с одной стороны, значительное сокращение числа выводков у зимовавших и ранних прибылых самок, вследствие чего численность популяции возрастала к осени очень медленно, почти без участия в размноже-

нии прибылых, а с другой – затянутое позднее размножение популяции, проходившее с некоторым участием самок III и даже IV генераций.

Обратная связь между интенсивностью весеннего и осеннего размножения темных полевок проявляется достаточно отчетливо. Позднее и вялое весенне-летнее размножение обусловливает низкую численность популяции во второй половине лета, что в свою очередь стимулирует позднее размножение, в известной мере компенсирующее превалирование смертности над рождаемостью и способствующее сохранению популяции к весне следующего года. Налицо популяционная авторегуляция численности, механизм которой представляется нам следующим образом. При низкой весенней плотности популяции размножение ее разблокировано, начинается рано и проходит с большой интенсивностью. Это приводит к резкому подъему численности к концу лета, и в ответ на высокую плотность населения включаются механизмы, тормозящие осеннее размножение. При благоприятных условиях зимовки численность весеннего поголовья на следующий год остается высокой, в связи с чем размножение блокируется, проходит в более поздние сроки и с низкой интенсивностью. Следствием этого оказывается снижение плотности популяции в августе, стимулирующее позднее размножение. Вся эта цепь явлений находится под контролем не только плотности популяции, но и внешних факторов. Ранняя, теплая весна, определяя активное весеннее размножение, вызывает эффект, аналогичный действию низкой исходной плотности. С другой стороны, метеорологические условия могут вмешиваться в действие авторегуляторных механизмов и изменять их направление. Например, в 1967 г., несмотря на высокую исходную численность поголовья, весеннее размножение, протекавшее в исключительно благоприятных условиях, началось рано и проходило очень активно. Благоприятная весна оказала в этом случае решающее влияние на воспроизводство популяции. Точно так же и позднее осеннее размножение происходит только в том случае, когда помимо низкой численности ему способствуют благоприятные внешние условия, увеличивающие «емкость угодий».

Резюмируя все вышеизложенное, следует еще раз подчеркнуть, что численность популяции темных полевок определяется комплексом взаимосвязанных экзогенных и эндогенных (внутрипопуляционных) факторов, каждый из которых отвечает за разные этапы движения численности. Благоприятные внешние (и прежде всего весенние) условия стимулируют размножение и определяют подъем численности, а внутрипопуляционные – тормозят размножение и вызывают депрессию. Вместе с тем неблагоприятные внешние условия могут усугубить авторегуляторное торможение, а авторегуляция – заблокировать влияние благоприятной весны. Организация популяции (в широком понимании К. Петрусевича [Petrusewicz, 1966]) выступает в этом случае в качестве посредника и смягчающего буфера, воспринимающего, преломляющего и интегрирующего действие внешних условий на популяцию полевок, и обеспечивает тем самым ее относительную стабильность и целостность.

Сезонная динамика возрастного состава популяции темной полевки характеризуется следующими особенностями (рис. 3, табл. 5). В марте-мае улов состоит исключительно из перезимовавших взрослых особей, относящихся к поздним (III и IV генерации) выводкам прошлого года. В самом начале июня появляются сеголетки, доля которых равномерно увеличивается к осени (в %): в июне – 69,8; июле – 84,3; августе – 90,6; сентябре – 98; октябре-декабре – 100.

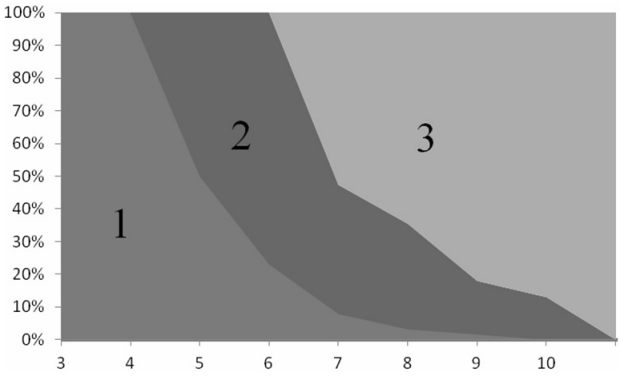


Рис. 3. Сезонные изменения возрастного состава популяции темной полевки по данным отлова:
1 – зимовавшие; 2 – прибылые ранние; 3 – прибылые поздние

Выше уже говорилось о том, что разные сезонные генерации полевок различаются скоростью роста, сроками полового созревания и различным участием в размножении. К этому можно добавить, что и продолжительность их жизни неодинакова. Наиболее быстро развивающиеся зверьки I и II генераций (родившиеся до середины июня) имеют самый короткий срок жизни (3–4 месяца) и вымирают от раннего физиологического старения одновременно с перезимовавшими. В первые два месяца они растут особенно интенсивно (этот процесс сопровождается заметным увеличением тимуса), а в дальнейшем рост замедляется (см. рис. 2) и тимус исчезает. Зверькам этих возрастных групп принадлежит ведущая роль

Таблица 5. Возрастной и половой состав популяции темной полевки в Карелии по данным учетов в 1958–2012 гг.

Месяц	Число прибылых ранних выводков			Число прибылых поздних выводков			Число зимовавших			Общее число зверьков	Относительное количество зверьков (% от общего числа)		
	абс.	из них самцы, %	*x*□	абс.	из них самцы, %	*x*□	абс.	из них самцы, %	*x*□		зимовавших	прибылых ранних	прибылых поздних
Март	–	–	–	–	–	–	3	66,6	0,3	3	100	–	–
Апрель	–	–	–	–	–	–	10	70,0	1,6	10	100	–	–
Май	–	–	–	–	–	–	9	66,6	1,0	9	100	–	–
Июнь	30	46,6	0,5	–	–	–	13	46,2	0,1	43	30,0	70,0	–
Июль	102	73,5	22,6	37	64,8	1,5	26	72,0	2,2	165	15,7	61,8	22,5
Август	45	57,8	1,1	61	67,2	7,2	11	54,5	0,1	117	9,4	38,6	52,0
Сентябрь	15	46,7	0,1	72	73,6	16,1	2	100	2,0	89	2,2	16,9	82,9
Октябрь	12	41,7	0,3	78	51,3	0,05	–	–	–	90	–	13,2	86,8
Ноябрь	–	–	–	1	100	1,0	–	–	–	1	–	–	100
Декабрь	–	–	–	14	21,4	4,6	–	–	–	14	–	–	100
Всего	204	62,2	13,2	263	61,6	14,8	74	64,4	6,7	541	13,7	31,7	48,6

в поддержании численности популяции. Их потомство составляет основу позднелетнего поголовья, от численности и состояния которого зависит плотность населения вида весной следующего года. Вместе с тем полевки раннего рождения характеризуются повышенной смертностью [Шварц, 1959; Шварц и др., 1964; Chitty, 1964]. Это можно отнести на счет перенапряжения обменных процессов в связи с быстрым ростом и развитием [Ивантер и др., 1985], а также с активным участием в размножении, но, возможно, связано с ранним физиологическим старением весенних поколений грызунов [Шварц и др., 1964].

Совершенно иная картина вырисовывается при изучении зверьков, родившихся во второй половине лета. Темп их роста гораздо ниже, и к осени они достигают лишь немногим более половины веса зверьков первых весенних генераций. Зимняя смертность полевок позднего рождения незначительна. Возможно, мелкие размеры и физиологическая (в том числе и половая) незрелость зверьков этих генераций делает их более стойкими к неблагоприятным зимним условиям. Но имеет значение и то, что зимой создается более стабильная экологическая обстановка, способствующая успешному перезимовыванию животных. В течение зимы полевки не растут и не развиваются, но весной у них начинается бурный рост, в результате которого за два месяца (с апреля по июнь) они почти удваивают свой вес (с 23–30 до 50–52 г). Почти одновременно с возобновлением роста зимовавших полевок происходит половое созревание, и они приступают к размножению. Последний взрослый самец добыт 6.09.1964. Следовательно, максимальная продолжительность жизни у зверьков позднелетнего рождения достигает 13–14 месяцев. В результате быстрого отмирания зимовавших полевок и зверьков первых (весенне-летних) поколений осенне-зимняя популяция в высшей степени однородна и состоит из прибылых, родившихся во второй половине лета и осенью. Эта популяция перезимовывает, весной дает первое, а затем и последующие поколения молодых и в конце лета и осенью полностью вымирает.

Рассмотренные особенности возрастной структуры населения темной полевки имеют важное адаптивное значение. Возрастная полиморфность популяции способствует ее целостности, устойчивости к широкому диапазону разнообразных условий и предохраняет популяцию от гибели в случае серьезных, но кратковременных неблагоприятных воздействий. При значительном уроне, нанесенном одной из генераций, другая способна восполнить этот ущерб более быстрым созреванием и интенсивным размножением. Вместе с тем скорость развития и роста животных не фиксирована строго наследственно и может сильно варьировать, в том числе и приспособительно [Шварц и др., 1964]. При низкой численности популяции процесс раннего полового созревания может захватывать большую долю молодых полевок, а при переуплотнении – меньшую. Таким образом, интенсивность созревания и размножения молодняка служит главным регулятором численности популяции при изменении ее плотности и воздействии внешних факторов.

Соотношение полов, если судить по отловленным животным, существенно изменяется в пользу самцов (см. табл. 5). Это наблюдается во всех возрастных группах, в том числе и у прибылых поздних периодов рождения. Последнее обстоятельство не позволяет отнести указанную диспропорцию на счет различной подвижности зверьков разного пола в связи с размножением. Возможно, количественное доминирование самцов имеет место не только в уловах, но и в популяции и является адаптивным ответом на

ситуацию высокой численности (основная часть коллекционных сборов, естественно, относится именно к таким периодам). Однако четкой картины здесь не наблюдается. В группе полевок ранних выводков (I и II генерации) в годы высокой численности самцы составляли 64,9 %, а в годы низкой численности – 57,5 %. У зверьков поздних выводков соотношение обратное: в годы высокой численности самцов 60,0 %, в годы низкой – 63,1 %. У зимовавших полевок преобладание самцов особенно заметно в годы низкой численности (76,0 % против 53,6 %). Отмеченные соотношения можно объяснить преимущественной гибелью самцов (у молодых поздних выводков) и увеличением их рождаемости (у ранних прибылых) по мере роста численности популяции. Эти процессы обнаружены в замкнутых лабораторных и диких популяциях грызунов многими авторами [Максимов, 1948; Brown, 1953; Southwick, 1955; Hoffman, 1958; Сахно, 1959; Petrusewicz, 1960; Кубанцев, 1972] и чаще всего рассматриваются в качестве одного из механизмов адаптивной регуляции численности. Что же касается зимовавших полевок, то у них возрастание отлова самцов в годы низкой численности, очевидно, связано с увеличением активности в период размножения. При низкой плотности популяции размеры индивидуальных участков у самок увеличиваются, они более разобщены, и самцам в поисках партнера для спаривания приходится передвигаться гораздо больше, чем в годы высокой численности.

Литература

Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // В кн.: Звери Ленинградской области. Л. 1970. С. 134.

Ануфриев В. М. Темная (пашенная) полевка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II, ч. 1. СПб.: Наука, 1994. С. 254–263.

Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. пед. ин-та, 1968. Т. 52. С. 3–44.

Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 71. Свердловск. 1969.

Грибова З. А. К экологии пашенной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Тр. ВНИИОЗ. М., 1959. Вып. 18.

Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедн. Т. 1. М. 1957.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.

Ивантер Э. В. К изучению популяционной организации политипического вида на северном пределе ареала (на примере рыжей полевки) // Уч. Зап. ПетрГУ. 2008. № 1. С. 39–64.

Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. А. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Кубанцев Б. С. О половом составе популяций у млекопитающих // Журн. общ. биол. 1972. Вып. 33. Ч. 2.

Лапинь И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига. 1963.

Максимов А. А. О соотношении полов в популяции серой полевки (*Microtus arvalis* Pallas) // Изв. АН СССР. Сер. биол. М., 1948. Т. 1.

Марвин М. Я., Турьева В. В. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск, 1979. С. 133–144.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань. 1960. 468 с.

Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири // М.-Л.: Наука, 1966. 420 с.

Сахно И. И. Влияние агротехнических мероприятий на соотношение полов и плодовитость некоторых мышевидных грызунов на полях Луганской области // Зоол. журн. 1959. Т. 38. № 12. С. 1856–1868.

Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Мат-лы по фауне Приобского Севера и ее использованию. 1959. С. 304.

Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. С. 417–433.

Breed W. G. Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*) // J. Reproduct. and Fertility. Vol. 18. 1969.

Brown R. Z. Social behavior, reproduction and population changes in the hous mousw (*Mus musculus* L.) // Ecol. monogr. Vol. 23. 1953.

Chitty D. Animal numbers and behaviour // Fish and Wildlife. 1964. Vol. 30. P. 267–280.

Hoffman R. S. The role of reproduction and mortality in population fluctions of voles (*Microtus*) // Ecol. monogr. Vol. 28. 1958.

Myllymaki A. Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public Series A 58. 1970.

Myllymaki A. Introduction to population ecology and its applications to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public Series A 63. 1971.

Petrusewicz K. Some regularities in Male and Female numerical dynamic in mice populations // Acta theriol., 4.8. 1960.

Southwick C. H. Regulatory mechanism of House mouse populations: social behavior affecting litter survival // Ecology. 1955. Vol. 36.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивантер Эрнест Викторович
декан эколого-биологического факультета, зав. кафедрой зоологии и экологии, член-корр. РАН, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185000
эл. почта: ivanter@petrsu.ru

Ivanter, Ernest
Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ivanter@petrsu.ru

Леонтьев Иван Алексеевич
аспирант кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185000
эл. почта: falco_87@mail.ru

Leontiev, Ivan
Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: falco_87@mail.ru

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 126–132

УДК 631.452

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОСИСТЕМНЫХ ФУНКЦИЙ ЛЕСОВ

М. А. Орлова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

В статье дан краткий анализ концепции мозаичности лесного биогеоценотического покрова, предложена и обоснована элементарная единица, на уровне которой реализуются взаимосвязи между растительностью и почвой – элементарный биогеоареал (ЭБГА). На многочисленных примерах бореальных лесов показано, что ЭБГА является элементарным провайдером таких экосистемных функций, как формирование плодородия почв и биогеохимических циклов. На примере функции формирования плодородия почв демонстрируется, что информативными показателями, отражающими взаимосвязи «растения – почва» на уровне ЭБГА, являются динамические свойства почв (кислотность, содержание азота, доступные для биоты соединения элементов питания и др.).

К л ю ч е в ы е с л о в а: лесной биогеоценотический покров, биосферные и экосистемные функции, элементарный провайдер, элементарный биогеоареал, плодородие почв, динамические свойства.

M. A. Orlova. ELEMENTARY UNIT OF THE FOREST BIOGEOCENOTIC COVER FOR INVESTIGATION OF FOREST ECOSYSTEM FUNCTIONS

The article gives a brief analysis of the concept of the forest biogeocoenotic cover mosaic. The elementary unit for investigation of soil-plant relationships – elementary biogeorange (EBGR), is suggested and substantiated. Numerous examples from boreal forests show that EBGR is an elementary provider of ecosystem functions such as soil fertility formation and biogeochemical cycle regulation. The example of soil fertility formation is used to demonstrate that the informative parameters for soil-plant relationships at the EBGR level are the soil dynamic properties (soil acidity, nitrogen, nutrient compounds available to the biota, etc.).

K e y w o r d s: forest biogeocoenotic cover, biosphere and ecosystem functions, elementary provider, elementary biogeorange, soil fertility, dynamic properties.

В настоящее время в экологии активно развиваются представления о взаимосвязях между биоразнообразием и экосистемными функциями/услугами [Schwartz et al., 2000; Ricketts, 2004; Bunker et al., 2005; Phillpott et al., 2009]. Для оценки этих взаимосвязей необходима идентификация провайдеров («поставщиков») экосистемных функций [Kremen, 2008]. Часто в качестве таких провайдеров рассматриваются популяции отдельных ключевых видов [Luck et al., 2003]. Биота – это, бесспорно, индуктор всех процессов, определяющих экосистемные функции. Однако, с нашей точки зрения, элементарный провайдер той или иной функции – это элементарная единица целостного биогеоценотического покрова, включающая как био-

тические, так и абиотические компоненты во всех взаимосвязях [Лукина и др., 2010а, б; Орлова и др., 2011; Лукина, 2013; Орлова, 2013].

Растительность и почва связаны потоками энергии и вещества и совместно с животными и микроорганизмами формируют целостный лесной биогеоценотический покров, который является провайдером биосферных функций. Биогеоценотический покров – это совокупность биогеоценозов определенного участка земной поверхности или планеты в целом. На планетарном уровне биогеоценотический покров составляет биосферу [Сукачев, 1964].

Взаимодействие «биота – почва» регулирует такие биосферные и экосистемные (биогеоценотические) функции, как формирование плодородия почв, биогеохимический круговорот и др. Для оценки этих функций первостепенной задачей является развитие представлений об иерархии пространственных уровней, на которых реализуются взаимосвязи «растительность – микроорганизмы – животные – почвы», и выявление отражающих эти взаимосвязи информативных параметров [Орлова и др., 2011; Лукина, 2013; Орлова, 2013]. При этом ключевой проблемой является определение уровня элементарного провайдера экосистемных функций.

Цель данной статьи – предложить и обосновать элементарный провайдер экосистемных функций формирования плодородия лесных почв и биогеохимических циклов, выявить информативные параметры, отражающие взаимосвязи «почва – растительность».

Элементарный провайдер экосистемных функций

Широко известными базовыми концепциями мозаичности лесных биогеоценозов и их отдельных компонентов являются лесные элементарные почвенные ареалы В. М. Фридланда [1986], лесная парцелла Н. В. Дылиса [1969], ценобиотическая микрогруппировка Л. Г. Раменского [1938], тессера Ханса Йенни [Jenny, 1958], тессера Л. О. Карпачевского [1977].

Лесной элементарный почвенный ареал (ЭПА). Согласно представлениям В. М. Фридланда, в лесу распространены спорадически-пятнистые ЭПА, обладающие гомогенным почвенным фоном, который осложнен пятнами предельных структурных элементов (ПСЭ). ПСЭ не рассматриваются как элементарные почвенно-географические объекты, поскольку обязаны своим происхождением биоте; они сформированы недавними нарушениями, включая ветровалы, а также обусловлены действием функционирующих древесных растений. Однако весь комплекс ПСЭ и «гомогенного фона» представляет собой лесной почвенный покров в сукцессионном развитии, а «гомогенный почвенный фон» отражает лишь часть почвенного лесного покрова.

Парцеллярная структура лесного биогеоценотического покрова. Н. В. Дылис обосновал целесообразность выделения уровня парцеллы – внутрибиогеоценотической единицы лесных биогеоценозов. В лесах с выраженной вывально-мозаичной структурой выделяются древесная парцелла и парцелла «окна». В настоящее время на значительных территориях доминируют таежные леса, в которых эта мозаика не выражена, часто выделяются подкроновые и межкроновые пространства лишь с некоторыми элементами вывально-мозаичной структуры. При этом следует заметить, что парцеллы не являются однородными. Так, в почвенных и растительных компонентах древесных парцелл можно различить отчетливые структуры, приуроченные к стволам деревьев, серединам и краям крон [Карпачевский, 1999; Орлова и др., 2003; Никонов и др., 2006; Лукина и др., 2008]. Почвенный и растительный компоненты парцеллы «окна» более мозаичны: можно идентифицировать зарастающие мхами и кустарничками стволы вываленных ранее деревьев, пятна бугров и западин, зеленомошные, лишайниковые, мелкотравные, высокотравные, папоротниковые компоненты биогеоценозов, подрост древесных растений, оказывающий специфическое воздействие на почвы.

Тессера Ханса Йенни. Х. Йенни выделил тессеру как элемент ландшафта, включающий почву, растительность, почвенную биоту. За тессеру он предложил принимать единицу произвольной площади и формы, которая удобна для тех или иных целей.

Тессера Л. О. Карпачевского. Л. О. Карпачевский развивал понятие тессеры как почвенного компонента парцеллы. В пределах тессеры он выделял микрозоны: приствольная, середины и края кроны.

Ценобиотические микрогруппировки Л. Г. Раменского. Л. Г. Раменский выделял ценобиотические микрогруппировки, являющиеся результатом специфического воздействия определенных растений на внешние условия. Эти растения, «поселившись и заняв известную площадь, так сильно влияют на режимы воздушной и почвенной среды, что в значительной мере вытесняют некоторые другие виды и уживаются с видами, для которых эти – вновь созданные – условия благоприятны» [Раменский, 1971. С. 240].

Таким образом, ЭПА В. М. Фридланда отражает лишь часть почвенного лесного покрова; парцелла Н. В. Дылиса включает в себя атмосферу, растительность, почву и почвенную биоту, однако не является элементарной единицей биогеоценоза; тессера Х. Йенни включает все элементы биогеоценоза, но имеет искусственные границы; микрогруппировка Л. Г. Раменского относится к растительному компоненту; тессера Л. О. Карпачевского включает почвенный компонент.

По нашим представлениям, элементарная единица лесного биогеоценотического покрова как элементарный провайдер экосистемной функции должна отвечать трем требованиям. Эта единица должна: 1) быть неделимой, наименьшей, основной для оценки той или иной функции; 2) включать все взаимосвязанные компоненты биогеоценоза (атмосферу, почву, растительность, почвенную биоту); 3) формировать базовый уровень в иерархии пространственных единиц лесного биогеоценотического покрова.

Учитывая все изложенное, для исследования взаимосвязей «растительность – почва», регулирующих экосистемные функции, в качестве элементарной единицы биогеоценотического покрова, на уровне которой эти взаимосвязи реализуются, мы предлагаем рассматривать элементарный биогеоареал (ЭБГА). Площади, формы, а также название ЭБГА определяются по доминирующим растениям, т. е. по растительному компоненту, который соответствует понятию ценобиотической микрогруппировки Л. Г. Раменского. Идентификация и оценка вклада элементарных единиц покрова могут быть проведены на основе картографирования растительного покрова в масштабе 1:100 [Лукина и др., 2010а]. Продолжительность существования как древесных, так и межкроновых ЭБГА определяет тесноту связей между отдельными компонентами лесных биогеоценозов. ЭБГА – структурно-функциональная единица лесного биогеоценотического покрова, являющаяся элементарным провайдером экосистемных функций, таких как формирование плодородия почв, регулирование биогеохимических циклов.

Для типологии ЭБГА предлагается два уровня: 1 – типы ЭБГА, 2 – группы типов ЭБГА. Идентификация единиц первого уровня проводится на основе видов растений-доминантов. В случаях древесных ЭБГА на первом месте дается название вида древесного растения, а далее – названия видов/родов напочвенного покрова. Выделение единиц групп типов ЭБГА целесообразно проводить с учетом вида-доминанта древесных растений, доминирующих жизненных форм сосудистых растений напочвенного покрова (кустарнички, травы), классов/подклассов мхов и лишайников на уровне целого отдела.

Информативные показатели взаимосвязей «растительность – почва»

Для выявления информативных показателей взаимосвязей «растительность – почва» целесообразно охарактеризовать основные механизмы влияния растений на почву. К ним относятся [Nihlgard, 1971; Карпачевский, 1977; Hobbie 1992; Lovett, 1992; Berkvist, Folkeson, 1995; Binkley, Giardina, 1998; Лукина, Никонов, 1996]:

- химическое выветривание горных пород;
- перераспределение осадков, света, тепла и элементов питания;
- поступление элементов питания с опадом (растительный опад является связующим звеном между растительностью и плодородием почв. Вследствие этого большое значение имеет понятие качества опада, которое включает два компонента: элементы питания и вторичные метаболиты – полифенолы, танины, лигнин, а в случае с деревьями также стволовые и кроновые воды;
- разложение и минерализация органического вещества, формирующегося из растительных остатков разного качества;
- поглощение элементов питания;
- формирование ВПК.

Почва даже рассматривается как «расширенный фенотип растений» [Van Breemen, Fienzi, 1998]. Существование связей между составом растительных сообществ, почвенной биоты и плодородием почв на уровне биогеоценозов, которые выражаются в формировании трех типов гумуса (мор, модер и мулль), в настоящее время не может вызывать сомнений. Тип гумуса обусловлен качеством растительного опада и связанным с ним составом почвенной биоты и может изменяться в ходе эволюции и сукцессии. Открытым остается вопрос о существовании таких связей в лесных экосистемах разных типов, но со сходным типом гумуса и внутри биогеоценозов.

Наиболее информативными показателями взаимосвязей «растения – почва» как на уровне биогеоценоза, так и внутри биогеоценотических структур являются динамические показатели плодородия почв. Диагностическим критерием плодородия почв является качество опада, включающее в себя два компонента – элементы питания и вторичные метаболиты [Berg, 2000]. Различные виды растений формируют опад раз-

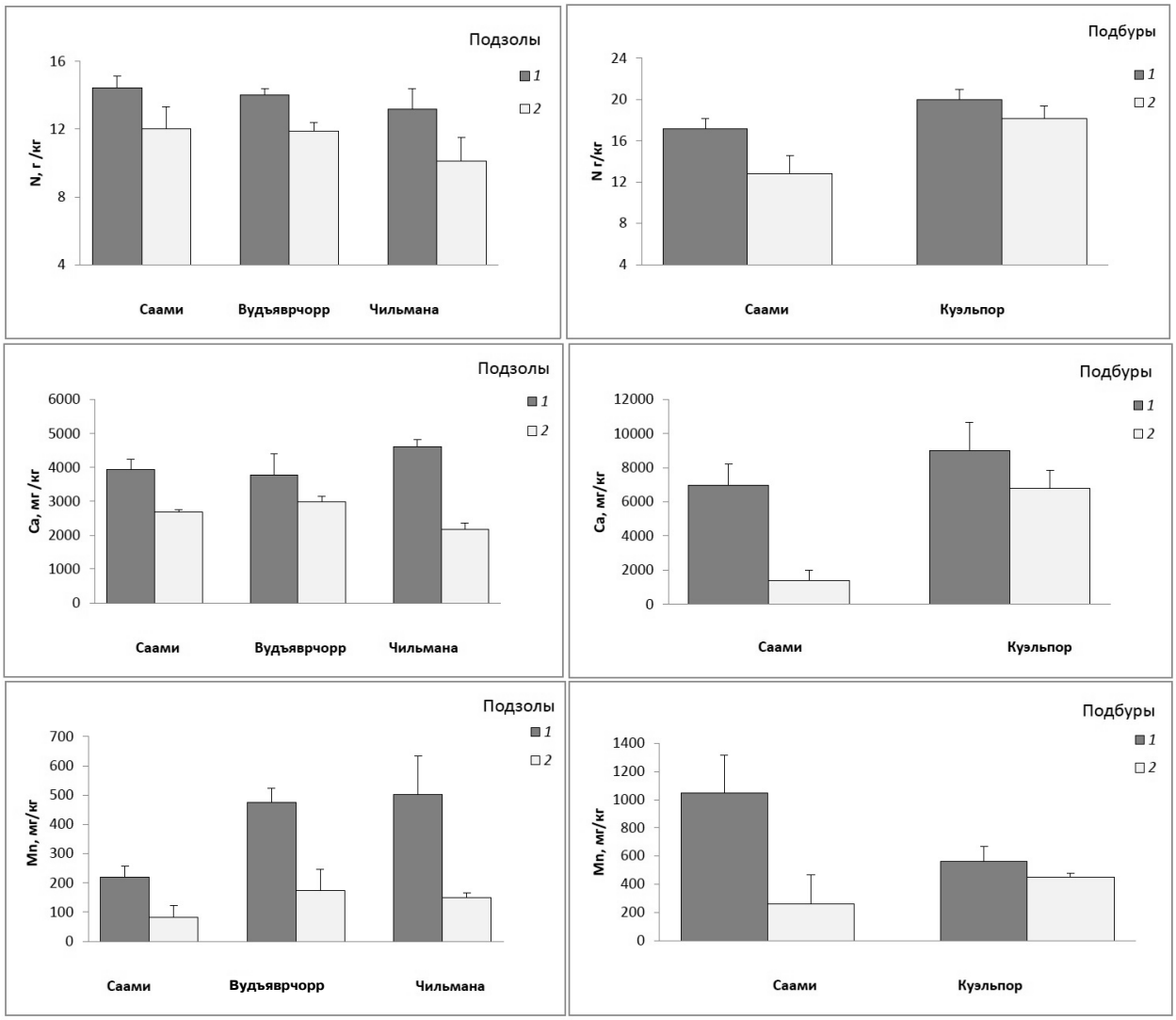


Рис. 1. Содержание азота, кальция и марганца в органогенных горизонтах (О) почв еловых лесов Хибинских гор. ЭБГА: *1* – еловый кустарничково-зеленомошный, *2* – кустарничково-зеленомошный. Содержание азота и марганца в подбурах Куэльпора показано для органогенных горизонтов ельника разнотравного, содержание кальция – для органогенных горизонтов ельника мелкотравно-кустарничково-зеленомошного [Орлова и др., 2012]

личного качества. Потенциально доступными для растений формами элементов питания являются водорастворимые, обменные и часть органических соединений [Read, 1983; Орлов, 1985; Барбер, 1988; Ильин, 1991; Nasholm et al., 1998]. Содержание доступных для биоты соединений элементов питания, обусловленное влиянием опада растений разного состава, регулирует скорость разложения органического вещества: если на начальных стадиях разложения (разложение целлюлозы) накопление азота и фосфора способствует этому процессу, то на стадии лигнина данные элементы оказывают обратное воздействие из-за угнетения грибов белой гнили. При этом кальций способствует разложению органического вещества на всех стадиях из-за стимуляции роста грибов белой гнили. Накопление марганца также оказывает стимулирующее воздействие на разложение органического вещества из-за увеличения содержания фермента Mn-пероксидазы, отвечающего за разложение лигнина.

Проведенные нами исследования лесных почв Мурманской области, северной Карелии и Республики Коми (Печоро-Илычский заповедник) с учетом различных ЭБГА позволили получить представление о взаимосвязях между растительностью и почвами и идентифицировать новые факторы влияния растений на почву [Орлова и др., 2011, 2012, 2014; Орлова, 2013]. К таким факторам относятся не только состав опадающих органов доминирующих растений, возраст и размер деревьев, но также строение и плотность их крон.

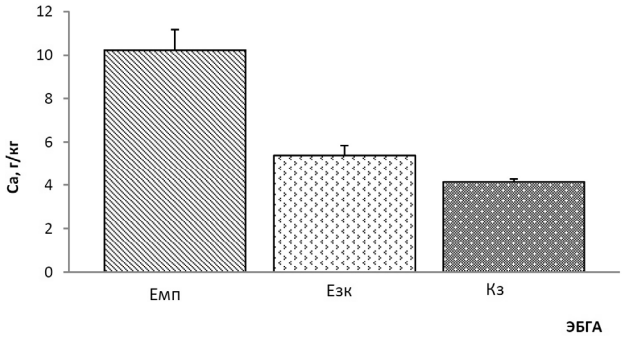


Рис. 2. Содержание доступных соединений кальция в органогенных горизонтах почв ельника зеленомошно-кустарничкового (Мурманская обл.). ЭБГА: Емп – еловый мертвопокровный (без растительности в напочвенном покрове, с низкой плотной кроной), Езк – еловый зеленомошно-кустарничковый (с высокой кроной), Кз – кустарничково-зеленомошный [Орлова и др., 2011]

Результаты наших исследований показали, что в лесных биогеоценозах выражена пространственная изменчивость плодородия почв, связанная с влиянием растительности [Лукина и др., 2010б]. В ельниках кустарничково-зеленомошных, широко распространенных в тайге, как на равнинных, так и на горных территориях, самыми высокими концентрациями и запасами общего азота, доступных соединений кальция и марганца характеризуются органогенные горизонты почв еловых кустарничково-зеленомошных ЭБГА (рис. 1) по сравнению с межкроновыми кустарничково-зеленомошными [Орлова, 2012; Orlova et al., 2013]. Объясняется это высоким содержанием малоподвижных, не способных к ретранслокации внутри дерева кальция и марганца в опадающей хвое. Нами показано, что строение крон и возраст елей также влияют на уровень накопления элементов питания и вторичных метаболитов. Органогенные горизонты почв ЭБГА с мертвопокровным пространством под высоковозрастными деревьями елей с низкой кроной характеризуются более высоким содержанием элементов питания по сравнению с ЭБГА, формируемыми молодой елью с высоко поднятой кроной и содержащими в напочвенном покрове кустарнички и зеленые мхи (рис. 2). Это обусловлено прежде всего количеством осадков, проникающих под ели с разным строением крон. Низкие плотные кроны пропускают значительно меньше осадков, что препятствует выносу элементов питания и вторичных метаболитов (полифенолов, танинов). К тому же интенсивность света, проникающего под такие кроны, значительно ниже, и это предохраняет от разрушения хромофорные системы – полифенолы [Горбачева и др., 2006], что способствует секвестрированию азота и других элементов питания. Сходные закономерности показаны нами на примере других позднесукцессионных видов (рис. 3), таких как пихта [Лукина и др., 2010б; Орлова, 2013].

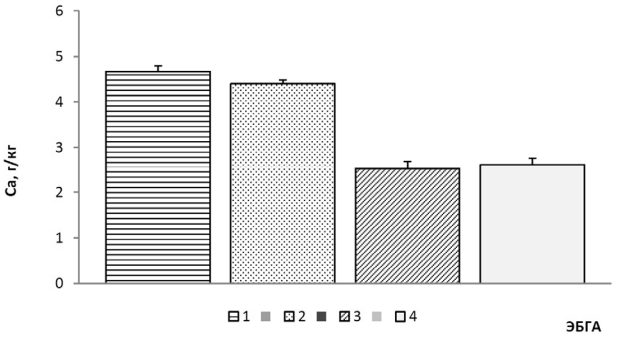


Рис. 3. Содержание кальция в органогенных горизонтах почв ельников папоротниковых. ЭБГА: 1 – еловый черничный середина кроны, 2 – пихтовый черничный середина кроны, 3 – кедровый мертвопокровный середина кроны, 4 – зеленомошно-черничный (Печоро-Илычский заповедник, Республика Коми)

Органогенные горизонты почв сосново-лишайниково-кустарничковых ЭБГА также характеризуются более высоким содержанием доступных соединений элементов питания по сравнению с лишайниковыми и кустарничково-лишайниковыми (рис. 4), однако этот эффект выражен слабее, чем в еловых и пихтовых ЭБГА. Это связано с менее плотной кроной деревьев и поступлением опада, характеризующегося более низким, по сравнению с пихтой и елью, содержанием элементов питания [Лукина и др., 2010б]. Наши исследования также показывают, что наиболее бедны элементами питания лишайниковые ЭБГА, тогда как появление бореальных кустарничков в напочвенном покрове приводит к увеличению содержания доступных соединений элементов питания.

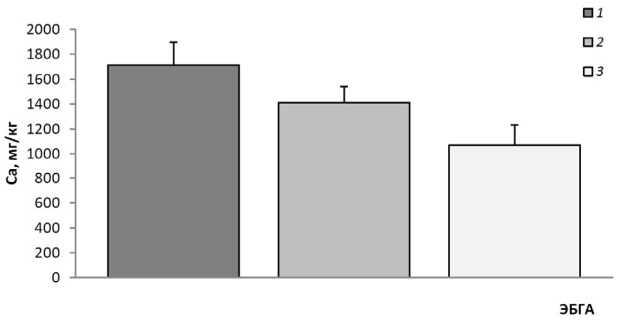


Рис. 4. Содержание доступных соединений кальция в органогенных горизонтах почв сосновых лесов Лапландского заповедника (Мурманская область). ЭБГА: *1* – сосновый лишайниково-кустарничковый, *2* – кустарничково-лишайниковый, *3* – лишайниковый [Орлова, 2013]

Береза также влияет на уровень плодородия почв: почвы березовых кустарничково-зеленомошных ЭБГА богаче элементами питания, чем кустарничково-зеленомошных (рис. 5), но сопоставимы с почвами разнотравных ЭБГА с более высоким содержанием элементов питания в опаде по сравнению с опадом кустарничков и зеленых мхов.

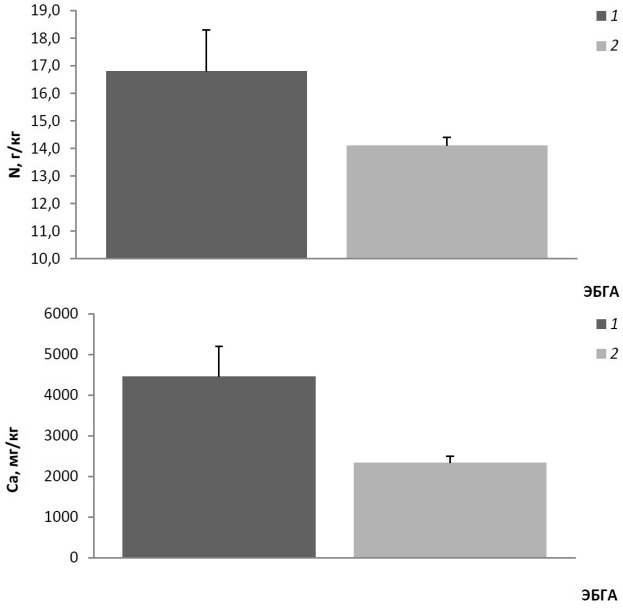


Рис. 5. Содержание азота и доступных соединений кальция в органогенных горизонтах почв березовых лесов (Мурманская обл.): ЭБГА: *1* – березовый зеленомошно-кустарничковый, *2* – зеленомошно-кустарничковый [Орлова, 2013]

Следовательно, динамические характеристики плодородия почв являются информативными показателями взаимосвязей «растительность – почва». Элементарной единицей лесного биогеоценотического покрова, на уровне которой эти взаимосвязи уже реализуются, является элементарный биогеоареал (ЭБГА). Органогенные и минеральные горизонты древесных (еловых, сосновых и березовых) ЭБГА богаче доступными для биоты соединениями элементов питания по сравнению с межкроновыми (кустарничково-зеленомошными, лишайниково-кустарничковыми и др.). Лишь высокотравные ЭБГА сопоставимы по показателям плодородия почв с еловыми и березовыми. Это связано с качеством опада (элементами питания и вторичными метаболитами). Продолжительность существования ЭБГА древесных и межкроновых пространств определяет тесноту связей между отдельными компонентами лесных биогеоценозов.

Полученные результаты позволяют заключить, что при оценке плодородия почв и биогеохимических циклов элементов в различных типах лесных биогеоценозов необходимо учитывать вклад ЭБГА. Широко распространенные в российской и международной практике подходы к оценке этих экосистемных функций на основе характеристики лишь части межкроновых пространств приводят к ошибкам. Так, наши расчеты показали, что запасы азота в органогенных горизонтах почв еловых лесов горных территорий в еловых ЭБГА в 2–6 раз выше, чем в кустарничково-зеленомошных, углерода – в 4–5 раз выше в еловых по сравнению с кустарничково-зеленомошными ЭБГА. Запасы углерода и азота в органогенных горизонтах сосновых ЭБГА по сравнению с кустарничково-зеленомошными выше в 2–3 раза. Такие же закономерности характерны для запасов доступных для растений элементов питания (кальция, магния, калия, марганца и др.): в среднем запасы доступных для растений элементов питания в органогенных горизонтах почв еловых лесов в подкроновых ЭБГА в 3–6 раз выше, чем в межкроновых. Запасы углерода, азота и доступных для растений элементов питания в органогенных горизонтах почв еловых лесов равнинных территорий в 1,5–3 раза выше в еловых ЭБГА по сравнению с кустарничково-зеленомошными.

Таким образом, в иерархии пространственных уровней лесного биогеоценотического покрова ЭБГА является базовой единицей, при этом иерархический ряд, по нашим представлениям, может выглядеть следующим образом: ЭБГА, парцелла, биогеоценоз, бассейн малой реки и так далее.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГК 14.515.11.0014 «Разработка научно-технических основ оценки биоразнообразия лесов и принципов системы построения его мониторинга», Гранта Президента РФ для молодых ученых МК-7008.2013.4, РФФИ № 12-04-33193-мол_а_вед, РФФИ 13-04-01644А, Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Агропромиздат, 1988. 376 с.

Горбачева Т. Т., Лукина Н. В., Артемкина Н. А. Динамика содержания полифенолов при разложении опада и подстилки в ельниках зеленомошных Кольского полуострова // Лесоведение. 2006. № 3. С. 15–23.

Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. М.: Наука, 1969. Т. 21. 28 с.

Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе «почва-растения». Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.

Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 312 с.

Лукина Н. В. Экосистемные функции и биоразнообразие // Разнообразие и динамика лесных экосистем России / Под ред. акад. А. С. Исаева. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013 (в печати).

Лукина Н. В., Никонов В. В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения: в 2 ч. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.; ч. 2. 192 с.

Лукина Н. В., Орлова М. А., Кравченко Т. В. Характеристика лесного почвенного покрова // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская (отв. ред.). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010а. 383 с.

Лукина Н. В., Орлова М. А., Исаева Л. Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва – растительность // Лесоведение. 2010б. № 5. С. 45–56.

Орлов Д. С. Химия почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 376 с.

Орлова М. А. Формирование плодородия почв – экосистемная функция лесов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России / Под ред. акад. А. С. Исаева. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013 (в печати).

Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Краснов Д. А., Камаев И. О. Плодородие почв еловых лесов Хибинских гор // Почвоведение. 2012. № 6. Стр. 682–694.

Орлова М. А., Лукина Н. В., Камаев И. О., Смирнов В. Э., Кравченко Т. В. Мозаичность лесных биогеоценозов и плодородие почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.

Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Исаева Л. Г. Плодородие почв березовых лесов на северном пределе распространения // Почвоведение. 2014. № 1 (в печати).

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Фридланд В. М. Проблемы географии генезиса и классификации почв. М.: Наука, 1986. 243 с.

Berkvist B., Folkeson L. The influence of tree species on acid deposition, proton budgets and element fluxes in south Sweden forest ecosystems // Ecol. Bull. 1995. Vol. 44. P. 90–99.

Binkley D., Giardina C. Why do trees affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. Vol. 42. P. 89–106.

Bunker D. E., DeClerck F. A., Bradford J. C., Colwell R., Garden P., Perfecto I., Phillips O., Sankaran M., Naeem S. Biodiversity loss and above-ground carbon storage in a tropical forest // Science. 2005. Vol. 301. P. 1029–1031.

Hobbie S. E. Effects of plant species on nutrient cycling // Trends Ecol. Evol. 1992. Vol. 7. P. 336–339.

Jenny H. Role of the plant factor in the pedogenic functions // Ecology. 1958. Vol. 39. № 1. P. 5–16.

Kremen C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? // Ecology Letters. 2008. Vol. 8. P. 468–479.

Lovett G. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen // Atmospheric deposition and forest nutrient cycling / D. Johnson and S. Lindberg (ed.) // Springer-Verlag. N.Y. 1992. P. 152–165.

Luck G. W., Daily G. C., Ehrlich P. R. Population diversity and ecosystem services // Trends Ecol. Evol. 2003. Vol. 18. P. 331–336.

Nasholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Hogberg M. et al. Boreal forest plants take up organic nitrogen // Nature. 1998. 392. P. 914–916.

Nihlgard B. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. Oikos. 1971. Vol. 22. P. 195–207.

Orlova M., Lukina N., Tutubalina O., Smirnov V., Isaeva G., Hofgaard F. Soil nutrient's spatial variability in forest–tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia // Biogeochemistry. Vol. 113. 2013. P. 283–305.

Phillpott S. M., Soong O., Lowenstein J. H., Luz Pulido A., Tobar Lopez D., Flynn D.F.B., DeClerk F. Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems // Ecological applications. 2009. Vol. 19, № 7. P. 1558–1867.

Read D. J. The biology of mycorrhiza in the Ericales // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 985–1004.

Ricketts T. H. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops // Conservation Biology. 2004. Vol. 18. P. 1262–1271.

Schwartz M. W., Brigham C. A., Hoeksema J. D., Lyons K. G., Mills M. H. & van Mantgem P. J. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology // Oecologia. 2000. Vol. 122. P. 297–305.

Van Breemen Nico, Fienzi C. Adrien. Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications // Biogeochemistry 42: 1-19, 1998.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Орлова Мария Анатольевна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
ул. Профсоюзная, д. 84/32, Москва,
Россия, 117997
эл. почта: dr.m.orlova@gmail.com
тел.: 84997430017

Orlova, Maria
Center for Forest Ecology and Productivity,
Russian Academy of Sciences
84/32 Profsoyuznaya St., 117997 Moscow, Russia
e-mail: dr.m.orlova@gmail.com
tel.: 84997430017

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 133–141

УДК 631.5:502.654

ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ТЕХНОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННОГО ГРУНТА ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ КАРБОНАТИТОВОГО МЕЛИОРАНТА В ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ МЕДНО-НИКЕЛЕВОГО КОМБИНАТА

М. В. Слуковская[1], Л. А. Иванова[2], Т. Т. Горбачева[3], С. В. Дрогобужская[4], Е. С. Иноземцева[2], Е. Ф. Марковская[1]

[1]Петрозаводский государственный университет
[2]Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
[3]Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
[4]Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья им. И. В. Тананаева Кольского научного центра РАН

Представлены результаты экспериментальных исследований по изучению влияния мелиоранта из карбонатитовых отходов на свойства техногенно загрязненного грунта и созданный на нем растительный покров в зоне воздействия медно-никелевого комбината на Кольском полуострове. Показано, что нанесение на поверхность техногенного грунта слоя мелиоранта из карбонатитовых отходов способствует оптимизации pH, уменьшению содержания тяжелых металлов в доступных для растений формах и увеличению пула макроэлементов в грунте. Растительный покров, сформированный на мелиоранте, обладает характеристиками, благоприятными для начального этапа восстановления растительного сообщества на техногенной пустоши.

К л ю ч е в ы е с л о в а: биологическая рекультивация, мелиорант, карбонатитовые отходы, злаковые растения, техногенная пустошь.

M. V. Slukovskaya, L. A. Ivanova, T. T. Gorbacheva, S. V. Drogobuzhskaya, E. S. Inozemtseva, E. F. Markovskaya. CHANGES IN THE PROPERTIES OF INDUSTRIALLY WASTED GROUND UPON THE APPLICATION OF CARBONATITE AMELIORANT IN THE COPPER-NICKEL SMELTER IMPACT AREA

The results of experimental studies on the effect of the ameliorant produced of carbonatite wastes on industrially wasted ground properties and the resultant plant cover in the cooper-nickel smelter impact area are presented. Spreading of carbonatite ameliorant on top of the industrially wasted ground helped optimize pH, decrease available heavy metals, and increase the macro nutrient pool in the ground. The resultant plant cover possesses the characteristics favourable for the onset of revegetation processes.

K e y w o r d s: bioremediation, ameliorant, carbonatite wastes, grasses, industrial barren.

Введение

Интенсивное развитие предприятий цветной металлургии (с середины XIX века) привело к деградации наземных экосистем в зоне их аэротехногенного воздействия и возникновению техногенных пустошей как крайнего проявления этого воздействия [Remon et al., 2005]. Пустоши представляют собой открытые ландшафты с загрязненными и эродированными почвами, полностью или почти полностью (> 90 % площади) лишенные растительности вследствие влияния аэротехногенной нагрузки и сопутствующих ей вырубок леса или пожаров [Ганичева и др., 2004].

Всего в мире отмечено образование 33 техногенных пустошей; 16 из них находятся на территории Европы и России, самые крупные пустоши располагаются в Красноярском крае (400 тыс. га) и на Кольском полуострове [Kozlov, Zvereva, 2007]. Одной из них является территория около г. Мончегорска Мурманской области, где повреждено более 150 км^2 леса, а ощутимое влияние промышленных выбросов медно-никелевого комбината Кольской ГМК на лесные экосистемы прослеживается на площади более 240 км^2 [Мониторинг…, 2010].

Проблема биологической рекультивации земель, имеющих кислую реакцию среды и загрязненных тяжелыми металлами (ТМ), остается актуальной до настоящего времени. Разрабатываемая технология рекультивации таких земель должна быть направлена прежде всего на сокращение их негативного влияния на прилегающие территории; добиться этого зачастую можно лишь с помощью искусственного посева трав и нанесения на поверхность грунта мелиоранта, способствующего созданию растительного покрова и корнеобитаемого слоя, а также процессам почвообразования [Андроханов, 2012].

Для больших территорий одной из перспективных и экономически выгодных технологий восстановления грунтов, подвергшихся такого рода загрязнению, признана рекультивация in situ с помощью внесения в грунт нейтрализующих кислотность, иммобилизующих металлы и содержащих питательные вещества компонентов с последующим или одновременным созданием растительного покрова [Vangronsveld et al., 1995; Ганичева и др., 2004].

Восстановление каждой достаточно большой по площади нарушенной территории ставит вопрос о необходимости разработки индивидуального подхода с учетом эдафических, гидрологических, ландшафтных, климатических [Андроханов, 2012] и других условий, а также особенностей антропогенного загрязнения данной местности. Так, для оптимизации кислотности почвенных субстратов и/или уменьшения подвижности ТМ в различных регионах мира используется известняк [Bradshaw, 1997; Ягодин и др., 2004], полуобожженный известковый материал доломит [Куликов, 2001], высокощелочной модифицированный алюмосиликат берингит [Vangronsveld et al., 1995], вскрышные породы горнопромышленных предприятий [Bradshaw, 1997], компост [Farrell, Jones, 2010; Alburquerque et al., 2011] и другие органические добавки [Park et al., 2011].

В Мурманской области с ее высокоразвитым горнопромышленным комплексом большие площади занимают отвалы вскрышных пород и отходы обогащения руд различных полезных ископаемых. Такого рода материалы, как, например, вмещающие породы Хабозерского месторождения оливинитов и заскладированные отходы обогащения ОАО «Ковдорский ГОК», содержащие карбонаты и силикаты Ca и Mg, могут быть предложены в качестве мелиорантов при рекультивации техногенных пустошей, существующих на Кольском полуострове. Для проверки этого предположения в 2011 г. был проведен пилотный эксперимент, целью которого являлась оценка эффективности использования одного из видов горнопромышленных отходов для химической мелиорации загрязненного грунта, испытывающего длительное и продолжающееся в настоящее время воздействие аэротехногенных выбросов предприятия цветной металлургии, а также формирования на нем устойчивого растительного покрова.

Район, материалы и методы исследования

Работа выполнена на техногенной пустоши вблизи медно-никелевого комбината ОАО «Кольская ГМК» (площадка Мончегорск) в Мурманской области. Экспериментальный участок находился в 0,7 км от источника выбросов (67°55,783′N, 32°51,535′E) (рассчитано при помощи программы Google Earth). Естественная растительность на участке полностью отсутствовала, грунт представлял собой видоизмененный торф с высоким содержанием меди и никеля в доступной для растений форме, превы-

шающим ПДК на 2 и 3 порядка соответственно (табл. 1). Значение pH водной вытяжки грунта составляло 3,6–4,0, массовая доля крупных (толщиной более 1 мм) растительных остатков – 0,5–21 % (в зависимости от глубины).

Таблица 1. Содержание Cu и Ni в исходном грунте (июнь 2011 г.)

Элемент	ПДК общесанитарный, мг/кг	Содержание ТМ в грунте, мг/кг				Доля доступных форм, %	
		валовое		доступные формы			
		глубина отбора пробы, см					
		0–5	5–10	0–5	5–10	0–5	5–10
Cu	3	11360	11630	4640	4230	41	37
Ni	4	6710	1520	515	440	8	29

В непосредственной близости к экспериментальному участку находился водный объект, в котором отмечено превышение $ПДК_{вр}$ по никелю и меди соответственно на 1 и 2 порядка [Кременецкая и др., 2012]. Высокое содержание ТМ в водоеме обусловлено не только прямым поступлением загрязняющих веществ из атмосферы, но и процессами горизонтальной миграции соединений ТМ с участков, примыкающих к нему. Вода из данного объекта через систему рек и озер попадает в крупнейшее в Мурманской области озеро Имандра – водоем высшей рыбохозяйственной категории. В связи с этим рекультивация техногенной пустоши, в конечном итоге приводящая к снижению выноса поллютантов в водную среду, представляется весьма актуальной.

Характеристика мелиоранта

В качестве мелиоранта использовались отходы обогащения ОАО «Ковдорский ГОК», содержащие карбонатит. Накопленные за годы деятельности предприятия вскрышные породы и отходы обогащения к настоящему времени, по данным МГРЭ, составляют 120 млн тонн. Минеральный состав отходов обогащения включает (масс. %): карбонаты (30–40), форстерит (25–35), апатит (10–15) магнетит (0–2) и другие соединения (2–8) [Беляева и др., 2008; Лащук и др., 2011]. Теми же авторами определен гранулометрический состав отходов, которые состоят в основном из частиц размером менее 0,1 мм (в среднем около 73 %), при этом фракция 0,1–0,25 мм составляет 22 %, оставшиеся 5 % приходятся на фракцию 0,25–2 мм. Таким образом, по классификации Рухина [1969], данный субстрат может быть определен как тонкозернистый песок.

Мелиорант имел высокое содержание доступных для растений форм кальция (12,3 %) и магния (1,8 %), существенно превышающее их содержание в грунте техногенной пустоши (табл. 2). Для него характерен дефицит доступных форм калия даже по сравнению с исходным грунтом, но отмечено 30-кратное превышение содержания доступных форм фосфора. Концентрации Cu и Ni в мелиоранте в доступных растениям формах немного превышали значения ПДК, что можно объяснить известным фактом концентрирования их в известковых породах (см. табл. 1) [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. В то же время содержание Cu и Ni в грунте техногенной пустоши значительно превышает ПДК (см. табл. 1). Концентрации Cu и Ni в мелиоранте также были существенно ниже значений кларка по классификации Виноградова (100 и 160 мг/кг соответственно) [Виноградов, 1962].

Таблица 2. Концентрация элементов в доступной форме (мг/кг) в грунте и мелиоранте (сентябрь 2011 г.)

Элемент	Исходный грунт			Грунт под слоем мелиоранта			Мелиорант
	глубина отбора пробы, см						
	0–5	5–10	10–15	0–5	5–10	10–15	
P	3	0,3	0,3	24	4	15	89
K	35	33	37	46	52	54	18
Ca	930	921	1307	2592	1173	2036	123022
Mg	97	141	186	437	496	731	1821
Cu	4458	5785	4213	1792	5256	1038	7
Ni	198	370	481	315	373	750	6

Методика формирования рекультивационного слоя и посева растений

Подготовка участка заключалась в уборке камней, выравнивании и разметке 14 площадок, каждая площадью 1 $м^2$. В опытных вариантах на их поверхность был нанесен слой мелиоранта высотой 5 см. В контрольных вариантах мелиорант не использовался.

Для создания растительного покрова применялись два инновационных запатентованных гидропонных способа ускоренного формирования фитоценозов:

Прямой посев семян (вариант 1) [International..., 2011].

Интродукция ковровой травяной дернины (вариант 2) [Патент..., 2009].

Дернина, выращенная в течение двух недель на территории, не подверженной влиянию выбросов медно-никелевого

комбината, была разделена на квадраты площадью 1 м^2 каждый и транспортирована на экспериментальный участок.

В эксперименте использовалась травосмесь из злаковых растений: пырей сизый (*Agropyron intermedium* (Host.) Beauv.), овсяница красная (*Festuca rubra* L.), райграс пастбищный (*Lolium perenne* L.) и тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.), взятых в соотношении 1:1:2:2 (по массе). Согласно собственным результатам [Иванова и др., 2010], данным других исследователей [Тамберг, 1962; Святковская, 2000] и производителей рекультивационных смесей [Рекомендации…, 2013], эти виды являются устойчивыми к северным климатическим условиям и антропогенной нагрузке.

Методы исследования

Биометрический анализ. Отбор образцов растительного материала для определения биомассы растений производился в конце июля, августа и сентября, для химического анализа – в сентябре 2011 г. методом монолитов [Красильников, 1983]. При этом учитывалась свежая и сухая масса подземных и надземных частей растений с последующим пересчетом полученных данных на единицу площади.

Пробоотбор и пробоподготовка. Пробы грунта отбирались с разных горизонтов (0–5, 5–10 и 10–15 см). Образцы высушивались до воздушно-сухого состояния и просеивались через сито с размером ячеек 1 мм, остатки растительности и камни удалялись [Аринушкина, 1970]. Растительные образцы (надземные органы растений), взятые для химического анализа, высушивались до воздушно-сухого состояния [Минеев и др., 2001]. Часть собранного растительного материала была отмыта в воде для последующего определения содержания химических элементов с учетом и без учета поверхностного загрязнения [Kozlov et al., 2000].

Методы химического анализа. Определение актуальной кислотности (pH) грунта проводилось в водной вытяжке с помощью иономера И-160 М по стандартной методике [Аринушкина, 1970]. Валовое содержание элементов в грунте определяли из навески 0,5 г с использованием смеси концентрированных плавиковой, азотной и соляной кислот после автоклавного микроволнового разложения в системе SW4 с автоклавами DAK100 (Berghof).

Определение доступных форм элементов питания и поллютантов в грунте и мелиоранте проводилось в аммонийно-ацетатном буферном растворе (pH = 4,65) по стандартной методике [Руководящий…, 1990], определение доступных форм фосфора – по методу Ватанабэ после экстракции в аммонийно-ацетатном буфере. Для оценки содержания азота в растениях применяли метод Кьельдаля [Аринушкина, 1970]. Элементный анализ почвы и растений после переведения в раствор выполнялся на квадрупольном масс-спектрометре с индуктивно связанной плазмой ELAN-9000 DRC-e (Perkin Elmer) и атомно-абсорбционных спектрометрах «Квант-2А» («Кортек») и AAnalist 400 (Perkin Elmer).

Математическая обработка данных осуществлялась с помощью средств описательной статистики в программной среде Microsoft Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Исходное состояние грунта

В пределах экспериментального участка отмечено превышение ПДК подвижных форм на 2 порядка по Cu и на 3 порядка по Ni (см. табл. 1) [ГН 2.1.7.2041-06]. Региональные условно-фоновые концентрации в почве [Environmental…, 1998], как и ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) [ГН 2.1.7.2511-09] по валовому содержанию указанных металлов, также существенно превышены.

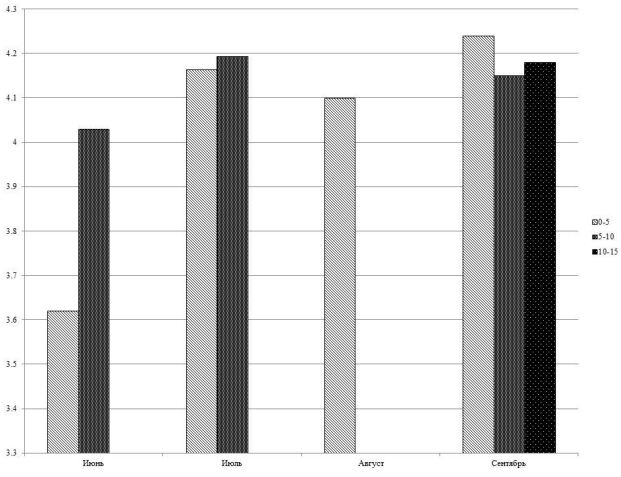
Отмечены различия в распределении ТМ в зависимости от глубины грунта: если распределение доступных форм Cu в пределах верхних 10 см грунта равномерное, то для Ni наблюдается снижение содержания по глубине (по валовому содержанию – более чем в 4 раза). При этом доля доступных форм меди по отношению к валовому содержанию меньше, чем никеля. Отмеченные тенденции связаны с большей подвижностью соединений меди в почвах, подверженных промышленному загрязнению [Проблемы…, 2005].

Исходный грунт имел низкий питательный статус по всем основным элементам питания, при этом характер распределения элементов по глубине различался. Так, содержание доступных форм фосфора в верхнем слое грунта (3 мг/кг) в 10 раз больше, чем в остальной толще, а для калия характерно равномерное распределение (около 35 мг/кг) по всем исследованным слоям грунта (см. табл. 2). Ca и Mg имели сходный характер распределения: их содержание возрастало по мере удаления от поверхности, при этом концентрация доступных форм кальция была в 7–10 раз больше, чем магния.

Учитывая поставленные задачи исследования и то обстоятельство, что на фоновых территориях злаковые сообщества представлены фрагментарно, дополнительную оценку качества исходного грунта осуществляли путем сравнения с составом почв под естественно произрастающими злаковыми сообществами, четко выделяющимися на значительном расстоянии от источника загрязнения (31 км), что обусловлено выраженной техногенной трансформацией природных растительных комплексов на более близких расстояниях. Выявлен существенный дефицит всех определяемых макроэлементов в исходном грунте по сравнению с указанной территорией: по Ca в 2–2,5 раза, Mg – в 2–3 раза, K – в 20 раз, P – в 60–600 раз. Следовательно, исходный грунт может быть признан крайне неблагоприятным и проблематичным для проведения рекультивации.

Актуальная кислотность (pH) грунта в течение вегетационного сезона

В течение вегетационного сезона ежемесячно проводилось измерение показателя pH грунта на различной глубине. Полученные результаты приведены на рисунке.



Зависимость pH исходного грунта от глубины и времени отбора пробы

В указанный период происходило увеличение pH верхнего слоя грунта (на 0,8). При этом наибольшее увеличение отмечено в июне, в то время как в последующие месяцы pH грунта по глубине практически не различался. Возможно, это связано с таянием снега и попаданием накопившейся за зиму серы в виде сульфатов на поверхность грунта. В дальнейшем происходила миграция подкисляющих грунт соединений, что сказалось на уменьшении его кислотности по сравнению с июнем.

Оптимальным условием для нормального развития травянистых растений является pH грунта в диапазоне 6,1–7,4 [Ягодин и др., 2004]. Поскольку процесс растворения мелиоранта происходил достаточно медленно, то уровень pH в слабокислом диапазоне наблюдался лишь к сентябрю в верхнем слое грунта под мелиорантом (pH = 5,7) (табл. 3). Таким образом, в течение вегетационного периода значение pH грунта под мелиорантом увеличилось на 1,5 единицы, что является существенным благоприятным фактором для дальнейшего формирования корнеобитаемого слоя в грунте.

Таблица 3. Динамика актуальной кислотности (pH) в течение вегетационного периода

Месяц	Субстрат	Глубина, см	$pH_{водн.}$
Июнь	Грунт	0–5	3,6
		5–10	4,0
Июль	Грунт	0–5	4,2
		5–10	4,2
	Мелиорант	0–5	4,4
Август	Грунт	0–5	4,1
	Мелиорант	0–5	4,3
Сентябрь	Грунт	0–5	4,2
		5–10	4,2
		10–15	4,2
	Мелиорант	0–5	5,7
		5–10	4,1
		10–15	4,2

Состояние грунта под слоем мелиоранта в конце вегетационного периода

Результаты, полученные при изучении содержания доступных форм основных элементов питания в грунте, отобранном в конце вегетационного периода 2011 г., приведены в таблице 2. Их анализ показал, что содержание Ca, Mg, K, P менялось по мере удаления от поверхности соприкосновения с мелиорантом и корнеобитаемым слоем грунта. При этом не отмечено общей закономерности в их распределении по глубине взятия пробы. Максимальные концентрации P и Ca приходились на верхний 5-сантиметровый слой, далее в слое 5–10 см происходило снижение, а затем (10–15 см) – увеличение их содержания. Концентрации K и Mg постепенно возрастали по мере удаления от поверхности, что особенно ярко было выражено в отношении Mg.

Известно, что при значительном превышении содержания в почве Ca над Mg нарушается развитие корневой системы растения, поэтому рекомендуется поддерживать отношение доступных форм Ca:Mg на уровне не ниже 4 [Агрохимия..., 1967]. Превышение содержания доступных растениям форм Ca над Mg как в исходном грунте (в 6,5–10 раз), так и в грунте после

внесения мелиоранта (в 2,5–6 раз) свидетельствует о благоприятном статусе формирующегося насыпного грунта с точки зрения баланса указанных макроэлементов.

В грунте под мелиорантом увеличилось содержание K, несмотря на его относительно невысокое содержание в доступной форме непосредственно в самом мелиоранте. Это может быть связано как с поступлением макроэлемента из карбонатитовых отходов, так и с внесением его в составе комплексного минерального удобрения (60 г/м^2), осуществленным в середине вегетационного периода. Весьма вероятно также положительное влияние вермикулитового слоя на повышение содержания доступной формы K.

Содержание P в верхнем слое грунта под мелиорантом в 8 раз превысило его содержание в исходном грунте. Сформированный насыпной грунт можно отнести к грунтам с достаточной обеспеченностью фосфором [Агрохимия…, 1967], в то время как контрольный грунт обеднен данным макроэлементом, как и другие почвы высоких широт [Кашулина, Салтан, 2008].

Состояние растительного покрова в течение вегетации

Семена в контрольном варианте опыта взошли лишь на 5 % площади. Растения в данных условиях оказались нежизнеспособными и погибли в течение вегетационного сезона, что подтвердило приведенные выше аргументы относительно слабой пригодности грунта техногенной пустоши к биологическому освоению.

Травяной покров в вариантах с внесением мелиоранта развивался в течение вегетационного периода за счет образования новых побегов при кущении. Несколько меньшее значение проективного покрытия в варианте 2 связано с высыханием части травостоя после укладки рулонной дернины из-за ее недостаточной увлажненности на этом этапе, однако в течение последующих двух месяцев произошло почти полное восстановление растительного покрова. Проективное покрытие в конце сентября составляло 90–98 % (табл. 4).

Результаты исследования состояния растительного покрова на участках с применением мелиоранта свидетельствуют об активном накоплении биомассы в течение вегетационного периода в обоих вариантах. Результаты оценки накопления биомассы подземных и наземных органов приведены в таблице 5.

Таблица 4. Динамика проективного покрытия в течение вегетационного периода

Вариант опыта	Проективное покрытие, %	
	июль	сентябрь
1	81 ± 21,7	98 ± 5,0
2	51 ± 17,5	90 ± 7,1

Таблица 5. Накопление биомассы надземными и подземными органами растений в течение вегетационного периода

Месяц	Вариант опыта	Биомасса растений в воздушно-сухом состоянии, г/м^2		Отношение массы надземной и подземной частей
		надземная часть	подземная часть	
Июль	1	202 ± 65	177 ± 31	1,1
Август	1	563 ± 249	263 ± 154	2,1
Сентябрь	1	642 ± 64	925 ± 342	0,7
	2	845 ± 151	918 ± 397	0,9

Примечание. Вариант опыта 1 – прямой посев; 2 – интродукция ковровой дернины.

К концу вегетации биомасса подземных органов в обоих вариантах опыта являлась соизмеримой величиной, а надземных – была почти на 30 % выше в варианте 2 (посадка дерниной). В динамике этот процесс был исследован при прямом посеве (вариант 1). Отмечено, что отношение массы надземных и подземных органов в начале вегетации составляло 1,1, в середине сезона рост надземных органов усилился, и их масса почти в 2 раза превысила массу подземных органов (отношение 2,1). В конце вегетации отношение сдвинулось в сторону корневой системы и составило 0,7, что может свидетельствовать об оттоке питательных веществ в корни при подготовке травостоя к зимним условиям. Аналогичная тенденция отмечена и во втором варианте опыта: отношение надземной и подземной биомассы в конце вегетационного периода не превысило 1.

Результаты валового анализа растительного материала представлены в таблице 6. Сопоставление полученных результатов проводили относительно средних результатов валового анализа злаковых растений (*Avenella flexuosa* L.), отобранных на фоновых территориях, а также в жизнеспособных злаковых сообществах вблизи опытных участков (7 км по юго-западному градиенту от источника выбросов). Данные получены в ходе многолетних мониторинговых исследований, проводимых ИППЭС КНЦ РАН.

Полученные нами результаты свидетельствуют о соответствии содержания P в сформированном в ходе опытов травостое минимально допустимому уровню для поддержания его жизнеспособности, а по N, K, Ca и Mg – о превышении этого уровня.

Содержание Ca в отмытом растительном материале в обоих вариантах варьировало в пределах 140 мг/кг, что составляло 2,7 % от содержания его в исходном (необработанном) материале и 70 % от среднего содержания данного элемента в растениях (табл. 6) [Якушкина, Бахтенко, 2012]. Кальций и магний в виде окислов содержатся в пыли металлургических предприятий. Благодаря этому происходит подщелачивание почв, расположенных вблизи источника загрязнения, и накопление обменных кальция и магния в грунтах техногенной пустоши [Евдокимова, 1994]. По-видимому, большое количество кальция на поверхности растений связано с его антропогенным поступлением вследствие близости места произрастания к источнику выбросов предприятия цветной металлургии. Содержание Mg в неотмытом растительном материале составляло 2000 мг/кг, что незначительно (в 1,2 раза) превышает его среднее содержание в растениях [Якушкина, Бахтенко, 2012].

Фосфор в составе проб, отобранных из созданного травостоя, находился на уровне 600–1000 мг/кг, что в 2 раза меньше среднего содержания в растениях фоновых территорий умеренных широт [Якушкина, Бахтенко, 2012], но согласуется с данными, полученными в ходе исследований различных групп растений в условиях промышленного загрязнения на Кольском полуострове (700–1200 мг/кг) [Кашулина, Салтан, 2008]. Содержание фосфора в растениях, по-видимому, является нормальным для данных условий произрастания. Карбонатитовые отходы характеризуются относительно высоким пулом доступного для растений фосфора, что благоприятно для дальнейшего развития растительного сообщества.

Таблица 6. Содержание элементов (мг/кг) в растительном материале

Элемент	Вариант опыта				*Avenella flexuosa* L.	
	прямой посев		ковровая дернина		расстояние*, км	
	неотмытый	отмытый	неотмытый	отмытый	31	7
N	15942 ± 3148	–	17688 ± 925	–	11330	–
P	608	–	1022	–	1660	690
K	17286	671	20556	703	12290	11490
Ca	5388	141	4942	138	1700	670
Mg	1947	–	2015	–	650	660
Cu	278	179	204	189	3,9	170
Ni	316	152	242	180	2,3	360

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных. *Указано расстояние от места произрастания *Avenella flexuosa* L. до медно-никелевого предприятия ОАО «Кольская ГМК».

Содержание K в отмытом растительном материале составляло 700 мг/кг, что указывает на его возможный дефицит, если ориентироваться на фоновые значения [Ягодин и др., 2004; Якушкина, Бахтенко, 2012]. Однако нельзя исключать возможность выщелачивания большой доли K при пробоподготовке (промывке поверхности) как одного из наиболее мобильных элементов растительной клетки. Содержание калия в неотмытом растительном материале составляло 17–20 г/кг, что несколько выше, чем приведено в опубликованных результатах исследований на близлежащих территориях, но по другим группам растений [Кашулина, Салтан, 2008].

Содержание N в растениях составляло 1,6–1,8 %, что соответствует средней потребности растений в этом физиологически важном элементе [Якушкина, Бахтенко, 2012] и даже превышает отмеченные фоновые значения.

В растительном материале с опытных участков содержание Ni в неотмытом растительном материале составляло 240–320 мг/кг, в отмытом – 150–180 мг/кг, т. е. наблюдалось существенное загрязнение поверхности растений Ni и его возможная аккумуляция надземными частями растений (см. табл. 6). Полученные нами результаты согласуются с данными других авторов [Кашулина, Салтан, 2008] по содержанию Ni в растениях на близлежащей территории и значительно превышают значения, полученные для трав на незагрязненных территориях (0,4–1,7 мг/кг) [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. Несмотря на то что токсичные концентрации никеля определены на уровне 40–250 мг/кг, в первый год эксперимента визуально не отмечалось признаков хлороза, повреждения корней и других признаков токсического действия поллютанта [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. Предполагается, что оно в значительной степени компенсируется действием мелиоранта, который оказывает благоприятное воздействие на корнеобитаемый слой, вызывая увеличение pH и уменьшение подвижности тяжелых металлов.

Содержание Cu в отмытом растительном материале составляло 180–190 мг/кг, а в неотмытом – 200–280 мг/кг. Таким образом, в отношении Cu также наблюдается увеличение адсорбции соединений элемента на поверхности надземных органов растения и, возможно, их аккумуляция. Накопление поллютанта отмечено в обоих вариантах, но в первом варианте получены более высокие значения (разница до 30 %). Это может быть связано с тем, что растения варианта 2 (с интродукцией ковровой дернины) были на две недели позже размещены на за-

грязненной территории, либо с их более высокой устойчивостью к поверхностному загрязнению, что требует дальнейших исследований.

Сравнение состава растений, выращенных в разных вариантах опыта, показало, что содержание в них N, Ca и Mg практически соизмеримо, а P и K несколько выше в растениях варианта 2 (посадки дерниной). Поскольку в этом же варианте наблюдается и большее накопление биомассы, можно предположить, что данный вариант формирования растительного покрова может быть признан более благоприятным для дальнейшего произрастания растений.

Выводы

1. Использование мелиоранта на основе карбонатитовых отходов на территории техногенной пустоши с продолжающимся аэротехногенным воздействием способствует оптимизации значений pH грунта и снижению подвижности тяжелых металлов, обладает пролонгированным действием на питательный режим формирующегося почвоподобного субстрата из-за исходно высокого пула Ca, Mg, P.

2. Состояние созданного растительного покрова на участках с применением мелиоранта существенно отличается от контрольного и может быть признано удовлетворительным для начального этапа процессов его восстановления.

3. Дефицит основных элементов питания (K, Ca, Mg, N, P) в растительном покрове не отмечен, но в отношении P требуется регулярный контроль с возможным принятием компенсационных мер для предотвращения дефицита.

4. Интродукция ковровой дернины как способ создания растительного покрова в условиях продолжающейся аэротехногенной нагрузки предпочтительней прямого посева семян травосмеси на слой мелиоранта.

Авторы выражают глубокую благодарность к. т. н. И. П. Кременецкой за предоставление мелиоранта и всестороннюю помощь в организации и проведении исследований, вед. технологу О. П. Корытной за помощь в отборе, подготовке и проведении анализов проб грунта и растений, вед. технологу Г. Н. Андреевой за проведение аналитических работ с пробами грунта и мелиоранта.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РФФИ 12-04-31234.

Литература

Агрохимия / Под ред. В. М. Клечковского, А. В. Петербургского. М.: Колос, 1967. 584 с.

Андроханов В. А. Современные проблемы восстановления техногенно нарушенных территорий: материалы докладов VI съезда Общества почвоведов им. В. В. Докучаева. Всероссийская с международным участием научная конференция «Почвы России: современное состояние, перспективы изучения использования» (Петрозаводск–Москва, 13–18 августа 2012 г.). Петрозаводск: КарНЦРАН, 2012. Кн. 3. С. 518–520.

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.

Беляева Т. В., Веленгицин А. А., Калюкина С. А. Отчет о разведке отходов (хвостов обогащения магнетитовых и апатитовых руд Ковдорского месторождения, заскладированных на 2-м поле хвостохранилища) ОАО «Ковдорский ГОК»; 1-й этап 2006–2009 гг. с подсчетом запасов по состоянию на 01.01.2008 г. Апатиты, фонды ОАО МГРЭ, 2009.

Виноградов А. П. Среднее содержание элементов в земной коре // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–557.

Ганичева С. Н., Лукина Н. В., Костина В. А., Никонов В. В. Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова // Лесоведение, 2004. № 3. С. 57–67.

ГН 2.1.7.2041-06 «Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве».

ГН 2.1.7.2511-09 «Ориентировочно-допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве».

Евдокимова Г. А. Эколого-биологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты, 1994. 272 с.

Иванова Л. А, Костина В. А., Кременецкая М. В., Иноземцева Е. С. Ускоренное формирование противоэрозионных травостоев на техногенно нарушенных территориях: Заполярье // Вестник МГТУ, т. 13. 2010. № 4/2. С. 977–983.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.

Кашулина Г. М., Салтан Н. В. Химический состав растений в экстремальных условиях локальной зоны комбината «Североникель». Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. 239 с.

Красильников П. В. Методика полевого изучения подземных частей растений. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Кременецкая И. П., Лащук В. В., Волочковская Е. Ю., Дрогобужская С. В., Морозова Т. А. Применение магнезиально-силикатного реагента для очистки от тяжелых металлов природно-антропогенных водных источников, расположенных в зоне воздействия ОАО «Кольская ГМК» (площадка Мончегорск) // Цветные металлы. 2012. № 7. С. 35–40.

Куликов Ю. А. Некоторые экологические аспекты использования мелиорантов для оптимизации эдафической среды: материалы международной конференции «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке», г. Сыктывкар, 2001 г. 435 с.

Лащук В. В., Суворова О. В., Макаров Д. В., Бокарева В. А. Исследование отходов обогащения руд горнопромышленного комплекса Мурманской области в качестве термохимического сырья для про-

изводства стекла и керамики // Труды VIII Всероссийской (с международным участием) Ферсмановской научной сессии, посвященной 135-летию со дня рождения акад. Д. С. Белянкина «Минералогия, петрология и полезные ископаемые Кольского региона». Апатиты, 18–19 апреля 2011 г. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. С. 259–264.

Минеев В. Г., Сычев В. Г., Амельянчик О. А., Болышева Т. Н., Гомонова Н. Ф., Дурынина Е. П., Егоров В. С., Егорова Е. В., Едемская Н. Л., Карпова Е. А., Прижукова В. Г. Практикум по агрохимии. 2-е изд.: учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.

Мониторинг окружающей среды в зоне влияния ОАО «Кольская ГМК» и рекультивация нарушенных земель // Электрон. презентация, 2010. URL: http://www.kolagmk.ru/ecology/monitoring (дата обращения: 12.10.2012).

Патент РФ № 2393665, 20.01.2009. Иванова Л. А., Котельников В. А. Способ создания экологически чистого покрытия и питательная среда для его выращивания // Патент России № 2393665, 2009. Бюл. № 2.

Проблемы экологии растительных сообществ Севера / Отв. ред. В. Т. Ярмишко. СПб.: ООО «ВВМ», 2005. 450 с.

Рекомендации для рекультивации земель // АПК «Витус», 2012. URL: http://www.vitusltd.ru/rec-ks.html (дата обращения: 10.03.2013).

Руководящий документ. Методические указания. Методика выполнения измерений массовой доли подвижных форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия, кобальта, хрома, марганца) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом. РД 52.18.289-90. Гос. комитет СССР по гидрометеорологии. Москва, 1990.

Рухин Л. Б. Основы литологии. Учение об осадочных породах. Изд. 3-е. Л.: Недра, 1969. 704 с.

Святковская Е. А. Технология создания и содержания цветников и газонов в условиях Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2000. 27 с.

Тамберг Т. Г. Газонные травы для Мурманской области, их биология и агротехника / Декоративные растения в озеленении Крайнего Севера. Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 19–59.

Ягодин Б. А., Жуков Ю. П., Кобзаренко В. И. Агрохимия. М.: Колос, 2004. 584 с.

Якушкина Н. И., Бахтенко Е. Ю. Онлайн-энциклопедия по физиологии растений. URL: http://fizrast.ru (дата обращения: 12.10.2012).

Alburquerque J. A., de la Fuente C., Bernal M. P. Improvement of soil quality after “alperujo” compost application to two contaminated soils characterised by differing heavy metal solubility // Journal of Environmental Management 92 (2011). P. 733–741.

Bradshaw A. Restoration of mined lands–using natural processes // Ecological Engineering 8 (1997). P. 255–269.

Environmental geochemical atlas of the central Barents region. 1998. Reimann C., Ayräs M., Chekushin V., Bogatyrev I., Boyd R., Caritat P., Dutter R., Finne T. E., Halleraker J. H., Jaeger Ø., Kashulina G., Lehto O., Niskavaara H., Pavlov V., Räisinen M. L., Strand T., Volden T. Geol Surv. Norway, Trondheim.

Farrell Mark, Jones Davey L. Use of composts in the remediation of heavy metal contaminated soil // Journal of Hazardous Materials 175 (2010). P. 575–582.

International Application No.:PCT/RU2010/000001 / International Filing Date: 11.01.2010. Kotelnikov V. A., Ivanova L. A. (en) Method for biologically recultivating industrial wastelands. (fr) Procédé de remise en culture biologique de terres appauvries sur le plan technogène. (ru) Способ биологической рекультивации техногенно нарушенных земель // Pub. No.: WO/2011/084079. International Application No.:PCT/RU2010/000001. Publication Date: 14.07.2011. International Filing Date: 11.01.2010. IPC: A01B 79/02 (2006.01), A01G 1/00 (2006.01), A01G 31/00 (2006.01).

Kozlov M. V., Haukioja E., Bakhtiarov A. V., Stroganov D. N., Zimina S. N. Root versus canopy uptake of heavy metals by birch in an industrially polluted area: contrasting behaviour of nickel and copper // Environmental Pollution. Vol. 107. Is. 3. March 2000. P. 413–420.

Kozlov M. V., Zvereva E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. (2007) 6:231–259.

Park Jin Hee, Lamb Dane, Paneerselvam Periyasamy, Choppala Girish, Bolan Nanthi, Chung Jae-Woo. Role of organic amendments on enhanced bioremediation of heavy metal(loid) contaminated soils // Journal of Hazardous Materials 185 (2011). P. 549–574.

Remon E., Bouchardon J.-L., Cornier B., Guy B., Leclerc J.-C., Faure O. Soil characteristics, heavy metal availability and vegetation recovery at a former metallurgical landfill: Implications in risk assessment and site restoration // Environmental Pollution 137 (2005). P. 316–323.

Vangronsveld J. F., Van Assche, H. Clijsters. Reclamation of bare industrial area contaminated by non-ferrous metals: in situ metal immobilization and revegetation // Env. Pollution 87 (1995). P. 51–59.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Слуковская Марина Вячеславовна
аспирант
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185000
эл. почта: krem.mv@gmail.com
тел.: 89095722478

Slukovskaya, Marina
Petrozavodsk State University
33 Lenina St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krem.mv@gmail.com
tel.: 89095722478

Иванова Любовь Андреевна
зав. лаб., старший научный сотрудник, к. б. н.
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина
Кольского научного центра РАН
мкр. Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: ivanova_la@inbox.ru

Ivanova, Liubov
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Center,
Russian Academy of Sciences
18a Academgorodok, 184209 Apatity, Murmansk reg.,
Russia
e-mail: ivanova_la@inbox.ru

Горбачева Тамара Тимофеевна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН
мкр. Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: gorbacheva@inep.ksc.ru

Gorbacheva, Tamara
Institute of the Industrial Ecology Problems of the North,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
14a Academgorodok, 184209 Apatity, Murmansk reg., Russia
e-mail: gorbacheva@inep.ksc.ru

Дрогобужская Светлана Витальевна
старший научный сотрудник, к. х. н.
Институт химии и технологии редких элементов и
минерального сырья им. И. В. Тананаева
Кольского научного центра РАН
мкр. Академгородок, 26а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: drogo_sv@chemy.kolasc.net.ru

Drogobuzhskaya, Svetlana
Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and
Mineral Raw Materials, Kola Science Center,
Russian Academy of Sciences
26a Academgorodok, 184209 Murmansk reg., Russia
e-mail: drogo_sv@chemy.kolasc.net.ru

Иноземцева Елена Станиславовна
старший лаборант-исследователь
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
мкр. Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: inozemceva05@mail.ru

Inozemtseva, Elena
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Center,
Russian Academy of Sciences
18a Academgorodok, 184209 Apatity, Murmansk reg., Russia
e-mail: inozemceva05@mail.ru

Марковская Евгения Федоровна
зав. кафедрой, д. б. н., проф.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185000
эл. почта: volev@sampo.ru

Markovskaya, Evgenia
Petrozavodsk State University
33 Lenina St., 185000 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: volev@sampo.ru

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 143–152

*УДК 630*114,7:630*114,351:504.5 (470,22)*

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЭМИССИЙ КОСТОМУКШСКОГО ГОРНО-ОБОГАТИТЕЛЬНОГО КОМБИНАТА НА ЛЕСНЫЕ ПОДСТИЛКИ СОСНЯКОВ В СЕВЕРОТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ КАРЕЛИИ

Н. Г. Федорец, А. Н. Солодовников

Институт леса Карельского научного центра РАН

Изучено состояние лесных подстилок в сосновых лесах на различном удалении от Костомукшского горно-обогатительного комбината. Выявлено воздействие аэрополлютантов на показатели кислотности, зольности и накопление тяжелых металлов в лесных почвах на расстоянии до 25 км от источника загрязнения за 27-летний период работы комбината.

К л ю ч е в ы е с л о в а: аэротехногенное загрязнение, лесные подстилки, подзолы, сосновые леса, горно-обогатительный комбинат, кислотность, зольность, тяжелые металлы.

N. G. Fedorets, A. N. Solodovnikov. IMPACT OF THE KOSTOMUKSHA MINING AND PROCESSING PLANT EMISSIONS ON THE FOREST LITTERS IN PINE FORESTS OF THE NORTHERN TAIGA SUBZONE OF KARELIA

The condition of forest litters at various distances from the Kostomuksha ore-dressing mill was studied. The effects of air-borne pollutants on the soil acidity, ash content and heavy metal accumulation through the 27-year period of the mill operation were revealed. The condition of the litters in the area of 25 km around the mill were assessed.

K e y w o r d s: air pollution, forest litters, podzols, pine stands, mining and ore-dressing complex, acidity, ash content, heavy metals.

Введение

Охрана окружающей среды от загрязнения стала насущной задачей общества, прежде всего в странах с высокоразвитой индустрией. Состояние почвенного покрова является важнейшим показателем глубины происходящих изменений в окружающей среде. Под влиянием растущего загрязнения почва деградирует, а это значит, что ее естественная структура распадается и почва частично или полностью утрачивает устойчивость к внешнему воздействию. В почвах меняется общее содержание загрязняющих веществ и соотношение их соединений [Мотузова, 2009]. Источниками загрязнения атмосферы являются теплоэнергетические установки, промышленность, транспортные средства, коммунальное, сельское и лесное хозяйство. Факторы, определяющие техногенное накопление тяжелых металлов в почвах, – это пыль и атмосферные осадки. Аэрозоли – твердые частицы размером до 0,01 мкм и менее, взвешенные в воздухе и конденсирующие пары воды, – являются носителями основной массы ТМ в атмосфере. Частицы крупнее 10 мкм, попавшие в атмосферу, быстро осаждаются. До 80–90 % химических элементов,

содержащихся в аэрозолях, связано с частицами размером около 1 мкм. Частицы переносятся на различное расстояние и выпадают из атмосферы неравномерно и на различном расстоянии от источника их выбросов в атмосферу в зависимости от размера и массы самих частиц, а также в зависимости от рельефа, типа растительности, движения приземных воздушных масс [Алексеенко, Алексеенко, 1996].

Среди многочисленных загрязнителей одним из наиболее опасных считаются тяжелые металлы. Они переносятся в атмосфере на большие расстояния от источника выбросов и, осаждаясь, оказывают негативное воздействие на окружающую среду. Тяжелые металлы, как особая группа элементов, в химии почвы выделяются из-за токсичного действия, оказываемого на растения при высокой их концентрации. Однако о степени опасности в почвах того или иного тяжелого элемента единого мнения нет [Водяницкий, 2012]. Министерство природных ресурсов и экологии РФ контролирует валовое содержание в почвах девяти тяжелых металлов: Mn, V, Pb, Cd, Cu, Ni, Zn, Co, Cr [Государственный доклад..., 2008].

Повышенные и высокие концентрации тяжелых металлов в почве вызывают резко негативные функционально-экологические изменения в компонентах природной среды, снижение биоразнообразия природных экосистем, включая негативные последствия для древесной растительности, уменьшение видового разнообразия и численности почвенных животных и микроорганизмов. Накопление поллютантов в почве при долговременном техногенном воздействии может привести к значительным нарушениям минерального питания растений и функционирования лесных экосистем [Лесные экосистемы..., 1990].

В нашей стране и за рубежом изучению воздействия аэротехногенных выбросов крупных промышленных предприятий на лесные биогеоценозы, в т. ч. на лесные почвы бореальной зоны, посвящено значительное число работ [Jones, 1990; Tikkanen, Niemela, 1995; Лукина, Никонов, 1996; Adriano, 1996; Лумме и др., 1997; Ruhling, 1998; Кашулина, 2002; Черненькова, 2002; Кашулина, Салтан, 2008]. Как следует из литературных источников и проведенных нами исследований [Федорец, Шильцова, 2001; Федорец, Бахмет, 2003], индикаторными показателями деградации лесных подстилок под воздействием аэротехногенных выбросов промышленных предприятий являются, в первую очередь, кислотно-основные показатели и зольность.

Большое внимание исследователи уделяют выявлению интенсивности накопления тяжелых металлов в почвах разного генезиса, фракционному составу их соединений, миграции и трансформации в пределах почвенного профиля. В ряде работ [Никонов и др., 1994; Переверзев и др., 2002; Fedorets, 2003; Федорец и др., 2004] показано, что автоморфные почвы наследуют валовое количество тяжелых металлов от породы, на которой они сформировались, затем в процессе почвообразования происходит их перемещение в почвенном профиле, связанное с биогенной аккумуляцией (преимущественно металлов-биофилов) в лесной подстилке. Как показали исследования [Никонов и др., 1994], в органогенных горизонтах подзолов сосредоточена основная масса тяжелых металлов, аккумулируемых почвой при загрязнении.

В то же время установлено, что лесные подстилки являются геохимическим барьером на пути продвижения аэротехногенных загрязнителей в более глубокие слои почвы, а следовательно, и в грунтовые воды. Наибольшую нагрузку испытывает самый верхний слой органогенного горизонта, в котором в зоне интенсивного выпадения аэрополлютантов накапливаются тяжелые металлы и происходят основные процессы трансформации. Верхний слой органогенного горизонта служит геохимическим барьером на пути миграции тяжелых металлов по профилю почвы.

Одним из наиболее крупных источников загрязнения атмосферы и почв в Карелии является Костомукшский горно-обогатительный комбинат (ОАО «Карельский окатыш»), действующий с 1982 года. В состав его аэротехногенных поллютантов входят тяжелые металлы, составляющие 38 % объема их выбросов по республике в целом. Согласно данным «Государственных докладов о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия» [1997, 2000], приоритетными загрязнителями являются Fe, Ni, Cr, соединения серы, а также кальция и магния, которые оказывают различное влияние на свойства почв. При этом если соединения серы способны оказывать подкисление лесных почв, то щелочноземельные металлы (Ca, Mg), напротив, вызывают их подщелачивание.

Целью настоящих исследований явилось изучение временной динамики показателей почвенной кислотности, зольности и концентрирования тяжелых металлов в лесных подстилках сосновых лесов в районе действия Костомукшского горно-обогатительного комбината.

Объекты и методы

Район исследований расположен в западной части северо-таежной подзоны Карелии. Климат района обусловлен его географическим положением, преобладанием западного переноса в циркуляции атмосферы и воздействием местных факторов: сильной расчлененностью рельефа, наличием озер и болот. Преобладающим типом растительности являются хвойные леса: сосновые (78,3 %) и еловые (19,7 %), в основном зеленомошной группы типов леса [Волков, 2008]. На фоне естественных условий происходит преобразование природной среды под влиянием техногенеза. Объектом исследования явились органогенные горизонты подзолов иллювиально-гумусово-железистых связнопесчаных, сформировавшихся на морене в сосняках воронично-черничных 70–110-летнего возраста. Пробные площади расположены по градиенту к юго-западу от комбината на различном удалении (табл. 1). Исследования проводили на одних и тех же пробных площадях через 5, 8, 15 и 27 лет с начала функционирования комбината, а именно: в 1987, 1990, 1997, 2009 годах. При работе на ограниченном количестве объектов, расположенных по градиенту загрязнения, важное значение приобретает выбор пробных площадей, аналогичных по всем факторам, особенно по генезису почв и почвообразующих пород. Морфометрическими параметрами почв и данными гранулометрического состава доказана идентичность почв анализируемой выборки.

Таблица 1. Расположение и характеристика пробных площадей локального экологического мониторинга в районе Костомукшского горно-обогатительного комбината (ГОК)

№ пробной площади, координаты	Направление от ГОК, расстояние, км	Мощность лесной подстилки, см
1. N 64.64098°, E 030.72582°	ЮЗ – 0,5	0–6
2. N 64.63002°, E 030.71502°	ЮЗ – 2	0–7
3. N 64.61256°, E 030.64384°	ЮЗ – 5	0–5
4. N 64.58339°, E 030.58776°	ЮЗ – 10	0–3
5.N 64.57132°, E 030.54157°	ЮЗ – 15	0–4
6. N 64.55004°, E 030.32500° (контроль)	ЮЗ – 25	0–6
7. контроль N 64.50030°, E 030.32450°	Ю-ЮЗ – 50	0–6

В образцах лесных подстилок, отобранных по общепринятой методике [Методические рекомендации..., 1981], определяли кислотно-щелочные показатели, зольность подстилок и валовое содержание тяжелых металлов [Агрохимические методы..., 1975].

Полученные данные сравнивали с показателями для почв условно чистой территории участка фонового экологического мониторинга на территории заповедника «Костомукшский», расположенного на расстоянии 50 км от комбината. Определение валового содержания тяжелых металлов в лесных подстилках провели методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Интенсивность техногенной геохимической аномалии определяли по степени накопления элемента-загрязнителя по сравнению с фоном (*Кс = Ci / Сф*). Известно, что техногенные аномалии чаще всего имеют полиэлементный характер, поэтому рассчитали суммарный показатель загрязнения тяжелыми металлами (СПЗ) по формуле Саета:

$$СПЗ = \sum_{i=1}^{n} K_C - (n-1),$$

где n – число учитываемых элементов [Сает и др., 1990].

Результаты и обсуждение

Подзолы иллювиально-гумусово-железистые связнопесчаные формируются в мезоморфных условиях и приурочены к моренным холмам и грядам. Почвообразующими породами могут быть как валунные грубозернистые пески, так и супеси. На них произрастают сосняки черничные и воронично-черничные. Морфологическое строение почв: AO-A2-Bhf-Bf-B2-BC-C. Лесная подстилка (3–7 см) грубогумусная, подзолистый горизонт (18–24 см) ярко-белесого цвета. Иллювиальный горизонт Bhf тускло-охристого цвета, в верхней части с коричневатым оттенком. Почвы развиты на кислых почвообразующих породах, содержание кремнезема в них более 70 %. Распределение оксидов Al и Fe имеет четко выраженный элювиально-иллювиальный профиль, характерный для подзолов. Почвы, образовавшиеся на моренных отложениях в грядовом ландшафте, содержат больше Ca, Mg, Fe и Al, чем возникшие на флювиогляциальных и озерно-ледниковых отложениях и содержащие значительно больше кремнезема. Почвы кислые, повышенную кислотность имеют лесные подстилки и подзолистые горизонты. Степень их насыщенности основаниями часто бывает менее 50 %. В составе обменных оснований лесных подстилок преобладает водород, а в минеральных – кальций и магний. Основная масса органического вещества сосредоточена в лесной

подстилке и иллювиальном горизонте. Распределение гумуса по профилю имеет элювиально-иллювиальный характер. Богатство элементами минерального питания зависит от характера почвообразующей породы [Морозова, 1991].

Кислотность подстилок. Лесные подстилки почв в сосняках воронично-черничных северотаежной подзоны характеризуются высокими показателями обменной кислотности – pH 2,7–2,9 (рис. 1). В районе воздействия аэротехногенных поллютантов, в состав которых входит сера, по данным И. П. Лазаревой с соавторами [1992], предполагалось увеличение почвенной кислотности, однако этого не происходит.

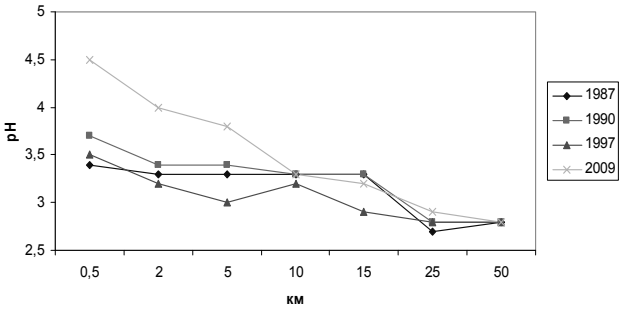


Рис. 1. Временная и пространственная изменчивость показателя pH лесных подстилок в районе Костомукшского ГОК

Ряд исследователей показывают, что выпадающие в техногенных зонах атмосферные осадки богаты серой и тяжелыми металлами, и это приводит к повышению почвенной кислотности [Аржанова, Елпатьевский, 1990; Никонов и др., 1994; Лукина, Никонов, 1996]. Изменение кислотно-основных условий способствует ухудшению гумусного состояния, а также физико-химических свойств. В зависимости от состава аэротехногенных промышленных выбросов эти изменения могут быть разными. Так, например, при загрязнении почв фторидом натрия создается избыточная щелочность [Гапонюк, 1983].

По результатам исследований, проведенных сотрудниками Института леса [Лазарева и др., 1992] через 5 и 8 лет с начала работы Костомукшского горно-обогатительного комбината, на расстоянии 0,5–2 км были снижены все виды почвенной кислотности лесных подстилок. Здесь выражен нейтрализующий эффект оксидов металлов, поступающих с пылевыми выпадениями.

Проведенные нами многолетние исследования позволили установить временные тренды показателей почвенной кислотности. Изменения кислотно-щелочных показателей почв по сравнению с почвами на территории фонового мониторинга выявлены на всех пробных площадях в радиусе до 15 км от комбината. Наименьшая величина обменной кислотности лесных подстилок через 27 лет с начала работы комбината, составляющая по показателю pH 4–4,5, определена на расстоянии 0,5–2 км от источника загрязнения. Вместо ожидаемого подкисления подстилок мы обнаруживаем снижение почвенной кислотности. Прогрессирующее во времени уменьшение кислотности лесных подстилок исследуемых почв выявлено на расстоянии до 5 км от источника загрязнения. На расстоянии 10–15 км сохраняются стабильные значения pH, установившиеся через 5 лет с начала функционирования Костомукшского горно-обогатительного комбината.

Зольность подстилок является показателем степени их минерализации. По этому показателю можно судить об уровне техногенного запыления поверхности почвенного покрова. Первые результаты, полученные через 5 лет с начала работы комбината, показали, что вокруг него сформировалась зона запыления поверхности почвы, простирающаяся до 5 км (в юго-западном направлении) от источника. По прошествии еще трех лет протяженность зоны загрязнения не изменяется, однако возрастает интенсивность накопления пыли. Предположительно, в ближайшие 10–15 лет не произойдет трансформации лесных подстилок в органоминеральный субстрат даже в зоне максимального запыления.

Исследования, проведенные спустя 15 лет с начала работы ГОК, позволили установить возрастание зольности лесных подстилок к юго-западу от комбината на расстоянии 2 км. Наибольшие значения выявлены для почв на расстоянии 0,5 км, которые в 1,5–2 раза превышали фоновые показатели (рис. 2). Прогрессирующее повышение зольности выявили обследования, проведенные спустя 27 лет с начала работы источника эмиссий. На расстоянии 0,5 км зольность превышает контроль (фон) уже почти в 4 раза, а на расстоянии до 10 км – в 2–2,5 раза. Таким образом, по сравнению с предыдущим туром обследования степень запыления подстилок увеличилась в 2–2,5 раза.

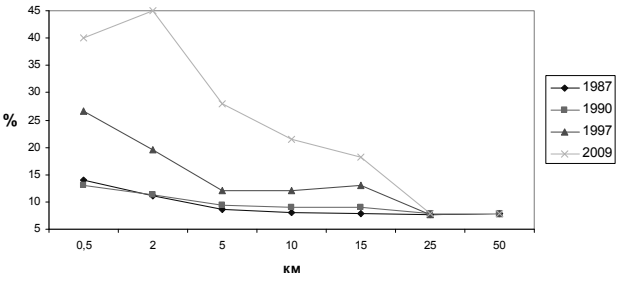


Рис. 2. Временная и пространственная изменчивость зольности лесных подстилок

Спустя 27 лет с начала функционирования ГОК отчетливо прослеживается пространственная изменчивость величины зольности лесных подстилок исследуемых почв в зависимости от расстояния до комбината (рис. 3). Наибольшее накопление пыли отмечено на расстоянии 2 км от источника загрязнения, затем происходит постепенное снижение этого показателя.

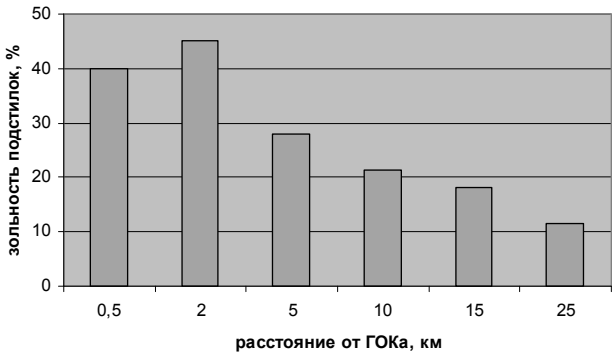


Рис. 3. Пространственная изменчивость зольности лесных подстилок в районе влияния аэротехногенных выбросов Костомукшского комбината (2009 г.)

Тяжелые металлы. Основным источником металлов – загрязнителей почв в районе Костомукшского железорудного комплекса является техногенная пыль. Наши исследования показали, что в атмосферной пыли содержание железа составляет 10–17,5 мг и преобладает над остальными металлами. По сравнению с почвой атмосферная пыль техногенного происхождения на порядок больше обогащена тяжелыми металлами. Попадая в атмосферу в виде макро-, микрочастиц, аэрозолей, тяжелые металлы рассеиваются вокруг источника, образуя техногеомы, аналогичные по структуре естественным геохимическим полям рассеивания [Сает и др., 1990].

Содержание микроэлементов в почвах, как было сказано выше, зависит от количества их в почвообразующих породах, а в последних, представленных рыхлыми отложениями, – от исходных магматических пород. В исследуемом районе северотаежной подзоны Карелии значительное влияние на почвообразование оказывают коренные магматические горные породы: граниты и гранодиориты.

Горные почвообразующие породы здесь представлены элюво-делювием кислых пород, а также верхними слоями четвертичных отложений, а именно – грубообломочным материалом различного гранулометрического состава. Сравнивая содержание микроэлементов в горных породах с кларком, отмечаем, что содержание меди, цинка, марганца, кобальта, молибдена, никеля и бора в кислых горных породах Карелии ниже, чем кларк, выше кларка накопление хрома (табл. 2). Количество микроэлементов в песках и песчаной морене, являющихся почвообразующими породами в районе проведенных нами исследований, близко между собой и при этом по большинству показателей ниже кларка. Перераспределение микроэлементов в процессе выветривания и почвообразования происходит в основном на уровне концентраций, которыми характеризуются породы.

Таблица 2. Содержание микроэлементов в почвообразующих породах Карелии, мг/кг

Почвообразующая порода	Cu	Zn	Mn	Co	Mo	B	Cr	Ni	Fe
Кислые горные породы	20	50	458	3	1,5	5	30	14	25000
Морена песчаная	7,4	8,2	362	3,5	0,9	6,0	60	16	17000
Кларк	30	60	600	5	1,9	15	25	80	50000

Примечание. Данные по [Тойкка и др., 1973].

Песчаные подзолы северотаежной подзоны характеризуются низким содержанием всех металлов [Федорец и др., 2008]. На первом этапе исследований (через 5 и 9 лет с начала функционирования комбината) выделена импактная зона загрязнения почв металлами в радиусе 6–8 км. Приоритетными загрязнителями по интенсивности накопления в лесных подстилках являлись железо, никель и хром [Лазарева и др., 1992]. Определение содержания тяжелых металлов в лесных подстилках подзолов через 15 лет с начала работы Костомукшского ГОК позволило выявить особенности накопления каждого из них (рис. 4). Вокруг комбината на расстоянии 0,5 км в лесных подстилках накапливаются кадмий, медь, никель и железо, до расстояния 2 км накапливается свинец, а железо – до 10 км. При дальнейшем удалении от комбината содержание большинства металлов снижается и приближается к фоновым значениям. Однако концентрация ни одного из указанных элементов не превысила предельно допустимой [Рэуце, Кырстя, 1986].

Аналогичные исследования провели через 27 лет с начала работы комбината (через 12 лет после предыдущего тура обследования). На расстоянии 0,5 км от объекта повышенных значений достигали концентрации железа, кобальта и никеля, превышая фон примерно в 6–8 раз. На расстоянии 2 км выше фоновых были значения концентраций следующих металлов: кадмия (в 2 раза), меди (в 4), марганца (в 3), хрома и железа (в 5–6 раз). Количество свинца превышало фон в

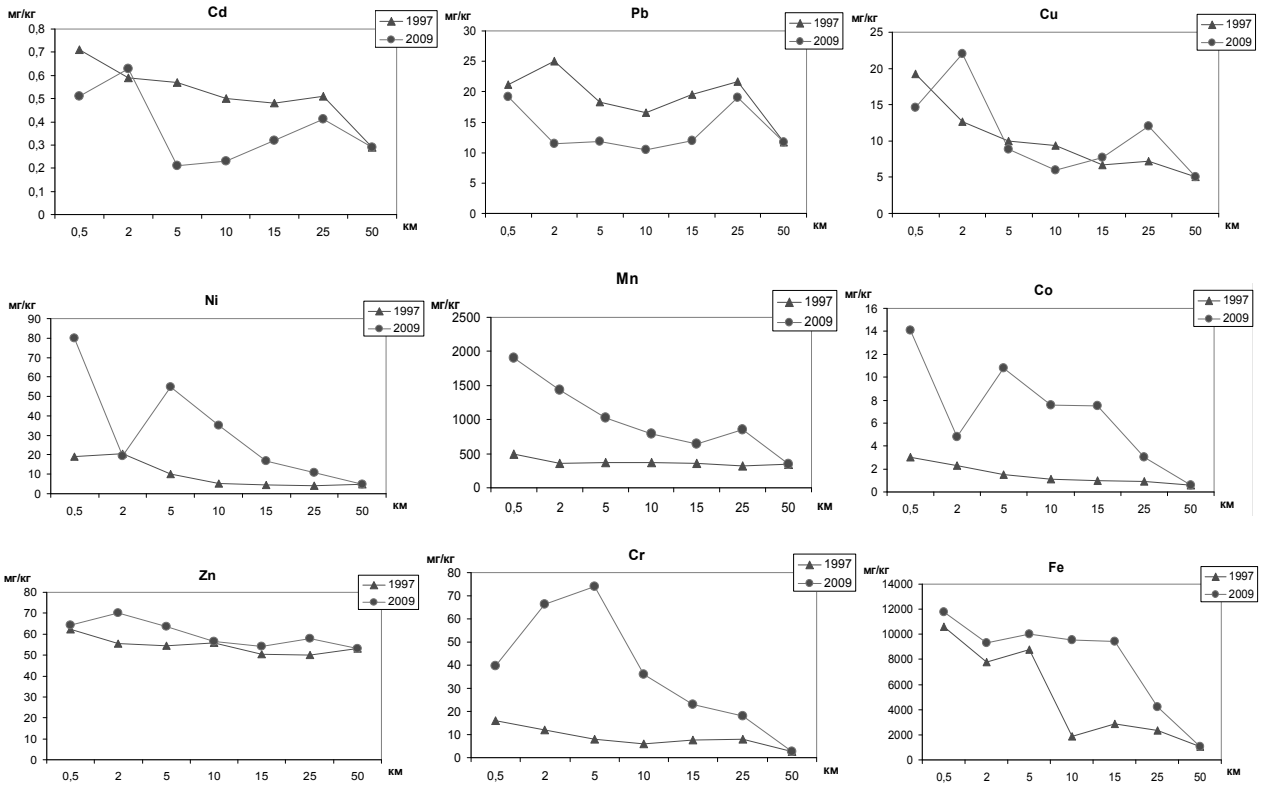


Рис. 4. Содержание тяжелых металлов в лесных подстилках на различном удалении от комбината, мг/кг

1,7 раза на расстоянии 0,5 км, а при удалении от комбината на 2 км было близко к фоновым показателям. Для различных металлов максимальные показатели накопления в подстилках выявлены на разном расстоянии от комбината, что связано с особенностями их распространения в окружающей среде. Если такие металлы, как кадмий, медь, никель, марганец, хром и цинк, в основной своей массе накапливаются достаточно близко от источника выбросов (0,5 км), то свинец, кобальт и железо распространяются на большие расстояния. Проблема, касающаяся особенностей рассеяния и накопления в почвах соединений тяжелых металлов в зависимости от свойств самих почв, в настоящее время весьма актуальна и требует дальнейших исследований.

Таким образом, определение содержания тяжелых металлов в лесных подстилках, проведенное 12 лет спустя после предыдущего тура обследования, т. е. через 27 лет с начала функционирования комбината, показало, что продолжается загрязнение лесных почв тяжелыми металлами.

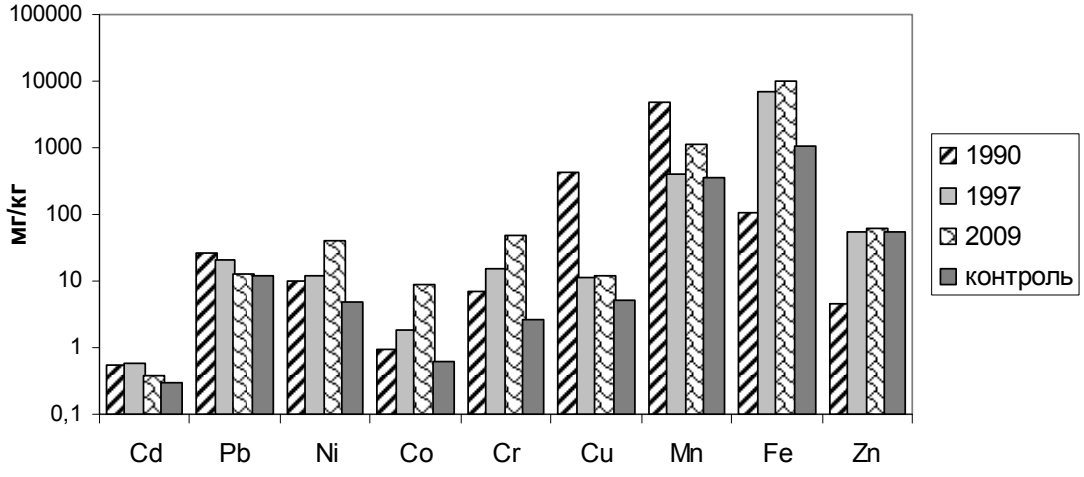


Рис. 5. Временная изменчивость содержания металлов в лесных подстилках в 15-километровой зоне в районе Костомукшского ГОК

Таблица 3. Коэффициенты концентрации (Кс) тяжелых металлов в лесных подстилках пробных площадей на различном удалении от эмитента (Костомукшского ГОК)

№ п. п.	Направление, расст. от ГОК, км	Cd	Pb	Ni	Co	Zn	Cr	Cu	Mn	Fe
Через 15 лет с начала работы комбината, 1997 г.										
1	ЮЗ – 0,5	2,5	1,8	4,1	4,9	1,2	6,2	3,8	1,4	10,2
2	ЮЗ – 2	2,0	2,1	4,3	3,8	1,0	4,6	2,5	1,0	7,5
3	ЮЗ – 5	2,0	1,6	2,1	2,5	1,0	3,1	2,0	1,1	8,5
4	ЮЗ – 10	1,7	1,4	1,1	1,8	1,1	2,3	1,9	1,1	1,8
5	ЮЗ – 15	1,7	1,7	1,0	1,6	1,0	2,9	1,3	1,0	2,8
6	ЮЗ – 25	1,8	1,9	1,0	1,5	1,0	3,0	1,4	1,0	2,3
Через 27 лет с начала работы комбината, 2009 г.										
1	ЮЗ – 0,5	1,8	1,6	17,0	23,1	1,2	15,3	3,0	5,5	11,4
2	ЮЗ – 2	2,2	1,0	4,1	7,9	1,3	25,5	4,4	4,1	11,4
3	ЮЗ – 5	1,0	1,0	11,6	17,7	1,2	28,5	1,8	3,0	9,6
4	ЮЗ – 10	1,0	1,0	7,5	12,5	1,0	13,8	1,2	2,3	9,2
5	ЮЗ – 15	1,1	1,0	3,6	12,3	1,0	8,9	1,5	1,9	9,1
6	ЮЗ – 25	1,4	1,6	2,3	4,9	1,1	6,9	2,4	2,4	4,0
Фон, мг/кг$^{-1}$	*Ю-ЮЗ – 50*	*0,29*	*11,7*	*4,7*	*0,61*	*53,2*	*2,6*	*5,0*	*348*	*1038*

По сравнению с предыдущим туром обследования на всех пробных площадях, расположенных на различном удалении от эмитента, значительно увеличилось содержание в лесных подстилках почти всех металлов, в первую очередь никеля, кобальта, железа и хрома, в то же время отмечено снижение накопления кадмия, свинца и в некоторой степени цинка. При этом превышение ПДК выявлено лишь для никеля и составило 1,6 ПДК. Следует отметить, что продолжается накопление в лесных подстилках умеренно- и слабоопасных загрязнителей (Co, Ni, Cu, Cr, Mn) и в то же время снижается накопление Cd, Pb и Zn, относящихся к сильноопасным. Относительно железа класс опасности не установлен [Водяницкий, 2012]. Таким образом, почвы в районе Костомукшского ГОК накапливают в основном умеренноопасные элементы.

Изучение временной изменчивости содержания металлов в лесных подстилках сосняков по усредненным показателям в зоне 15 км по градиенту (рис. 5) свидетельствует о прогрессирующем загрязнении следующими металлами: никелем, кобальтом, хромом, железом, т. е. они являются приоритетными металлами-загрязнителями.

Оценку степени изменения содержания тяжелых металлов в лесных подстилках в районе действия комбината провели по показателю Кс (коэффициент концентрирования) для каждого элемента (табл. 3). Кс иллюстрирует изменение параметра по отношению к фону. При анализе массива Кс выявлена общая тенденция увеличения содержания металлов в лесных подстилках в зоне запыления. Это свидетельствует, что техногенная пыль – основной источник металлов. Исследования 1997 и 2009 годов показали различную степень концентрирования одних и тех же металлов в различные периоды наблюдений, т. е. изменился ряд приоритетных загрязнителей. Если в 1997 г. концентрирование кадмия, свинца и железа отмечается в подстилках всего градиента, то в 2009 г. по всему градиенту концентрируются никель, кобальт, хром и железо. Эти металлы были выявлены как приоритетные загрязнители и в первых турах обследований [Лазарева и др., 1992]. В последние годы накопления свинца практически не происходит, а кадмий концентрируется на расстоянии около 2 км от источника аэротехногенного загрязнения почвы. Следует отметить, что цинк в настоящее время занимает последнее место по интенсивности накопления, т. е. практически исключается из числа загрязнителей.

Многими исследователями выявлено, что в зонах локального загрязнения общее содержание микроэлементов может повыситься на несколько порядков. Так, по данным С. И. Решет-

никова [1990], в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода содержание меди возросло в 19 раз по сравнению с незагрязненной почвой. В районе Дальнегорского завода цветной металлургии в течение 25 лет в почвах общее содержание свинца увеличилось почти в 100 раз, цинка – в 10 раз [Елпатьевский, Луценко, 1982]. В районах аэротехногенных воздействий комбинатов «Североникель» и «Печенганикель» содержание в почвах никеля и меди возросло на несколько порядков [Переверзев и др., 2002].

На основании проведенных исследований в разных районах лесной зоны и после обработки литературных данных была предложена шкала интенсивности загрязнения тяжелыми металлами гумусового горизонта почвы [Добровольский, 1999]. Шкала построена с учетом возможности использования результатов определения металлов в почве как методом атомно-абсорбционной спектроскопии, так и другими (эмиссионная спектроскопия, нейтронно-активационный метод). Мерой интенсивности загрязнения служит коэффициент аномальности (или коэффициент концентрирования), равный отношению среднего значения концентрации металла в загрязненной почве к природной норме, т. е. геохимическому фону. При значении Кс от 5 до 10 загрязнение слабое, от 10,1 до 30 – умеренное, а при значении Кс более 30 – сильное. Таким образом, руководствуясь градациями загрязнения, предложенными Г. В. Добровольским [1999], выявили, что через 27 лет от начала функционирования Костомукшского горно-обогатительного комбината сформировалась зона умеренного загрязнения лесных подстилок никелем и железом – до 5 км, а хромом – до 10 км от источника поллютантов.

Почвы являются депонирующими средами, накапливающими многолетние загрязнения. Оценка состояния данных сред производилась нами и по значениям суммарных показателей загрязнения (СПЗ). Как было сказано выше, техногенные аномалии чаще всего имеют полиэлементный характер, в этой связи рассчитали суммарный показатель загрязнения тяжелыми металлами лесных подстилок. Для урбанизированных территорий разработаны градации уровня загрязнения в зависимости от коэффициента СПЗ. Они учитывают показатели состояния здоровья населения, проживающего на территории с различным уровнем загрязнения. Если величина СПЗ не превышает 16, то уровень загрязнения считается минимальным, если составляет от 17 до 32, то уровень загрязнения средний, при показателях от 33 до 128 – высокий, а более 128 – максимальный [Методические указания..., 1987]. Полученные нами суммарные показатели загрязнения почв тяжелыми металлами четко показывают снижение этого показателя по мере удаления от комбината (табл. 4).

Таблица 4. Показатели суммарного загрязнения лесных подстилок в районе комбината.

№ п.п.	1	2	3	4	5	6
Расст. от ГОК, км	0,5	2	5	10	15	25
1997 г.	28,1	20,8	15,9	6,2	7,0	6,9
2009 г.	71,9	52,9	67,4	41,5	32,4	19,0

В работе М. А. Хованской [2012] приводятся данные по соответствию показателя СПЗ геохимическим баллам, разработанным автором для почв горнодобывающих районов (табл. 5).

Таблица 5. Показатели СПЗ и геохимические баллы

Геохимический балл	N = 0	0 < N < 1	1 ≤ N < 2	2 ≤ N < 3	3 ≤ N < 4	N = 4
СПЗ	< 8	8–16	16–32	32–64	64–128	> 128

Примечание. Данные по [Хованская, 2012].

Все показатели СПЗ, рассчитанные для лесных подстилок в районе действия Костомукшского комбината в 1997 году, были значительно ниже, чем полученные в 2009, т. е. подтверждается вывод о прогрессирующем с течением времени загрязнении лесных подстилок. Последний тур обследований (2009 г.) показал, что на расстоянии около 10 км от комбината суммарное загрязнение соответствует 2–3 эколого-геохимическим баллам, а на расстоянии 15–25 км загрязнение соответствует 1–2 баллам. Однако следует отметить, что проблема оценки уровня техногенного загрязнения почв в районах промышленных воздействий в настоящее время недостаточно разработана и на ней следует в дальнейшем сконцентрировать внимание почвоведов и экологов.

Заключение

Выявлена пространственная и временная динамика изменения некоторых химических показателей и свойств лесных подстилок в сосняках воронично-черничных в районе действия Костомукшского горно-обогатительного комбината за 27-летний период его функционирования.

Наименьшие показатели обменной кислотности лесных подстилок (pH 4,0–4,5) установлены на расстоянии 0,5–2 км от источника загрязнения. При удалении на 10–15 км сохраняются значения pH, установившиеся с начала функционирования ГОК.

Выявлено прогрессирующее во времени повышение зольности подстилок: на расстоянии 0,5 км зольность превышает контроль (фон) в 4 раза, на расстоянии до 10 км – в 2–2,5 раза. По сравнению с предыдущим туром обследования уровень зольности подстилок увеличился в 2–2,5 раза.

Продолжается концентрирование в лесных подстилках тяжелых металлов, относящихся к умеренно- и слабоопасным загрязнителям (Co, Ni, Cu, Cr, Mn, Fe).

К числу приоритетных загрязнителей отнесены железо, никель и хром, которые опережают другие металлы по интенсивности накопления.

Абсолютные показатели концентрации металлов в почвах ниже ПДК (кроме Ni), и на данном этапе они не представляют опасности ни для растений, ни для почвенной биоты.

По величине коэффициента концентрирования (Кс) уровень загрязнения подстилок на расстоянии 5–10 км можно считать умеренным по никелю, хрому и железу.

Показатели СПЗ, рассчитанные для лесных подстилок на различном удалении от эмитента, подтверждают вывод о прогрессирующем с течением времени загрязнении лесных подстилок.

Литература

Агрохимические методы исследования почв / Ред. А. В. Соколов. М.: Наука, 1975. 488 с.

Алексеенко В. А., Алексеенко Л. П. Аэрозольный перенос и концентрация тяжелых металлов в почвах // Тяжелые металлы в окружающей среде: тез. докл. межд. симпоз. Пущино. 1996. С. 59–60.

Аржанова В. С., Елпатьевский П. В. Геохимия ландшафтов и техногенез. М.: Наука, 1990. 194 с.

Волков А. Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008.180 с.

Водяницкий Ю. Н. Нормативы содержания тяжелых металлов и металлоидов в почвах // Почвоведение, 2012. № 3. С. 368–375.

Гапонюк Э. И. Степень и экологические последствия фторидного загрязнения // Гидрометеорология. Сер. «Контроль загрязнения природной среды»: обзор. инф. Обнинск: ВНИИГМИ МЦД, 1983. Вып. 1. С. 5–226 .

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1996 году. Петрозаводск: РИО Комиздата РК, 1997. 176 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1999 году. Петрозаводск: ГУ Редакционно-издательский отдел, 2000. 213 с.

Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2007 году. М.: Минприроды РФ, 2008. 503 с.

Добровольский Г. В. Ландшафтно-геохимические критерии оценки загрязнения почвенного покрова тяжелыми металлами // Почвоведение. 1999. № 5. С. 639–645.

Елпатьевский П. В., Луценко Т. Н. Распределение и формы нахождения тяжелых металлов в горных буроземах Сихотэ-Алиня как индикатор химического ореола рассеяния // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М: Наука, 1982. 387 с.

Кашулина Г. М. Аэротехногенная трансформация почв Европейского Субарктического региона. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. Ч. 1. 158 с.; ч. 2. 234 с.

Кашулина Г. М., Салтан Н. В. Химический состав растений в экстремальных условиях локальной зоны комбината «Североникель». Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 235 с.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Ред. В. А. Алексеев. Л.: Наука, 1990. 198 с.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.; ч. 2. 192 с.

Лумме И., Архипов В., Федорец Н., Мялкенен Э. Состояние сосняков в районах Карельского перешейка – юго-восточной Финляндии и Костомукши – Кайнуу // Бюллетень научно-исследовательского института леса Финляндии. Научный центр Вантаа. 1997. Вып. 665. 75 с.

Лазарева И. П., Кучко А. А., Кравченко А. В. и др. Влияние аэротехногенного загрязнения на состояние сосновых лесов северной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1992. 51 с.

Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами / Ред. Н. Г. Зырин, С. Г. Малахов. М.: Гидрометеоиздат, 1981. 108 с.

Методические указания по оценке степени опасности загрязнения почвы химическими веществами. М.: Минздрав СССР, 1987. 25 с.

Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 183 с.

Мотузова Г. В. Соединения микроэлементов в почвах. Системная организация, экологическое значение, мониторинг. М.: Книжный дом «Либроком», 2009. 168 с.

Никонов В. В., Лукина Н. В., Дером Д., Петрова Н. В., Горяинова В. П. Миграция и аккумуляция соединений никеля и меди в Al-Fe-гумусовых подзолистых почвах сосновых лесов (зона воздействия комбината «Североникель») // Почвоведение. 1994. № 11. С. 31–41.

Переверзев В. Н., Свейструп Т. Е., Стрелкова М. С. Аккумуляция никеля и меди в лесных подзолах в результате выбросов предприятий цветной металлургии // Почвоведение. 2002. № 3. С. 364–367.

Решетников С. И. Формы соединений меди в загрязненных и фоновых дерново-подзолистых почвах // Биологические науки. 1990. № 4. С. 114–123.

Рэуце К., Кырстя С. Борьба с загрязнением почвы. М.: Агропромиздат, 1986. 222 с.

Сает Ю. Е., Ревич Б. А., Янин Е. П. и др. Геохимия окружающей среды. М.: Недра, 1990. 335 с.

Тойкка М. А., Перевозчикова Е. М., Левкина Т. И., Заварзин В. М., Михкиев А. И., Изергина М. М. Микроэлементы в Карелии. Л.: Наука, 1973. 284 с.

Федорец Н. Г., Шильцова Г. В. Фоновое и локальное загрязнение территории Республики Карелия тяжелыми металлами и серой // Международный форум по проблемам науки, техники и образования. М.: 2001. С. 69–70.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 239 с.

Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н. Почвы и почвенный покров Заонежья Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Выпуск 6. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2004. С. 69–89.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.

Хованская М. А. Методика оценки комфортности жизнедеятельности в горнодобывающих районах в местах распространения вечномерзлотных пород: автореф. дис. … канд. геогр. наук. Воронеж, 2012. 24 с.

Черненькова Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.

Adriano D. C. Trace elements in the terrestrialenvironment. New.York: Springer Verlag, 1996. 533 p.

Fedorets N. G. The effect of industrial emission on soils near the Kostomuksha ore-dressing plant // Soil in the Environment. Krakov. Poland 26 Congress of the Polish Soil Science Society. Poland, Krakov: Jagiellonian University, 2003. 415 p.

Jones K. T. Thalium // Heavy metals in soils / Ed. J. B. Alloway N. Y.: John Wiley&Sons. 1990. P. 304–309.

Ruhling A., Steiness E. (eds.) Atmospheric Heavy Metal Deposition in Europe 1995–1996. Nord, 1998. Vol. 15. 66 p.

Tikkanen E., Niemela I. Kola Peninsula pollutants and forest Ecosistems in Lapland / Finlands Ministry of Agriculture and Forestry. The Finish Forest Research Inatitute. Oy-Juvaskula Gummarus Kirjapaino, 1995. 82 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Федорец Наталия Глебовна
зав. лаб. лесного почвоведения и микробиологии,
д. с.-х. н., проф.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: fedorets@ krc.karelia.ru
тел.: 89212281189

Солодовников Антон Николаевич
ведущий почвовед лаб. лесного почвоведения и микробиологии
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: solod@ krc.karelia.ru
тел.: 89535295866

Fedorets, Natalia
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: fedorets@ krc.karelia.ru
tel.: 89212281189

Solodovnikov, Anton
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: solod@ krc.karelia.ru
tel.: 89535295866

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 153–158

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

*УДК 630*182.22+630*182.49*

СОСТОЯНИЕ И ПОРАЖЕННОСТЬ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИМИ ГРИБАМИ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ПОДЗОНЫ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН

Рассмотрено значение дереворазрушающих грибов в круговороте вещества и энергии в лесных сообществах. Приведены параметры гнилевого поражения и состояния ельников северной тайги. Рассмотрена возможность оценки динамических процессов в лесных сообществах по результатам сравнительной оценки возрастной структуры древостоев и показателей накопления валежа в ретроспективе до 60 лет.

К л ю ч е в ы е с л о в а: северная тайга, дереворазрушающие грибы, гнилевое поражение, состояние и валежные структуры древостоев.

V. G. Storozhenko. THE CONDITION AND SCOPE OF DAMAGE BY WOOD-ATTACKING FUNGI IN NORTH TAIGA PRISTINE SPRUCE FORESTS

The authors examined the role of wood-attacking fungi in the forests genesis, and estimated the condition of forest stands and damage caused by wood-attacking fungi of biotrophic complex. The authors also examined the possibility of assessing dynamic processes in forest communities relying on the stand age structure and volumes of course woody debris in a 60 year retrospective.

K e y w o r d s: northern taiga, wood-attacking fungi, decay damage, condition of forest stands, course woody debris.

Введение

Проблемы изучения закономерностей функционирования грибной биоты в лесных экосистемах в современных условиях глобального истребления и трансформации коренных, не затронутых антропогенным воздействием лесов как эталонов, сформированных эволюцией природных комплексов, с течением времени приобретают все большее значение и для фундаментальной науки, и для практики ведения лесного хозяйства. Именно в таких лесах с наибольшей достоверностью возможно оценить выработанные эволюцией взаимоотношения организмов грибной биоты и фитоценоза и только при этом условии можно понять те процессы, которые мы наблюдаем в созданных человеком искусственных лесах.

На всем пространстве лесной зоны Европейской России коренные разновозрастные леса наиболее крупными массивами сохранились в подзоне северной тайги в национальных парках, заповедниках и труднодоступных для лесозаготовителей местах.

В составе грибной биоты лесов особое место занимает группа грибов, деятельность которых составляет одно из важнейших звеньев в цепи круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах и вообще в биосфере Земли – деградационное звено превращения живой материи фитоценоза в древесный отпад и его разложение.

К этой группе относятся дереворазрушающие грибы, в состав которых входят виды, обладающие в сфере пищевой цепи факультативными свойствами, – факультативные сапротрофы (виды, предпочитающие поселяться на живом субстрате, но способные определенное время продолжать функционировать и на отмерших растениях), факультативные паразиты (виды, предпочитающие поселяться на мертвом субстрате, но способные в определенных условиях поселяться на живых растениях) и облигатные сапротрофы (виды, предпочитающие только мертвый субстрат). Грибы факультативного комплекса можно разделять по топическому признаку: факультативных сапротрофов, на наш взгляд, правильнее относить к биотрофам, так как они более связаны с живыми растениями; факультативные паразиты более связаны с мертвым субстратом, и их правильнее относить, как и облигатных сапротрофов, к ксилотрофам или ксилотопам. Виды, относящиеся к факультативным сапротрофам (то есть биотрофы), при переходе дерева из категории живых в категорию древесного отпада можно относить к ксилотрофам. И наоборот – факультативные паразиты и облигатные сапротрофы (то есть ксилотрофы), заселяющие живые деревья, могут быть отнесены к факультативным сапротрофам. Грибы факультативного комплекса обладают широкой ферментативной палитрой, что и определяет их возможности в варьировании пищевого субстрата. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций.

Если определять значение дереворазрушающих грибов для функционирования лесных биогеоценозов, то приходится согласиться, что этот консорт равнозначен фитоценозу, формирующему и накапливающему биомассу, так как осуществляет разложение накапливаемой им биомассы, в противовес фитоценозу, формирующему и накапливающему эту биомассу. Понятно, что от того, насколько сбалансирован процесс накопления и разложения биомассы лесов, зависят их структура, динамические характеристики и во многих случаях существование. Сбалансированные лесные сообщества отвечают определению «климаксовых», устойчивых лесов [Clements, 1936; Selleck, 1960; Сукачев, 1972; Стороженко, 2007]. Леса с такими и близкими к ним динамическими показателями явились объектом наших исследований на протяжении длительного периода времени.

Цель исследований заключалась в изучении структур древостоев фитоценозов коренных разновозрастных, желательно девственных лесов как формирующего биомассу консорта, в то же время являющегося пищевой основой для деятельности дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов как консорта, ее разлагающего.

Районы и краткая методика исследований

Структура древостоев фитоценоза, состав и структура грибных дереворазрушающих комплексов изучались нами в нескольких регионах северной подзоны тайги Европейской России в различных типологических условиях – в коренных еловых девственных биогеоценозах Кандалакшского лесхоза, Кандалакшского заповедника и национального парка «Паанаярви», в лесах Ломовского и Луковецкого лесхозов Архангельской обл., в девственных ельниках национального парка «Югыд-Ва» Республики Коми.

Из общего числа постоянных и временных пробных площадей (п. п.) отобраны наиболее характерные для северной тайги по лесоводственным параметрам постоянные пробные площади (от 0,2 до 0,6 га), на которых по единой глазомерной и инструментальной оценке проведен следующий объем работ: сплошное бурение стволов деревьев у шейки корня для определения их возраста и присутствия гнилевых фаутов; распределение деревьев по категориям состояния [Санитарные правила..., 1998]; сплошное картирование расположения деревьев и валежа; распределение валежа по стадиям разложения [Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2007]; учет возобновления основной и сопутствующих пород; определение пораженности древостоев гнилевыми фаутами, стадии и типа гнилей деревьев, видового состава биотрофного и ксилотрофного комплексов дереворазрушающих грибов, вызывающих ослабление и усыхание живых деревьев и разложение древесного отпада.

Таблица 1. Пораженность северных ельников дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса

№ п.п.	Лесоводственная характеристика: состав, полнота, бонитет, тип леса, возрастная структура, регион	Пораженность по возрастным поколениям, %							Средняя для древостоя
		До 80 лет	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321 и более	
1	10Е; 0,6; V; баг.-чер.-мор.; Ар; М	подрост	2,6	21,1	16,8	19,6	34,5	50,0	–	18,1
2	8Е1Б1С; 0,6; V; чер.; Ар; СК	подрост	ед.	21,4	20,8	20,0	ед.	–	–	17,2
3	10Е+Б,С; 0,6; IV; бр.-чер.; Ар; А	подрост	13,3	15,7	39,3	42,8	70,5	50,0	78,5	42,6
4	10Е;0,6; IV; чер.-бр.-баг.; Ар; А	подрост	12,5	ед.	26,6	22,2	60,0	66,6	90,0	28,2
5	8Е2Б+Пх,Кд; 0,6; IV; чер.-зел.; Ар; К	подрост	30,0	23,7	21,9	50,0	–	–	–	31,4

Примечание. Типы леса: баг. – багульниковый; чер. – черничный; мор. – морошковый; бр. – брусничный; зел. – зеленомошный; сф. – сфагновый. Возрастная структура: Ар – абсолютно разновозрастный. Регион: М – Мурманская обл.; СК – северная Карелия; А – Архангельская обл.; К – Коми.

В группу деревьев текущего древесного отпада (ТДО) мы относим деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя. Основанием для отнесения деревьев категории усыхающих к текущему древесному отпаду служит тот факт, что в них прекращаются фотосинтезирующие и метаболические процессы, такие деревья не могут перейти в более высокие категории и обречены в течение 1–2 лет перейти в категорию свежего сухостоя.

Результаты и обсуждение

Деградационное звено круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе начинается с процесса ослабления деревьев в древостое и постепенного перевода их далее в текущий древесный отпад и валеж. Это ослабление вызывается в основном конкурентной борьбой между растениями фитоценоза, осложняется эдафическими факторами и в большой степени поражением дереворазрушающими грибами, вызывающими гнили стволов и корней деревьев. Влияние эдафических факторов как эндогенных мы не рассматриваем. Конкурентная борьба за свет и пространство наиболее отчетливо проявляется в среде молодого поколения древостоя, когда деятельность дереворазрушающих грибов мало влияет на их состояние, а пораженность дереворазрушающими грибами почти отсутствует. Воздействие дереворазрушающих грибов начинает заметно увеличиваться с возраста приспевания и достигает максимума к первым поколениям предельных возрастов для коренной породы (табл. 1).

На Кольском полуострове ели достигают предельного возраста 340 лет. В Архангельской области в первом поколении ельников встречались экземпляры 380–400 лет. Наименьшие возрасты первых поколений ели отмечены в древостоях Приуралья.

Из данных таблицы видно, что по мере увеличения возраста поколений увеличивается и их пораженность дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Наивысшие уровни поражения отмечены в ельниках Архангельской области, для которых характерны и предельные для ели возрасты. Масштабные исследования таких зависимостей в лесах коренных формаций во всех зонах растительности Европейской России показали аналогичные результаты и трактуются как закономерности.

Состояние древостоев ели коренных девственных лесов по известной методике [Санитарные правила..., 1998] определяется крайне редко. А между тем эти сведения несут большой объем информации о динамических процессах в структурах лесных сообществ. При этом во избежание ошибок в определении состояния деревьев каждого объекта важно, чтобы глазомерная оценка осуществлялась одним, имеющим большой опыт аналогичных наблюдений исследователем.

Таблица 2. Состояние древостоев ели на постоянных пробных площадях

Категории состояния деревьев	Значения категорий состояния на пробных площадях, %				
	1	2	3	4	5
1 – здоровые	45	49	28	52	59
2 – ослабленные	44	34	42	34	32
3 – сильно ослабленные	7	18	22	10	6
4 – усыхающие	**1**	**2**	**2**	**1**	**–**
5 – свежий сухостой	**1**	**–**	**1**	**–**	**1**
6 – старый сухостой	**1**	**9**	**5**	**3**	**2**
Всего текущего древесного отпада	**3**	**11**	**8**	**4**	**3**
Средний балл ослабления	1,7	2,0	2,2	1,7	1,6

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения категорий текущего древесного отпада.

Сопоставляя данные таблиц 1 и 2, можно видеть два варианта состояния древостоев. Показатели ослабления древостоев 4 и 5 близки и характеризуют их состояние как вполне удовлетворительное, присущее нормальным устойчивым лесным сообществам. Аналогичные показатели присущи климаксо-

Таблица 3. Распределение деревьев по возрастным поколениям в древостоях изучаемых пробных площадей

№ п.п.	Фаза динамики	Распределение объемов деревьев по возрастным поколениям, % от всех деревьев на п. п.								
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321 и более
1	Кл	Подрост		13,1	26,3	32,7	15,8	10,0	2,1	–
2	Кл	Подрост		10,0	23,3	40,0	25,0	1,7	–	–
3	Кл	Подрост		5,2	2,8	12,1	8,1	24,2	10,1	37,5
4	Кл	Подрост		3,1	7,4	38,2	13,0	19,7	13,4	5,2
5	Дм	Подрост		47,6	20,0	30,5	1,9	–	–	–

Примечания. Фаза динамики: Кл – климакс и близкие к нему структуры биогеоценозов; Дм – демутация.

вым сообществам, коими и являются эти биогеоценозы. Близок к ним по состоянию древостой п. п. 1, в котором, однако, заметны признаки прогрессирующего ослабления – повышенное количество деревьев категории ослабленных. Древостои п. п. 2 и 3 испытали 5–10 лет назад воздействие угнетающих факторов, что привело к усыханию значительного количества деревьев и определило низкие показатели состояния. В текущий период интенсивность процесса не снижается, о чем говорит большое число деревьев категории сильно ослабленных.

Одной из важных характеристик санитарного состояния древостоев являются количественные ($м^3$/га) и качественные (распределение по стадиям разложения) показатели валежа. Валеж как одна из структурных составляющих лесных биогеоценозов имеет огромное значение в их функционировании. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций. В общем виде цепь круговорота вещества и энергии в лесном сообществе можно представить таким образом: формирование структур фитоценоза (грибы биотрофного комплекса) → ослабление деревьев и формирование структур текущего древесного отпада (грибы биотрофного комплекса) → формирование структур валежа (грибы биотрофного комплекса) → разложение древесного отпада (грибы ксилотрофного комплекса) → выделение CO_2, H_2O + энергия (грибы ксилотрофного комплекса) → формирование структур фитоценоза (грибы биотрофного комплекса).

Процессы разложения валежа являются следующим за процессами ослабления и формирования текущего древесного отпада звеном в деградационной цепи круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах. Количественные и качественные показатели валежа тесно связаны с динамическими характеристиками биогеоценозов и так же, как показатели состояния и пораженности древостоев, характеризуют прошлое, настоящее и в определенной степени будущее лесных сообществ. Динамические характеристики изучаемых биогеоценозов (табл. 3) наглядно отражаются в распределении деревьев в древостоях по возрастным поколениям и дополняются показателями объемов валежа, распределенного по стадиям разложения.

В коренных лесах на площади лесного биогеоценоза присутствует валеж разного качественного состояния. Понятно, что весь процесс разложения валежа в природных условиях протекает непрерывно, но для удобства ведения различных исследований его искусственно делят на стадии. Датировка стадий разложения может осуществляться с применением двух методик. Сравнение результатов обеих методик показало полную согласованность в датировке стадий разложения валежных стволов.

Одна методика основана на фиксации показателей морфопризнаков валежных стволов – сохранность коры, покрытие поверхности мхами, появление плодовых тел дереворазрушающих грибов, покровной растительности и подроста основной и сопутствующих пород, сохранность ветвей различных порядков, изменение линейных параметров стволов и др. [Стороженко, 1990, 2007]. Другая, более сложная методика основана на показателях потери веса образцами древесины разных стадий разложения [Шорохова, Шорохов, 1999; Шорохова, Гирфанов, 2004]. В очень кратком изложении датировка стадий разложения (табл. 4) по нашей методике имеет следующие показатели.

Таблица 4. Датировка стадий разложения валежа ели в регионах северной тайги

Стадия разложения древесины валежа	Датировка стадий разложения, лет
1 – начальная	1–3 (5)
2 – максимальная	6–25
3 – затухающая	30–35
4 – конечная	40–45
5 – гумификация	50–60

Таблица 5. Объемы валежа в биогеоценозах пробных площадей по стадиям разложения

№ п.п.	Запас древостоя, $м^3$/га	Объемы валежа, $м^3$/га	Доля валежа от запаса древостоя, %	В том числе по стадиям разложения, %					Средняя стадия разложения
				1	2	3	4	5	
1	169,6	44,1	26,0	1	33	35	12	19	3,1
2	153,2	55,2	36,0	1	33	38	13	14	3,0
3	138,1	45,5	32,9	7	27	23	23	20	3,2
4	235,0	57,9	24,6	39	31	-	10	20	2,4
5	189,1	43,0	22,7	5	30	30	16	19	3,1

Можно выделить и 6-ю стадию, при которой гумифицированные стволы еще заметны на поверхности почвы как незначительные микроповышения, не отличающиеся составом напочвенного покрова от общего фона. Такие остатки датируются периодом в 65–70 лет в зависимости от диаметра валежного ствола. Объемные показатели валежа в изучаемых биогеоценозах представлены в таблице 5.

Анализируя данные этой таблицы, можно прийти к следующим весьма важным, как общим для региона северной тайги, так и частным для биогеоценозов пробных площадей выводам.

Во-первых, очевидно, что и абсолютные, и относительные величины объемов валежа от запасов древостоев отличаются не так сильно, как этого можно было бы ожидать. Такие объемы можно расценивать как типичные для коренных разновозрастных лесов северной тайги. Во-вторых, отмечаются значительные объемы древесного отпада в период 10–15 лет назад по всему северному региону Европейской России. Эта тенденция может быть рассмотрена отдельно и подтверждена или опровергнута другими наблюдениями. Но в любом случае такие данные помогают в определении временных периодов интенсификации динамических процессов при формировании структур биогеоценозов.

В частных характеристиках древостоев пробных площадей отмечаются следующие особенности. Относительно равномерное распределение объемов древесного отпада по стадиям разложения в древостое п. п. 3 характеризует его как биогеоценоз, наиболее сбалансированный и наиболее приближенный к фазе климакса. Однако, сопоставляя данные таблиц 3 и 5, можно предполагать, что в недалеком будущем в этом биогеоценозе появятся большие объемы валежа, поскольку в первом поколении сосредоточено значительное количество деревьев предельных возрастов (до 400 лет). В древостое п. п. 4 интенсивный вывал деревьев продолжается в последние 20–25 лет за счет вывала деревьев первого поколения. Биогеоценоз п. п. 5 находится в стадии демутации, так как в последние 30–35 лет в нем выпало большое количество деревьев, и это дало возможность подросту того периода нарастить значительные объемы древесины в возрастном поколении до 120 лет.

В целом можно констатировать, что анализ возрастных и валежных структур дает возможность относительно подробно представить динамические процессы в лесных сообществах в довольно глубокой ретроспективе.

Видовой состав дереворазрушающих грибов факультативного и сапротрофного комплексов определен нами не в полном объеме, и мы отсылаем читателя к другим авторам, значительно подробнее изучившим эти грибы в лесах северных регионов [Исаева, Берлина, 2002; Коткова, 2007; Косолапов, 2008; Руоколайнен, 2009; Ежов и др., 2011; Исаева, Химич, 2011; Крутов и др., 2012].

Выводы

1. В цепи круговорота вещества и энергии в лесных биогеоценозах дереворазрушающие грибы занимают одну из ключевых позиций, осуществляя разложение накапливаемой автотрофами биомассы и поддерживая ее баланс в сукцессионном процессе лесного сообщества.

2. Воздействие дереворазрушающих грибов биотрофного факультативного комплекса на древостой биогеоценоза начинает заметно увеличиваться с возраста приспевания и достигает максимума к первым поколениям предельных возрастов для коренной породы.

3. Сведения о состоянии древостоев несут большой объем информации о динамических процессах в структурах лесных сообществ. Валеж как одна из структурных составляющих лесных биогеоценозов тесно связан с динамическим положением биогеоценозов в сукцессионном процессе и так же, как показатели состояния и пораженности древостоев, характеризует прошлое, настоящее и в определенной степени будущее лесных сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта программы Президиума РАН «Живая Природа», подпрограммы «Динамика лесных экосистем».

Литература

Ежов О. Н., Ершов Р. В., Руоколайнен А. В., Змитрович И. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Пинежский». Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 148 с.

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Каталог афиллофоровых грибов Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 68 с.

Исаева Л. Г., Берлина Н. Г. Афиллофоровые грибы Лапландского биосферного заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы 5-й Межд. конф. (7–13 октября 2002 г., Москва) / Под ред. В. Г. Стороженко, Н. Н. Селочник. М., 2002. С. 112–117.

Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов европейского северо-востока России. Екатеринбург: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2008. 230 с.

Коткова В. М. К микобиоте Мурманской области // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 127–132.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофоровые грибы ООПТ Российской части Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. И. Крутова, В. Г. Стороженко. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 117–147.

Руоколайнен А. В. Дереворазрушающие грибы ГПЗ «Пасвик» // «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата»: тез. докл. Междунар. научн. конф. Апатиты: K&M, 2009. С. 28.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М. 1998. 18 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам // М.: Наука, 1992. 220 с.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 2 . М.; Петрозаводск. 2004. С. 255–282.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21. N. 1. 462 p.

Selleck G. H. The climax consept // Botan. Rev. 1960. Vol. 26. N. 4. P. 535–546.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Стороженко Владимир Григорьевич
ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт лесоведения РАН
с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл.,
Россия, 143030
эл. почта: lesoved@mail.ru
тел.: 89852004935; 84992431894

Storozhenko, Vladimir
Institute of Forest Science,
Russian Academy of Sciences
143030 Vlg. Uspenskoye, Odintsovsky Distinct
Moskow Region, Russia
e-mail: lesoved@mail.ru
tel.: 89852004935; 84992431894

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 159–166

*УДК [630*182+630*15]:574*

ВЗАИМОСВЯЗЬ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ *PINUS SYLVESTRIS* L. В КОРЕННЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ КАРЕЛИИ

Е. В. Шорохова

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет

Охарактеризована возрастная, размерная и виталитетная структура ценопопуляций сосны в биогеоценозах коренных северотаежных сосновых лесов Карелии в зависимости от лесорастительных условий и давности пожаров. Оценены взаимосвязи между биометрическими показателями ценопопуляций.

К л ю ч е в ы е с л о в а: сосна, ценопопуляции, возрастная структура, размерная структура, виталитетная структура, высота, диаметр, категория состояния, пожары.

E. V. Shorohova. RELATIONSHIP BETWEEN CHARACTERISTICS OF SCOTS PINE *PINUS SYLVESTRIS* L. COENOTIC POPULATION STRUCTURE IN NORTHERN BOREAL PINE STANDS IN KARELIA

The age, size and vitality structure of the Scots pine coenotic population in pristine northern boreal pine dominated forest stands in Karelia were characterized depending on the site conditions and fire intervals. Correlations between the biometric characteristics of the coenotic population were assessed.

K e y w o r d s: pine, coenotic population, age structure, size structure, vitality structure, height, diameter, fitness category, fires.

Введение

Структура древостоев коренных сосновых лесов Европейского Севера варьирует в зависимости от конкретной истории формирования и развития насаждений, частоты и характера воздействия естественных нарушений и последующего лесовозобновления [Верхунов, 1970; Виликайнен и др., 1974; Зябченко, 1984; Цветков, 2002]. Разработана классификация возрастной структуры сосняков, основанная на распределении деревьев перечетного размера по возрасту и диаметру; выделены этапы их возрастной динамики [Зябченко, 1984]. Показано, что пожары являются одним из основных факторов динамики сосновых лесов [Санников, 1983; Горшков, 1993, 2001]; выявлены структурные закономерности организации популяции сосны в процессе послепожарных сукцессий в сосняках лишайниково-зеленомошных [Ставрова, 2012]. Однако связь между показателями возрастной, пространственной и виталитетной структуры популяций в разных ценотических условиях при различной давности нарушений остается недостаточно изученной. Ограниченность экспериментальных данных и обобщений о структурной организации ценопопуляций лесообразующих видов и факторах ее формирования затрудняет объективную оценку степени их устойчивости в конкретных условиях.

Целью работы являлась комплексная характеристика структуры ценопопуляций сосны и взаимосвязи между ее показателями в биогеоценозах коренных северотаежных сосновых лесов Карелии. Задачи работы включали: 1) анализ динамики отпада и возобновления как фактора формирования структуры ценопопуляций, 2) характеристику возрастной, размерной и виталитетной структур ценопопуляций, 3) оценку взаимосвязи между биометрическими показателями ценопопуляций и 4) анализ влияния давности пожаров на формирование структуры ценопопуляций в различных ценотических условиях.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования выбраны коренные разновозрастные сосновые леса на автоморфных почвах сухих олиготрофных и мезо-олиготрофных местообитаний. Пробные площади (ПП) в сосняках лишайниковых скальных (ПП 1–3), лишайниково-зеленомошных (ПП 4–5) и черничных (ПП 6–7) IV–V классов бонитета были заложены в Республике Карелия на территориях Чупинского, Лоухского и Пяозерского лесничеств, а также в ландшафтном заказнике «Гридино» (табл. 1).

На ПП у каждого живого дерева измеряли диаметр на высоте 1,3 м, у каждого пятого измеряли высоту, оценивали категорию состояния [Методы..., 2002]. Каждое пятое живое дерево бурили у основания для определения возраста. Среднюю высоту для каждой ПП по породам определяли по графику высот как соответствующую среднетаксационному диаметру. Запас древостоя рассчитывали по формуле: M = G x HF, где G – сумма площадей сечения, HF – видовая высота, рассчитываемая по таксационным таблицам для видовых чисел [Тетюхин и др., 2004].

Учет естественного возобновления проводили на трансектах, заложенных вблизи от пробных площадей на наиболее характерных участках древостоя [Лопатникова, Шорохова, 2008]. Ширина трансект составляла 4 м, длина – 50 м. Общая длина трансект составила 211, 66, 157, 100, 138, 100 и 100 м на ПП 1, 2, 3, 4, 5, 6 и 7 соответственно. Для каждой особи на трансекте определяли высоту, диаметр и категорию состояния [Методы..., 2002]. На трансектах вблизи ПП 1, 2 и 3 у основания каждого пятого экземпляра возобновления спиливали диск для определения возраста.

Динамику отпада и возобновления анализировали за последние 100 лет. Для оценки отпада использовали данные учета крупных древесных остатков (КДО). На ПП для каждого объекта КДО регистрировали породу, диаметр основания, диаметр на высоте 1,3 м

Таблица 1. Таксационная характеристика пробных площадей

№ ПП / площадь, га	Координаты	Годы пожаров	Коэф. состава	Порода	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	N	Полнота, $м^2 га^{-1}$	Запас, $м^3 га^{-1}$
1 / 1,4	N65°54′57″, E34°37′22″	1800 1911 1968	9,5	С	102	6,0	13	616	5,4	13,9
			0,4	Е		4,9	8		0,1	0,1
			0,1	Б		4	8		+	
			+	Ос		4,9	8		+	
2 / 1,07	N65°54′25″, E34°39′56″	1897 1911	9,2	С	130	6,4	13	630	7,1	19,3
			0,5	Е	118	7,2	12		0,3	0,9
			0,3	Б	99	7	1		0,1	0,2
			+	Ол		4,7	8			
			+	Ос			8			
3 / 1,1	N65°54′20″, E34°40′02″	1887 1911	9,6	С	77	5,6	13	692	9,2	23,7
			0,3	Е	143	6,2	13		0,3	0,8
			0,1	Б			11		0,1	
4 / 1	N66°16′281″, E30° 5′ 719″	1940 1777	9,7	С	169	15	22	267	12,5	81,3
			0,3	Е			14		0,1	
5 / 0,7	N36°16′312″, E30°45′ 56″	1940 1777	9,4	С	187	20,2	24	212	15,1	130,3
			0,6	Е			15		0,4	
6 /1	N66°6′ 875″, E30° 3′ 877″	1692 1765	5,0	Е	174	16,7	18	245	3,9	30,7
			5,0	С	214	20,9	32		5,5	33,0
			+	Б	147	18	18		0,6	1,8
			+	Ос	170	18,5	48		0,4	1,8
7 / 1	N66°16′892″, E30°43′50″	1692 1765	7,0	С	198	18,1	33	221	5,3	39,0
			2,9	Е	167	12,8	15		3,4	16,2
			0,1	Б		13	18		0,2	0,6
			+	Ос			44		0,5	1,7

Примечание. Породы: С – сосна, Е – ель, Б – береза, Ос – осина, Ол – ольха черная.

(там, где это было возможно), класс разложения, тип субстрата (сухостой, валеж, пень). Для датировки КДО использовали дендрохронологические методы, в частности метод перекрестной кросс-датировки и увеличения прироста соседних деревьев (growth-release). Число объектов и объемы КДО суммировали по 10-летним временным интервалам. При реконструкции динамики возобновления учитывали только выжившие экземпляры подроста. При таком подходе недооценка возобновления увеличивается при увеличении давности временного ряда.

Следы прошлых пожаров определяли по живым деревьям и сухостою с пожарными подсушинами, а также по обгоревшим пням вблизи ПП. Число и давность пожаров реконструировали с помощью дендрохронологического метода анализа радиального прироста деревьев и реконструкции дат пожаров по пожарным подсушинам [Ловелиус, 1979]. Ширину годичных колец измеряли на дисках с помощью автоматизированного измерителя [Ваганов и др., 1983] с точностью до 0,005 мм, даты пожаров определяли по морфологии пожарных подсушин, используя метод перекрестной датировки древесно-кольцевых хронологий [Карбаинов, Моложников, 1986]. Кривые прироста, полученные в результате измерений, проверяли на наличие выпадающих колец, стандартизировали, убирая возрастной тренд, с помощью программы COFECHA, DPL (Dendrochronology Program Library) [Holmes, 1999]. Осреднением индивидуальных кривых с учетом условий местопроизрастания получали стандартные индексные хронологии с помощью ARSTAN, DPL [Cook and Holmes, 1999]. После перекрестной кросс-датировки образцов, отобранных с сухостоя, годы пожара определяли по числу годичных слоев от корки до слоя, поврежденного последним пожаром, и далее – каждым предыдущим пожаром. В случаях сухостоя и пней добавляли число лет от года отмирания дерева до года отбора образца.

Все распределения проверяли на нормальность. Гипотезы о принадлежности выборок к разным генеральным совокупностям проверяли с помощью непараметрического теста Краскела-Уоллиса (Statistica 6.0).

Результаты и обсуждение

Возрастная структура ценопопуляций сосны имела выраженный индивидуальный характер; распределение особей по возрасту различалось по всем ПП (χ^2 = 15,345; $p < 0,001$). Все исследованные древостои, согласно классификации С. С. Зябченко [1984], можно отнести к относительно разновозрастным. Средний возраст деревьев сосны увеличивался в ряду: сосняки лишайниковые скальные → сосняки лишайниково-зеленомошные → сосняки черничные скальные и составлял в среднем 102 (вариация от 32 до 158), 171 (вариация от 27 до 382) и 203 (вариация от 128 до 300) года соответственно. Возраст возобновления определяли только в сосняках лишайниковых скальных. Средний возраст подроста составил 33 года (вариация от 3 до 137 лет). Отпад деревьев и интенсивное возобновление, определяющие пики и спады в распределении, были связаны с частотой пожаров (табл. 1, 2). В сообществах всех типов леса периоды наиболее интенсивного возобновления сосны наблюдались в течение 10 лет после пожара, что согласуется с литературными данными [Зябченко, 1984]. В сосняках лишайниковых скальных и лишайниково-зеленомошных возобновление продолжалось в течение более 40 лет после пожаров (рис. 1, а, б), в отличие от сосняков черничных скальных, где при отсутствии пожаров сосна не возобновлялась (рис. 1, в). Среднее

Таблица 2. Динамика отпада и возобновления

Годы	2007–1996	1995–1986	1985–1976	1975–1966	1965–1956	1955–1946	1945–1936	1935–1926	1925–1916	1915–1906	Всего
Сосняки лишайниковые скальные, число деревьев отпада, %											
ПП 1	24	0	24	6	24	18	0	0	0	6	100
ПП 2	21	0	10	21	0	10	0	21	10	10	100
ПП 3	8	8	23	8	8	15	8	8	8	8	100
Сосняки лишайниковые скальные, возобновление, %											
ПП 1	14	24	24	21	7	2	5	-	-	2	100
ПП 2	4	16	24	16	20	4	8	8	-	-	100
ПП 3	11	29	32	7	11	7	3	-	-	-	100
Сосняки лишайниково-зеленомошные, число деревьев отпада, %											
ПП 4 + 5	16	3	9	7	5	9	19	12	7	14	100
Сосняки лишайниково-зеленомошные, возобновление, %											
ПП 4 + 5	-	5	27	14	30	19	1	1	1	-	100

количество всходов и подроста сосны составило: в сосняке лишайниковом скальном – 3235 шт./га; в сосняке лишайниково-зеленомошном – 3310 шт./га; в сосняке черничном возобновление сосны отсутствовало.

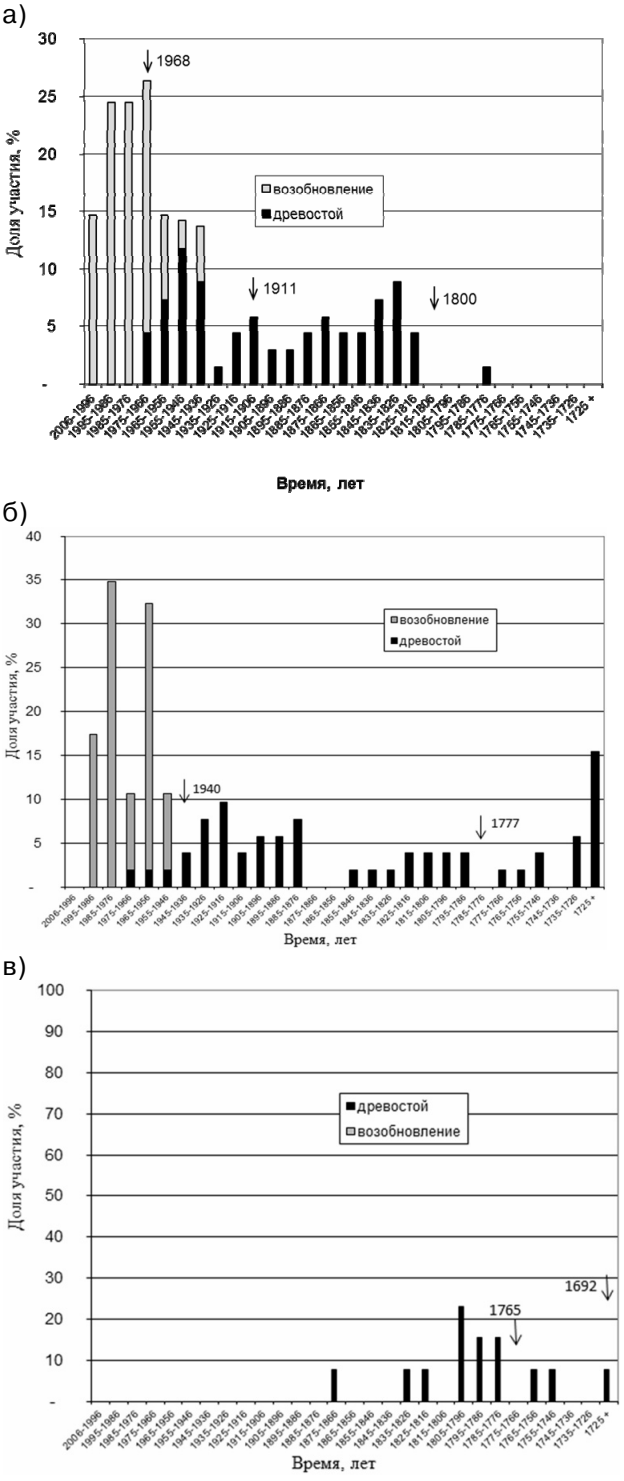


Рис. 1. Возрастная структура популяции сосны в сосняках: а) лишайниковом скальном на примере ПП 1, б) лишайниково-зеленомошном на примере ПП 4, в) черничном скальном на примере ПП 6. Стрелками показаны годы пожаров

Для распределения деревьев по диаметру характерны положительная асимметрия и преобладание в рядах распределения деревьев начальных ступеней толщины (табл. 3), что подтверждает ранее полученные данные для коренных сосняков Карелии [Зябченко, 1984]. Коэффициент вариации диаметра изменялся от 38,6 до 49,3 %, аналогично ранее полученным данным о неоднородности размерной структуры коренных лесов Карелии, Кольского полуострова и Архангельской области [Виликайнен и др., 1974; Зябченко, 1984; Цветков, 2002]. Распределение особей сосны по высоте было более равномерным, чем по диаметру, с приближением к нормальному, с преобладанием деревьев средней высоты. С увеличением продуктивности местообитаний возрастают средние и максимальные высота и диаметр. Распределение всходов и подроста по диаметру и высоте неравномерное, отличающееся от нормального, с преобладанием экземпляров менее 2 см в диаметре и высотой 1–2 м (см. табл. 3).

Таблица 3. Основные показатели размерной структуры популяции сосны

Показатель	Сосняки лишайниковые скальные	Сосняки лишайниково-зеленомошные	Сосняки черничные скальные
Средний диаметр (минимум – максимум), см	13, 3 (5,1–55,7)	22,1 (5,4–83,1)	31,6 (8,3–75,0)
Асимметрия	1,67	1,14	0,43
Эксцесс	3,4	1,54	0,27
Коэффициент вариации, %	47,1	49,3	38,6
Средняя высота (минимум – максимум), м	6,3 (1,1–12,3)	17,6 (5,8–29,3)	18,9 (11,0–33,2)

Характерные для климаксовой стадии эталонные возрастное и размерное распределение основных лесообразователей северотаежных лесов отличаются максимальным для региона диапазоном и доминированием (55–75 %) особей и парциальных образований низших возрастных (< 20 лет) и размерных (< 4 см и < 2 м) групп и характеризуются распределением Вейбулла и гамма-распределением [Ставрова, 2012]. По классификации Н. И. Ставровой [2012], ценопопуляции сосняков лишайниковых скальных и лишайниково-зеленомошных, рассмотренные в данной работе, характеризуются положительно асимметричными слабо дискретными возрастными распределениями умеренно суженного диапазона. Ценопопуляции сосняков черничных скальных по возрастной структуре отрицательно асимметричны, резко дискретны, значительно суженного возрастного диапазона.

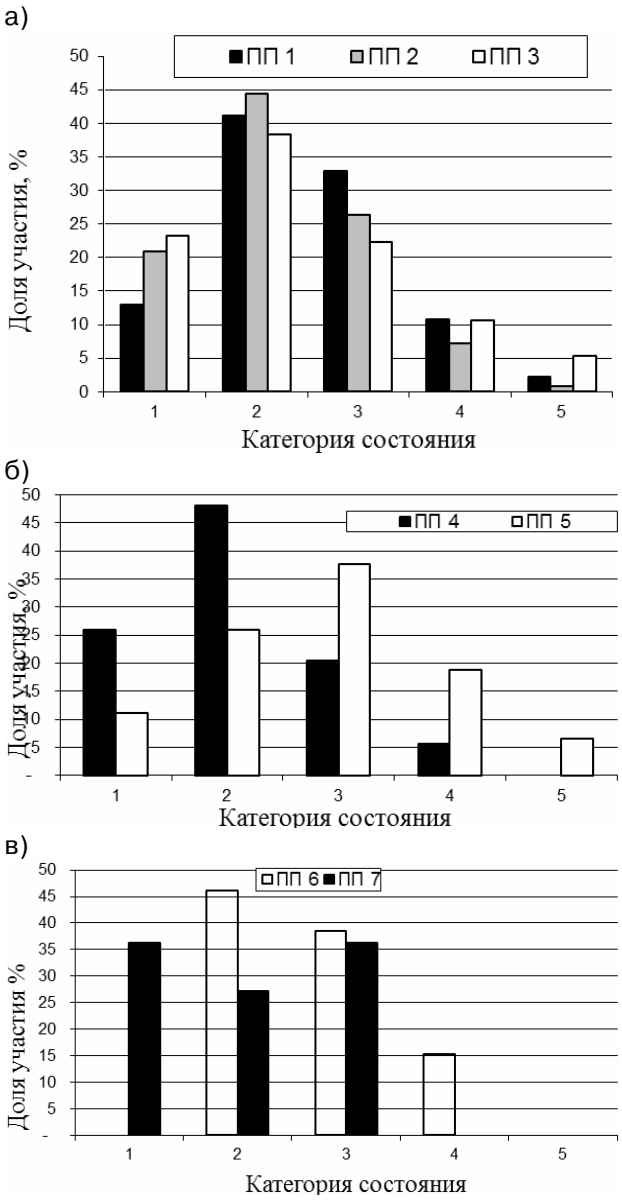


Рис. 2. Виталитетная структура популяции сосны в сосняках: а) лишайниковом скальном, б) лишайниково-зеленомошном, в) черничном скальном

Распределение деревьев по категориям состояния резко отличается от нормального, преобладают ослабленные (2–3 категории) экземпляры, чуть меньше доля здоровых; усыхающие деревья встречаются редко (рис. 2). Несмотря на периодически повторяющиеся пожары, виталитетная структура исследуемых ценопопуляций в сосняках лишайниковых скальных близка к эталонной, отличающейся доминированием умеренно (40 %) и сильно угнетенных (30 %) особей и парциальных образований, пониженной долей (не более 20 %) здоровых деревьев [Ставрова, 2012]. Распределение возобновления по категориям состояния в сосняке лишайниковом скальном близко к нормальному, с преобладанием ослабленных (сомнительных) экземпляров и небольшой долей как жизнеспособных, так и нежизнеспособных. В сосняке лишайниково-зеленомошном распределение ближе к экспоненциальному, в связи с неоднородностью условий в разных частях участка исследования могут преобладать как жизнеспособные, так и сомнительные экземпляры (табл. 4).

Взаимосвязи высоты и диаметра, диаметра и возраста, а также высоты и возраста наиболее адекватно описывались уравнениями вида $y = a(1-\exp(-bx))$ (табл. 5). Кривая имеет форму перевернутой экспоненты, отражающей замедление ростовых процессов и уменьшение прироста с возрастом деревьев, в особенности в коренных лесах [Цветков, 2002]. Взаимосвязь между высотой и диаметром теснее в более продуктивных типах леса (см. табл. 5, 6). Менее тесную связь высоты и диаметра в экстремальных лесорастительных условиях сосняков лишайниковых скальных можно объяснить тем, что большинство деревьев отличалось искривлением стволов. В более благоприятных условиях, в сосняке черничном скальном, деревья имеют прямую форму ствола, поэтому коэффициент детерминации выше, связь теснее. Взаимосвязь между возрастом и морфометрическими показателями зависела, по-видимому, в большей степени от внутриценотических условий (пространственное распределение деревьев и эффект конкуренции за питательные элементы), чем от условий произрастания. Связь высот и диаметров для возобновления линейная, достаточно тесная (см. табл. 5).

Наименьшая давность и наибольшее число пожаров были отмечены в сосняке лишайниковом скальном ПП 1 (см. табл. 1). Пожары давностью в 38, 95 и 206 лет повлияли на величину и число пиков в распределении особей сосны по возрасту (см. рис. 1, а) и на виталитетную структуру ценопопуляции: указанная ПП насчитывает меньшее число здоровых и большее число ослабленных и сильно ослабленных деревьев по сравнению с другими древостоями в сходных условиях местопроизрастания с давностью последнего пожара 95 лет (см. рис. 2).

Последний пожар давностью 67 лет в сосняках лишайниково-зеленомошных вызвал интенсивное возобновление сосны; значительный временной промежуток между пожарами в 163 года привел к формированию дискретного распределения особей сосны по возрасту (см. рис. 1, б). Длительное отсутствие пожаров, по-видимому, повлияло на виталитетную структуру ценопопуляции, где довольно высока доля здоровых деревьев.

Таблица 4. Характеристики возобновления сосны

Распределение по диаметру, шт. га$^{-1}$											
Диаметр, см	< 0,5	0,6–1,0	1,1–1,5	1,6–2,0	2,1–2,5	2,6–3,0	3,1–3,5	3,6–4,0	4,1–5,0	> 5,1	Итого
Сосняки лишайниковые скальные											
ПП 1	387,5	425	375	413	263	163	188	125	88	63	2488
ПП 2	467	833	1 267	467	533	233	300	33	133	167	4433
ПП 3	267	250	283	200	200	233	100	67	183	133	1917
Сосняки лишайниково-зеленомошные											
ПП 4	100	300	250	700	375	150	150	25	25	–	2075
ПП 5	–	117	300	133	100	117	17	–	17	–	800
Распределение по высоте, шт. га$^{-1}$											
Высота, м	< 0,5	0,6–1,0	1,1–1,5	1,6–2,0	2,1–2,5	2,6–3,0	3,1–3,5	3,6–4,0	> 4,0	Итого	
Сосняки лишайниковые скальные											
ПП 1	963	850	338	200	88	50	–	–	–	2488	
ПП 2	1600	1833	333	367	200	67	33	–	–	4433	
ПП 3	683	500	433	100	83	50	67	–	–	1917	
Сосняки лишайниково-зеленомошные											
ПП 4	100	300	250	700	375	150	150	25	25	2075	
ПП 5	–	117	300	133	100	117	17	–	17	800	
Распределение по категории состояния, шт. га$^{-1}$											
	Жизнеспособные			Низкой жизнеспособности			Нежизнеспособные			Итого	
Сосняки лишайниковые скальные											
ПП 1	113			2213			163			2488	
ПП 2	–			3867			567			4433	
ПП 3	33			1650			233			1917	
Сосняки лишайниково-зеленомошные											
ПП 4	400			1475			175			2075	
ПП 5	733			33			33			800	

Отсутствие пожаров в течение последних 242 лет в сосняках черничных скальных привело к отсутствию возобновления сосны и постепенному вытеснению сосны елью из древесного полога. Виталитетная структура ценопопуляций отличается самой высокой долей здоровых деревьев по сравнению с другими ценопопуляциями (см. рис. 2).

Выводы

1) Возрастная структура исследуемых ценопопуляций имеет индивидуальный характер в зависимости от режима пожаров. Ценопопуляции сосны сосняков лишайниковых скальных и лишайниково-зеленомошных с давностью последнего пожара в 40–70 лет характеризуются положительно асимметричными слабо дискретными возрастными распределениями умеренно суженного диапазона. Ценопопуляции сосняков черничных скальных с давностью последнего пожара в 240 лет по возрастной структуре отрицательно асимметричны, резко дискретны, значительно суженного возрастного диапазона. По мере увеличения продуктивности местообитаний средний возраст деревьев в древостое возрастает. Возобновление характеризуется невысокой численностью, преобладающая часть его ослаблена. Динамика возобновления определяется частотой пожаров.

2) Распределение деревьев по диаметру близко к экспоненциальному, по высоте – к нормальному. Коэффициент вариации среднего диаметра изменяется от 39 до 49 %. Средние диаметры и высоты возрастают в ряду сосняки лишайниковые скальные → лишайниково-зеленомошные → черничные скальные.

Таблица 5. Параметры уравнений связи биометрических показателей популяции

Связь	Сосняки лишайниковые скальные			Сосняки лишайниково-зеленомошные			Сосняки черничные скальные		
	a	b	r	a	b	r	a	b	r
Древесный ярус, экспоненциальная модель									
Высота – диаметр	8,657	0,092	0,636	21,162	0,062	0,914	22,982	6,408	0,964
Диаметр – возраст	0,228	0,009	0,764	0,680	0,003	0,827	1,142	0,001	0,929
Высота – возраст	7,038	0,028	0,713	18,168	0,013	0,694	22,929	0,009	0,985
Возобновление, линейная модель									
Высота – диаметр	0,764	0,241	0,940	0,821	0,141	0,928	–	–	–

3) Несмотря на периодически повторяющиеся пожары, виталитетная структура ценопопуляций сосны сосняков лишайниковых скальных близка к эталонной; доминируют умеренно и сильно угнетенные особи. По мере увеличения давности последнего пожара и продуктивности местообитаний увеличивается доля здоровых деревьев.

4) Связь биометрических показателей описывается перевернутой экспоненциальной кривой. С увеличением продуктивности местообитаний теснота связи увеличивается.

Таблица 6. Средние значения таксационных показателей: диаметра (*d*, см), высоты (*h*, м) и запасов (*M*, м^3 га$^{-1}$) по возрастным поколениям (лет)

Показатель	0–40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	> 280
Сосняки лишайниковые скальные								
d	10,1	9,9	12,7	13,9	17,4	10,5	16,1	36,6
h	5,5	5,3	6,3	6,2	7,2	7,7	6,4	7,6
M	0,4	2,2	5,1	1,5	1,7	1,6	0,3	3,9
Сосняки лишайниково-зеленомошные								
d	23,2	14,1	15,5	17,1	27,3	33,1	30,4	37,1
h	18,5	13,2	14,6	16,8	15,6	20,1	19,1	20,6
M	1,9	3,0	8,8	6,1	8,6	31,6	17,4	44,5
Сосняки черничные скальные								
d	–	–	–	30,9	30,2	30,2	37,7	32,9
h	–	–	–	17,7	17,7	21,4	21,5	19,3
M	–	–	–	7,6	4,2	10,4	2,8	5,3

Автор выражает благодарность О. Игнатьевой, Е. Капице, А. Кузнецову, А. Гладышеву, К. Минину, А. Молеву, Д. Малюхину, С. Лосеву, О. Лопатниковой, Е. Николаевой и М. Евилиной за помощь в полевых работах и обработке материала, а также рецензентам за ценные замечания.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (05-04-4847, 06-04-3039).

Литература

Ваганов Е. А., Красовский К. В., Свидерская И. В., Шашкин А. В. Автоматизированная система измерения и обработки данных о структуре годичных колец // Лесоведение. 1983. № 2. С. 73–81.

Верхунов П. М. Генезис и возрастное строение современных сосновых лесов Сибири / В кн.: Лесоводственные исследования в лесах Сибири. Красноярск, 1970. Вып. 2. С. 7–58.

Виликайнен М. И., Зябченко С. С., Иванчиков И. А. Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1974. 256 с.

Горшков В. Г. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // ДАН России, 1993. Т. 133. № 6. С. 111–114.

Горшков В. Г. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2001. 35 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.

Карбаинов Ю. М., Моложников В. Н. Дендроиндикация периодичности возникновения лесных пожаров // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 194–199.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 1979. 233 с.

Лопатникова О. В., Шорохова Е. В. Естественное возобновление в коренных северотаежных сосновых лесах Карелии // Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка: материалы межд. научно-практ. конф. 2007 / Под ред. А. А. Егорова. СПб.: СПбГЛТА, 2008. С. 28–32.

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 2002, 240 с.

Санников С. Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. № 2. С. 10–19.

Ставрова Н. И. Структура популяций основных лесообразующих видов на Европейском Севере России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2012.

Тетюхин С. В., Минаев В. Н., Богомолова Л. П. Лесная таксация и лесоустройство: Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу Российской Федерации. СПб.: СПбГЛТА, 2004. 360 с.

Цветков В. Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: изд-во Арх. гос. тех. ун-та, 2002. 380 с.

Cook E. R., Holmes R. L. Users manual for Program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona USA, 1999.

Holmes R. L. Users manual for Program COFECHA Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona USA, 1999.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Шорохова Екатерина Владимировна
доцент кафедры общей экологии,
физиологии растений и древесиноведения
Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет,
Институтский пер., 5, Санкт-Петербург, Россия, 194021
эл. почта: shorohova@ES13334.spb.edu
тел.: +358503952408

Shorohova, Ekaterina
St Petersburg State Forest Technical University
5 Institutsky st., 14021 St. Petersburg, Russia
e-mail: shorohova@ES13334.spb.edu
tel.: +358503952408

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 167–170

*УДК 630*65:630*561.21:630*164.3*

ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДНЕПЕРИОДИЧЕСКОГО ПРИРОСТА ПО ДИАМЕТРУ И СВЯЗЬ МАССЫ КОРНЕЙ И НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ДРЕВОСТОЯ ПОСЛЕ РАЗРЕЖИВАНИЯ

А. Ю. Карпечко

Институт леса Карельского научного центра РАН

Проведено исследование изменения среднепериодического прироста по диаметру после механизированного разреживания древостоя в ельниках южной Карелии. Сделана попытка связать изменения прироста древостоя с динамикой массы корней. Анализ связи роста корневой массы и надземной части древостоя показал, что большему среднепериодическому приросту по запасу соответствуют меньшие значения корненасыщенности.

К л ю ч е в ы е с л о в а: ельники, разреживание, прирост, корни, Карелия.

A. Yu. Karpechko. CHANGES IN PERIOD-AVERAGED DIAMETER INCREMENT AND CORRELATIONS BETWEEN ROOT MASS AND ABOVEGROUND MASS IN A STAND UPON THINNING

We studied changes in the period-averaged diameter increment in spruce stands of southern Karelia upon mechanized thinning. An attempt was made to relate changes in the increment to changes in root mass. Analysis of correlations between the growth of the root mass and the aboveground part of the stand showed that when the period-averaged standing stock increment was higher the root occupation was lower.

K e y w o r d s: spruce forests, thinning, increment, roots, Karelia.

Введение

Одной из основных целей разреживания древостоев является увеличение прироста деревьев, что достигается созданием благоприятных условий для роста оставляемой части насаждения. В разреженном древостое в результате улучшения физиологических процессов разрастается корневая система деревьев [Изюмский, 1970], увеличивается прирост и повышается продуктивность насаждений [Георгиевский, 1957; Воропанов, 1960; Давыдов, 1971; Атрохин, 1980; Атрохин, Иевинь, 1985]. По Н. И. Казимирову, Р. М. Сбоевой [1962] и ряду других исследователей [Изюмский, 1971; Банева, 1981], при уменьшении густоты древостоя увеличиваются площади питания, что благоприятно сказывается на приросте древесины у оставленных деревьев. Однако, согласно С. Н. Сеннову [1984], сразу после разреживания текущий прирост древостоя может снижаться, что связано с неполным использованием пищевых ресурсов местопроизрастания из-за уменьшения массы мелких корней после рубки. Согласно некоторым исследователям, четкую зависимость прироста разреженного древостоя от корненасыщенности сложно обнаружить из-за разной эффективности работы корней, которая зависит от экологи-

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях

№ пр. пл.	Выборка по запасу, %		Ярус	Состав и возраст	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Абсолютная полнота	Относительная полнота	Запас, $м^3 га^{-1}$
2.5	15*	До рубки (1982 г.)	I	$5Б_{(40)}5Ос+Ив$ ед.Е,С	9,4	13,7	24,6	1,1	173
			II	$10Е_{(33)}$	6,3	5,6	3,9	0,2	16
		После рубки (2002 г.)		$10Е_{(52)}$	14,0	12,0	24,1	1,0	156
1.3	20*	До рубки (1982 г.)	I	$6Ос_{(46)}4Бед.С$	10,7	15,0	26,5	1,0	204
			II	$10Е_{(46)}$	8,1	8,0	11,4	0,6	62
		После рубки (2001 г.)		$10Е_{(64)}$	16,0	13,8	18,4	0,7	158
1.4	25*	До рубки (1982 г.)	I	$6Ос_{(46)}4Бед.С$	9,7	15,3	24,5	0,9	187
			II	$10Е_{(46)}$	9,1	8,8	14,6	0,7	84
		После рубки (2001 г.)		$10Е_{(64)}$	17,5	15,0	19,4	0,7	191
9	25*	До рубки (1986 г.)	I	$7Б_{(49)}2Ос1С$	14,0	19,0	35,3	1,4	348
			II	$10Е_{(49)}$	7,5	7,5	9,4	0,5	50
		После рубки (2002 г.)		$10Е_{(65)}$	12,0	11,0	16,3	0,7	95
6.2	46	До рубки (1997 г.)		$6.8Е_{(77)}0.6С1.5Б1.1Ос$	22,0	21,0	34,3	1,0	413
		После рубки (2001 г.)		$8Е_{(80)}1С1Б$	17,0	16,0	17,4	0,6	224

Примечание. * Сплошная рубка лиственного яруса. В скобках указан возраст преобладающей по запасу породы.

ческого режима почв [Банева, 1989]. Отсутствие ясных выводов о наличии связи между массой корней и динамикой прироста побудило нас к попытке рассмотреть этот вопрос подробнее.

Объекты и методы

Исследования проводились в южной части Карелии на территории Прионежского, Пудожского и Олонецкого районов.

Объектами исследования были разреженные ельники черничные; класс бонитета III (пробные площади 2.5 и 1.4) и IV (пр. пл. 1.3, 9 и 6.2), почва в основном модергумусная среднеподзолистая супесчаная. Лесосечные работы проводились с применением бензомоторных пил; транспортировка древесины осуществлялась по заранее подготовленным технологическим коридорам в виде сортиментов или хлыстов с использованием колесных тракторов с тросово-чокерной оснасткой (МТЗ-82), форвардеров (ЛТ189А, ЛТ189М). Ширина коридоров составляла 2,5–3 м, ширина пасек 25 м.

Для исследования корненасыщенности использовался метод монолитов, отбираемых по всей площади участка в технологических коридорах (10 точек) и пасеках (10 точек). Из почвенного монолита (10 х 10 х 20 см) извлекались корни диаметром до 3 мм, которые высушивались до воздушно-сухого (возд.-сух.) состояния и взвешивались.

Для определения прироста по запасу производился замер диаметра каждого дерева на пробной площади в двух направлениях на высоте 1,3 м с точностью до 1 мм через каждые 2 года. Измерялась высота деревьев и затем рассчитывались объемы стволов по разрядам высот в пределах каждой ступени толщины.

Прирост по диаметру определялся по повторным перечетам, а также с помощью кернов, которые отбирались буравом Пресслера на высоте 1,3 м на разном расстоянии от технологических коридоров (1,0–2,0 м; 2,1–4,0 м; 4,1–6,0 м).

Таксационная характеристика древостоев приведена в таблице 1.

Результаты и обсуждение

Динамика прироста по диаметру обусловливается как лесоводственным эффектом рубки, так и возрастными изменениями деревьев. Небольшой прирост непосредственно после рубки (табл. 2) объясняется стрессовой реакцией деревьев на резкое изменение микроклимата, а также уменьшением массы корней [Карпечко, 2009]. Вместе с тем рубка активизирует процесс формирования корневой системы, и со временем масса корней в разреженных древостоях возобновляется [Карпечко, 2009] и прирост увеличивается. Максимум прироста приходится на второе пятиле-

тие. В дальнейшем по мере смыкания крон и увеличения возраста древостоя наблюдается снижение прироста.

Анализ влияния пространственного расположения деревьев на динамику прироста по диаметру показал, что во второе пятилетие после рубки отмечается его уменьшение по мере удаления от технологического коридора (см. табл. 2). Такое положение можно объяснить неравномерным влиянием солнечной радиации, поступление которой по всему кроновому пространству к почве больше у технологического коридора, где меньше сомкнутость крон. Со временем в результате смыкания крон и в коридоре разница в приросте по мере удаления от него может сглаживаться.

Таблица 2. Изменение процента среднепериодического прироста по диаметру после рубки в зависимости от расстояния до технологического коридора (на примере пр. пл. 1.3), %

Исследуемый период, гг.	Расстояние до технологического коридора, м		
	1.0–2.0	2.1–4.0	4.1–6.0
1983–1987	2,9	2,7	2,7
1988–1992	6,7	5,7	5,2
1993–1997	2,4	2,4	2,1
1998–2001	2,0	2,0	2,0

Масса корней не коррелирует с расстоянием до ближайшего дерева [Сеннов, 1980; Оя, Лыхмус, 1985; Карпечко, 2009] и с суммой площадей сечений [Карпечко, 2009], т. е. корни разрастаются по площади, заполняя доступные, свободные места вне зависимости от расстояния до стволов. Следовательно, связь динамики прироста древесины с корневой массой сложно искать в полосе, непосредственно примыкающей к технологическому коридору, так как корни деревьев, растущих на этой полосе, могут распространяться далеко за ее пределы. Поэтому для выяснения связи роста надземной части древостоя и подземной сопоставлялась масса корней на 1 га со среднепериодическим приростом по запасу за последние четыре (три – пр. пл. 6.2) года.

Таблица 3. Масса корней и прирост древостоя

Пр. пл.	Среднепериодический прирост по запасу, $м^3 га^{-1}$	Масса корней (возд.-сух.), $т га^{-1}$	Эффективность работы корней*, $м^3 т^{-1}$
2.5	7,50	1,79	4,19
1.3	5,00	2,46	2,03
1.4	4,50	3,84	1,17
9	3,00	2,43	1,23
6.2	7,33	1,68	4,36

Примечание. * Выражена как отношение прироста по запасу к массе корней.

Анализ полученных данных (табл. 3) позволяет отметить следующую тенденцию: прирост по запасу тем больше, чем выше эффективность работы корней, причем последняя обратно пропорциональна их массе.

Согласно литературным данным [Сеннов, 1984; Сеннов и др., 1994], ухудшение почвенных процессов обычно сопровождается увеличением массы мелких корней. Чем беднее почва доступными питательными веществами, тем больше ее требуется на каждое дерево для достаточного питания. И наоборот, в древостоях мелких корней тем меньше, чем богаче почва и лучше рост. Обратную зависимость между богатством почвы и развитием корневой системы также отмечали С. Т. Говер с соавт. [Gower, Vitousek, 1989]. По Н. А. Баневой [1989], эффективность работы корней зависит от экологического режима почвы, который меняется при смене погодных условий.

На пр. пл. 1.4, где наблюдается самая большая корневая масса, эффективность работы корней небольшая. Напротив, на пр. пл. 2.5 при сравнительно небольшой корневой массе среднепериодический прирост по запасу наибольший и, соответственно, большая эффективность работы корней.

Заключение

Исследования, выполненные в ельниках-черничниках южной Карелии, показали, что увеличение прироста по диаметру происходит, как правило, в течение второго пятилетия после разреживания, что связано с восстановлением массы корней к этому времени. В дальнейшем наблюдается снижение прироста.

Установлено, что высокая масса корней не является свидетельством хорошего роста надземной части древостоя. Напротив, большему среднепериодическому приросту по запасу за последние 4 года соответствуют меньшие значения корненасыщенности.

Литература

Атрохин В. Г. Формирование высокопродуктивных насаждений. М.: Лесн. пром-ть, 1980. 231 с.

Атрохин В. Г., Иевинь И. К. Рубки ухода и промежуточное лесопользование. М.: Агропромиздат, 1985. 255 с.

Банева Н. А. К биологическому обоснованию рубок ухода в чистых хвойных древостоях // Система рубок ухода в лесах Северо-Запада РСФСР: сб. науч. тр. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. С. 31–40.

Банева Н. А. Динамика массы мелких корней и текущего прироста в древостоях, пройденных рубками ухода // Лесоводственные способы формирования и оценки насаждений эксплуатационного и рекреационного назначения: сб. науч. тр. Л.: ЛенНИИЛХ, 1989. С. 103–109.

Воропанов П. В. О повышении общей продуктивности лесов рубками ухода. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. 156 с.

Георгиевский Н. П. Рубки ухода за лесом. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1957. 142 с.

Давыдов А. В. Рубки ухода за лесом. М.: Лесн. пром-ть, 1971. 181 с.

Изюмский П. П. Влияние рубок ухода на рост насаждений // Лесн. хоз-во. 1970. № 2. С. 23–26.

Изюмский П. П. Площадь питания и ее значение для роста и развития насаждений // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев: Урожай, 1971. Вып. 24. С. 3–11.

Казимиров Н. И., Сбоева Р. М. Лесу нужен уход. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1962. 60 с.

Карпечко А. Ю. Влияние разреживания на корненасыщенность почвы еловых древостоев Южной Карелии // Лесн. журн. (Изв. высш. учеб. заведений). 2009. № 3. С. 19–25.

Оя Т. А., Лыхмус К. Н. Горизонтальное распределение корней ели в средневозрастном древостое // Лесоведение. 1985. № 1. С. 44–47.

Сеннов С. Н. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция // Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР: сб. науч. тр. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. С. 17–27.

Сеннов С. Н. Уход за лесом. Экологические основы. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 128 с.

Сеннов С. Н., Банева Н. А., Смирнов А. П. Корненасыщенность и парцеллярная структура в высокопроизводительном ельнике // Лесоведение. 1994. № 2. С. 78–80.

Gower S. T., Vitousek P. M. Effects of nutrient amendments on fine root biomass in a primary successional forest in Hawai'i // Oecologia. 1989. Vol. 81, N 4. P. 566–568.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Карпечко Анна Юрьевна
научный сотрудник, к. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: yuvkarp@onego.ru
тел.: (8142) 768160, 89114019464

Karpechko, Anna
Forest Research Institute,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: yuvkarp@onego.ru
tel.: (8142) 768160, 89114019464

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 171–176

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 551.438.222:004.42

КОМПЬЮТЕРНАЯ ПРОГРАММА ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ДИАГРАММ СОСТАВА ТОРФА «KORPI»

С. А. Кутенков

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Дана краткая история развития иллюстративно-графических способов отображения послойного строения озерно-болотных отложений. Описана разработанная автором программа «Korpi», предназначенная для визуализации данных по ботаническому и химическому составу слоев торфа. Программа может применяться в работах по болотоведению, палеоботанике, лесомелиорации и смежным наукам для построения диаграмм состава озерно-болотных отложений.

К л ю ч е в ы е с л о в а: графическое отображение, торфяная залежь, ботанический состав, динамика.

S. A. Kutenkov. KORPI SOFTWARE FOR PLOTTING STRATIGRAPHIC DIAGRAMS OF PEAT COMPOSITION

An overview of how the graphical layer-wise representation of lacustrine-peatland deposits evolved is given. The Korpi software developed by the author for visualization of the data on the botanical and chemical composition of peat layers is described. The application can be used in mire science, palaeobotany, forest reclamation and related sciences for plotting the diagrams of lake-mire deposit structure.

K e y w o r d s: graphical representation, peat deposit, botanical composition, dynamics.

Иллюстративный материал является важной составляющей научных работ, позволяющей выразить результаты исследований в удобном для восприятия виде. Одним из основных графических материалов в болотоведении, наряду с различными картами и картосхемами, являются рисунки, отображающие строение торфяной залежи[1]. Они представляют собой информативные разрезы (колонки) торфяных залежей, базирующиеся на результатах различных видов анализов торфа – спорово-пыльцевого, химического, ботанического, степени разложения и т. п.

Подобный графический материал необходим как для отображения конечного результата в отчете и публикации, так и на промежуточном этапе, поскольку способствует более быстрому осмыслению и интерпретации имеющегося материала. Особенностью используемых графиков является то, что они отражают распределение полученных величин по глубине разреза и для удобства восприятия должны также

[1] Торф является основным объектом применения описываемых методик и компьютерной программы, которые также используются и при анализе других озерно-болотных отложений – сапропеля, глин с растительными остатками и т. п.

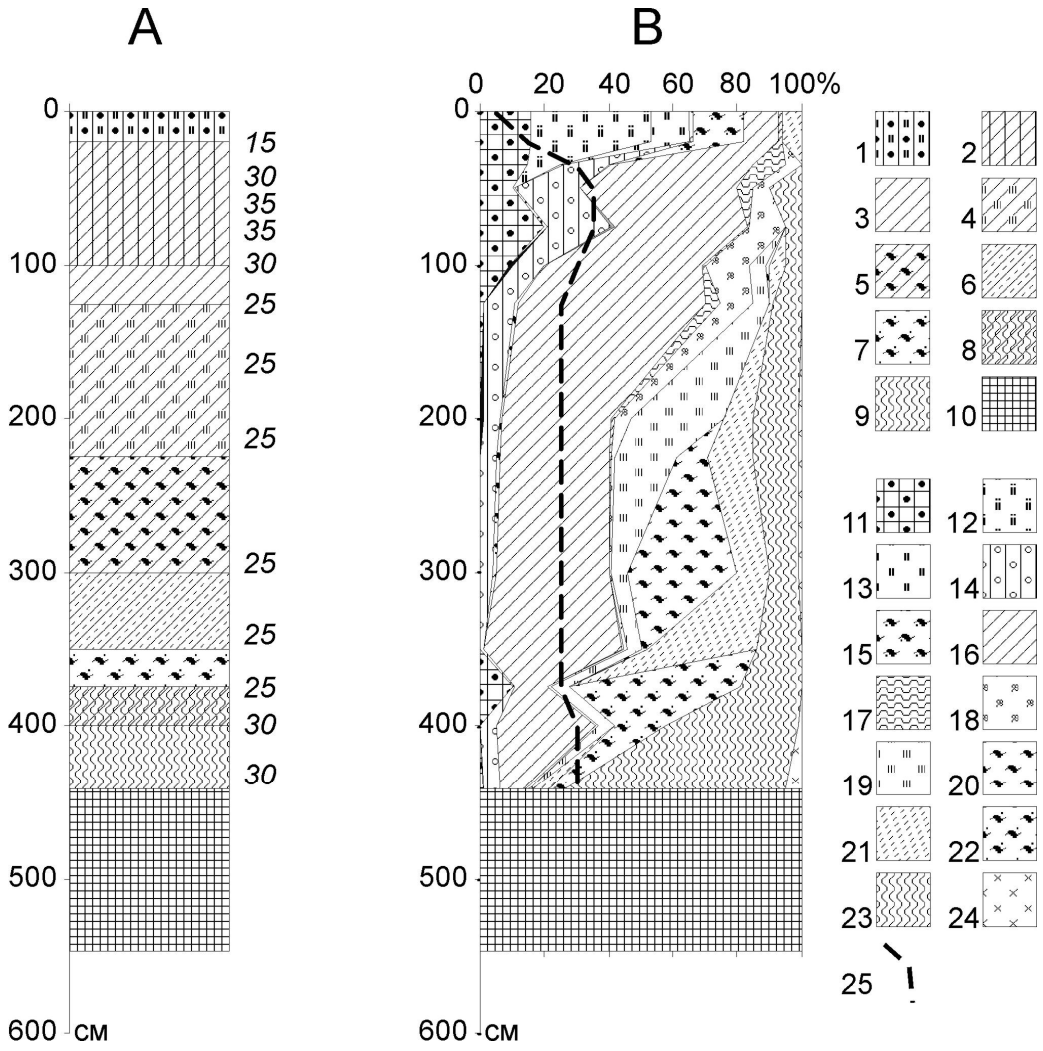


Рис. 1. А – стратиграфический столбик озерно-болотных отложений по видам торфа. Слева – значения глубины, справа – степени разложения торфа. В – то же (колонка) по торфообразователям. Составлены на основе данных ботанического состава торфа (табл.)

Условные обозначения: 1–10 – виды торфа (см. табл.); 11–24 – остатки растений: 11 – сосны, 12 – молинии, 13 – трав неопр., 14 – березы, 15 – *Sphagnum warnstorfii*, 16 – осок, 17 – пушицы, 18 – вахты, 19 – шейхцерии, 20 – *Sphagnum sect. Subsecunda*, 21 – гипнов, 22 – *Sphagnum teres*, 23 – тростника, 24 – хвоща; 25 – степень разложения, %

строиться в координатах, где ось ординат соответствует глубине, значения которой увеличиваются сверху вниз.

С развитием болотоведения развивались и методы отображения материала по стратиграфии болот. Уже в ранних работах по болотоведению приводятся схемы строения торфяных залежей, на которых при помощи заливки (штриховки) отмечаются слои различного торфа [Сукачев, 1923].

В 1939 году вышел двухтомник «Методы исследования торфяных болот» под редакцией М. И. Нейштадта, где были, во-первых, определены критерии выделения конкретных видов торфа и их графическое обозначение, во-вторых, даны инструкции по созданию графического материала, в частности различных диаграмм торфа. Все это сделано на основе уже имевшихся к тому моменту наработок отечественных и зарубежных авторов. Один из авторов книги, А. В. Полосихина, в главе «Графическая обработка материалов» указывает, что существует несколько способов графического показа распределения и характера залегания видов торфа в торфянике. Наиболее простой из них – *стратиграфические столбики*. Этот способ употребляется в тех случаях, когда имеются разрозненные, не связанные друг с другом пункты бурения (скважины) или пункты взятия образцов торфа. Для его составления берется отдельный такой пункт. По результатам анализа торфа определяются слои различного типа, которые при помощи условных знаков (штриховки) наносятся поглубинно на график. Степень разложения на стол-

Ботанический состав озерно-болотных отложений (ОБО) (содержание торфообразователей послойно, %)

Вид ОБО	1	2				3	4		5	6	7	8	9	10		
Глубина, см*	20	35	50	75	100	125	200	225	300	350	375	400	440	450	515	547
Разложение (%)	15	30	35	35	30	25	25	25	25	25	25	30	30			
Betula	+	15	20	20	10	10	5	5	5	+	+	5	5			
Juniperus	5															
Pinus	15	15	10	20	10	+					10					
Salix	+		+	5	+	+						+				
Древесина неоп.												5	+			
Кустарнички	5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
Carex lasiocarpa	5	40	35	20	30	35	15	15	30	40	5	20	10	+	+	+
C. chordorrhiza	5	5	5	10	5	5	5	5	5	+	5	5			+	
C. limosa			5	5	10	15	10	10	+	5				5	+	
C. rostrata			5	5	5	5	5	5	+	+	+	5				
Equisetum							+	+	+			+	5	5	5	10
Eriophorum	+	10	5	+	+	5	+	+	+	+			+			
Menyanthes		5	5	10	15	10	5	+	+	+	+	+				
Molinia caerulea	35	10	+													
Phragmithes			10	5	5	10	15	15	10	15	20	40	70	85	80	50
Potamogeton															+	5
Scheuchzeria					5	5	30	20	5	5	5	5	+		+	
Typha															5	5
Гидрофиты неоп.															5	5
Прочие травы	10	+		+	+		+									
Calliergon							5	5	3	5	+		+		+	
Drepanocladus							5	+	3	5					+	
Meesia	5				5	+	+	5	5	5	+		+		+	
Scorpidium								5	+	20	+		5	5		
Sph angustifolium	+							+								
Sph s. Subsecunda					+			10	35	+						
Sph teres											55	15	5	+	+	+
Sph warnstorfii	15	+		+		+	+	+	+					+		+
Раковины, мшанки																25

Примечание. Торф отобран в сосняке сфагново-молиниевом в 2,5 км на юго-восток от пос. Тивдия (Карелия, Кондопожский р-н). Виды торфа (1–9): 1 – древесно-травяной, 2 – древесно-осоковый, 3 – осоковый, 4 – шейхцериево-осоковый, 5 – осоково-сфагновый, 6 – осоково-гипновый, 7 – терес-торф, 8 – тростниково-осоковый, 9 – тростниковый; 10 – сапропель. Значение «+» соответствует низкому (< 1 %) содержанию остатков. * – нижняя граница образца.

биках может быть указана просто цифрами по глубинам отбора проб, с правой стороны от ботанического состава, но может быть изображена также и в виде кривой. Для этого на линии ординат отлагают глубины, а на оси абсцисс – проценты степени разложения (через 5–10 %). Таким образом, ботанический состав изображается условными знаками, а степень разложения – цифрами или кривой. Пример такого графика приведен на рис. 1, А. Стратиграфические столбики используются в большинстве работ, посвященных строению торфяной залежи [Тюремнов, 1949; Болота…, 1964].

Более сложный способ – *стратиграфические профили,* показывают смену видов торфа на развернутом вертикальном разрезе торфяной залежи по заданной линии, обычно на протяжении от одного конца торфяника до другого. Стратиграфические профили – одна из основных задач графической обработки материалов по исследованию и оценке торфяника. Однако их отображение выходит за рамки данной публикации. Отметим лишь, что стратиграфические столбики, выстроенные в ряд в соответствии с болотным профилем, создают основу для наглядного отображения профиля.

В этой же книге [Методы…, 1939], в главе «Анализ пыльцы» М. И. Нейштадт описывает методики построения *спорово-пыльцевой диаграммы,* которая «представляет графически колебания состава пыльцевой флоры в последовательности слоев торфяного болота или другого отложения». Так, диаграмма по методу Л. Поста строится в системе координат, где на оси абсцисс откладываются доли содержания пыльцы отдельных растений в процентах, а на оси ординат – глубины, обозначаемые с левой стороны. На уровнях, с которых были проанализированы пробы, проводятся сплошные горизонтальные линии. Каждый пыльцевой спектр откладывается на соответствующей ему глубине, после чего одноименные пробы всех спектров соединяются линиями.

Другим принципом построения диаграммы является такой способ графического изображения последовательной смены пыльцевых спек-

тров, в котором каждая отдельная порода имеет свою самостоятельную, отдельно стоящую кривую. Для породы берут отдельную вертикальную линию, соответствующую глубине торфяника, и на определенных глубинах, где производится подсчет пыльцы, откладывают по горизонтальной линии процент этой породы. Затем, соединив все точки сплошной линией, затушевывают сплошь всю внутреннюю часть вертикальной линии. То же самое производят затем со второй породой, третьей и т. д. [Методы..., 1939]. Данный метод в усовершенствованном виде используется палинологами и в настоящее время.

Таким образом, методы исследования торфяных болот, разработанные к 1939 году, предполагали создание подробных диаграмм спорово-пыльцевого анализа и простых обобщенных «столбиков» ботанического состава торфа. Это связано с тем, что первый анализ проводился исключительно в научных целях, тогда как второй имел производственное значение и использовался для разработки технического проекта по эксплуатации торфяника. В последнем случае достаточно было знать тип торфа, не вдаваясь подробно в соотношение отдельных торфообразователей.

Позже, с развитием болотоведения, стал использоваться следующий вид *стратиграфических столбиков (колонок),* в которых уже учитывается содержание отдельных торфообразователей [Елина, 1969]. Ширина такого столбика берется за 100 %. На уровне каждого отобранного слоя последовательно, исходя из общих 100 %, отмечается содержание отдельных остатков торфообразователей, после чего происходит создание областей по содержанию того или иного торфообразователя по всей глубине торфа (рис. 1, В). Такие колонки есть в работах Г. А. Елиной [Елина, 1969, 1971, 1981; Елина и др., 1984], Ю. А. Львова [1974], их применяют авторы ряда статей сборника «Болотные экосистемы Европейского Севера» [1988] и др. Зачастую они дополняют рисунки с подробными спорово-пыльцевыми диаграммами. В этих же работах приводятся стратиграфические разрезы болот.

Неудобством таких колонок является то, что при малом или непостоянном содержании остатков определенный торфообразователь сложно отобразить на графике. При большом числе торфообразователей колонка становится сложной для восприятия, необходимо группировать экологически близкие торфообразователи.

Развитие геоботанического направления болотоведения, изучение динамики отдельных болотных участков на основе ботанического анализа торфа вызвало необходимость улучшения и иллюстративно-графического материала. Результатом стало применение диаграмм, подобных спорово-пыльцевым, использовавшимся М. И. Нейштадтом [Методы..., 1939] и другими исследователями того времени, и для отображения ботанического состава торфа. Так, в книге H. Rydin и J. K. Jeglum [2006] приводится график состава макроостатков торфа из диссертационной работы E. Bohlin [1993], построенный по принципу пыльцевой диаграммы. Подобные диаграммы в большом числе представлены в работе J. Turunen с соавт. [2002] и других.

Принцип построения таких диаграмм ботанического состава торфа заключается в следующем. Система координат для каждого отдельного торфообразователя строится на основе оси ординат, отражающей глубины, и оси абсцисс, где откладываются относительные значения содержания макроостатков. При этом ось ординат одинакова для всех торфообразователей, что позволяет выстроить все графики в один ряд в пределах одного рисунка. Отдельные точки соединяются линией, отсекающей область графика, которая затем для наглядности заливается. Результатом является серия графиков содержания отдельных торфообразователей, объединенная в колонке общей шкалой глубины.

Недостатком данного метода является плавность отображения изменений содержания торфообразователей, тогда как в реальности часто наблюдается достаточно контрастная смена слоев различного ботанического состава и разной степени разложения. При отборе образцов торфа целесообразно руководствоваться именно контрастными сменами слоев торфа, а не шкалой с равным шагом, как это происходит при спорово-пыльцевом анализе. В случае анализа на ботанический состав мощность слоев торфа, для которых отбираются образцы из одной скважины, может варьировать от 1–2 до 25 и даже 50 см, в зависимости от степени его однородности. Получаемые в результате анализа значения содержания макроостатков характеризуют при этом целиком слои торфа, для которых был сделан отбор. Соответственно, и графики должны иметь ступенчатую форму, где отдельные «ступени» по высоте соответствовали бы масштабируемой толщине отобранных слоев. Подобные графики приводятся в ряде относительно недавних работ по болотоведению [Кузнецов и др., 1998; Елина и др., 2000].

Изначально такие графики строились на миллиметровой бумаге, расчеты масштаба прово-

дились «вручную». При развитии компьютерной техники и программного обеспечения построенные на миллиметровой бумаге графики сканировались и дорабатывались в графических редакторах. Специальной программы, которая бы использовала табличные данные для построения графиков ботанического состава торфа, до недавнего времени нам известно не было. Хотя программы построения спорово-пыльцевых диаграмм существуют уже достаточно давно, например TILIA и TILIA GRAPH [Grimm, 1992], используемые и в отечественном болотоведении при построении соответствующих диаграмм [Филимонова, 2009].

Все это потребовало разработки оригинальной компьютерной программы для построения стратиграфических диаграмм состава торфа, первичными данными для которой служат электронные таблицы MS Excell, содержащие результаты анализа торфа на ботанический состав. Изначально программа была написана мной на языке Visual Basic for Application (VBA) как макрос в табличном редакторе MS Excell. Она строила графики на основе автофигур, создавая и расставляя по области графика множество прямоугольников, каждый из которых соответствовал содержанию определенного остатка на определенной глубине залежи. Полученные векторные рисунки можно было переводить в растровый вид или продолжать редактировать в векторных графических редакторах. Хотя это заметно ускоряло создание графиков по сравнению с ручной работой, тем не менее результат работы программы не был полноценным графиком и требовал определенной доработки.

Позднее программа была переписана на языке Visual Basic 6.0 и доработана. При этом использовались возможности его работы с функциями Windows API, связанными, в частности, с графическим выводом [Эпплман, 2002]. Программа стала полностью самостоятельной и получила название «Korpi».

Программа «Korpi» обеспечивает выполнение следующих функций:

- Загрузку первичных данных из электронных таблиц MS Excell. Строки таблицы содержат ряды по глубинам залежи, содержания отдельных торфообразователей, степени разложения, при необходимости – химические показатели и т. п. Столбцы соответствуют отдельным образцам отложений (см. табл.).
- Возможно сочетание на одной общей диаграмме как относительных данных по торфообразователям (в %), так и абсолютных показателей (степень разложения, индекс влажности, содержание химических элементов и т. п.).
- Имеется выбор основных параметров диаграммы – размеры, тип графика (с плавным переходом значений или ступенчатым), положение подписей (снизу или сверху графика) и некоторых других.
- В графическом режиме имеется возможность изменения порядка следования областей, соответствующих отдельным торфообра-

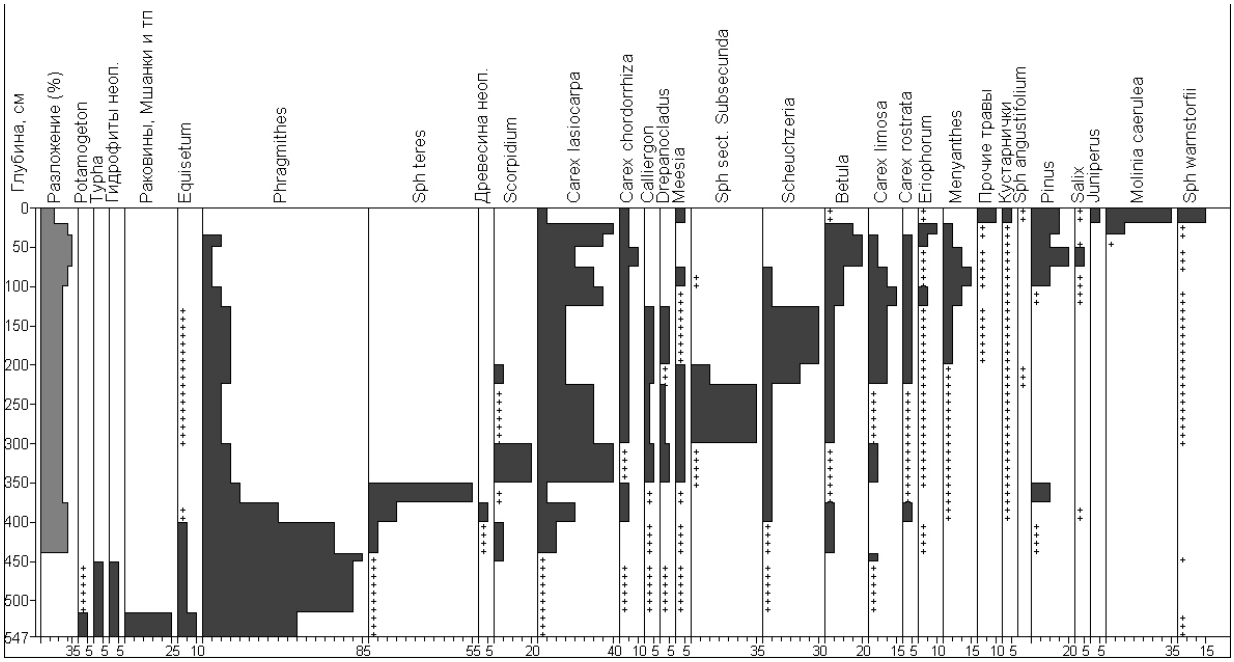


Рис. 2. Диаграмма содержания растительных остатков в торфе, построенная в программе «Korpi» на основе данных табл.

зователям (и химическим элементам), их удаления и объединения. Это позволяет группировать остатки, соответствующие определенным палеосообществам, в ходе проведения реконструкции развития торфоотлагающих сообществ, повышая наглядность материала.

- Возможно также изменение ряда параметров диаграммы (шкалы глубин, шрифтов, названий, масштабных линеек).
- Составление стратиграфического столбика по типам торфа в графическом режиме с использованием имеющихся в виде графических файлов шаблонов заливки.
- Добавление новых элементов (текста и линий) в графическом режиме.
- Сохранение результата в виде растрового графического файла.

Пример диаграммы, построенной в программе «Korpi» на основе данных из таблицы, приведен на рис. 2.

Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа «Korpi» имеет Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ № 2011615777 от 22.07.2011. Правообладатель: ИБ КарНЦ РАН.

Автор выражает благодарность О. Л. Кузнецову и Н. В. Стойкиной (ИБ КарНЦ РАН) за помощь при написании статьи.

Литература

Болота и заболоченные земли Карелии // Ученые зап. Петрозаводского гос. ун-та. Петрозаводск: Карельское книжное издательство, 1964. Том XII, вып. 2. 170 с.

Болотные экосистемы Европейского Севера: сборник статей. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. 206 с.

Елина Г. А. К истории развития болот юго-восточной части Прибеломорской низменности // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 4. С. 545–553.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 159 с.

Елина Г. А. Типы болот Прибеломорской низменности // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1971. С. 51–79.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.

Елина Г. А., Похилько А. А., Бойчук М. А. Болотные экосистемы полуострова Рыбачий (Мурманская область) // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене: материалы симпозиума. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 38–48.

Кузнецов О. Л., Шевелин П. Ф., Максимов А. И. Растительность, генезис и динамика болот западного побережья озера Пяозеро (северо-западная Карелия) // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1998. С. 31–63.

Львов Ю. А. Методические материалы к типологии и классификации болот Томской области // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 188–194.

Методы исследования торфяных болот / Под ред. М. И. Нейштадт. В 2 частях // Труды центральной торфяной опытной станции. М., 1939. Ч. 1. 171 с.; ч. 2. 319 с.

Сукачев В. Н. Болота. Их образование, развитие и свойства. Петроград: Изд-во Народного комиссариата земледелия «Новая деревня», 1923. 127 с.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения. Изд. 2-е. М.; Л.: Государственное энергетическое издательство, 1949. 464 с.

Филимонова Л. В. Динамика растительности восточного побережья Финского залива в голоцене // Труды КарНЦ РАН. Сер. «Биогеография». 2009. Вып. 9. № 4. С. 11–29.

Эпплман Д. Win32 API и Visual Basic. Для профессионалов. СПб.: Питер, 2002. 1120 с.

Bohlin E. M. Botanical Composition of Peat: Implications on Chemical, Microbiological and Physical Properties. PhD thesis, Umeå: Swedish University of Agricultural Science, 1993. 30 p.

Grimm E. S. TILIA and TILIA GRAPH: Pollen spreadsheet and graphics program // 8th International Palynological Congress. Programm and Abstracts. Aix-en-Provence, France, 1992. 56 p.

Rydin H., Jeglum J. K. The Biology of Peatlands. New York: Oxford University Press. 343 p.

Turunen J., Räty A., Kuznetsov O., Maksimov A., Shevelin P., Grabovik S., Tolonen K., Pitkänen A., Turunen C., Meriläinen J., Jungner H. Development History of Patvinsuo Mire, Eastern Finland // Julkaisusarja: Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja A, N 138. Metsähallitus, Vantaa, 2002. 72 s.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кутенков Станислав Анатольевич
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: effort@krc.kareli.ru
тел.: 89114012678

Kutenkov, Stanislav
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: effort@krc.kareli.ru
tel.: 89114012678

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 177–180

ХРОНИКА

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ЗЕЛЕНЫЙ ПОЯС ФЕННОСКАНДИИ» (Петрозаводск, 7–12 октября 2013 г.)

В октябре этого года в г. Петрозаводске на базе Карельского научного центра РАН проходила Международная научно-практическая конференция «Зеленый пояс Фенноскандии». Ее организаторами выступали Карельский научный центр РАН, Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия при участии Министерства окружающей среды Финляндии, Института окружающей среды Финляндии, Лесной службы Финляндии и Агентства окружающей среды Норвегии. В работе конференции приняли участие более 150 делегатов, представляющих научные организации, университеты, министерства и органы управления различных уровней, неправительственные природоохранные организации из России, Финляндии, Норвегии и Германии.

Концепция Зеленого пояса Фенноскандии (ЗПФ), как особой зоны, расположенной по обе стороны государственной границы и играющей важную роль в сохранении естественных природных комплексов региона, была выдвинута карельскими и финскими учеными в начале 90-х годов прошлого века. Она явилась одним из результатов многостороннего сотрудничества, направленного на развитие приграничных территорий. Идея получила свое развитие и международное признание в инициативе МСОП о Зеленом поясе Европы, где ЗПФ рассматривается как его северная часть. Важным этапом развития концепции ЗПФ стал международный научно-практический семинар «Зеленый пояс Фенноскандии: состояние и перспективы развития», состоявшийся в г. Петрозаводске 9–11 июня 2008 года. Нынешняя конференция является следующим этапом осуществления идей и задач ЗПФ, поставленных ранее. Она проходила под эгидой Года окружающей среды в Российской Федерации (2013), опиралась на Меморандум о взаимопонимании между Министерством окружающей среды Финляндской Республики, Министерством окружающей среды Королевства Норвегии, Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации и сотрудничестве в области развития Зеленого

пояса Фенноскандии, а также ряд других документов и актов.

С приветствием к участникам конференции на первом пленарном заседании «20 лет идее Зеленого пояса Фенноскандии» выступил Глава Республики Карелия А. П. Худилайнен. На этом заседании были сделаны обзорные доклады, освещающие основные итоги и задачи на будущее по развитию и осуществлению концепции ЗПФ, как российскими учеными (А. Ф. Титов, А. М. Крышень, Ю. В. Савельев «Формирование экологического каркаса северных территорий (на основе концепции ЗПФ)»), так и специалистами природоохранных ведомств Финляндии (Т. Линдхольм, А. Саано «Финляндско-российская рабочая группа по охране природы – на повестке ЗПФ» и А. Нииранен «Зеленый пояс Фенноскандии – функциональные связи для биоты и людей»). Развитию идеи Зеленого пояса Европы посвятили свои доклады немецкие специалисты (К. Ульрих, К. Фробель и К. Х. Годри с соавторами).

Тематика обсуждавшихся проблем и вопросов на конференции была очень широкой, о чем свидетельствует выделение в ней семи секций. Работа четырех секций была посвящена результатам изучения природных комплексов, биоразнообразия и его охраны, рационального использования и охраны лесов ЗПФ, проблемам организации и управления ООПТ Европейского Севера. Также работали секции по историко-культурному наследию ЗПФ, вопросам социально-экономического развития территории ЗПФ и сравнительно-правовым исследованиям в области ООПТ и лесов Фенноскандии. На заседаниях секций участники заслушали и обсудили более сотни устных и значительное количество стендовых докладов. Тезисы докладов на русском и английском языках были опубликованы к началу работы конференции. Прошел также круглый стол «Зеленый пояс Фенноскандии и программы приграничного сотрудничества ЕИСП как инструменты устойчивого развития приграничных территорий».

Наряду с научной программой в рамках конференции состоялось заседание межправительственной российско-финляндско-норвежской рабочей группы по Зеленому поясу Фенноскандии, на котором были подведены итоги работы в 2012–2013 годах и обсуждались перспективы дальнейшего развития ЗПФ.

Участники конференции познакомились с геологическим и археологическим музеями Карельского научного центра РАН, фотовыставкой «Зеленый пояс Фенноскандии», подготовленной И. Ю. Георгиевским. По результатам работы конференции на заключительном пленарном заседании была принята резолюция.

О. Л. Кузнецов, О. Н. Бахмет

РЕЗОЛЮЦИЯ
международной научно-практической конференции «Зеленый пояс Фенноскандии-2013» Петрозаводск, 7–12 октября 2013 г.

7–12 октября 2013 г. в Петрозаводске состоялась международная научно-практическая конференция «Зеленый пояс Фенноскандии – 2013», организованная КарНЦ РАН, Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации, Министерством по природопользованию и экологии Республики Карелия при участии Министерства окружающей среды Финляндии, Управления окружающей среды Королевства Норвегия, Института окружающей среды Финляндии, Университета Восточной Финляндии, Лесной службы Финляндии. В своей работе конференция опиралась на «Меморандум о взаимопонимании между Министерством окружающей среды Королевства Норвегия, Министерством окружающей среды Финляндской Республики и Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации и сотрудничестве в области развития Зеленого пояса Фенноскандии» от 17 февраля 2010 г., «Концепцию развития системы ООПТ федерального значения» до 2020 года (Распоряжение Правительства Российской Федерации от 22.12.2011) и «Руководящие указания рабочей группы «Зеленый пояс Фенноскандии» на период до 2020 года» (Москва, 4.10.2012). Конференция проводилась в рамках Года окружающей среды в Российской Федерации.

Конференция собрала более 150 участников, представляющих научно-исследовательские организации, министерства и органы управления федерального и регионального уровня, государственные и неправительственные природоохранные организации из России, Финляндии, Норвегии и Германии, а также Координационную группу по Зеленому поясу Европы. Участники конференции считают, что основные рамки для развития ЗПФ заданы Конвенцией о биологическом разнообразии (КБР), а также целями и задачами, установленными в Стратегическом плане КБР в области сохранения и устойчивого использования биоразнообразия на 2012–2020 годы. Одним из инструментов для деятельности по ключевым особо охраняемым природным территориям (ООПТ) на территории ЗПФ является Программа работ КБР по ООПТ.

Участники конференции отмечают, что появившаяся в начале 90-х годов концепция Зеленого пояса Фенноскандии (ЗПФ), как результат международного сотрудничества и объединения усилий, направленных на реализацию принципов устойчивого развития приграничных территорий, получила за последние годы большое развитие и признание. К настоящему времени накоплен большой фактический материал, описывающий природные комплексы, природные и историко-культурные объекты, находящиеся на территории ЗПФ. При этом ключевыми участками ЗПФ являются ООПТ как федерального, так и регионального подчинения, экологически связанные с панъевропейской экологической сетью (Natura 2000) и сетью ООПТ Северо-Западного региона РФ.

ЗПФ связан также с инициативой Международного союза охраны природы (МСОП) по Зеленому поясу Европы (Барселона, 2008 г.), представляя собой его самую северную часть.

Чрезвычайно важным представляется сотрудничество с Подгруппой по охране природы Группы по окружающей среде Совета Баренцева/Евроарктического региона в целях сохранения последних массивов коренных лесов Баренцева региона и развития проекта по сети ООПТ Баренцева региона (BPAN).

Важным рабочим инструментом для реализации вопросов охраны водно-болотных угодий в рамках Рамсарской конвенции на территории ЗПФ и на прилегающих к нему территориях является Региональная Инициатива Северных и Балтийских стран (НорБалВет) по этой конвенции.

Сохранение самых южных районов ЗПФ, охватывающих Финский залив Балтийского моря, обеспечивается также работой Хельсинкской комиссии (ХЕЛКОМ).

Участники конференции:

– заслушали и обсудили доклады и выступления о состоянии и перспективах развития ЗПФ как части Зеленого пояса Европы, его роли в сохранении биоразнообразия, методах выявления ценных природных объектов и комплексов, культурном и социально-экономическом развитии конкретных территорий, входящих в приграничную зону;

– отметили, что они отражают основные результаты этой деятельности, полученные в 2008–2013 гг., со времени проведения первой конференции по ЗПФ (Петрозаводск, 2008).

По итогам работы конференции были приняты следующие решения:

1. Одобрить работу правительственных, научных и общественных организаций по развитию ЗПФ на рубеже 20–21 веков, отметив значительный прогресс в этом направлении за последние годы (после международного семинара в 2008 г.).

2. Обозначить роль ЗПФ как ключевого компонента общей системы ООПТ на Европейском Севере.

3. Признать, что развитие системы природоохранных объектов как в пределах ЗПФ, так и Северной Европы в целом должно осуществляться путем их территориальной сопряженности на межрегиональном и государственном уровнях.

4. Расширять совместные (Россия, Финляндия, Норвегия) исследования, направленные на изучение и сохранение природного и историко-культурного наследия приграничных территорий.

5. Определить приоритеты развития экономического потенциала приграничных территорий, для того чтобы сделать ЗПФ более привлекательным для инвесторов, особенно в сфере туризма.

6. Рекомендовать Руководящему комитету и Рабочей группе по развитию ЗПФ организовать систему мероприятий, направленных на определение границ ЗПФ и придание ему официального статуса.

7. В этой связи считать необходимым для укрепления ЗПФ учреждение в ближайшие годы ключевых (системообразующих) ООПТ в странах и регионах, территориально входящих в ЗПФ: заповедник «Ингерманландский» (Ленинградская область), национальный парк «Ладожские шхеры» (Республика Карелия), территории ценных лесов между национальным парком «Паанаярви» и заповедником «Кутса» (Республика Карелия и Мурманская область), ландшафтные заказники «Тулос» (Республика Карелия), «Кайта» и Йон-Ньюгоайв» (Мурманская область), а также ряда ООПТ в Финляндии и Норвегии. Продолжить выявление наиболее ценных территорий и проектирование новых ООПТ в пределах ЗПФ.

8. В целом считать целесообразным разработку и реализацию специальной международной программы по развитию ЗПФ (учитывающей не только его природоохранную и историко-культурную значимость, но и социально-экономические условия в приграничных районах), одной из важнейших и первоначальных задач которой должна стать разработка концепции и стратегии развития ЗПФ как единой территории.

9. Способствовать укреплению правового статуса территории Хосса-Пахамааилма, а также приданию статуса охраняемых территорий новым участкам в Кайнуу и Северной Карелии, которые определены в программе METSO (Программа биоразнообразия лесов южной Финляндии).

10. Считать целесообразным начало работы проекта по программе METSO, касающегося добровольной охраны лесов в юго-восточной части ЗПФ, расположенной на территории Финляндии.

11. Разместить подготовленные участниками конференции презентации на веб-сайте «Зеленый пояс Фенноскандии» КарНЦ РАН (по согласованию с авторами).

12. Издать материалы международной научно-практической конференции «Зеленый пояс Фенноскандии» (2013 г.) в виде сборника научных статей.

13. Обеспечить широкое информирование населения о значимости ЗПФ, его роли в сохранении природного и культурного наследия приграничных территорий и развитии международных связей.

14. Отметить высокий уровень проведения конференции и выразить благодарность ее организаторам, а также всем сотрудникам КарНЦ РАН, принявшим участие в ее проведении.

15. Провести III международную конференцию по проблемам ЗПФ в 2018 г. в г. Петрозаводске.

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 181–184

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ОЛЬГА ПАВЛОВНА СТЕРЛИГОВА
(к 70-летию со дня рождения)

Отметила свой 70-летний юбилей Ольга Павловна Стерлигова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского научного центра РАН.

О. П. Стерлигова – высококвалифицированный исследователь, является одним из продолжателей и современных лидеров карельской школы ихтиологии и гидробиологии. Основное направление ее научной деятельности включает изучение фундаментальных проблем функционирования водных экосистем Восточной Фенноскандии, оценку биоресурсов и их рациональное использование, а также экологическую оценку состояния водных экосистем в естественном состоянии и при разных видах антропогенного воздействия.

Ольга Павловна родилась 29 ноября 1943 г. в г. Волхове Ленинградской области. После окончания в 1966 г. естественно-географического факультета Карельского государственного педагогического института поступила на работу в Институт биологии, и с первых лет отличалась большим трудолюбием, желанием быстрее вникнуть во все тонкости научного дела. В этом ей оказывали всестороннюю помощь и поддержку сотрудники лаборатории. Она успешно освоила методы ихтиологических исследований и активно включилась в научно-исследовательские работы по изучению экологии и биологии наиболее ценных промысловых рыб Карелии, проводившиеся под руководством зав. лаб., к. б. н. О. И. Потаповой, к. б. н. В. Ф. Титовой, к. б. н. Ю. А. Смирнова. В начальный период научной деятельности О. П. Стерлигова участвовала в исследованиях по определению возможностей использования рыбных ресурсов озер Карелии, включая рыбный промысел и любительское рыболовство. В ходе многолетних комплексных исследований на примере Сямозера выявлены основные тенденции в изменении структуры рыбного населения озер в процессе их эвтрофирования, разработан комплекс мер по улучшению рыбного хозяйства.

По результатам ихтиологических и гидробиологических исследований в 1981 г. Ольга Павловна защитила кандидатскую диссертацию «Роль планктофагов в экосистеме Сямозера». После защиты кандидатской диссертации ее научные интересы были направлены на расширение и углубление знаний об изменениях в структуре рыбного населения водоемов Восточной Фенноскандии, происходящих в результате разнообразной хозяйственной деятельности человека (чрезмерный промысел, загрязнение водоемов, вселение чужеродных видов, различные формы аквакультуры, рекреация и др.). В 1988 г. Ольге Павловне присвоено ученое звание «старший научный сотрудник».

Результатом ее дальнейшей интенсивной и многоплановой работы стала защита в 2000 г. докторской диссертации «Динамика рыбного населения водоемов Восточной Фенноскандии». Выполненные О. П. Стерлиговой комплексные исследования по гидрологии, гидрохимии, гидробиологии и рыбного населения 94 водоемов в 14 районах Карелии позволили оценить запасы биоресурсов озер и определить их рыбопродуктивность. Также была создана база данных, позволяющая планировать работы по развитию рыбной отрасли и рыболовного туризма в Республике Карелия, рассчитывать объемы выращивания товарной форели в местных водоемах, составлять тематические карты рыбопромысловых и рыбоводных участков. Практические рекомендации, разработанные по результатам исследований, широко используются при подготовке природоохранных мероприятий, а также экологических обоснований по организации форелевых хозяйств в Республике Карелия и в соседних регионах. Успешному решению поставленных научных задач содействовало активное сотрудничество с ведущими учеными ЗИН РАН, ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, Института теоретической и экспериментальной биофизики РАН, МГУ, а также со специалистами Карелии и других регионов России. Участвовала она и в выполнении ряда международных научных проектов (Финляндия, Польша). Исследовательские, издательские и экспедиционные проекты Ольги Павловны постоянно получали финансовую поддержку российских научных фондов (РФФИ и РГНФ), федеральных программ ФЦНТП и ФЦП, ведомственных программ фундаментальных исследований Президиума РАН и Отделения биологических наук РАН, региональных программ Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства РК, Министерства экономического развития РК, а также Общества форелеводов РК.

С 1986 по сентябрь 2013 года О. П. Стерлигова возглавляла лабораторию экологии рыб и водных беспозвоночных, неизменно пользуясь заслуженным авторитетом и уважением среди коллег. Большое внимание она уделяла подбору и подготовке научных кадров. Под ее научным руководством подготовлены и защищены три кандидатские диссертации и одна докторская. Немалая заслуга Ольги Павловны в том, что к настоящему времени в лаборатории сформировался творческий коллектив высококвалифицированных специалистов (5 докторов и 8 кандидатов наук), способных проводить исследования на современном научном уровне.

За годы почти полувековой научной деятельности Ольга Павловна опубликовала более 320 печатных работ, из которых значительную часть составляют статьи в центральных российских и зарубежных изданиях, а также 5 монографий, написанных в соавторстве с коллегами. Она участник многочисленных научных съездов, конференций и симпозиумов различного уровня, на которых неоднократно выступала с научными докладами. О. П. Стерлигова активно публикует результаты своих исследований, занимается образовательной деятельностью. Является экспертом научно-технической сферы РФ и экспертом при Министерстве сельского, рыбного и охотничьего хозяйства РК, членом диссертационного совета при ПетрГУ по защите докторских и кандидатских диссертаций, председателем государственной аттестационной комиссии студентов естественно-географического факультета КГПА, постоянно оппонирует докторские и кандидатские диссертации.

За активную научную, научно-организационную и педагогическую деятельность О. П. Стерлиговой присвоено почетное звание «Заслуженный работник рыбного хозяйства РК» (1996), «Заслуженный деятель науки РК» (2013). Она награждена Почетными грамотами РАН, Президиума Карельского научного центра РАН.

Желаем дорогой Ольге Павловне крепкого здоровья и новых творческих достижений!

А. Н. Круглова

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ О. П. СТЕРЛИГОВОЙ

1979. Корюшка и ее роль в ихтиоценозе Сямозера // Вопросы ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 28–36.

1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 248 с. (Совместно с Ю. С. Решетниковым, О. А. Поповой и др.).

1984. Экспериментальное изучение выедания икры сига ершом и беспозвоночными // Вопросы ихтиологии. Т. 24. № 6. С. 1036–1038. (Совместно с С. А. Павловским).

1986. Изменения в структуре рыбной части сообщества под влиянием промысла // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 154–150. (Совместно с В. Ф. Титовой).

1987. Опыт интродукции крупной ряпушки в Сямозеро // Тр. ГОСНИОРХ. Т. 263. С. 116–120. (Совместно с В. П. Сониным, Л. В. Едомской).

1988. Состояние сиговых рыб Сямозера // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 205–216. (Совместно с В. Ф. Титовой, С. А. Павловским, Л. Г. Бушман).

1991. Изменение экосистемы Сямозера под влиянием антропогенных факторов // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 337–340. (Совместно с Л. Г. Бушман, С. А. Павловским, С. Ф. Комулайненом).

Сиговые рыбы озера Инари // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток. С. 61–66. (Совместно с Т. И. Подболотовой, М. Каукоранта).

1992. Биология корюшки озера Весиярви // Вопросы ихтиологии. Т. 32. № 3. С. 166–168. (Совместно с Ю. Кето, М. Каукоранта).

1995. Биология корюшки и ряпушки оз. Олуярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 6. С. 827–830. (Совместно с М. Каукоранта, Л. Г. Бушман).

1997. Биомониторинг озерно-речной системы реки Лижма // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН. С. 307–313. (Совместно с С. Ф. Комулайненом, Я. А. Кучко, С. А. Павловским, Н. В. Ильмастом, А. К. Морозовым).

1998. Лизосомальные и некоторые другие ферменты в тканях леща в период зимовки // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 267–272. (Совместно с Р. У. Высоцкой, В. С. Сидоровым).

1999. Биология сига оз. Мантоярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 120–124. (Совместно с Н. В. Ильмастом, В. В. Хренниковым, М. Каукоранта, Э. Ниемеля).

2001. A. The effect of a trout farm on the lake-river system of the river Lishma // Ecohydrology and Hydrobiology. Vol. 1, N 1–2. P. 121–128. (Совместно с S. F. Komulainen, S. A. Pavlovsky, I. L. Shchurov, N. V. Ilmast, Ya. Kuchko).

О зоогеографии рыб пресных водоемов Фенноскандии // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. «Биология». Вып. 2. Петрозаводск, С. 167–174 (Совместно с С. П. Китаевым).

2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 120 с. (Совместно с В. Н. Павловым, Н. В. Ильмастом, С. А. Павловским, С. Ф. Комулайненом, Я. А. Кучко).

Biological characteristics of European whitefish in Lake Pulmankijarvi, northern Finland // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 57. P. 359–366. (Совместно с N. V. Ilmast).

Coregonid fishes of Lake Tulos // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 57. P. 479–485 (Совместно с N. V. Ilmast, V. Y. Pervozvansky, S. P. Kitaev).

2003. Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 262 с. (Совместно с Н. В. Ильмастом, В. Я. Первозванским, С. П. Китаевым).

Сиги *Coregonus lavaretus* (L.) малых водоемов Северной Лапландии (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 338–344. (Совместно с Н. В. Ильмастом).

Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную систему реки Лижма (бассейн Онежского озера) // Биология внутренних вод. № 2. С. 92–99. (Совместно с С. П. Китаевым, С. А. Павловским, С. Ф. Комулайненом, Я. А. Кучко).

2004. The results of the introduction of coregonid fishes into Vashozero a lake in southern // Biology and Management of Coregonid Fishes. Finnish Zoological and Botanical Publishing. Vol. 41. N 1. P. 191–194. (Совместно с N. Ilmast).

Многолетняя динамика структурных и системных характеристик рыбного населения эвтрофируемого Сямозера // Биология внутренних вод. № 3. С. 93–102. (Совместно с В. Г. Терещенко, В. Н. Павловым, Н. В. Ильмастом).

2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 55 с. (Совместно с Е. А. Криксуновым, А. Е. Бурменским, В. А. Бобыревым, В. Н. Павловым, Н. В. Ильмастом).

Малые водоемы Национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // Тр. Карельского НЦ РАН. Биогеография Карелии. Выпуск 7. Петрозаводск. С. 244–251. (Совместно с С. П. Китаевым, С. А. Павловским, Я. А. Кучко).

2006. Методы оценки биогенной нагрузки от форелевых ферм на водные экосистемы. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 39 с. (Совместно с С. П. Китаевым, Н. В. Ильмастом).

Итоги вселения сиговых рыб в Вашозеро // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 219–223. (Совместно с Н. В. Ильмастом).

Концептуальная модель динамики озерного сообщества оз. Сямозеро // Биофизика. Т. 51. Вып. 2. С. 358–365. (Совместно с А. Б. Медвинским, Е. А. Криксуновым, А. Е. Бобыревым, В. А. Бурменским, М. М. Гоник, Б.-Л. Ли).

2007. Инвазия промежуточного хищника: динамика популяций рыб в математической модели трофической цепи (на примере Сямозера) // Биофизика. Т. 52. Вып. 4. С. 760–768. (Совместно с М. М. Гоник, А. Е. Бобыревым, В. А. Бурменским, Е. А. Криксуновым, Б.-Л. Ли, Х. Хальхе, А. Л. Медвинским).

Охрана окружающей среды при выращивании форели в Карелии // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 2. С. 9–16. (Совместно с С. П. Китаевым, Н. В. Ильмастом).

Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) // Паразитология. Т. 41. Вып. 6. С. 526–532. (Совместно с Л. В. Аникиевой, Е. П. Иешко).

Изучение влияния форелевого комплекса на экосистему Сямозера (Южная Карелия) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию Л. А. Кудерского). СПб.: Тов. науч. изданий КМК. С. 532–544. (Совместно с С. П. Китаевым, Н. В. Ильмастом, С. А. Павловским, Я. А. Кучко, С. Ф. Комулайненом).

2008. Характер многолетних изменений паразитофауны леща в эвтрофируемом водоеме // Паразитология. Т. 42. № 4. С. 308–317. (Совместно с О. В. Новохацкой, Е. П. Иешко).

2009. Распространение судака в водоемах Карелии // Вопросы ихтиологии. Т. 40, № 4. С. 558–561. (Совместно с А. А. Рюкшиевым, Н. В. Ильмастом).

О происхождении соловецкой ряпушки и корюшки Сямозера // Вопросы ихтиологии. Т. 49. № 1. С. 28–36. (Совместно с Н. В. Гордеевой, О. Н. Холод, Г. А. Дворянкиным, Д. С. Сендек).

Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 372–379. (Совместно с Н. В. Ильмастом).

2010. Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 310 с. (Совместно с В. Я. Первозванским, Н. В. Ильмастом, Ю. А. Шустовым, С. П. Китаевым).

Сравнительная характеристика многотычинковых сигов *Coregonus lavaretus* (Coregonidae*)* Сямозера и Тумасозера // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 427–432 (Совместно с Д. С. Савосиным, Н. В. Ильмастом).

2011. Сравнительная биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* озер Сямозера и Суоярви в связи с акклиматизацией // Вопросы рыболовства. Т. 12, № 3 (47). С. 447–456 (Совместно с Н. В. Ильмастом, А. А. Рюкшиевым).

Состояние заливов Онежского озера при товарном выращивании радужной форели // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 386–393. (Совместно с С. П. Китаевым, Н. В. Ильмастом, С. Ф. Комулайненом, Я. А. Кучко, С. А. Павловским, Е. С. Савосиным).

2012. Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 230 с. (Коллективная монография).

Состояние популяций корюшки *Osmerus eperlanus* Выгозера и Сямозера, сформировавшихся в процессе саморасселения // Вопросы ихтиологии. Т. 52. № 3. С. 358–364. (Совместно с Н. В. Ильмастом).

Сиг Костомукшского хвостохранилища в условиях техногенного загрязнения // Экология. № 4. С. 1–6. (Совместно с Н. Н. Немовой, Е. П. Иешко, О. В. Мещеряковой, Н. В. Ильмастом, Л. В. Аникиевой, Д. И. Лебедевой, М. В. Чуровой, Я. А. Кучко).

Сравнительная биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в Онежском озере и Выгозере // Биология внутренних вод. Т. 5. № 2. С. 55–60. (Совместно с А. А. Рюкшиевым, Н. В. Ильмастом).

Состояние некоторых водоемов северной Карелии и их использование для товарного выращивания форели // Тр. Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. Вып. 2. С. 39–45. (Совместно с С. П. Китаевым, Н. В. Ильмастом).

2013. Гидробиоценозы Костомукшского водохранилища (бассейн Белого моря) в условиях техногенного загрязнения // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15. № 3(3). С. 916–920. (Совместно с Н. В. Ильмастом, Я. А. Кучко, С. А. Павловским).

Фермерское рыбоводство в Республике Карелия (состояние и перспективы) // Сб. докл. межд. науч.-практ. конф. «Состояние и перспективы развития пресноводной аквакультуры». М.: ВНИПРХ. С. 453–459. (Совместно с Н. В. Ильмастом, С. П. Китаевым).

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 185–186

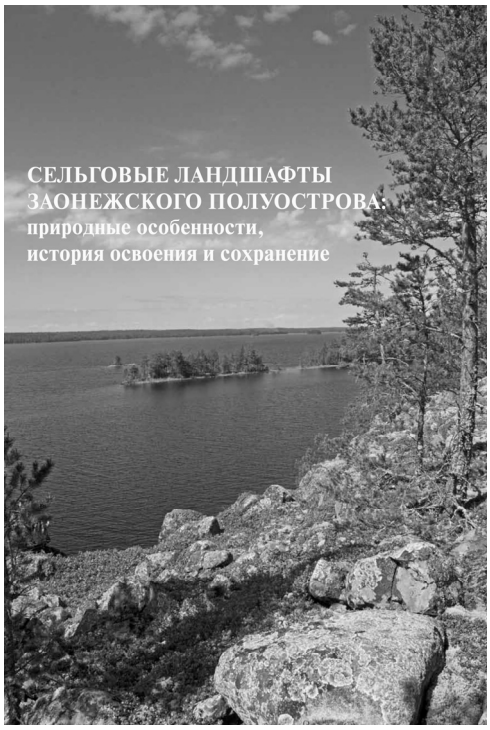
РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

Д. С. Рыбаков, Н. В. Крутских, Т. С. Шелехова, Н. Б. Лаврова, З. И. Слуковский, М. В. Кричевцова, О. В. Лазарева. Климатические и геохимические аспекты формирования экологических рисков в Республике Карелия / Отв. ред. А. В. Яблоков. СПб.: Изд-во ООО «ЭлекСис», 2013. 130 с. Ил. 36. Табл. 17. Библ. 124.

Изучены климатические и геохимические аспекты формирования экологических рисков в Карелии. Широко использованы открытые климатические данные, большой объем российских и зарубежных источников. Построены статистические модели, осуществлен анализ факторов, влияющих на изменения климата, для района Белого моря дана прогнозная оценка возможной динамики аномалий температур приземного воздуха, приведены данные об изменении количества атмосферных осадков.

Выявлены основные элементы-загрязнители снегового покрова, почв и донных осадков урбанизированной территории (на примере г. Петрозаводска), установлены статистические связи между значениями концентраций элементов, построены модели их распределения в изученных средах, оценена связь неорганического загрязнения с состоянием почв, водной и наземной растительности.

Книга рассчитана на специалистов в области геоэкологии, климатических изменений, а также лиц, принимающих решения в области экологической политики.



Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение / Науч. ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 180 с.

В книге даны многоаспектная характеристика и оценка природных комплексов сельговых ландшафтов Заонежского полуострова. Представлены результаты обследования территории пятью Институтами КарНЦ РАН с привлечением обширного фонда литературных данных. Они изложены в виде нескольких основных разделов.

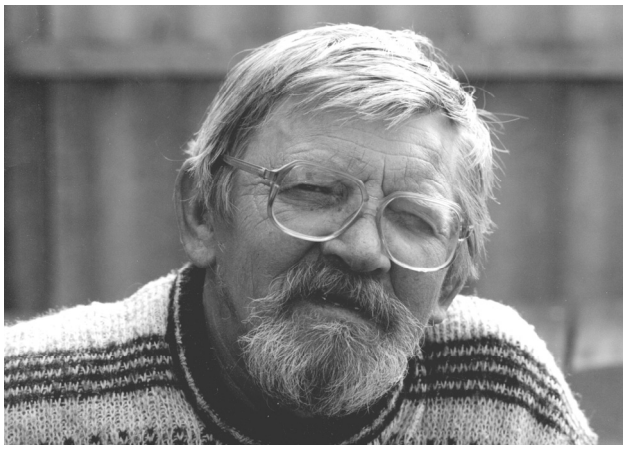
Вначале показано краткое описание общих физикогеографических особенностей территории (климат, геолого-геоморфологические, гидрологические и почвенные условия). Далее охарактеризованы и оценены наземные экосистемы (географические местности, болота, болотные леса, леса, луга). В следующей части описаны растительный (сосудистые растения, мхи, грибы, лишайники) и животный мир (млекопитающие, птицы, насекомые) со списками краснокнижных видов. Также приводятся данные по водной флоре и фауне (водная растительность, зообентос, рыбы). Отдельное место занимают материалы археологических изысканий, анализ историко-этнографических особенностей района и истории природопользования, включая современный период. В итоге делаются общие выводы и обосновывается целесообразность придания данной территории природоохранного статуса.

В книге представлены 59 рисунков, 22 таблицы и 8 приложений. Она размещена на сайте Карельского научного центра – в разделе «Публикации 2013 года».

Труды Карельского научного центра РАН
№ 6. 2013. С. 187–190

УТРАТЫ

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА БОРИСОВИЧА ЗИМИНА (1937–2012)



22 октября 2012 г. не стало Владимира Борисовича Зимина – ведущего орнитолога Карелии, хорошо известного отечественным и зарубежным специалистам, нашего руководителя, наставника и друга. Кажется, совсем недавно мы поздравляли его с 75-летием; он был серьезно болен, но крепился, шутил, мы фотографировались всей лабораторией. Он был рад от того, что завершил работу над вторым томом монографии по зарянке и получил грант РФФИ на его издание. Но спустя немногим более полугода, находясь в кругу семьи, Владимир Борисович тихо покинул этот мир.

Владимир Борисович Зимин родился 16 марта 1937 г. в Ленинграде, на Петроградской стороне. Вскоре умер его отец, началась война, и на всех ленинградцев обрушилось невероятно трудное испытание – блокада: частые бомбежки, отсутствие элементарных условий для жизни, жестокие зимние морозы, а главное – голод. Он был одним из тех детей, кому повезло уцелеть в блокадном городе. Помогло то, что его с бабушкой, на которую в основном и пали заботы о маленьком Володе, эвакуировали через Ладогу по Дороге жизни и далее в деревню в Кировской области. Из воспоминаний того периода, как он говорил, ему врезался в память лишь аромат и вкус только что вынутого из русской печи черного хлеба.

После снятия блокады они вернулись в Ленинград, и Володя пошел в школу. В школьные годы он немного занимался музыкой и, обладая прекрасным музыкальным слухом, быстро, без нот научился играть на пианино, а затем и на гитаре, с которой он прошел всю дальнейшую жизнь. Вторым его увлечением того времени был спорт, а именно – плавание на длинные дистанции. Здесь он достиг значительных успехов: был чемпионом Ленинграда среди юношей и призером на республиканских соревнованиях, получил первый взрослый разряд в этом виде спорта. Уже в школьные годы у подростка появился интерес к птицам. Володя занимался в юннатском кружке при Ленинградском зоопарке и несколько лет был его старостой. Паренька отличали от других сверстников непоколебимый интерес и любовь к птицам, способность различать их в природе, желание изучать их образ жизни и повадки, умение содержать в неволе. После окончания школы В. Зимин поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета, чтобы специализироваться на кафедре зоологии позвоночных, которую тогда возглавлял известный зоолог проф. П. В. Терентьев, к тому же ведущий специалист в области статистического анализа биологических явлений. На кафедре тогда преподавали еще молодые, но уже умудренные жизненным опытом, прошедшие войну кандидаты и доктора наук А. С. Мальчевский, Г. А. Новиков, О. В. Петров, П. К. Смирнов и др. Они и заложили фундамент для дальнейшей жизни и исследований студента В. Зимина. Г. А. Новиков был руководителем его дипломной работы, выполненной в Кандалакш-

ском заповеднике на островах Ряшков и Лодейный. По материалам, собранным там, в 1960 г. в Трудах заповедника была опубликована его первая научная статья по биологии размножения щура и свиристеля. Так началась научная деятельность Владимира Борисовича Зимина – профессора, доктора биологических наук, заслуженного деятеля науки Карельской АССР и Российской Федерации, заслуженного изобретателя Российской Федерации, автора и соавтора более 250 опубликованных научных работ, в том числе 13 монографий, автора более 100 оригинальных методов привлечения, отлова, прижизненного изучения и мечения птиц (на 17 из них получены свидетельства на изобретение).

Неоценимую роль в формировании научного мировоззрения начинающего ученого в университетские и последующие годы сыграл 20 лет возглавлявший кафедру зоологии позвоночных профессор Алексей Сергеевич Мальчевский. Это был большой знаток птиц, их голосов, один из основоположников представлений о территориальном поведении, создатель фонотеки голосов птиц и нескольких фильмов о них. В. Б. Зимин всегда считал его своим учителем, глубоко уважал как человека, организатора науки, чтил и разделял, а нередко и отстаивал в научных полемиках с коллегами оригинальные, не всегда схожие с общепринятыми научные взгляды своего наставника.

Нельзя не упомянуть и об артистических талантах Владимира Борисовича, открывшихся в студенческие годы. В ЛГУ существовала и успешно действовала театральная студия, которой руководила режиссер и педагог Е. В. Карпова. Здесь начинали свой творческий путь такие известные в будущем актеры, как Игорь Горбачев, Сергей Юрский, Леонид Харитонов, Андрей Толубеев, Иван Краско и др. В. Зимин участвовал в нескольких спектаклях театра. Особенно, по его словам, удавались ему комедийные роли. Проявлению таланта способствовала исключительная музыкальность, умение играть на гитаре и петь. При его не слишком выдающемся голосе, но безупречном слухе, душевности и искренности исполнения им заслушивались в любой компании. Вероятно, тогда же он стал писать стихи, которые, к сожалению, ни он сам, ни друзья не сохранили.

После окончания в 1959 г. ЛГУ Владимира Борисовича распределили в Карелию, в Институт биологии Карельского филиала АН СССР. Но молодому орнитологу там места не нашлось. Ему предложили заниматься мышевидными грызунами, от чего он, мечтавший только об орнитологии, отказался. Ставка орнитолога нашлась в заповеднике «Кивач». Самостоятельная работа по любимой специальности сразу же захватила молодого специалиста. Открылись большие возможности для знакомства с самыми разнообразными животными непосредственно в природе, различные направления деятельности, хотя и относительная, но свобода выбора. Здесь Владимиру Борисовичу удалось организовать массовое изготовление дуплянок, их развеску и наблюдение за экологией птиц-дуплогнездников. Кстати, станок для изготовления гнездовий был сконструирован В. К. Курцом и сделан в экспериментальной мастерской КФ АН СССР. Началась разработка приемов привлечения открыто гнездящихся видов птиц.

Второе важное направление исследований, которое увлекло молодого специалиста, – изучение сезонных миграций птиц. Владимир Борисович на период пролета птиц создавал пункты наблюдений, как на территории заповедника, так и в других местах Карелии, в частности на побережье Ладожского озера, где миграции были более массовыми, чем в материковой части республики. Несколько работ о миграциях птиц, опубликованных в престижных тогда «Сообщениях Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц», и выступления на Прибалтийских орнитологических конференциях привлекли к молодому орнитологу из Карелии внимание ведущих ученых региона, в частности чл.- корр. АН Эстонской ССР Э. В. Кумари, известного как в нашей стране, так и за рубежом. В. Б. Зимина избирают постоянным членом Прибалтийской орнитологической комиссии по изучению миграций птиц, которая существовала до распада СССР. Лишь в 1965 г., после получения колец от Биологической станции ЗИН АН СССР, организовавшей их изготовление, впервые в Карелии В. Б. Зимин начал систематическое и целенаправленное мечение птиц. Осенью того же года он, совместно со служащими охраны, устанавливает в дендрарии заповедника крупногабаритную ловушку так называемого «рыбачинского» типа. Теперь птиц ловили тысячами, кольцевали, прижизненно обрабатывали по стандартным методикам, разработанным коллегами Биологической станции. Метод массового отлова, индивидуального мечения и прижизненной обработки навсегда вошел в арсенал исследовательских приемов Владимира Борисовича и группы орнитологов лаборатории зоологии ИБ КФ АН СССР (ныне ИБ КарНЦ РАН), которую он позднее создал. Массовый отлов птиц дал новые интересные материалы по различным вопросам их биологии и экологии.

В «Киваче» Владимир Борисович работал до 1967 г., затем его пригласили в Петрозаводск в ИБ КФ АН СССР, а в 1970 г., после блестящей защиты в ЛГУ в 1968 г. кандидатской диссертации на тему «Экология птиц южной Карелии» – в лабораторию зоологии ИБ КФ АН СССР, где он создал и возглавил орнитологическую группу.

Для Владимира Борисовича начался новый, самый увлекательный и плодотворный период жизни. Выковался характер большого ученого, оформилось мировоззрение, появилось больше возможностей для осуществления своих планов. В группу пришли на работу помощники, единомышленники, коллеги, ученики: В. А. Анненков (в последующем работавший в группе П. И. Данилова), Н. В. Лапшин, Т. Ю. Хохлова, А. В. Артемьев.

В те годы стал отчетливо проявляться его незаурядный организаторский талант, чему в немалой степени способствовали умение легко находить контакт с людьми, бесконфликтность, природная скромность, простота в общении и энтузиазм. Большую роль при этом играли доверие и поддержка со стороны руководства лаборатории и Института. Летом 1968 г. в Прионежье он совместно с И. А. Кузьминым (ИЛ КФ АН СССР) основал Шокшинский стационар КФ АН СССР, где около 10 лет проводилось углубленное комплексное изучение влияния гербицидов на природные экосистемы. Осенью 1968 г. друзья и коллеги Г. А. Носков (ЛГУ), Т. И. Блюменталь (Биостанция ЗИН) и В. Б. Зимин (ИБ КФ АН СССР) решили совместными усилиями организовать Ладожскую орнитологическую станцию. Место было выбрано ранее – поляна бывшей д. Гумбарицы (Лодейнопольский р-н Ленинградской обл.), где концентрируется мощный поток дневных мигрантов и существует возможность установить крупногабаритные ловушки «рыбачинского» типа. Там собралась довольно большая компания студентов, любителей птиц, юннатов из Ленинграда. Первая ловушка была поставлена и начала ловить перемещающихся птиц уже 10 августа. Ладожская орнитологическая станция успешно работает до сих пор, и в этом году ей исполняется 45 лет.

Для проведения популяционно-экологических и мониторинговых исследований, которые стали основным направлением деятельности возглавляемой Зиминым группы, требовались прежде всего стационарные, многолетние работы, поэтому в 1979 г. под руководством и при непосредственном участии Владимира Борисовича был организован действующий до сих пор Ладожский орнитологический опорный пункт ИБ КарНЦ РАН «Маячино» в восточном Приладожье (Олонецкий район Карелии).

Научные интересы В. Б. Зимина были широки и многообразны: он занимался биоценологией, изучением годовых циклов, управлением численностью и размещением птиц, вопросами природопользования и охраны природы. Он выдвинул и обосновал ряд оригинальных научных гипотез, в том числе по вариабельности величины кладки и сроков размножения, возникновению полициклического размножения и полигинии, путям преодоления дефицита времени в годовом цикле птиц, обитающих на северном пределе распространения. Применение методов популяционной экологии при фаунистических исследованиях позволило ему создать оригинальную теорию формирования границ ареалов у птиц, разработать метод ранней диагностики неблагополучия вида на основе мониторинга периферийных популяций. Детальное изучение требований разных видов к среде обитания положено в основу его разработок по привлечению, управлению численностью и охране птиц. Результатом этих исследований стала докторская диссертация «Экология воробьиных Северо-Запада. СССР», защищенная им в 1992 году в стенах родного университета.

В 1993 г., в связи с началом работ по обследованию и углубленному изучению одного из самых крупных в Северной Европе весенних скоплений гусеобразных на олонецких полях, был организован стационар в г. Олонце, действующий в апреле-мае и поныне. Выступление Владимира Борисовича в 2001 г. в МГУ на 1-м международном симпозиуме по Гусеобразным Северной Евразии сразу привлекло к нему внимание орнитологов, занимающихся этой проблемой. Мы стали членами рабочей группы по изучению Гусеобразных (РГГ) и получили предложение провести второй аналогичный симпозиум в Олонце, что успешно осуществили в 2004 г. Позднее нам довелось участвовать еще в нескольких таких мероприятиях, международных программах и грантах по изучению Гусеобразных, мест скоплений мигрирующих птиц, охране водно-болотных угодий и др.

Надо отметить очень важную черту характера Владимира Борисовича: любое начатое дело он старался доводить до конца. Это касалось прежде всего его научной работы – практически каждый новый этап, тема, направление завершалось обобщающей крупной статьей или монографией.

В своей работе В. Б. Зимин всегда применял популяционный подход в изучении птиц и заложил основы развития популяционной экологии птиц в Карелии. Созданная им группа орнитологов, его ученики, работающие в дру-

гих научных и образовательных учреждениях, продолжают плодотворно трудиться в этом направлении. У них уже есть свои ученики. Можно с уверенностью сказать, что Владимир Борисович создал научную школу, воспитав целое поколение орнитологов и специалистов-биологов, обучив азам науки несколько поколений студентов.

Работая в Институте биологии, Владимир Борисович более 10 лет вел курс «Орнитология» в Петрозаводском университете, ежегодно руководил полевой практикой, курсовыми и дипломными работами студентов местных, иногородних и даже иностранных вузов. Под его руководством защищено множество дипломных работ, семь кандидатских диссертаций, а при защите двух докторских он выступал научным консультантом. Владимир Борисович щедро делился своими идеями, охотно помогал коллегам при решении трудных задач.

В течение многих лет В. Б. Зимин руководил многочисленными научными проектами и грантами, регулярно выступал с докладами на различных российских и международных научных конференциях по проблемам экологии и орнитологии. Он активно сотрудничал с иностранными специалистами, участвовал в совместных проектах по изучению экологии и миграций многих видов птиц. Долгое время Владимир Борисович был постоянным членом Прибалтийской орнитологической комиссии по изучению миграций птиц, входил в состав международной Рабочей группы по Гусеобразным (РГГ), международных Рабочих групп по пискульке и изучению миграций арктических птиц, являлся ответственным редактором ряда монографий и сборников, членом редколлегии журнала «Avian Ecology and Behavior», рецензировал орнитологические статьи в «Зоологическом журнале».

В. Б. Зимин активно участвовал в теоретическом обосновании организации и в разработке сети охраняемых природных территорий на Северо-Западе России. Он автор или соавтор многих очерков в Красных книгах Республики Карелия (1998 и 2007) и Восточной Фенноскандии (Red Data Book of East Fennoskandia, 1998). Большое внимание Владимир Борисович уделял экологическому просвещению населения. Им или при его непосредственном участии были созданы ряд научно-популярных и учебных изданий (Птицы. Серия «Мир животных», 1974, 1988 и 2001; Лесоведение и охрана природы, 1983; Птицы в нашей жизни. Серия «Природа и человек», 1990; Книга юного лесовода; 2006; Карелия: Энциклопедия, 2007–2009 и др.); он активно пропагандировал идеи охраны природы в республиканских и федеральных СМИ. (Список основных научных публикаций В. Б. Зимина см. в № 6 Трудов КарНЦ РАН за 2012 г.).

Многие идеи и гипотезы В. Б. Зимина получили дальнейшее развитие в работах его учеников и соратников. А сколько еще было неосуществленных планов, мыслей, решений тех или иных научных задач, гипотез, которыми он щедро делился с коллегами…

Светлая память о Владимире Борисовиче Зимине навсегда останется в сердцах его коллег, многочисленных учеников и знакомых.

А. В. Артемьев, Н. В. Лапшин

ПРИЛОЖЕНИЕ

http://transactions.krc.karelia.ru

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее — Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегии серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляют за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы «Анкеты» и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылается электронная версия «Анкеты» и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед сдачей в печать авторам высылается распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступна на сайте — http://transactions.krc.karelia.ru/

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

Рукописи присылаются в электронном виде, а также в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку через 1,5 интервала (12 пунктов шрифта типа Times New Roman). Размер полей: сверху, снизу – 2,5 см, справа, слева – 2,5 см. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – место работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: ВВЕДЕНИЕ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. ВЫВОДЫ. ЛИТЕРАТУРА); благодарности; список литературы (с новой страницы); таблицы (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилия, имя, отчество каждого автора полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и содержать не более 8–10 значащих слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, содержать только главную информацию статьи, не превышать объем 15 строк.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ. Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга запятой, в конце фразы ставится точка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

ИЗЛОЖЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во введении. Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более), и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Рыбаков, 1994; Longman, 2001], а для серии «Математическое моделирование и информационные технологии - номерами в квадратных скобках.

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG (не встраивать в Word). Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicits* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis.*

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

---

* **Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ**, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32 : 635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило[1], М. И. Сысоева[1], Е. Ф. Марковская[2]

[1] *Институт биологии Карельского научного центра РАН*
[2] *Петрозаводский государственный университет*

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., кратковременное снижение температуры, устойчивость.

E. G. SHERUDILO, M. I. SYSOEVA, G. N. ALEKSEICHUK, E. F. MARKOVSKAYA. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Key words: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик *(Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Илиел Э. Стереохимия соединений углерода / Пер. с англ. М.: Мир, 1965. 210 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y, San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, N 4. P. 507–516.

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11-12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

Ссылки на авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственновременных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Ссылки на диссертации

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственновременных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. С. 21–46.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28, 04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптикоэлектронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

Ссылки на интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайновых сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/ (дата обращения: 25.11.2006).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999-2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ для серии «Математическое моделирование и информационные технологии

1. *Колчин В. Ф.* Случайные графы. М.: Физматлит, 2004. 256 с.

2. *Павлов Ю. Л.* Предельное распределение объема гигантской компоненты в случайном графе Интернет-типа // Дискретная математика. 2007. Т. 19, № 3. С. 22–34.

TABLE OF CONTENTS

EDITORIAL 3

I. A. Lavrinenko, O. V. Lavrinenko. THE IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON THE PLANT COVER OF THE BARENTS SEA ISLANDS 4

G. F. Laidinen, L. I. Gruzdeva, A. F. Titov, N. M. Kaznina, Y. V. Batova, A. A. Sushchuk. THE STATE OF HERBACEOUS VEGETATION AND NEMATODE COMMUNITIES UNDER INDUSTRIAL POLLUTION 17

O. O. Predtechenskaya, A. V. Ruokolainen. THE STRUCTURE OF THE MACROFUNGI BIOTA AT EARLY STAGES OF THE POST-FELLING SUCCESSION 27

I. B. Kucherov. TYPES OF CHANGES IN THE PERCENT COVER OF GROUND LAYER PLANTS IN SCOTS PINE FORESTS OF NORTHERN AND MIDDLE TAIGA IN EUROPEAN RUSSIA ALONG CLIMATIC FACTOR GRADIENTS ... 38

N. A. Berezina, Y. I. Gubelit, L. V. Zhakova, T. M. Timakova, V. A. Petukhov, A. N. Sharov. STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF BIOTIC COMMUNITIES OF THE VYGOZERSKOE RESERVOIR LITTORAL ZONE 52

T. P. Kulikova. THE STATE OF KNOWLEDGE ON ZOOPLANKTON IN WATER BODIES OF THE REPUBLIC OF KARELIA 63

T. S. Shelekhova, N. V. Krutskikh. GEOCHEMICAL CHARACTERISTICS AND COMPOSITION OF THE DIATOM COMPLEXES OF BOTTOM SEDIMENTS IN THE SHUYA RIVER (RUSSIAN KARELIA) 76

S. F. Komulainen. EFFECTS OF CURRENT VELOCITY ON PHYTOPERIPHYTON STRUCTURE, DISTRIBUTION AND SUCCESSION IN RIVERS 91

T. A. Efremova, A. V. Sabylina, P. A. Lozovik. LABILE ORGANIC MATTER (CARBOHYDRATES, LIPIDS AND PROTEINS) IN LAKE ONEGA 96

E. A. Borovikova, A. A. Makhrov. TAXONOMY AND ORIGIN OF WHITEFISH AND CISCOES (*COREGONUS*) IN EUROPE: A MORPHOECOLOGICAL APPROACH 105

E. V. Ivanter, I. A. Leontiev. ON THE STUDY OF THE REPRODUCTION AND ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE FIELD VOLE (*MICROTUS AGRESTIS* L.) POPULATION IN KARELIA 116

M. A. Orlova. ELEMENTARY UNIT OF THE FOREST BIOGEOCENOTIC COVER FOR INVESTIGATION OF FOREST ECOSYSTEM FUNCTIONS 126

M. V. Slukovskaya, L. A. Ivanova, T. T. Gorbacheva, S. V. Drogobuzhskaya, E. S. Inozemtseva, E. F. Markovskaya. CHANGES IN THE PROPERTIES OF INDUSTRIALLY WASTED GROUND UPON THE APPLICATION OF CARBONATITE AMELIORANT IN THE COPPER-NICKEL SMELTER IMPACT AREA 133

N. G. Fedorets, A. N. Solodovnikov. IMPACT OF THE KOSTOMUKSHA MINING AND PROCESSING PLANT EMISSIONS ON THE FOREST LITTERS IN PINE FORESTS OF THE NORTHERN TAIGA SUBZONE OF KARELIA ... 143

SHORT COMMUNICATIONS

V. G. Storozhenko. THE CONDITION AND SCOPE OF DAMAGE BY WOOD-ATTACKING FUNGI IN NORTH TAIGA PRISTINE SPRUCE FORESTS 153

E. V. Shorohova. RELATIONSHIP BETWEEN CHARACTERISTICS OF SCOTS PINE *PINUS SYLVESTRIS* L. POPULATION STRUCTURE IN NORTHERN BOREAL SCOTS PINE STANDS IN KARELIA 159

A. Yu. Karpechko. CHANGES IN PERIOD-AVERAGED DIAMETER INCREMENT AND CORRELATIONS BETWEEN ROOT MASS AND ABOVEGROUND MASS IN A STAND UPON THINNING 167

RESEARCH METHODS

S. A. Kutenkov. KORPI SOFTWARE FOR PLOTTING STRATIGRAPHIC DIAGRAMS OF PEAT COMPOSITION 171

CHRONICLE

O. L. Kuznetsov, O. N. Bakhmet. International scientific-practical conference «Green belt of Fennoscandia» (Petrozavodsk, October 7–12, 2013) 177

DATES AND ANNIVERSARIES

A. N. Kruglova. Olga Pavlovna Sterligova (on the 70th anniversary) 181

REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY 185

BEREAVEMENTS

A. V. Artemyev, N. V. Lapshin. In memory of Vladimir B. Zimin (1937–2012) 187

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS 191

Научное издание

Труды Карельского научного центра
Российской академии наук
№ 6, 2013

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-48848 от 02.03.2012 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева
Оригинал-макет Н. Н. Сабанцева

Подписано в печать 25.12.2013. Формат 60x84 1/8.
Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 20.5. Усл. печ. л. 22.79.
Тираж 500 экз. Изд. № 427. Заказ 185.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50