

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»



ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 12, 2021

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2021

Главный редактор

А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Н. В. ЛУКИНА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н., проф.; А. Е. ВЕСЕЛОВ, д. б. н., проф.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; Е. Н. РАСПУТИНА (отв. секретарь), к. б. н.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н., проф.; К. Ф. ТИРРОНЕН, к. б. н.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Издается с января 2009 г.

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>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2021

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2021

© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2021

© Институт леса КарНЦ РАН, 2021

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

**of the KARELIAN RESEARCH CENTRE
of the RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES**

No. 12, 2021

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2021

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

K. S. BOBKOVA, DSc (Biol.), Prof.; P. I. DANILOV, DSc (Biol.), Prof.; A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); N. V. ILMAST (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); V. A. MASLOBOEV, DSc (Tech.), Prof.; E. N. RASPUTINA (Executive Secretary), PhD (Biol.); S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; K. F. TIRRONEN, PhD (Biol.); V. V. VAPIROV, DSc (Chem.), Prof.; A. E. VESELOV, DSc (Biol.), Prof.; V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.

Published since January 2009

Monthly

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
Tel. (8142)762018; fax (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2021
© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2021
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2021
© Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2021

УДК 630*232:582,475:581,43

ПОДХОДЫ ПРИ РАЗРАБОТКЕ СХЕМЫ СМЕШЕНИЯ В КУЛЬТУРАХ С УЧАСТИЕМ СОСНЫ КРЫМСКОЙ В ЛЕСОСТЕПНОМ РАЙОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С. В. Левин

*Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии,
Воронеж, Россия*

По своим экологическим особенностям сосна крымская (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (1914)) отличается от сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Эти различия проявляются и в условиях интродукции на территории лесостепного района европейской части Российской Федерации. В настоящий момент еще недостаточно изучены закономерности роста и развития сосны крымской при ее совместном произрастании с сосной обыкновенной в культурах. Основной целью настоящей статьи было исследование взаимоотношений между сосной крымской и обыкновенной на территории лесостепного района европейской части Российской Федерации (Воронежская область) с предложениями по созданию смешанных культур с участием данных пород. На основании полученных и проанализированных результатов сделаны следующие выводы: 1) значение фактора освещенности в связи с широтой местности подразумевает при создании культур высокую сомкнутость древесного полога, раннее смыкание крон и формирование сложных древостоев. В условиях лесостепной зоны на лесных площадях должна предусматриваться схема смешения сосны обыкновенной с сосной крымской при начальной густоте 6,7 тыс. шт./га (2×0,75 м) с чередованием от стены леса ряда сосны обыкновенной с двумя рядами сосны крымской с направлением рядов с запада на восток; 2) в условиях лесостепной зоны на нелесных площадях следует считать целесообразным применение в вышеупомянутой схеме смешения звеньевой тип при чередовании пород в ряду с сохранением первоначальной густоты культур; 3) южнее лесостепной зоны с целью повышения биологической устойчивости хвойных насаждений допускается в приведенной схеме смешения сдвигание двух рядов сосны крымской до 1,5 м между собой в междурядьях на расстоянии 3 м от ряда сосны обыкновенной.

Ключевые слова: сосна Палласа, или крымская (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (1914)); интродукция; адаптация; таксационные показатели; густота; корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., 1889).

S. V. Levin. APPROACHES TO DEVELOPING THE MIXTURE PATTERNS FOR MANAGED FORESTS WITH CRIMEAN PINE IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF EUROPEAN RUSSIA (VORONEZH OBLAST)

Crimean pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (1914)) is different from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in its ecological characteristics, which becomes evident under the conditions of the forest-steppe zone of European Russia, where it is being in-

roduced. So far, the patterns of growth and development of Crimean pine stands mixed with Scots pine have not yet been thoroughly studied. The main goal of this research is to study the interrelations between Crimean pine and Scots pine in the forest-steppe zone of European Russia (in Voronezh Oblast), to develop a methodology and prepare proposals for the creation of such forest plantations. The results have brought us to the following conclusions: 1) the illumination factor linked to the geographic latitude implies that stands should be created with view to high canopy density, early canopy closure, and formation of a multi-storeyed forest. In the forest-steppe zone, Scots pine should be mixed with Crimean pine at an initial density of 6.7 thousand seedlings per hectare (2×0.75 m) and 2 rows of Crimean pine should be alternating with one row of Scots pine (planting direction – west to east); 2) in non-forest areas in the forest-steppe zone it is also advisable to use an arrangement where species alternate within rows in groups of several trees, while retaining the initial density; 3) in areas south of the forest-steppe zone, in order to increase the biological stability of coniferous forests, 2 rows of Crimean pine can be placed closer, up to 1.5 m, while retaining the distance of 3 m from the Scots pine row.

Keywords: Crimean pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (1914)); introduction; adaptation; biometric characteristics of the forest stand; forest stand density; heterobasidion root disease (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., 1889).

Введение

От правильного выбора типов лесных культур, соответствующих местным природным особенностям, в значительной степени зависит успешное выращивание наиболее производительных и хозяйственно ценных насаждений. С окружающим пространством у растения связаны все стороны его жизнедеятельности (рост, онтогенетическое и сезонное развитие, питание, размножение, реализация определенной стратегии выживания, адаптация к различным факторам внешней среды, взаимоотношения с другими организмами). Основной теоретической предпосылкой при разработке типов культур является положение о единстве растительных организмов и среды. На практике соблюдение принципа единства растительных организмов и среды при составлении схем культур нашло отражение в следующих моментах:

– в значительной дифференциации типов лесных культур по природным зонам и районам с дальнейшим подразделением типов по условиям местопроизрастания и категориям угодий;

– в выборе для отдельных условий главных и сопутствующих пород, а также кустарников с учетом их биологических и экологических требований;

– в сочетании в культурах пород с учетом характера межвидовых отношений в данных природных условиях в различных возрастных стадиях;

– в выборе способа культур, наиболее отвечающего природным особенностям;

– в установлении различной первоначальной густоты культур и особенностей агротехники их создания в разных лесорастительных условиях и зонах.

Размещение по площади деревьев и соответствующая густота кроны влияют на некоторые особенности древесной растительности: теневыносливость, быстроту роста, продуктивность. Ввиду важной роли фотосинтеза в метаболизме и всей жизнедеятельности растений световой режим может служить основой для создания оптимальной структуры и густоты размещения культур. Освещенность в подкромном пространстве считается самым переменным из показателей микроклимата насаждений [Третьяков и др., 1952; Thorpe et al., 2010; Плугатарь и др., 2015].

При решении вопросов о густоте посадки культур большое значение имеет характер размещения посадочных мест по площади. Еще одним из первых лесоводов России – А. Т. Болотовым [1952] подчеркивалась огромная роль группового размещения деревьев. Также другие ученые (Г. Ф. Морозов, В. Д. Огиевский, М. Т. Камкамидзе, А. С. Синников, А. М. Шипулин и др.) отмечали повышенную устойчивость групповых, особенно густых, культур [Морозов, 1930; Рубцов, 1969]. Поэтому изучение густых посадок вызывает большой интерес. Проведенные на территории Центрально-Черноземной области (ЦЧО) исследования под руководством В. И. Рубцова в отношении чистых культур сосны обыкновенной с различной степенью их густоты представляют значительные по объему и разнообразию сведения с теоретической и практической точек зрения [Рубцов, 1969]. Результаты этих исследований дают обширный материал авторам в виде следующих полученных данных:

1) степень дифференциации деревьев не обнаруживает значительной зависимости от густоты культур. Резкая дифференциация деревьев уже в молодом возрасте наблюдается

при неравномерном размещении их по площади или при их разновозрастности;

2) в возрасте от 15 до 80 лет увеличение на 25% числа стволов на 1 га приводит к следующим изменениям таксационных характеристик:

- средняя высота всего насаждения и 1000 лучших деревьев в нем снижается на 8–10%;

- средний диаметр всего насаждения уменьшается на величину 6%, а средний диаметр 1000 лучших деревьев – на 3–4%;

- сумма площадей сечений стволов на 1 га возрастает на 10–12%;

- запас стволовой древесины на 1 га увеличивается на 3–4%;

- общая производительность и текущий прирост насаждения повышаются на 5%;

- кульминация среднего прироста наступает раньше на 7–8 лет, а текущего – на 6 лет;

- возраст количественной спелости, определяемый по равенству среднего и текущего приростов, снижается на 4–7 лет.

Помимо этих исследований по соотношению видов, которые предусматривают культивирование отдельных главных пород как в чистом виде, так и при их смешении, имеются заключения по различным типам культур [Васильев, 1963; Гордеев, 1964; Виноградов, 1968; Миронов, 1977; Harper et al., 2005; Thorpe et al., 2010; Jucker et al., 2015; Шанин и др., 2016; Pretzsch, Schütze, 2016; Bravo-Oviedo, Pretzsch, 2018; Condés et al., 2018; Pretzsch, 2019]. Предпочтение по лучшему использованию почвенной среды и соответствующему приобретению почвозащитных свойств следует отдавать смешанным насаждениям. Также в литературе есть много данных, подтверждающих большую биологическую устойчивость смешанных культур в сравнении с чистыми и их повышенную стойкость против вредных насекомых, грибов и пожаров [Нестеров, 1950; Третьяков и др., 1952; Johnson et al., 1996].

Кроме этого, в соответствующих культурах хвойных пород при определенных условиях следует изначально учитывать влияние на их сохранность корневой губки. На примере влияния корневой губки на чистые сосновые насаждения И. Я. Шемякиным [1960, цит. по: Рубцов, 1969] подсчитано, что потери древесины от нее в 30–50-летних культурах могут достигать величины текущего прироста и даже превышать его. Распространение корневой губки почти полностью связано с чистыми сосновыми культурами, и в особенности с культурами на бедных пахотных супесчаных и песчаных почвах. Случаи усыхания сосны в культурах от корневой губки зафиксированы в борах ЦЧО

еще в 1884–1896 гг. [Нестеров, 1950; Рубцов, 1969]. Так как радикальных истребительных мер по борьбе с корневой губкой в настоящее время нет, необходимо разрабатывать меры, предупреждающие распространение этого заболевания с момента закладки культур.

Все вышеизложенное касается и разработки схем смешения, где совместно произрастают устойчивая к заболеванию сосна крымская (*Pinus pallasiana* Lamb.) с сосной обыкновенной (*P. sylvestris* L.) [Левин, 2014].

Сосна крымская является одной из распространенных хвойных пород в южных горных и равнинных областях, где она естественно произрастает на южных склонах Крымского нагорья и на Северном Кавказе. Ввиду горного происхождения сосна крымская является довольно холодостойкой породой. Она отличается от сосны обыкновенной по своим экологическим особенностям, которые проявляются и в условиях интродукции на территории лесостепного района европейской части Российской Федерации [Левин, Фучило, 2012; Левин, Пащенко, 2018; Левин и др., 2019].

Созданию культур с участием сосны крымской на песках в условиях интродукции на юге степей Русской равнины при детальном анализе их роста уделено внимание в работах [Васильев, 1963; Гордеев, 1964; Виноградов, 1968]. В настоящий момент анализ закономерностей роста и развития интродуцированного вида сосна крымская (*P. pallasiana*) при создании лесных культур в условиях степей европейской части Российской Федерации показал, что на черноземных почвах юго-западной части Ростовской области [Матвиенко и др., 2017] насаждения с ее участием отличаются хорошим ростом и продуктивностью. При этом существенным фактором, влияющим на величину среднего прироста, является густота и условия местопроизрастания. На склоновых землях в первые 20 лет сосна обыкновенная обгоняет в росте сосну крымскую, при незначительной разнице имея лучшие показатели роста в нижней части склона по сравнению с верхней. Так, у сосны обыкновенной эта разница по средней высоте устанавливается с 9,2 до 10,6 м (15,2%), по среднему диаметру – с 13,5 до 14,7 см (8,9%). У сосны крымской это составит с 8,3 до 9,9 м (19,3%) по средней высоте и с 12,6 до 13,7 см (8,7%) по среднему диаметру.

Также Т. А. Турчина [2019] отмечает зависимость развития пород от механического состава почв, указывая, что сосна обыкновенная даже на низковлагодоемких песках имеет удовлетворительные показатели, а сосна крымская таких же значений на песках достигает при наличии гумусового горизонта и увеличении доли физической

глины в гранулометрическом составе. При этом на территории лесостепи Воронежской области к настоящему моменту недостаточно изучены закономерности роста и развития сосны крымской при ее совместном произрастании с сосной обыкновенной [Левин, 2018].

Основной целью исследований настоящая работа ставит изучение взаимоотношений между сосной крымской и обыкновенной на территории лесостепного района европейской части Российской Федерации (Воронежская область). Наиболее важной задачей исследований является анализ биологических особенностей видов при их совместном произрастании в различном возрасте и условиях местопроизрастания.

Объекты и методы исследований

В соответствии с целью и задачами работы по причине ограниченности выбора сравниваемых объектов исследования были выполнены в имеющихся насаждениях, где пробные площади меньших размеров отличаются от площадей по обычно принятой в таксации методике.

Автор при этом руководствовался заключением, данным Институтом леса АН УССР, где специальные исследования показали [Труды..., 1950], что малые пробные площади, заложенные в одном насаждении и отличающиеся между собой по одному какому-либо исследуемому признаку (состав, полнота, различный уход, воздействие неблагоприятных факторов), дают материал достаточной достоверности, чтобы судить о взаимодействии древесных пород.

Исследуемые культуры сосны крымской с сосной обыкновенной находятся на территории Семилукского коллекционно-маточного дендрария (КМД). Их размещение на площади $2 \times 0,45$ м по звеньевому типу смешения пород при исходной густоте 11,1 тыс. шт. на 1 га и составе 5Соб5Скр (рис. 1, а). Созданы они ручной посадкой под меч Колесова по бороздам на среднемощном выщелоченном черноземе (D_2). В регулярно повторяющиеся периоды засушливой погоды условия увлажнения понижаются до индекса D_1 . Их возраст на момент исследований составил 28 лет, состав 5Соб5Скр. Рубки ухода после создания культур на площади не проводились.



а



б

Рис. 1. Размещение на площади деревьев 28 лет в культурах Семилукского КМД (а) и деревьев 76 лет в культурах Новоусманского лесничества (б)

Fig. 1. Placement of trees (28 years) in the cultures of the Semiluksky KMD (a) and trees (76 years) in the cultures of the Novousmansky forestry (б)

Другой объект, возрастом 76 лет (7Скр3Соб.), был выбран на территории Новоусманского участкового лесничества (кв. 63) с целью сравнительного анализа состояния пород при их совместном произрастании, но различного возраста, с выполнением условия незначительного удаления объектов друг от друга и при одинаковом исходном составе и величине междурядий на объектах (рис. 1, б). Культуры созданы ручной посадкой под меч Колесова по бороздам на светло-серой слабоподзоленной песчаной почве (B_2) с размещением посадочных мест $2 \times 0,7-1$ м попородно через ряд (рис. 1, б) при исходной густоте 6,7 тыс. шт. на 1 га. На территории выдела с учетом влияния корневой губки были разбиты три пробные площади (0,045; 0,055 и 0,075 га), на которых совместно произрастают сосны крымская и обыкновенная в различных пропорциях по числу стволов.

На пробных площадях проводилась таксация стволов методом замеров: диаметров на высоте 1,3 м мерной вилкой со ступенью толщины 1 см и высоты, а также осуществлялось картирование с нанесением на планшет из миллиметровой бумаги точек мест стояния деревьев пород с проекциями крон и их номеров с целью установления по породам расстояний между деревьями в ряду (Кр., лоб.) и от таксируемого дерева до 3-го соседнего (Лкр., Лоб.). Использование показателя от таксируемого дерева до 3-го соседнего напрямую связано с площадью роста дерева [Нагимов, 1999]. На пробных площадях в соответствии с Правилами лесовосстановления (п. 55) [Приказ..., 2019] таксации подвергались не менее 4 рядов главной лесной древесной породы.

Результаты и обсуждение

На основании полученных результатов на пробной площади объекта Семилукского КМД по распределению деревьев сосны обыкновенной по ступеням толщины следует обратить внимание на то, что здесь полностью отсутствуют деревья с наибольшими диаметрами, всегда встречающиеся в естественных условиях. Основное количество деревьев представлено стволами с диаметром на высоте груди от 10 до 15 см, близким к показателю средней величины по сосне обыкновенной – 11,47 см (рис. 2), что подчеркивает отсутствие процесса дифференциации деревьев в насаждении и его категорию санитарного состояния (I,25) при значительном числе стволов на 1 га площади – 4640 шт.

Подтверждением этому могут служить другие таксационные показатели, приведенные в сравнительной характеристике с данными таблиц хода роста культур сосны обыкновенной из источника (табл. 1). Лишь особенностями происхождения сосновых культур можно объяснить формирование условий, которые в определенной степени затрудняют дифференциацию деревьев. Наблюдаемым различиям в ходе роста культур (табл. 1) можно дать следующие объяснения. В условиях A_2 питающие корни, уходящие в глубину почвы, сталкиваются с почти лишенным плодородия песком. Поэтому по мере роста запас питательных веществ и влаги на площади делается все менее достаточным. В условиях C_2 и D_2 запас питательных веществ практически неограниченный, поэтому ослабления роста культур в них с возрастом не наблюдается.

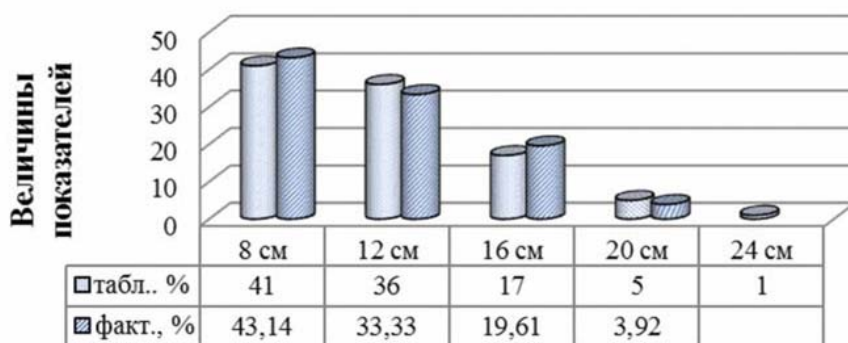


Рис. 2. Сравнительная характеристика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины в естественных древостоях сосны обыкновенной и исследуемых культурах при среднем табличном диаметре 12 см (табличные данные из: [Третьяков и др., 1952])

Fig. 2. Comparative characteristics of the distribution series of the trunks number by thickness steps in natural stands of Scots pine and the studied cultures with an average tabular diameter of 12 cm (the tabular data after: [Tretyakov et al., 1952])

Таблица 1. Сравнительные показатели пробной площади с данными из таблиц хода роста культур сосны обыкновенной в возрасте 28 лет (по источникам)

Table 1. Comparative indices of the sample area with the data from the tables of the growth course of common pine crops at the age of 28 (by sources)

Показатели Indices	Данные пробной площади (D ₂) Trial area data (D ₂)	Данные из таблиц хода роста культур сосны в возрасте 28 лет (I бонитет) Data from the tables of the growth course of pine crops at the age of 28 (I bonitet)			
		по Успенскому (ЦЧР) Uspensky (CR)	по нормативам так- сации лесов Украины (B ₁₋₃) standards of forest taxation in Ukraine (B ₁₋₃)	по Рубцову (C ₂) Rubtsov (C ₂)	по Рубцову (A ₂) густые Rubtsov (A ₂) thick
Средняя высота, м Average height, m	11,92	11,94	12,02	12,9	10,2
Средний диаметр, см Average diameter, cm	9,94	12,0	11,5	12,9	9,86
Число стволов на 1 га, шт. Number of trunks per hectare, pcs	4640	2673	3225	2660	4290
Запас на 1 га, м ³ Reserve per hectare, m ³	198	192	224	225	175
Сумма площадей сечений на 1 га, м ² The sum of the cross-section areas per hectare, m ²	35,7	30,6	32,9	31,9	32,7
Видовое число, 0,001 Species number, 0.001	826	541	559	586	555

Примечание. Здесь и в табл. 3: ссылки на источники – в тексте.

Note. Here and in Tab. 3: references to sources are in the text.

Сравнительные показатели пробной площади с данными из таблиц хода роста культур сосны обыкновенной в возрасте 28 лет по источникам (табл. 1) также подтверждают возможность применения выбранной схемы и способа. На пробной площади высокая величина суммы площадей сечений на 1 га (35,7 м²) обусловлена значительным количеством сохранившихся стволов сосны обыкновенной и крымской и изначальным расстоянием в ряду (0,45 м). Реакция деревьев на конкуренцию, которая проявилась в ингибировании роста ветвей, оказавшихся в условиях низкой освещенности, привела к их отмиранию и к одновременной интенсификации роста ветвей в условиях хорошей освещенности. Отсюда и более высокое видовое число стволов в культурах (табл. 1) при заниженном показателе по диаметру (9,94 см) в сравнении со средними табличными данными при близких к объекту условиях произрастания: по Успенскому (Центрально-Черноземный регион) [Лозовой, 1977]; по нормативам таксации лесов Украины (B₁₋₃) [Швиденко и др., 1987]; по Рубцову (C₂) [1969] (табл. 1).

В межвидовых отношениях как положительное, так и отрицательное влияние будет сильнее всего выражено у пород, резко отличаю-

щихся по своим биологическим особенностям. Одним из важнейших результатов влияний является прирост в высоту, обуславливающий разницу в высоте смешиваемых пород. На момент исследования в насаждении превышение средних таксационных показателей у сосны обыкновенной над сосной крымской составило: по высоте – 3,7 м (36,4%), по диаметру – 2,4 см (26,3%) (табл. 2).

Однако на основании полученных результатов при исследовании аналогичных культур [Левин, 2018], но в возрасте 76 лет, на территории Новоусманского лесничества (табл. 3) утверждение о том, что «наиболее неблагоприятное влияние на рост какой-либо древесной породы может оказать в первую очередь порода, наиболее сильно отличающаяся от нее по своим биологическим свойствам, если эти особенности и свойства обеспечивают ей в данных условиях существования значительное превосходство в скорости роста» [Рубцов, 1969] не проявило себя, подчеркивая взаимовыгодные отношения пород, особенно при влиянии на них корневой губки. На момент исследования в указанном насаждении превышения средних таксационных показателей сосны обыкновенной над аналогичными показателя-

Таблица 2. Сравнительная характеристика по пробным площадям различного возраста

Table 2. Comparative characteristics of the sample areas of different ages

Средние показатели Average indices	Сосна крымская (28 лет) Crimean pine (28 y. o.)	Сосна обыкновенная (28 лет) Scots pine (28 y. o.)	Сосна крымская (76 лет) Crimean pine (76 y. o.)	Сосна обыкновенная (76 лет) Scots pine (76 y. o.)
Диаметр (D _{1,3}), см Diameter (D _{1,3}), cm	9,08 ± 2,1	11,47 ± 3,8	30,1 ± 6,77	25,8 ± 6,04
Высота (H), м Height (H), m	10,25 ± 1,21	13,98 ± 1,95	20,8 ± 1,97	20,6 ± 2,44
Расстояние до 3-го соседа (L), м Distance to the 3 rd neighbor (L), m	1,6 ± 0,47	1,75 ± 0,33	3,84 ± 0,99	3,85 ± 0,86
Запас на 1 га (M), м ³ Stock per hectare (M), m ³	91,54	106,74	314,05	135,04
Число стволов на 1 га (N), шт. Number of trunks per hectare (N), pcs	2834	1806	452	229
Состав насаждения Planting composition	5Соб5Скр		7Скр3Соб	

Таблица 3. Сравнительные показатели пробной площади с данными из таблиц хода роста культур сосны обыкновенной в возрасте 76 лет (по источникам)

Table 3. Comparative indices of the trial area with the data from the tables of the growth rate of Scots pine crops at the age of 76 (by sources)

Показатели Indices	Данные пробной площади (D ₂) Trial area data (D ₂)	Данные из таблиц хода роста культур сосны в возрасте 76 лет по источникам (II бонитет) Data from the tables of the growth course of pine crops at the age of 76 by sources (II bonitet)		
		по нормативам таксации лесов Украины (B1–3) standards of forest taxation in Ukraine (B ₁₋₃)	по справочнику таксатора taxator's reference book	по Рубцову (C ₂) Rubtsov (C ₂)
Средняя высота, м Average height, m	20,8	22,7	22,7	24,5
Средний диаметр, см Average diameter, cm	28,2	24,1	24,1	27,3
Число стволов на 1 га, шт. Number of trunks per hectare (N), pcs	681	759	779	720
Запас на 1 га, м ³ Stock per hectare (M), m ³	449	409	409	508

ми сосны крымской не наблюдалось, и даже напротив, средний диаметр сосны крымской превысил таковой у сосны обыкновенной на 4,3 см, или 16,7 % (табл. 2).

При сравнении полученных результатов на пробных площадях 76-летних культур с данными хода роста из различных источников [Третьяков и др., 1952; Рубцов, 1969; Швиденко и др., 1987] следует отметить занижение по средним величинам высоты и числа стволов на пробной площади (табл. 3).

При этом по запасу стволовой древесины насаждение превосходит показатели из таблиц хода роста, кроме культур с междурядья-

ми у сосны обыкновенной 1,5 м [Рубцов, 1969], за счет объемов и количества стволов сохранившейся сосны крымской. Ранее в результате анализа [Левін, Фучило, 2012; Левин, Пашенко, 2018; Левин и др., 2019] доказывалось, что условиями соответствующих результатов следует считать: удачные соотношение и размещение пород, их различную реакцию на влияние корневой губки, дополняющие друг друга взаимовлияния.

Также следует отметить, что в исследуемых культурах дерева с самого начала развития имеют менее сбежистые, более полнодревесные стволы (рис. 1а и 3).

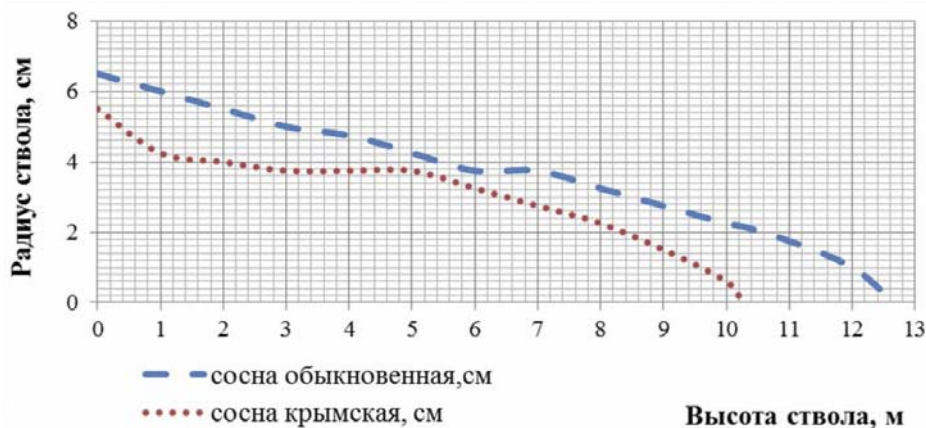


Рис. 3. Динамика радиального прироста стволов модельных деревьев Семилукского КМД (28 лет) в зависимости от высоты

Fig. 3. Dynamics of radial growth of model trees trunks from the Semiluksky KMD (28 years old) depending on the height



Рис. 4. Динамика радиального прироста стволов модельных деревьев из НовOUSманского лесничества (76 лет) в зависимости от высоты

Fig. 4. Dynamics of radial growth of model trees trunks from the Novousmansky forestry (76 years old) depending on the height

Это связано с более равномерным боковым отенением деревьев при размещении рядов с запада на восток. В культурах сосны почти полностью отсутствуют дровяные деревья, меньше сбег и сукватость деревьев, поэтому выход деловых сортиментов и их качество следует ожидать гораздо выше, чем в естественных насаждениях. Более равномерные стволы обеспечивают, кроме того, большую однородность получаемых сортиментов. На рисунках 3 и 4 можно наблюдать, что у модельных деревьев сосны крымской на участке от корневой шейки до высоты ствола в 1 м есть заметные утолщения в отличие от сосны обыкновенной. Это связано с отличительными особенностями роста пород и строением корневой системы. Как виду, произрастающему в естественном

ареале в горной местности, сосне крымской свойственен, наряду с образованием стержневого корня, рост сильных боковых корней в глубину почвы, особенно в начальный период развития. Также с этим можно связать и ее отставание в высоте от сосны обыкновенной на протяжении развития до 70 лет [Левин, Пащенко, 2018; Левин и др., 2019].

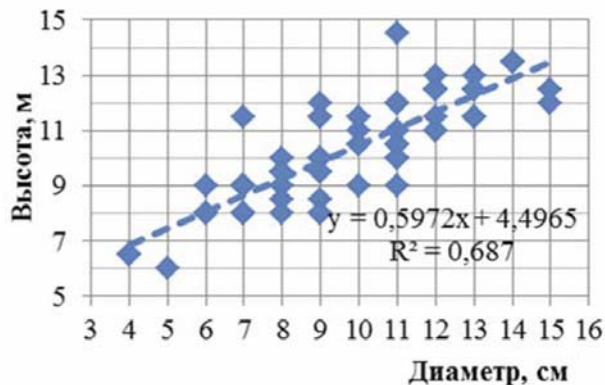
Элементы конкуренции и взаимопомощи у исследуемых пород находятся в сложном взаимодействии, характер которого на разных стадиях их развития резко меняется, но на протяжении всего совместного развития их отношения следует считать взаимно благоприятными, за исключением произрастания сосны крымской на чистых песках. Особенно это проявляется в густых культурах, характеризующихся замед-

ленным развитием на ранней стадии онтогенеза, что проявляется в первом этапе торможения их роста. Первый этап торможения даже в чистых по составу молодняках следует считать положительным биоценоотическим явлением. Он задерживает прохождение последующих фаз развития древостоя, что служит основой повышенной долговечности перегущенных насаждений.

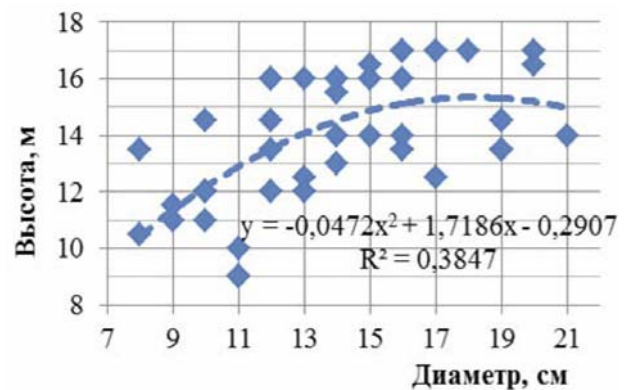
В исследуемом загущенном смешанном насаждении при полноте 1,2 процессы хода роста проявляются в соотношениях высоты и диамет-

ра деревьев сосны крымской и сосны обыкновенной (рис. 5).

На графиках видно, что соотношение показателей высоты и диаметра у сосны крымской можно выразить уравнением линейной зависимости с высокой степенью достоверности аппроксимации ($R^2 = 0,687$) по сравнению с сосной обыкновенной. Это подтверждают и коэффициенты корреляции: сосны крымской – 0,63 и сосны обыкновенной – 0,47 (табл. 4).



а



б

Рис. 5. Графики соотношения высоты и диаметра деревьев сосны крымской (а) и сосны обыкновенной (б)

Fig. 5. Height-to-diameter ratio graphs for Crimean pine (а) and Scots pine (б)

Таблица 4. Показатели корреляционной зависимости сосны крымской и сосны обыкновенной

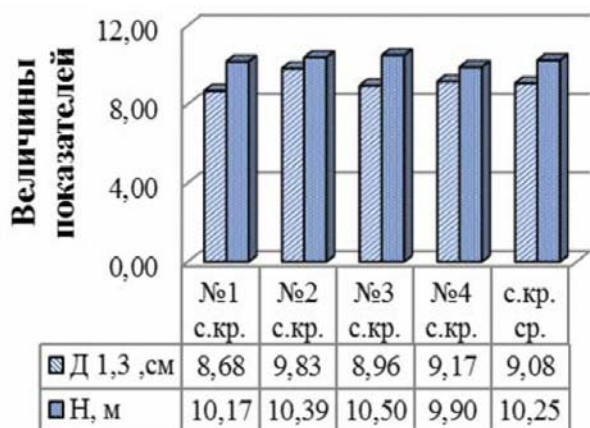
Table 4. Indices of the correlation dependence of Crimean and Scotch pines

Показатели Indices	Сосна крымская Crimean pine		Сосна обыкновенная Scots pine	
	Высота, м Height, m	Диаметр, см Diameter, cm	Высота, м Height, m	Диаметр, см Diameter, cm
Диаметр на высоте груди, см Diameter at the chest height, cm	0,63	–	0,47	–
Расстояние в ряду (l), м Distance in a row (l), m	0,005	0,29	0,04	0,28
Расстояние до 3-го соседа (L), м Distance to the 3 rd neighbor (L), m	0,09	0,34	0,18	0,03

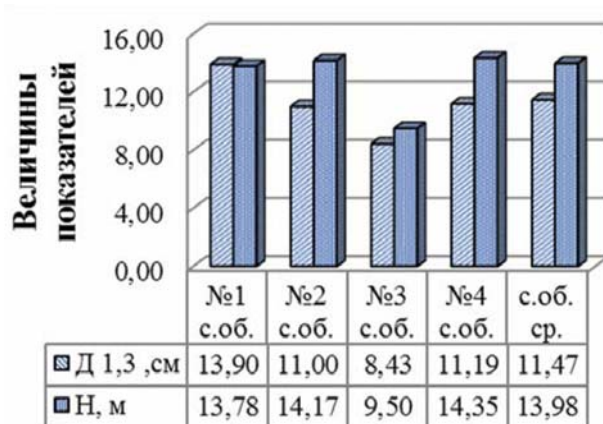
В крайних рядах произрастают как сосна обыкновенная, так и сосна крымская в соответствии со звеньевым типом смешения. В крайних рядах зачастую деревья имеют стволы с большим диаметром [Harper et al., 2005]. Поэтому имеющиеся здесь деревья сосны обыкновенной высотой ниже средней при высоких показателях диаметра указывают на этап торможения с начавшимся процессом дифференциации.

Отсутствие сильной дифференциации деревьев просматривается также в величинах показателей по рядам от края вглубь по породам (рис. 6).

С северной экспозиции опушка граничит с открытым пространством шириной 20 м, за которым произрастают культуры деревьев ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière, 1855) и псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (1950)) в возрасте 42 лет.



а



б

Рис. 6. Средние показатели диаметра на высоте груди ($D_{1,3}$) и высоты (H) деревьев с учетом размещения по рядам от опушки: а) сосны крымской; б) сосны обыкновенной

Fig. 6. Average indices of diameters at the height of the chest ($D_{1,3}$) and heights of trees (H), taking into account the placement of the Crimean pine (a) and Scots pine (б) in rows from the edge

Отставание по высоте между исследуемыми культурами в крайнем ряду и культурами из деревьев ели ситхинской и псевдотсуги Мензиса составило для сосны крымской 6,1 м; для сосны обыкновенной – 2,49 м. Такое размещение с учетом высоты деревьев благоприятно сказалось на развитии исследуемых пород, создав микроклимат и сгладив влияние на опушечный ряд отрицательных температур в зимнее время на раннем этапе развития (рис. 6).

Показатели в таблице 5 подчеркивают влияние микроклимата лишь с момента посадки семян на лесокультурную площадь. Это просматривается по показателям в опушечных 1, 2 и 3-м рядах культур, что согласуется с выводами в литературных источниках [Harper et al., 2005]. Данное явление следует учитывать при разработке схемы создания культур, отдавая предпочтение сосне обыкновенной с расстоянием в междурядье 3 м при шаге посадки 0,75 м. Учи-

тывая высокую полноту насаждения (1,17) и то, что на пробной площади не проводились рубки ухода, величины показателей расстояний в ряду по породам указывают на лучшую сохранность и приживаемость сосны обыкновенной ($0,89 \pm 0,57$ м) по сравнению с сосной крымской ($1,06 \pm 0,69$ м). При этом имеющиеся разрывы в рядах с самого начала развития культур закладывают структуру биогрупп в насаждении, а средние величины расстояний до 3-го соседнего дерева (1,6 и 1,75 м) еще не вышли за пределы расстояния в междурядье (2 м).

Поэтому для усиления дифференциации деревьев нужно прибегнуть не только к имеющемуся соотношению пород в насаждении, но и к неравномерному размещению деревьев на площади, особенно для самых неблагоприятных условий (очень сухие и бедные почвы), чтобы обеспечить повышенную устойчивость культур. В таких неблагоприятных условиях,

Таблица 5. Показатели расстояния в ряду и до 3-го соседнего дерева сосны крымской и сосны обыкновенной
Table 5. Distance indices in a row and up to the 3rd neighboring tree of the Crimean and Scots pines

Показатели Indices	1 ряд 1 st row	2 ряд 2 nd row	3 ряд 3 rd row	4 ряд 4 th row	Среднее Average
лкр., м	0,91 ± 0,61	1,42 ± 0,71	1,02 ± 0,73	0,89 ± 0,61	1,06 ± 0,69
Лкр., м	1,59 ± 0,33	2 ± 0,26	1,49 ± 0,55	1,39 ± 0,41	1,6 ± 0,47
лоб., м	1,08 ± 1	1 ± 0,46	0,9 ± 0,56	0,61 ± 0,32	0,89 ± 0,57
Лоб., м	1,75 ± 0,33	1,98 ± 0,26	2,03 ± 0,12	1,67 ± 0,33	1,75 ± 0,33

Примечание. Для сосны крымской и сосны обыкновенной соответственно: лкр., лоб. – расстояние в ряду; Лкр., Лоб. – расстояние до 3-го соседнего дерева.

Note. Distance in a row of Crimean pine (лкр.), Scots pine (лоб.) and their distance to the 3rd neighboring tree: Crimean pine (Лкр.), Scots pine (Лоб.).

сдваивая ряды сосны крымской до 1,5 м в междурядье (в исследуемых насаждениях оно равно 2 м) с чередованием ряда сосны обыкновенной с междурядьем 3 м, можно значительно ослабить и растянуть во времени процесс вытеснения сосны крымской сосной обыкновенной, особенно на песках с незначительным количеством глинистых частиц.

Разница в показателях по рядам между породами не несет определенной закономерности, составляя в среднем по диаметру 2,39 см и по высоте 3,73 м с преобладанием показателей сосны обыкновенной. В свое время В. Г. Нестеров [1950] указывал, что развитие крон у сосны идет в культурах в полном соответствии с развитием корневых систем. В насаждениях площади питания и доступ света у каждого дерева ограничены наличием его соседей и примерно одинаковы. При этом в исследуемом насаждении, на основании данных о корреляционной зависимости показателей (табл. 4), лишь расстояния между деревьями в ряду имеют слабую связь с диаметрами по породам: у сосны крымской – 0,29; у сосны обыкновенной – 0,28. При этом площадь роста среднего дерева в 4-м ряду, исключая влияние опушки, составила: у сосны крымской – 1,05 м²; у сосны обыкновенной – 1,88 м².

Деревья с опушечной стороны, имея оптимальную освещенность и резервную свободную площадь, используют их для получения влаги и питательных веществ. Отсюда приблизительно и большая площадь роста среднего дерева 2-го ряда у пород: сосны крымской – 1,71 м²; сосны обыкновенной – 2,14 м².

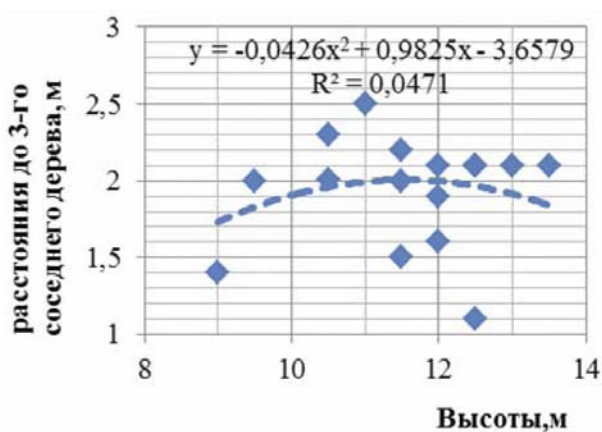
При этом на рис. 7 видно отсутствие какой-либо связи между высотой деревьев и расстоянием от протаксированного дерева до 3-го соседа.

Формирование лесных сообществ – процесс динамичный, и пространственная структура древостоев, трансформируясь со временем, обеспечивает их компенсационные возможности противостояния факторам среды [Рубцов, 1969].

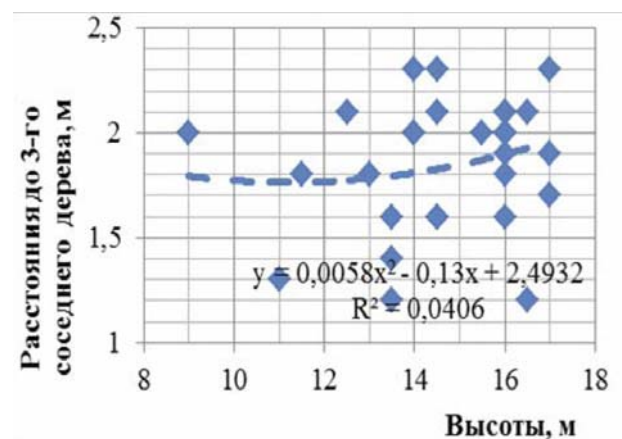
Из источника [Миронов, 1977] следует, что при редком размещении деревьев в период быстрого роста прирост по диаметру высокий (торможения прироста в толщину не отмечено), поэтому запасы древесины накапливаются несколько быстрее. Но последующее ускоренное старение и скороспелость культур по сравнению с естественными насаждениями – это результат также повышенной освещенности редких смолоду насаждений независимо от их происхождения. Как следствие, к возрасту рубки такие насаждения теряют в порядке ускоренного естественного изреживания значительную часть деревьев и их запас в массе оказывается меньше.

В настоящий момент наблюдается снижение нормативных показателей по густоте создаваемых лесных культур до 4,0 тыс. шт./га в условиях лесостепи (пункт 43) [Приказ..., 2019], что может стать серьезной проблемой, т. к. в ряде случаев дополнение лесных культур имеет соответствующий перечень сложностей:

– недостаток в рабочей силе определяет проведение дополнения осенью со значительным снижением приживаемости растений;



а



б

Рис. 7. Графики соотношения значений высоты и расстояния от исследуемого дерева до 3-го соседнего дерева сосны крымской (а) и сосны обыкновенной (б)

Fig. 7. Graphs of the ratio of heights and distances from the tree under study to the 3rd neighboring tree for Crimean pine (а) and Scots pine (б)

– дополнения осуществляют в неподготовленную почву, обеспечивая растениям худший рост;
– введенные при дополнениях сеянцы моложе и легко угнетаются основной посадкой.

В свое время А. П. Тольский подчеркивал, что дополнения, производимые позднее, чем через 2 года после посадки, бесцельная трата средств [Рубцов, 1969].

Это можно исключить, учитывая в схемах смешения густоту для лесостепи до 6,7 тыс. шт./га и различную теневыносливость видов хвойных пород, что является весьма важным свойством, позволяющим в лесных культурах применять разное смешение, использовать более теневыносливые породы (сосну крымскую) в качестве примеси к светолюбивым (сосне обыкновенной), а перегущенным в рядах прижившимся материалом путем его выкопки с комом дополнять имеющиеся разрывы в рядах.

Заключение

На основании полученных и проанализированных результатов исследований можно сделать следующие выводы:

– значение фактора освещенности в связи с широтой местности подразумевает при создании культур высокую сомкнутость древесного полога, раннее смыкание крон и формирование сложных древостоев. В условиях лесостепной зоны на лесных площадях должна предусматриваться схема смешения сосны обыкновенной с сосной крымской при начальной густоте 6,7 тыс. шт./га (2×0,75 м) с чередованием от опушки ряда сосны обыкновенной с двумя рядами сосны крымской с направлением рядов с запада на восток;

– также в условиях лесостепной зоны на лесных площадях следует считать целесообразным применение в вышеупомянутой схеме смешения звеньев типа при чередовании пород в ряду с сохранением первоначальной густоты культур;

– южнее лесостепной зоны с целью повышения биологической устойчивости хвойных насаждений допускается в приведенной схеме смешения сдваивание двух рядов сосны крымской до 1,5 м между собой в междурядьях на расстоянии 3 м от ряда сосны обыкновенной.

Литература

Болотов А. Т. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике / Ред. А. Бордышева. М.: Изд-во МОИП, 1952. 523 с.

Васильев Г. И. Влияние почвенных, гидрологических и геоморфологических условий на рост сосны

на нижнеднепровских песках: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1963. 20 с.

Виноградов В. Н. Научное обоснование освоения нижнеднепровских песков под лесные, плодовые и виноградные насаждения: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Харьков, 1968. 48 с.

Гордеев А. В. Создание на нижнеднепровских и нижнедонских песках сырьевых баз длительного подсобного хозяйства за счет разведения сосны крымской (*Pinus pallasiana* Lamb.): Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Елгева, 1964. 31 с.

Левин С. В. Лесоводственно-биологические особенности развития сосны крымской при ее адаптации в условиях ЦЧР России // Труды КубГАУ. 2018. Вып. 4 (73). С. 129–134. doi: 10.21515/1999-1703-73-129-134

Левин С. В., Пащенко В. И. Биоэкологические особенности интродукции вида сосны Палласа в Центрально-Черноземном регионе России // Лесохозяйственная информация. 2018. Вып. 4. С. 74–88. doi: 10.24419/LNI.2304-3083.2018.4.08

Левин С. В., Семенов М. А., Пащенко В. И., Левин И. С. Экологические особенности произрастания сосны Палласа (крымской) при совместном выращивании с сосной обыкновенной // Лесотехнический журнал. 2019. Т. 9, № 1 (33). С. 44–53. doi: 10.12737/article_5c92016cce31d2.57961318

Левин С. В. Лесоводственные предпосылки к обоснованию схемы смешения пород с участием сосны крымской в культурах восточнобайрачной степи Украины // Актуальные направления научных исследований XXI века: теория и практика: Матер. междунар. науч.-практ. конф. (Воронеж, 2014 г.). Воронеж, 2014. Т. 2, № 3–3 (8–3). С. 180–183. doi: 10.12737/4222

Левин С. В., Фучило Я. Д. Особливості росту сосен кримської та звичайної в осередках корневої губки Східнобайрачного Степу України // Науковий вістник НУБіП України. 2012. Вип. 171/2. С. 162–166.

Лозовой А. Д. Ход роста молодняков основных лесобразующих пород. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1977. 84 с.

Матвиенко Е. Ю., Таран С. С., Кружилин С. Н., Свинцов И. П. Эколого-мелиоративная эффективность применения видов рода *Pinus* на склоновых землях степных // Международные научные исследования. 2017. № 1 (30). С. 30–36.

Мионов В. В. Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М.: Лесн. пром-ть, 1977. 232 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 5-е изд. М.-Л.: Ленингр. гос. изд-во, 1930. 440 с.

Нагимов З. Я. Оценка методов определения площадей роста деревьев // Леса Урала и хозяйство в них / Уральская гос. лесотехн. академия. 1999. Вып. 19. С. 82–98.

Нестеров В. Г. Общие итоги работ Бузулукской экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института лесного хозяйства // Бузулукский бор. М.: Гослесбумиздат, 1950. Т. 2. С. 166–174.

Приказ Минприроды России от 26.03.2019 № 188 «Об утверждении Правил лесовосстановления, состава проекта лесовосстановления, порядка разработки проекта лесовосстановления и внесения в него изменений» [Электронный ресурс]. URL: <https://www.>

garant.ru/products/ipo/prime/doc/72141912/ (дата обращения: 25.02.2020).

Плугатарь Ю. В., Ковалев М. С., Ильницкий О. А., Корсакова С. П., Паштецкий А. В. Особенности светового режима в подкрановом пространстве древесных растений на примере арборетума Никитского ботанического сада // Бюл. ГНБС. 2015. № 116. С. 7–18.

Рубцов В. И. Культуры сосны в лесостепи. М.: Лесн. пром-ть, 1969. 288 с.

Смелянец В. П. Устойчивость сосен крымской и обыкновенной к вредным насекомым на юге Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1967. 26 с.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора (таблицы для таксации леса). М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.

Труды Республиканской конференции по вопросам развития степного лесоразведения в Украинской ССР. Основные принципы облесения Нижнеднепровских песков. Киев: Изд-во АН УССР, 1952. С. 50–53.

Турчина Т. А. Лесовосстановление на песках юго-востока России: современные проблемы и вызовы // Лесохозяйственная информация. 2019. № 3. С. 167–179. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.14

Шанин В. Н., Шашков М. П., Иванова Н. В., Грабарник П. Я. Влияние конкуренции в пологе леса на пространственную структуру древостоев и форму крон доминантов древесного яруса на примере лесов европейской части России // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (4). P. 1–14. doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-5

Швиденко А. З., Савич Ю. Н., Строчинский А. А. Нормативно-справочные материалы для таксации лесов Украины. Киев: Урожай, 1987. 559 с.

Bravo-Oviedo A., Pretzsch H. Mixed forests' future // Bravo-Oviedo A., Pretzsch H., Del Río M. (eds). Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests. Managing Forest Ecosystems. 2018. Vol. 31. P. 397–412. doi: 10.1007/978-3-319-91953-9_12

Condés S., Sterba H., Aguirre A., Bielik K., Bravo-Oviedo A., Coll L., Pach M., Pretzsch H., Vallet P., Del Río M. Estimation and uncertainty of the mixing effects on Scots pine – European beech productivity from National Forest Inventories Data // Forests. 2018. Vol. 9(9). Art. 518. doi: 10.3390/f9090518

Harper K., Macdonald E., Burton P., Chen J., Brososke K. D., Saunders S. C., Euskirchen E. S., Roberts D., Jaiteh M. S., Esseen P.-A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // Conserv. Biol. 2005. Vol. 19, no. 3. P. 768–782. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x

Johnson J. D., Chappelka A. H., Hain F. P., Heagle A. S. Interactive effects of air pollutants with abiotic and biotic factors on Southern pine forests // Fox S., Mickler R. A. (eds). Impact of Air Pollutants on Southern Pine Forests. Ecol. Studies (Analysis and Synthesis). 1996. Vol. 118. P. 281–312. doi: 10.1007/978-1-4612-0809-9_8

Jucker T., Bouriaud O., Coomes D. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests // Funct. Ecol. 2015. Vol. 29. P. 1078–1086. doi: 10.1111/1365-2435.1242

Pretzsch H. The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus monocultures. A review and perspectives for modeling and silvicultural regulation // Forests. 2019. No. 10. Art. 810. doi: 10.3390/f10090810

Pretzsch H., Schütze G. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands // Eur. J. Forest Res. 2016. Vol. 135. doi: 10.1007/s10342-015-0913-z

Thorpe H. C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K. D. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species // For. Ecol. Manag. 2010. Vol. 259. P. 1586–1596. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.035

Поступила в редакцию 30.07.2021

References

Bolotov A. T. Izbrannye sochineniya po agronomii, plodovodstvu, lesovodstvu, botanike [Selected essays on agronomy, horticulture, forestry, and botany]. Ed. A. Bordysheva. Moscow: Izd-vo MOIP, 1952. 523 p.

Gordeev A. V. Sozdanie na nizhnedneprovskikh i nizhnedonskikh peskakh syr'evykh baz dlitel'nogo podsochnogo khozyaistva za schet razvedeniya sosny krymskoi (*Pinus pallasiana* Lamb.) [Creating long-term undergrowing raw material bases by breeding Crimean pine (*Pinus pallasiana* Lamb.) on the Lower Dnieper and Lower Don sands]: DSc (Doct. of Agr.) thesis. Elgeva, 1964. 31 p.

Levin S. V. Lesovodstvenno-biologicheskie osobennosti razvitiya sosny krymskoi pri ee adaptatsii v usloviyakh TSCHR Rossii [Forest and biological characteristics of the Crimean pine development during its adaptation to the conditions of the Central Chernobyl region of Russia]. Trudy KubGAU [Proceed. KubSAU]. 2018. No. 4 (73). P. 129–134. doi: 10.21515/1999-1703-73-129-134

Levin S. V., Pashchenko V. I. Bioekologicheskie osobennosti introduktsii vida sosny Pallasa v Tsentral'no-Chernozemnom regione Rossii [Bioecological peculiarities of the introduction of Pallas pine species in the Central Black Earth region of Russia]. Lesokhoz. informatsiya [Forest Management Information]. 2018. No. 4. P. 74–88. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2018.4.08

Levin S. V., Semenov M. A., Pashchenko V. I., Levin I. S. Ekologicheskie osobennosti proizrastaniya sosny Pallasa (krymskoi) pri sovместnom vyrashchivani s sosnoi obyknovenoj [Ecological peculiarities of Pallas pine (Crimean pine) growing together with Scots pine]. Lesotekh. zhurn. [Forestry Engineering J.]. 2019. Vol. 9, no. 1 (33). P. 44–53. doi: 10.12737/article_5c92016cce31d2.57961318

Levin S. V. Lesovodstvennye predposylki k obosnovaniyu skhemy smesheniya porod s uchastiem sosny krymskoi v kul'turakh vostochnobairachnoi stepi Ukrainy [Forestry prerequisites for the substantiation of the scheme of species mixing with the participation

of Crimean pine in the crops of the East Baird steppe of Ukraine]. *Aktual'nye napravleniya nauch. issled. XXI veka: teoriya i praktika*: Mater. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Voronezh, 2014) [Topical directions of sci. research in the XXI century: The Theory and Practice: Proceed. int. sci.-pract. conf. (Voronezh, 2014)]. Voronezh, 2014. Vol. 2, no. 3–3 (8–3). P. 180–183. doi: 10.12737/4222

Levin S. V., Fuchilo Ya. D. Osoblivosti rostu sosn krimskoï ta zvichainoï v oseredkakh kornevoï gubki Skhidnobairachnogo Stepu Ukraïni [Peculiarities of growth of Crimean and common pines in the foci of root sponge in the eastern byrach steppes of Ukraine]. *Naukovii vistnik NUBiP Ukraïni* [Sci. Bull. NUBiP]. 2012. No. 171/2. P. 162–166. (In Ukraine)

Lozovoi A. D. Khod rosta molodnyakov osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod [Growth progress of young trees of the main forest forming species]. Voronezh: VGU, 1977. 84 p.

Matvienko E. Yu., Taran S. S., Kruzhilin S. N., Svintsov I. P. Ekologo-meliorativnaya effektivnost' primeneniya vidov roda Pinus na sklonovykh zemlyakh stepnykh [Ecological and reclamation efficiency of Pinus species on sloping lands of steppe]. *Mezhdunar. nauch. issled.* [Int. Sci. Research]. 2017. No. 1 (30). P. 30–36.

Mironov V. V. Ekologiya khvoinykh porod pri iskusstvennom lesovozobnovlenii [Ecology of conifers in the course of artificial reforestation]. Moscow: Lesn. prom-t', 1977. 232 p.

Morozov G. F. Uchenie o lese [Doctrine of forests]. 5th ed. Moscow-Leningrad: Leningr. gos. izd-vo, 1930. 440 p.

Nagimov Z. Ya. Otsenka metodov opredeleniya ploshchadei rosta derev'ev [Evaluation of methods for determining tree growth areas]. *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* [The Forests of the Urals and the Forestry in the Urals]. 1999. No. 19. P. 82–98.

Nesterov V. G. Obshchie itogi rabot Buzuluskoi ekspeditsii Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva [Main results of the Buzuluk expedition of the All-Union Forestry Research Institute]. *Buzuluskii bor* [Buzuluk Coniferous Forest]. Moscow: Goslesbumizdat, 1950. Vol. 2. P. 166–174.

Shvidenko A. Z., Savich Yu N., Strochinskii A. A. Normativno-spravochnye materialy dlya taksatsii lesov Ukrainy [Normative and reference materials for forest inventory in Ukraine]. Kiev: Urozhai, 1987. 559 p.

Prikaz Minprirody Rossii ot 26.03.2019 № 188 «Ob utverzhenii Pravil lesovosstanovleniya, sostava proekta lesovosstanovleniya, poryadka razrabotki proekta lesovosstanovleniya i vneseniya v nego izmenenii» [Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated March 26, 2019 No. 188 On Approval of the Reforestation Rules, Composition of the Reforestation Project, Procedure for Development of the Reforestation Project and Amendments Thereto]. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/72141912/> (accessed: 25.02.2020).

Plugatar' Yu. V., Kovalev M. S., Il'nitskii O. A., Korsakova S. P., Pashetskii A. V. Osobennosti svetovogo rezhima v podkronovom prostranstve drevesnykh rastenii na primere arboretuma Nikitskogo botanicheskogo sada [Peculiarities of the light regime in the underbrush of woody plants on the example of the arboretum of the Nikitsky Botanical Garden]. *Byull. GNBS*. 2015. No. 116. P. 7–18.

Rubtsov V. I. Kul'tury sosny v lesostepi [Cultivation of pine trees in the forest-steppe]. Moscow: Lesn. prom-t', 1969. 288 p.

Smelyanets V. P. Ustoichivost' sosn krymskoi i obyknovnoï k vrednym nasekomym na yuge Ukrainy [Resistance of Crimean and common pines to pests in the south of Ukraine]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Kiev, 1967. 26 p.

Tret'yakov N. V., Gorskii P. V., Samoïlovich G. G. Spravochnik taksatora (tablitsy dlya taksatsii lesa) [Taxer's handbook (tables for forest inventory)]. Moscow: Goslesbumizdat, 1952. 853 p.

Trudy Respublikanskoi konferentsii po voprosam razvitiya stepnogo lesorazvedeniya v Ukrainskoi SSR. Osnovnye printsipy obleseniya Nizhnedneprovskikh peskov [Proceedings of the Republican conference on the development of steppe afforestation in the Ukrainian SSR. Basic principles of afforestation of the Lower Dnieper sands]. Kiev: Izd-vo AN USSR, 1952. P. 50–53.

Turchina T. A. Lesovosstanovlenie na peskakh yugovostoka Rossii: sovremennye problemy i vyzovy [Reforestation on the sands of Southeast Russia: Current problems and challenges]. *Lesokhoz. informatsiya* [Forest Management Information]. 2019. No. 3. P. 167–179. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.14

Shanin V. N., Shashkov M. P., Ivanova N. V., Grabarnik P. Ya. Vliyanie konkurentsii v pologe lesa na prostranstvennyu strukturu drevostoev i formu kron dominantov drevesnogo yarusa na primere lesov evropeiskoi chasti Rossii [Influence of competition in the forest canopy on the spatial structure of stands and the shape of crowns of the dominant tree layer in the forests of the European part of Russia]. *Russ. J. of Ecosystem Ecol.* 2016. No. 1 (4). P. 1–14. doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-5

Vasil'ev G. I. Vliyanie pochvennykh, gidrologicheskikh i geomorfologicheskikh uslovii na rost sosny na nizhnedneprovskikh peskakh [Influence of soil, hydrological and geomorphological conditions on pine growth on the Lower Dnieper sands]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Moscow, 1963. 20 p.

Vinogradov V. N. Nauchnoe obosnovanie osvoeniya nizhnedneprovskikh peskov pod lesnye, plodovye i vinogradnye nasazhdeniya [Scientific rationale for the development of the Lower Dnieper sands for forest, fruit and grape plantations]: DSc (Doct. of Agr.) thesis. Khar'kov, 1968. 48 p.

Bravo-Oviedo A., Pretzsch H. Mixed forests' future // Bravo-Oviedo A., Pretzsch H., Del Río M. (eds). Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests. Managing Forest Ecosystems. 2018. Vol. 31. P. 397–412. doi: 10.1007/978-3-319-91953-9_12

Condés S., Sterba H., Aguirre A., Bielak K., Bravo-Oviedo A., Coll L., Pach M., Pretzsch H., Vallet P., Del Río M. Estimation and uncertainty of the mixing effects on Scots pine – European beech productivity from National Forest Inventories Data. *Forests*. 2018. Vol. 9 (9). Art. 518. doi: 10.3390/f9090518

Harper K., Macdonald E., Burton P., Chen J., Brosfiske K. D., Saunders S. C., Euskirchen E. S., Roberts D., Jaiteh M. S., Esseen P.-A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.* 2005. Vol. 19, no. 3. P. 768–782. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x

Johnson J. D., Chappelka A. H., Hain F. P., Heagle A. S. Interactive effects of air pollutants with abiotic and biotic factors on Southern pine forests. Fox S., Mickler R. A. (eds). Impact of Air Pollutants on Southern Pine Forests. Ecol. Studies (Analysis and Synthesis). 1996. Vol. 118. P. 281–312. doi: 10.1007/978-1-4612-0809-9_8

Jucker T., Bouriaud O., Coomes D. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Funct. Ecol.* 2015. Vol. 29. P. 1078–1086. doi: 10.1111/1365-2435.1242

Pretzsch H. The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus

monocultures. A review and perspectives for modeling and silvicultural regulation. *Forests*. 2019. No. 10. Art. 810. doi: 10.3390/f10090810

Pretzsch H., Schütze G. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *Eur. J. Forest Res.* 2016. Vol. 135. doi: 10.1007/s10342-015-0913z

Thorpe H. C., Astrup R., Trowbridge A., Coates K. D. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *For. Ecol. Manag.* 2010. Vol. 259. P. 1586–1596. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.035

Received July 30, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Левин Сергей Валерьевич

научный сотрудник отдела опытных испытаний
Всероссийский научно-исследовательский институт
лесной генетики, селекции и биотехнологии
ул. Ломоносова, 105, Воронеж, Россия, 394087
эл. почта: leslesovik63@yandex.ru
тел.: 89601038681

CONTRIBUTOR:

Levin, Sergey

All-Russian Research Institute of Forest Genetics,
Breeding and Biotechnology
105 Lomonosova St., 394087 Voronezh, Russia
e-mail: leslesovik63@yandex.ru
tel.: +79601038681

УДК 632.937.12

ЭФФЕКТИВНОСТЬ *APHIDIUS ROSAE* HALIDAY (HYMENOPTERA: APHIDIIDAE) В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ *MACROSIPHUM ROSAE* (L.) (HEMIPTERA, APHIDIDAE) НА РАСТЕНИЯХ РОДА *ROSA* L.

Н. С. Рак, С. В. Литвинова

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН, Апатиты, Россия

Впервые приведены результаты исследований влияния природного энтомофага *Aphidius rosae* на динамику численности *Macrosiphum rosae* (L.) на растениях рода *Rosa* L. в дендрарии и на коллекционных питомниках Полярно-альпийского ботанического сада, расположенного за Северным полярным кругом (в городах Кировске и Апатитах). Средняя численность *M. rosae* колеблется в июле, августе от 5 до 60 особей/лист в Кировске, а в Апатитах в июне, июле, августе плотность отдельных колоний превышает 90 особей/лист. Появление мумий *M. rosae* в 2017 г. отмечали на экспериментальном участке (г. Апатиты) в конце мая – начале июня на растениях *Rosa amblyotis* и *R. rugosa*. На Кировской площадке мумии *M. rosae* появлялись только в августе–сентябре, преимущественно на *R. rugosa* и *R. majalis*. В 2018 и 2020 гг. наблюдали значительное количество мумий *M. rosae* с июля по сентябрь на обеих площадках. Высокая биологическая эффективность (до 90%) отмечалась при соотношении в колонии тли «паразит : хозяин» равном 1:30. Однако эффективность *A. rosae* сильно варьирует по годам, поэтому требуется постоянный мониторинг для регламентации и возможного расселения по очагам вредителя. Установлено, что присутствие природных энтомофагов *A. rosae* в колониях *M. rosae* на растениях рода *Rosa* сдерживает рост численности на экологически безопасном уровне во второй половине вегетационного периода и предотвращает формирование массовых вспышек вредителя.

Ключевые слова: коллекции; открытый грунт; Aphidiidae; *Aphidius rosae*; *Macrosiphum rosae*; Мурманская область.

**N. S. Rak, S. V. Litvinova. THE EFFICIENCY OF *APHIDIUS ROSAE* HALIDAY
(HYMENOPTERA: APHIDIIDAE) IN REGULATING THE NUMBERS OF
MACROSIPHUM ROSAE (L.) (HEMIPTERA, APHIDIDAE) ON PLANTS OF
THE GENUS *ROSA* L.**

This is a first report on the results of studies on the effect of the natural entomophagous parasitoid *Aphidius rosae* on the population dynamics of *Macrosiphum rosae* (L.) on plants of the genus *Rosa* L. in the arboretum and collection nurseries of the Polar-Alpine Botanical Garden located north of the Arctic Circle – in Kirovsk, in a protected area (67°39'05"N, 33°40'20"E, 387 m above sea level) and in Apatity, in an experimental site (67°56'41"N, 33°40'31"E, 175 meters above sea level). Average *M. rosae* numbers in the Kirovsk site varied in July and August from 5 to 60 individuals/leaf, and in Apatity in June, July, and August the population density of some colonies exceeded 90 individuals/leaf. In 2017, *M. rosae* mummies appeared in the Apatity experimental site in late May-early

June on plants of *Rosa amblyotis* and *R. rugosa*. In the Kirovsk site, *M. rosae* mummies appeared only in August – September, mainly on *R. rugosa* and *R. majalis*. In 2018 and 2020, significant numbers of *M. rosae* mummies were observed from July to September in both sites. High biological efficiency (up to 90 %) was observed when the parasite : host ratio in the aphid colony was 1:30. However, the efficiency of *A. rosae* varies greatly among years, so constant monitoring is required for regulation and possible introduction to core infection areas. Our results evidence that the presence of natural entomophagous parasitoids *A. rosae* in *M. rosae* colonies on plants of the genus *Rosa* restrains the growth of the pest's numbers to an environmentally safe level in the second half of the growing season and prevents mass outbreaks of the infection.

Keywords: collections; outdoor cultivation; Aphidiidae; *Aphidius rosae*; *Macrosiphum rosae*; Murmansk Region.

Введение

Видовой состав, эколого-биологические особенности и значение природных энтомофагов в Хибинах изучены недостаточно. Имеющиеся в литературе сведения о фауне и экологии наездников из рода *Aphidius* в Мурманской области также скудны. Относятся главным образом к территориям Лапландского заповедника (Мончегорский район), где обнаружен *Aphidius (Aphidius) ervi* Haliday, заповедника «Пасвик» (Печенгский район), где были отмечены *Aphidius (Aphidius) microlophii* Pennacchio et Tremblay, *Aphidius urticae* Haliday, *Aphidius (Eua-phidius) cingulatus* (Ruthe) и *Aphidius (Euaphidius) plocamaphidis* Starý [Давидьян, 2017; Davidian, 2019]. Из Апатитского и Кировского районов, где расположены дендрарий и коллекционные питомники Полярно-альпийского ботанического сада, сведения об *Aphidius rosae* Haliday представлены впервые в данной работе.

В энтомологических исследованиях коллекций открытого грунта Полярно-альпийского ботанического сада (ПАБСИ) особое внимание уделяется не только выявлению насекомых, но и учетам их численности. Это необходимо для изучения динамики размножения, распространения отдельных видов вредителей, а также для определения состава и роли энтомофауны в биоценозах.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2016–2020 гг. в Мурманской области, в Полярно-альпийском ботаническом саду – в г. Кировске, заповедная зона (67°39'05" с. ш. 33°40'20" в. д., высота над уровнем моря 387 м), и в г. Апатиты, экспериментальный участок (67°56'41" с. ш. 33°40'31" в. д., высота над уровнем моря 175 метров).

Объекты исследования – природный энтомофаг *A. rosae* и колонии тли *Macrosiphum rosae* L. на растениях рода *Rosa*. Установле-

ние видового и количественного состава энтомофауны в насаждениях выполнялось путем проведения обследования коллекций методом маршрутного обследования один раз в две недели. Сбор насекомых осуществляли с начала распускания до опадения листвы. В полевом дневнике регистрировали данные о месте и дате находки. Объекты фиксировали в пробирках Эппендорфа с 70%-м спиртом, раскладывали на ватные диски в энтомологические конверты, фотографировали. Консервацию насекомых для составления коллекций проводили по общепринятой методике [Осмоловский, 1964].

Идентификацию биологического материала осуществляли с использованием справочной литературы [Тобиас, Кирияк, 1986; Давидьян, 2017; Davidian, 2019]. Определение *Aphidius rosae* подтверждено Е. М. Давидьян (ВИЗР, СПб). Для микроскопических исследований использовали микроскопы: бинокулярный и фазово-контрастный Биомед МС-1.

Биологическую эффективность *A. rosae* рассчитывали по формуле:

$$Бэ = ((A_0 - A_t) : A_0 \times 100 \%),$$

где A_0 – количество тлей в первый день наблюдений; A_t – количество тлей в дни наблюдений [Твердюков, 1993].

Для обработки данных пользовались программой Statistica 6.0.

Работы выполнены на уникальной научной установке «Коллекции живых растений Полярно-альпийского ботанического сада-института», рег. № 499394, и на уникальной научной установке «Инсектарий Полярно-альпийского ботанического сада-института», рег. № 588532.

Результаты и обсуждение

M. rosae, или розанная тля – наиболее распространенный вид вредителя в питомниках Ботанического сада. Тли играют важную роль в естественных биоценозах. С одной стороны, они питаются растительными соками, их

присутствие считается в той или иной степени вредным для растения-хозяина, с другой стороны, они продуцируют существенное количество пади, выступая значимыми поставщиками углеводной пищи, что и привлекает некоторых полезных насекомых. В наших условиях *M. rosae* повреждает только растения рода *Rosa*.

При умеренной влажности воздуха (70–80%) и благоприятной температуре (~ 15 °C) *M. rosae* обладает быстрым темпом размножения, высокой плодовитостью и активной способностью к расселению. Плотность заселения тлями исследовали в течение четырех лет с момента распускания листьев (май-июнь) до поздней осени (сентябрь-октябрь). Наблюдения проводили на всех растениях рода *Rosa*, представленных в дендрологических коллекциях ПАБСИ, расположенных на экспериментальном участке (г. Апатиты) и в древесно-кустарниковом питомнике (г. Кировск). В начале вегетационного сезона для учета выбирали максимальное количество молодых побегов, заселенных *M. rosae*, маркировали их. Плотность тлей пересчитывали на 10 побегах весной и 10 листьях летом и осенью.

Установлено, что все растения рода *Rosa* заселяются тлями в разной степени. Наиболее предпочитаемые виды: *R. amblyotis* С. А. Мей., *R. majalis* Herrm., *R. rugosa* Thunb., *Rosa* sp.

В дендрологических коллекциях наблюдали ежегодные сезонные изменения численности *M. rosae*. В древесно-кустарниковом питомнике (г. Кировск) в июле и августе количество тли колебалось от 5 до 60 особей/лист. На экспериментальном участке (г. Апатиты) в июне, июле, августе плотность отдельных колоний превышала 90 особей/лист (рис. 1).

В результате многолетнего мониторинга дендрологических коллекций установлено, что ежегодно в колониях *M. rosae* присутствует наездник *A. rosae*. В течение вегетационных периодов регистрировали сроки появления *A. rosae*, учитывали количество мумий тлей на лист. При оценке численности вредителей использовали среднее значение площади листовой пластинки для каждого вида рода *Rosa*. Для получения более полноценных данных динамики наездников-афидиид в течение летнего сезона использовались результаты учетов вылетных отверстий. Таким образом определяли соотношение «паразит : хозяин».

Наездник *A. rosae* – специализированный одиночный паразит *M. rosae*. Самка *A. rosae* откладывает яйцо в тело тли. После заражения тля меняет свой цвет на золотисто-коричневый и мумифицируется. Полностью сформировавшаяся внутри тли личинка *A. rosae*

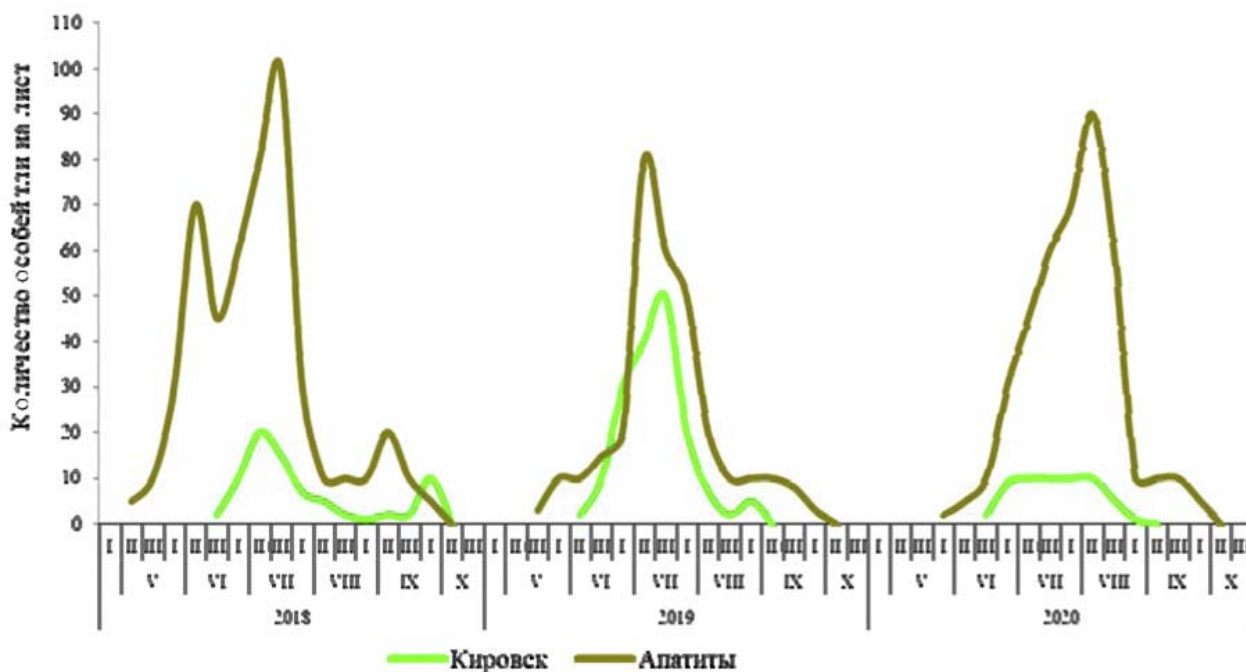


Рис. 1. Сезонная динамика численности *M. rosae* на предпочитаемых видах растений (*R. amblyotis*, *R. majalis*, *R. rugosa*) на дендрологических участках в городах Кировске и Апатитах (2018–2020 гг.)

Fig. 1. Seasonal population dynamics of *M. rosae* on the preferred plant species: *R. amblyotis*, *R. majalis*, *R. rugosa* in dendrological plots in Kirovsk and Apatity (2018–2020)

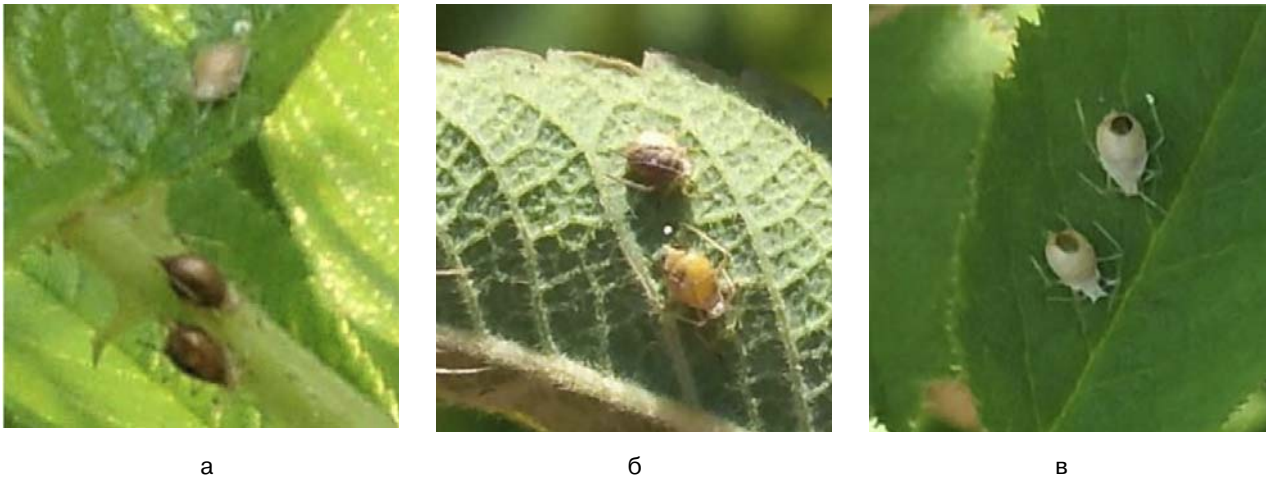


Рис. 2. Мумифицированные тли *M. rosae*, зараженные *A. rosae* (а, б), мумии с летным отверстием (в)
 Fig. 2. Mummified aphids of *M. rosae*, infected by *A. rosae* (а, б), mummies with an exit hole (в)

в результате метаморфоза превращается во взрослую особь и, проделав округлое отверстие в покровах мумии, вылетает (рис. 2).

Появление мумий *M. rosae* в 2017 г. отмечали на экспериментальном участке (г. Апатиты) в конце мая – начале июня на растениях *R. amblyotis* и *R. rugosa*. На Кировской площадке мумии *M. rosae* появлялись только в августе-сентябре, преимущественно на *R. rugosa* и *R. majalis*. В 2018 и 2020 гг. наблюдали значительное количество мумий *M. rosae* с июля по сентябрь на обеих площадках (рис. 3).

Отмечали, что наличие капельной влаги на листьях и бутонах затрудняет миграцию имаго *A. rosae* и снижает его паразитическую активность. Так, в 2017 и 2019 гг. наблюдали только единичные мумии *A. rosae* на отдельных листьях, что, вероятно, связано с большим количеством осадков и низкой среднесуточной температурой (от 7 до 16 °С).

Учет мумий *M. rosae* на маркированных растениях в период с июля по август 2018 года

на Апатитской площадке показал, что при соотношении «паразит : хозяин» = 1:30 на 14-е сутки (после первого выявления *A. rosae*) мумифицировано 10 % тлей от общей численности, на 56-е сутки биологическая эффективность составила 60 %, а численность незараженной тли оставалась 5–10 особей/лист. В июле-августе 2019 года наблюдали значительное количество *M. rosae*. Через 21 сутки после первого обнаружения паразита *A. rosae* было мумифицировано только 7 % тлей, на 42-е сутки – 20 %, а к 70-м суткам биологическая эффективность составила 50 %. В сентябре при соотношении «паразит : хозяин» = 1:25 число незараженных тлей на 84-е сутки оставалось 10–15 особей/лист. В 2020 году паразит в массе появился в июне и на протяжении всего вегетационного периода результативно сдерживал вредителя. Максимальное количество мумифицированных *M. rosae* совпадает с максимальной численностью *M. rosae* в июле-августе (рис. 4а, 5а).

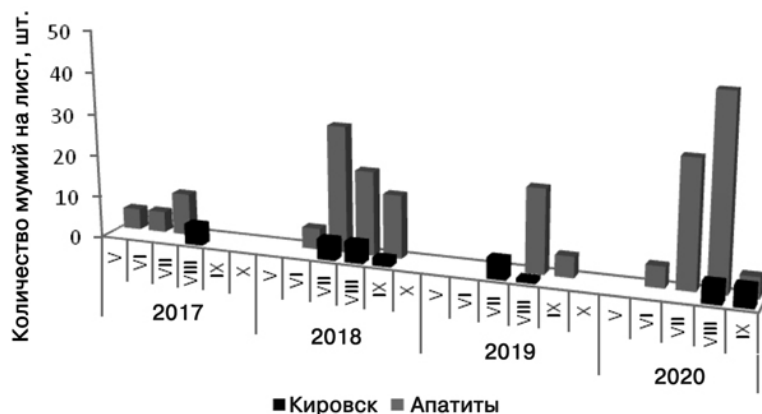


Рис. 3. Количество мумий *M. rosae* на маркированных растениях рода *Rosa* (2017–2020 гг.)

Fig. 3. Number of *M. rosae* mummies on the marked plants of the genus *Rosa* (2017–2020)

На Кировской площадке в июле 2018 года при соотношении «паразит : хозяин» = 1:20 на 40-е сутки биологическая эффективность *A. rosae* составила 70%. Аналогичная ситуация отмечена в 2019 году, при этом соотношение «паразит : хозяин» составляло 1:10 и на 42-е сутки наблюдались единичные незараженные особи *M. rosae*. В 2020 году при соотношении «паразит : хозяин» = 1:20 (июль-август) минимальную численность незараженной

тли отмечали через 35 суток после первого обнаружения *A. rosae* (рис. 4б, 5б).

Высокая биологическая эффективность (до 90%) наблюдалась при соотношениях в колонии тли «паразит : хозяин» = 1:30. Однако эффективность *A. rosae* сильно варьирует по годам, поэтому требуется постоянный мониторинг для регламентации и оценки возможного расселения по очагам вредителя.

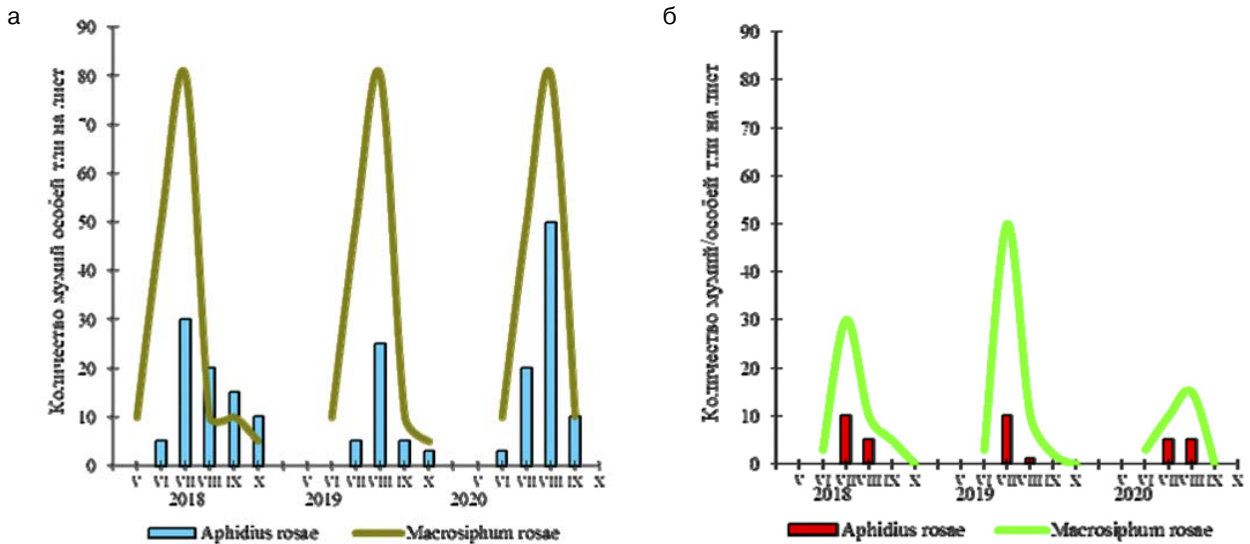


Рис. 4. Динамика численности *M. rosae* и *A. rosae* на маркированных растениях: а – в дендрологических коллекциях г. Апатиты; б – в дендрологических коллекциях г. Кировска

Fig. 4. Population dynamics of *M. rosae* and *A. rosae* on the marked plants: а – in the dendrological collections of Apatity; б – in the dendrological collections of Kirovsk

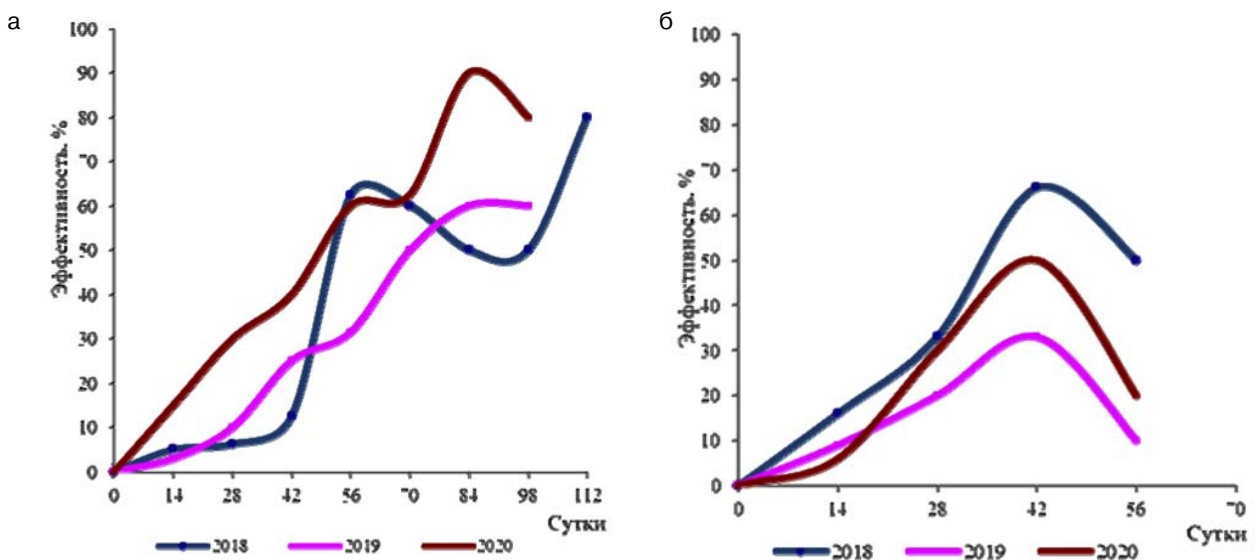


Рис. 5. Биологическая эффективность *A. rosae*: а – в дендрологических коллекциях г. Апатиты; б – в дендрологических коллекциях г. Кировска

Fig. 5. Biological efficiency of *A. rosae*: а – in the dendrological collections of Apatity; б – in the dendrological collections of Kirovsk

Заклучение

По многолетним наблюдениям, первоначально появляется тля, и только через 7–14 суток, в зависимости от климатических условий, начинают появляться энтомофаги, численность которых растет в ответ на увеличение количества пищи (жертв). Присутствие природных энтомофагов *A. rosae* в колониях *M. rosae* на растениях рода *Rosa* сдерживает рост численности на экологически безопасном уровне во второй половине вегетационного периода и предотвращает формирование массовых вспышек вредителя.

Авторы благодарны за консультации и определение видового состава наездников-афидид старшему научному сотруднику ВИЗР (СПб) Е. М. Давидьян.

References

Davidian E. M. Spisok naezdnikov-afidiid podsem. Aphidiinae (Hymenoptera, Aphidiidae) fauny Rossii i sopredel'nykh stran [Check-list of afidiid wasps of the subfamily Aphidiinae (Hymenoptera, Aphidiidae) in Russia and adjacent countries]. *Entomol. obozrenie* [Entomol. Review]. 2017. Vol. 96, no. 4. P. 758–797.

Osmolovskii G. E. Vyyavlenie sel'skokhozyaistvennykh vreditel'ei i signalizatsiya srokov bor'by s nimi [Identification of agricultural pests and signaling the timing of their control]. Moscow: Rosselkhozizdat, 1964. 203 p.

Tobias V. I., Kiriyak I. G. Sem. Aphidiidae [Fam. Aphidiidae]. *Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi shasti SSSR* [A key to insects in the European part of the

Литература

Давидьян Е. М. Список наездников-афидид подсем. Aphidiinae (Hymenoptera, Aphidiidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. 96, № 4. С. 758–797.

Осмоловский Г. Е. Выявление сельскохозяйственных вредителей и сигнализация сроков борьбы с ними. М.: Россельхозиздат, 1964. 203 с.

Тобиас В. И., Кирияк И. Г. Сем. Aphidiidae // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 5 / Ред. В. И. Тобиас. Л.: Наука, 1986. С. 232–308.

Твердюков А. П. Биологические методы борьбы с вредителями и болезнями в защищенном грунте. Справочник / Ред. А. П. Твердюков, П. В. Никонов, Н. П. Ющенко. М.: Колос, 1993. 159 с.

Davidian E. M. Family Aphidiidae. 55 // Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia Vol. II. Apocrita: Parasitica / Eds. S. A. Belokobyl'skij, K. G. Samartsev, A. S. Il'inskaya. Proceed. Zool. Inst. RAS. Suppl. 8. SPb.: ZIN RAN, 2019. P. 329–340.

Поступила в редакцию 08.10.2021

USSR]. Vol. 3. Hymenoptera. Pt. 5. Leningrad: Nauka, 1986. P. 232–308.

Твердюков А. П. Биологические методы борьбы с вредителями и болезнями в защищенном грунте. Справочник [Biological methods of pest and disease control in greenhouses. A handbook]. Moscow: Kolos, 1993. 159 p.

Davidian E. M. Family Aphidiidae. 55. In: *Belokobyl'skij S. A., Samartsev K. G., Il'inskaya A. S. (eds). Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. II. Apocrita: Parasitica. Proceed. Zool. Inst. RAS. Suppl. 8. Zoological Institute RAS, St. Petersburg, 2019. P. 329–340.*

Received October 08, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Рак Наталья Семеновна

ведущий научный сотрудник, д. б. н., доцент
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН
мкр. Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: rakntlj@rambler.ru

Литвинова Светлана Васильевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН
мкр. Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: litvinvasvetlana203@rambler.ru

CONTRIBUTORS:

Rak, Natalia

N. A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
18a Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk Region, Russia
e-mail: rakntlj@rambler.ru

Litvinova, Svetlana

N. A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,
Kola Science Center, Russian Academy of Sciences
18a Akademgorodok, 184209 Apatity,
Murmansk Region, Russia
e-mail: litvinvasvetlana203@rambler.ru

УДК 630*164.5

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЛИСТВЫ ДРЕВОСТОЯ И МЕТОДЫ РАСЧЕТА ЕЕ МАССЫ

Ю. В. Карпечко

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Показана роль ряда природных факторов в формировании листвы. При конкретном значении осредненных для региона климатических показателей продуктивность древостоя зависит от характеристик, определяющих тип леса и влияющих на плодородие почв. С повышением (снижением) продуктивности древостоя отмечается снижение (увеличение) удельной массы листвы. Изменения удельной массы листвы при изменении продуктивности древостоя на 1 класс бонитета в условиях Южной Карелии составляют для средневозрастного древостоя в зависимости от породы в среднем 5–20%. На территории, занятой преимущественно лесами, рост и развитие древостоя каждого типа леса лимитируется энергетическим ресурсом. С этим фактором связано преобразование удельной массы листвы. При перемещении с севера на юг и возрастании радиационного баланса увеличивается доля листового аппарата древостоя, что сопровождается улучшением бонитета конкретного типа леса. Большие изменения происходят с древостоями, произрастающими в лучших лесорастительных условиях. Преобразования структуры древостоя приводят к тому, что при одинаковом классе бонитета листвы может быть больше у древостоя, растущего в худших условиях, но при больших величинах радиационного баланса. Максимальных значений показатель класса бонитета достигает при значениях радиационного баланса 1400–1600 МДж/(м² год). В качестве основных параметров в методах расчета массы листвы часто используются таксационные характеристики древостоя. При создании унифицированного для различных лесорастительных условий лесной зоны метода расчета массы листвы необходимо учитывать факторы среды и тип леса.

Ключевые слова: тип леса; древостой; класс бонитета; транспирация; радиационный баланс.

Yu. V. Karpechko. ENVIRONMENTAL EFFECTS ON FOLIAGE FORMATION IN A TREE STAND AND METHODS FOR CALCULATING ITS MASS

The article reveals the role of environmental factors in foliage formation. For a given value of region-averaged climatic characteristics, the stand productivity depends on the forest site conditions, which predetermine the forest type and soil fertility. An increase (decrease) in the productivity of the stand is accompanied by a decrease (increase) in the specific mass of foliage. Changes in the specific mass of foliage when the productivity of the stand changes by 1 stand quality class in south Karelian conditions amount to an average of 5–20% for a middle-aged stand, depending on the tree species. In a predominantly forested area, the growth and development of a tree stand of each forest type are constrained by energy availability. Changes in the specific mass of foliage are related to this factor. As the radiation balance grows in the north-to-south direction, the share of

foliage in the stand increases, and the quality class of the forest type is improved accordingly. Greater changes happen in tree stands growing in better site conditions. As a result of these changes it may be that within the same stand quality class there will be more foliage in a stand growing under poorer site conditions but at higher radiation balance values. The quality class reaches a maximum where the radiation balance is 1400–1600 MJ/(m² year). As a rule, the methods of calculating foliage mass use the tree stand valuation characteristics as the main parameters. To develop a foliage mass estimation method unified for different climatic and site characteristics in the given forest zone one should take into account the environmental factors and the forest type.

Key words: forest type; stand; stand quality class; transpiration; radiation balance.

Введение

Листва является составной частью общей фитомассы древостоя и органом, где осуществляются необходимые для роста и развития дерева процессы. (Термин «листва» часто, как и в данной работе, используется для обозначения ассимиляционных органов листовенного и хвойного древостоя.) Листовой аппарат древостоя оказывает огромное влияние на экологическое состояние залесенных территорий, преобразуя химический состав атмосферных осадков, окружающего древостой атмосферного воздуха и изменяя микроклимат. Пологом леса, большая часть которого представлена именно листвой, трансформируются характеристики солнечной радиации и атмосферных осадков. Масса листового аппарата лесного участка как составная часть общей фитомассы древостоя представляет интерес при исследовании круговорота химических элементов и воды в лесу. Она является важным параметром при расчете транспирации древостоем и в целом суммарного испарения с леса, а также при решении практических задач по оценке изменения стока [Кайбияйнен, 1986; Крестовский, 1986; Карпечко, Бондарик, 2010; Карпечко, 2016]. Масса листвы может использоваться в качестве основного параметра для расчета массы питающих растение тонких корней [Helmisaari et al., 2007].

Из-за сложностей определения массы листвы в поле возникает необходимость разработки методов ее расчетов. Вопросы оценки массы листвы рассматриваются во многих работах [Лесотаксационный..., 1980; Marklund, 1987; Bartelink, 1996; Kellomäki, 1999; Grote, 2002; Socha, Wezyk, 2007; Liu, Westman, 2009; Repola, 2009]. Основными предикторами расчетных методов являются порода, высота дерева, диаметр ствола, запас стволовой древесины. Наиболее часто используемые в практике методы описаны в работах [Лесотаксационный..., 1980; Marklund, 1987; Уткин и др., 1997], однако точность расчетов по ним не всегда является приемлемой,

что отмечается в статье [Helmisaari et al., 2007]. В этой связи целью данной работы является анализ влияния лесорастительных условий на формирование листвы, методов расчета ее массы и рассмотрение возможностей их улучшения.

Влияние факторов среды на формирование листвы древостоя

Лес, и дерево в частности, представляют собой открытые биологические системы, поэтому возникает вопрос о влиянии на структурную организацию размеров и массы органов дерева, в том числе и листвы, а также факторов среды. К факторам среды относятся характеристики, формирующие лесорастительные условия (климатические, орографические, гидрологические и почвенные (ОСТ 56-108-98)).

Основными климатическими характеристиками, формирующими разнообразие растительного покрова и его продуктивность, являются радиационный баланс и радиационный индекс сухости (отношение радиационного баланса к затратам энергии, необходимой для испарения осадков) [Будыко, 1971]. Факторы среды определяют формирование органов дерева и, следовательно, продуктивности древостоя, однако механизмы влияния различных лесорастительных условий на формирующие растения процессы различаются. Это определяет необходимость детального рассмотрения влияния отдельных факторов на особенности формирования листвы.

Влияние плодородия почв и продуктивности древостоя на формирование листвы

При конкретных значениях радиационного баланса в качестве характеристики продуктивности древостоя исследуемого региона принимается класс бонитета. Бонитет древостоя объективно отражает плодородие почв, определяемое климатическими и почвенно-грунтовыми факторами. В работе [Карпечко, Мясникова,

2014] показана тесная зависимость между полученной расчетами концентрацией азота в переносимой по растению воде (элемента, который лимитирует продуктивность растений на севере бореальных лесов [Mälkönen et al., 1990; Федорец, Бахмет, 2003]) и показателем бонитета. Средняя за год концентрация азота в воде была получена как отношение годового выноса азота из почвы на формирование прироста фитомассы к транспирации [Карпечко, Мясникова, 2014]. В этом случае влияние лесорастительных условий на формирование листового аппарата можно выяснить при анализе связи класса бонитета с массой листвы. Построенные зависимости между удельной массой листвы (отношением массы листвы к приросту фитомассы) средневозрастного древостоя и показателями бонитета представлены на рис. 1. Для удобства выполнения анализов классы бонитета заменены нами на показатели бонитета. Традиционно применяемые обозначения классов бонитета Ia, I, ... V, Va заменены арабскими цифрами 7, 6, ..., 2, 1 [Карпечко, Бондарик, 2010].

Зависимости построены с использованием данных, приведенных в монографиях [Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров и др., 1977, 1978] для сосняков, ельников и березняков Южной Карелии. Данные зависимости достаточно убедительно иллюстрируют, что повышение продуктивности средневозрастного древостоя сопровождается снижением удельной массы листвы. Это снижение при улучшении бонитета на один класс для средневозрастного древостоя составляет в зависимости от породы в среднем 5–20%.

Приведенные зависимости, полученные на основании эмпирических данных, подтверждаются следующими рассуждениями. Количество воды, транспирируемое при приросте единицы фитомассы ($E_{т1}$), можно определить как произведение массы листвы на коэффициент транспирационной активности [Крестовский, 1986; Карпечко, Бондарик, 2010]. Это произведение можно приравнять к равенству, определяющему необходимость объема транспирации для формирования прироста при нужном количестве

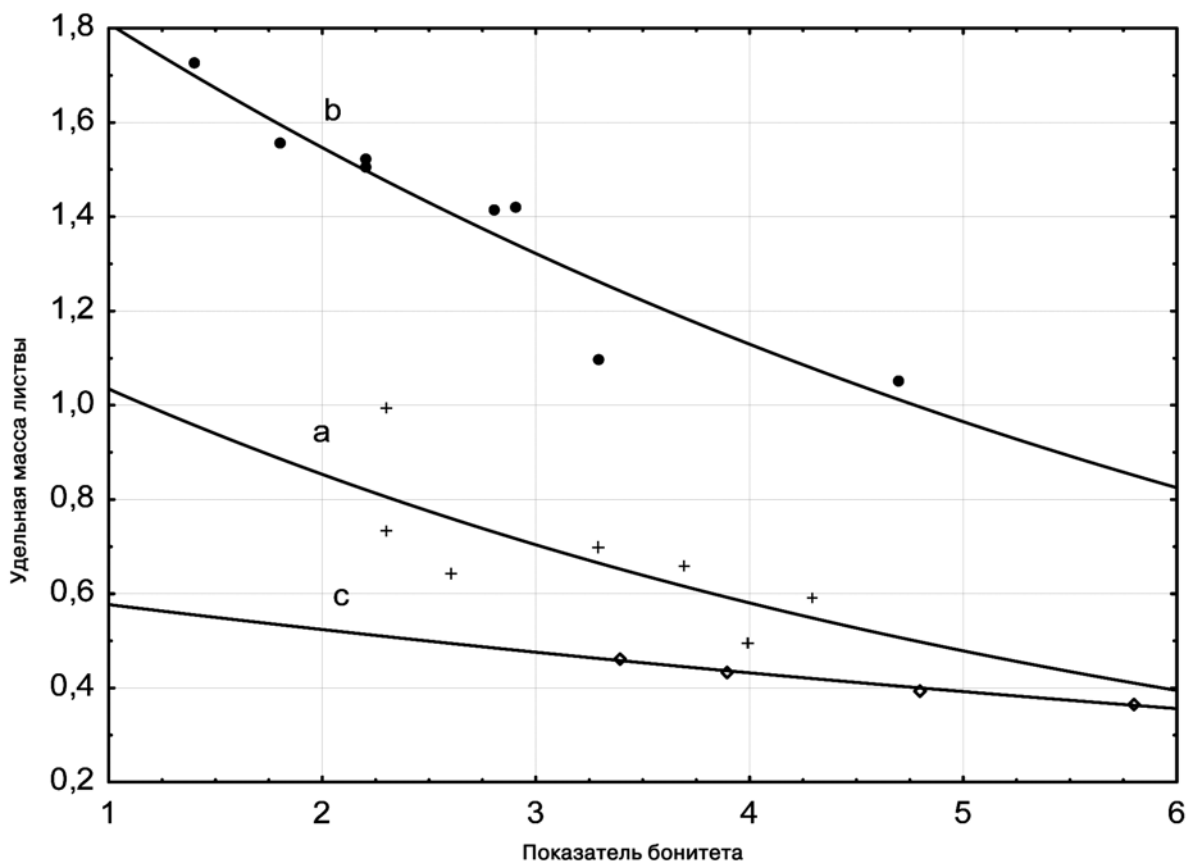


Рис. 1. Зависимость удельной массы листвы от показателя бонитета (а – сосняк, б – ельник, с – березняк)

Fig. 1. The dependence of the specific mass of foliage on the stand quality index (a – pine forest, b – spruce forest, c – birch forest)

минерального вещества и его концентрации в транспирационном потоке:

$$E_{t1} = m_{fr1} K_{tr} = 100P_{i1}/C_i, \quad (1)$$

где m_{fr1} – масса листы, необходимая для осуществления всех процессов при построении единицы фитомассы, т/га; K_{tr} – коэффициент транспирационной активности; P_{i1} – количество i -го минерального вещества, необходимого для формирования прироста единицы фитомассы, кг/га; C_i – концентрация i -го минерального вещества в транспирационном потоке, мг/л.

Учитывая результаты многочисленных полевых наблюдений, обобщенных О. И. Крестовским [1986], и исследования Л. К. Кайбияйна [1986], можно с большой долей вероятности принимать постоянными коэффициенты транспирационной активности для конкретных пород древостоя. Также можно предположить, что для прироста единицы фитомассы требуется конкретное количество i -го минерального вещества, лимитирующего в данных условиях рост растения. Следовательно, основываясь на равенстве (1), можно сделать вывод, что удель-

ная транспирация и удельная масса листы снижаются с увеличением концентрации питательных веществ (повышением плодородия почв, улучшением бонитета и повышением продуктивности древостоя) в потребляемой растением из почвы воде. Увеличение концентрации элементов в транспирационном потоке с улучшением бонитета отмечено в работах [Сазонова и др., 2009; Карпечко, Мясникова, 2014].

Роль энергетического фактора в формировании продуктивности древостоя и листового аппарата

Кроме орографических, гидрологических и почвенных факторов, определяющих лесорастительные условия конкретного региона, на продуктивность древостоя влияет также солнечная радиация (энергетический фактор), которая относится к основным климатообразующим факторам. Зависимость показателя бонитета (характеристика бонитета) от типа леса и радиационного баланса представлена на рис. 2.

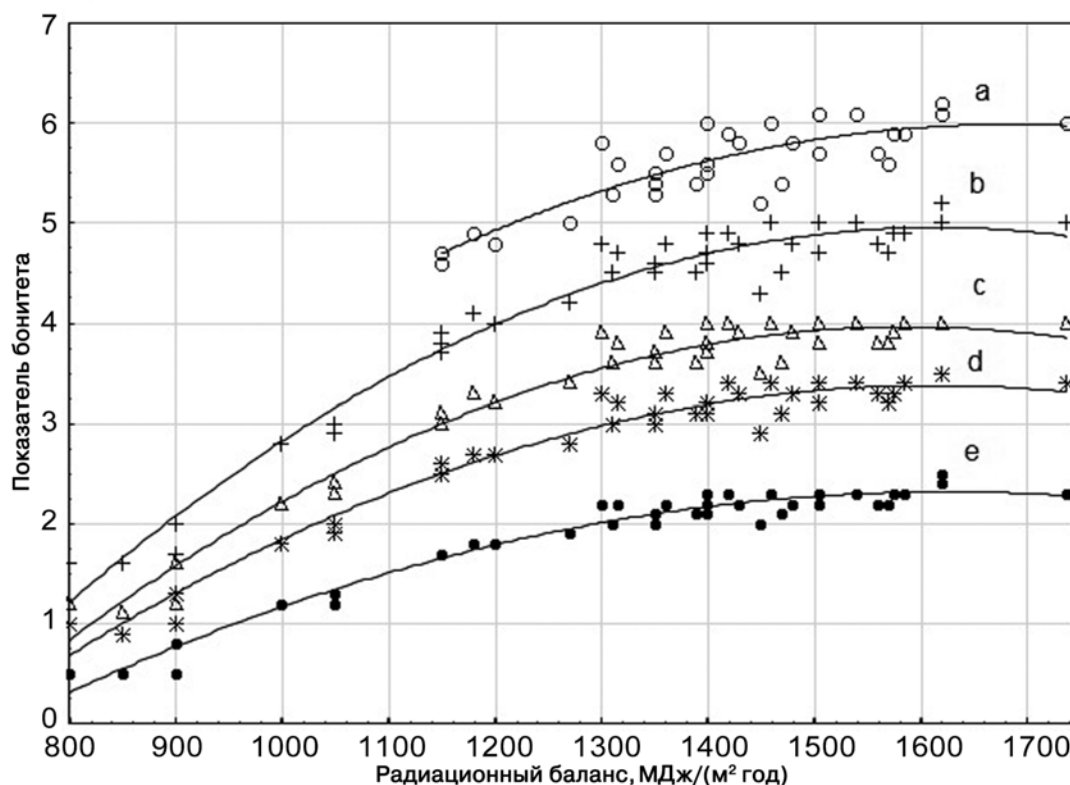


Рис. 2. Зависимости показателей класса бонитета различных типов ельников от радиационного баланса (а – ельник кисличный, б – ельник черничный, с – ельник брусничный, д – ельник долгомошный, е – ельник сфагновый)

Fig. 2. The dependence of the stand quality index of various types of spruce trees on the radiation balance (a – oxalis spruce forest, b – bilberry spruce forest, c – lingonberry spruce forest, d – polychitrichum spruce forest, e – sphagnum spruce forest)

Этот рисунок был построен с использованием информации о продуктивности ельников в пределах лесной зоны европейской части России, приведенной в работе [Производительность..., 1991]. Значения радиационного баланса за год для конкретного региона взяты из работы [Атлас..., 1985]. Линии на графике проходят с учетом точек, соответствующих осредненному показателю бонитета конкретного типа леса (лес с однородными лесорастительными условиями) конкретной территории, характеризующейся определяющим функционирование ландшафтов количеством энергии.

Тесные связи между радиационным балансом и показателем бонитета конкретного типа леса свидетельствуют о том, что продуктивность древостоя в лесной зоне лимитируется энергетическим фактором. Это подтверждается и другими исследователями, использующими в качестве характеристики энергетического фактора температуру воздуха [Молчанов, 1976; Moren, Pertti, 1994].

Лимитирующая роль энергетического фактора в процессах, определяющих рост и развитие древостоя, зависит от особенностей климатических условий лесной зоны, одним из показателей которых является радиационный индекс сухости. В работе [Будыко, 1971] показано, что для регионов, занятых преимущественно лесами, радиационный индекс сухости изменяется от 0,3 до 1,0, что свидетельствует о достаточном увлажнении территории.

Наибольшим откликом на энергетический фактор характеризуются древостои, произрастающие в лучших лесорастительных условиях (ельник кисличный, ельник черничный) (рис. 2).

Повышение продуктивности древостоя при постоянстве коэффициента транспирационной активности (см. выше) может происходить за счет увеличения массы листвы, создающей возможность большего водопотребления и потребления питательных веществ, а также за счет улучшения плодородия почв. Поскольку каждый тип леса характеризуется, как это можно оценить по отраслевым стандартам (Стандарт отрасли ОСТ 56-108-98), однородными почвенно-гидрологическими условиями и одинаковым положением в рельефе местности, наличие элементов питания в почвах каждого типа леса мало зависит от географического положения участка леса. Об этом свидетельствуют также описания типов леса в работе [Производительность..., 1991]. Следовательно, при перемещении с севера на юг и обратно концентрация элементов питания в транспирационном потоке каждого типа леса меняется мало. В этом случае повышение продуктивно-

сти древостоя возможно только за счет увеличения массы листвы, о чем и свидетельствуют литературные источники. В работе [Сазонова и др., 2011] показано, что при перемещении с севера на юг увеличивается удельная масса листвы и проводимость ксилемы, это увязывается также с отмеченным в работе [Цельникер и др., 2002] ростом индекса листовой поверхности для одинаковых типов леса при продвижении с севера до 54–58° с. ш. Для этих широт средний радиационный баланс составляет 1400–1600 МДж/(м² год) и соответствует максимальным показателям классов бонитета каждого типа леса (рис. 2).

Повышение продуктивности древостоя за счет роста количества листвы определяет возможность того, что при одинаковом классе бонитета листвы будет больше у древостоя, растущего в худших условиях, но при больших поступлениях солнечной радиации.

Из всего вышеизложенного следует, что на наличие соответствия между размерами проводящих систем и масс листвы влияют лесорастительные условия, включающие радиационный баланс – энергетический ресурс территории. Это необходимо учитывать при разработке методов расчета масс листвы.

Методы расчета листового аппарата

Из-за сложности измерения массы листвы в полевых условиях [Усольцев, Залесов, 2005] возникает необходимость в расчетных методах. В большинстве своем они основываются на поиске связей между массой листвы и количественными показателями частей дерева и древостоя. Эти связи обусловлены особенностями структурной организации, размеров и масс органов, создающими оптимальные условия для функционирования всего дерева [Сазонова и др., 2011]. Связи устанавливаются между массой листвы с одной стороны, запасом стволовой древесины, или диаметром ствола, или площадью поперечного сечения древостоя с другой стороны [Лесотаксационный..., 1980; Marklund, 1987; Уткин и др., 1997].

На связи между запасом стволовой древесины и массой листвы основывается метод, представленный в работе [Уткин и др., 1997]. При этом не учитывается связь массы листвы с интенсивностью прироста фитомассы, хотя возрастная динамика интенсивности прироста в значительной степени связана с динамикой массы листвы. Это приводит к существенным ошибкам. Средняя относительная ошибка, полученная для разного возраста и разной

продуктивности сосняков (общее число используемых для оценки участков – 41), произрастающих в Карелии, составила 70 %.

В северных регионах достаточно широкое применение имеет метод, разработанный в Швеции [Marklund, 1987; Kellomäki, 1999; Helmisaari et al., 2007]. В качестве основного предиктора в нем используется диаметр дерева на высоте груди. При этом слабо учитывается влияние возраста на связь этой характеристики с листвой, что также приводит к значительным ошибкам расчета.

Более обоснованный метод определения количества древесной зелени и листвы (определенная часть древесной зелени) был создан в Институте леса Карельского филиала АН СССР (далее ИЛ) под руководством Н. И. Казиминова. Его параметры получены для древостоя, произрастающего в Карелии, и он был рекомендован для широкого использования при решении практических задач [Лесотаксационный..., 1980].

Выраженная в табличном виде зависимость между удельным запасом древесной зелени конкретной породы (масса зелени по отношению к запасу стволовой древесины) и средней высотой древостоя была нами формализована. Для расчета массы листвы формула представлена в удобном для практического использования виде [Карпечко, Бондарик, 2010]:

$$m_{lr} = MKc \exp(-dh), \quad (2)$$

где m_{lr} – масса листового аппарата в свежем виде, т/га; M – запас стволовой древесины, м³/га; h – средняя высота древостоя, м; K – коэффициент, показывающий долю хвои (листвы) в общем запасе древесной зелени и равный для сосны 0,78, для ели – 0,60, для березы – 0,56; c , d – коэффициенты регрессии, равные соответственно для сосны 0,29 и 0,10, для ели – 0,81 и 0,1, для березы – 0,30 и 0,08.

К недостаткам данного метода, как и вышепредставленных, относится то, что не учитывается влияние на формирование листвы условий произрастания. В уравнении (2) зависимость удельной массы листвы от продуктивности учитывается в некоторой степени тем, что в качестве одного из аргументов используется зависящая от класса бонитета высота древостоя.

Для более полного учета продуктивности древостоя при расчете листвы в работе [Карпечко, Мясникова, 2012] предложен метод, разработанный с использованием опубликованных, в основном в работах В. А. Усольцева [1998, 2007], данных о биометрических харак-

теристиках древостоев. Этот метод разработан на основе предложенного в ИЛ [Лесотаксационный..., 1980], описанного формулой (2). В качестве характеристики продуктивности используется показатель бонитета. Эмпирическая формула имеет вид:

$$m_d = a M \exp(-h(b - c \ln(Kl + 1))), \quad (3)$$

где m_d – масса сухой листвы, т га⁻¹; Kl – показатель бонитета; a , b и c – коэффициенты регрессии, равные соответственно для сосняков – 0,15, 0,213 и 0,063, для ельников – 0,165, 0,128 и 0,033 и для березняков – 0,067, 0,14 и 0,026.

Для перехода от массы сухой листвы к свежесрубленной можно использовать коэффициенты, предложенные в справочнике [Лесотаксационный..., 1980]. Значения коэффициентов: для сосны – 0,48, для ели – 0,46 и для березы – 0,43.

К расчету количества листвы можно подойти, основываясь на наличии связи массы листвы с запасом древостоя и его приростом. Эту связь можно выразить следующим уравнением:

$$m = a M + b \Delta M, \quad (4)$$

где a – коэффициент, характеризующий удельную массу листвы, пропорциональную запасу стволовой древесины; M – запас стволовой древесины; ΔM – текущий прирост запаса стволовой древесины; b – коэффициент, характеризующий удельную массу листвы, пропорциональную приросту стволовой древесины.

Концептуальной основой такого подхода является уравнение Г. Ф. Хильми [1957], предложенное им для определения транспирации древостоем. При ее расчете он предложил условно разделять транспирационный поток на две части, одна из которых обеспечивает функционирование стволовой древесины, а вторая – ее прирост. В работе [Карпечко, 2010] была продемонстрирована состоятельность этого подхода и возможность использования разработанного на его основе метода для решения практических задач.

При расчете массы хвои по (4) используются данные о запасе стволовой древесины и о его приросте, приведенные в таксационных описаниях участков леса. Метод определения коэффициентов a и b предложен в статье [Карпечко, Мясникова, 2014].

По опубликованным данным установлены зависимости коэффициентов от бонитета. Эти зависимости описываются экспоненциальными уравнениями:

$$a = c \exp(-d Kl),$$

$$b = k \exp(-l Kl),$$

где c , d , k и l – коэффициенты регрессии, равные для сосняков соответственно 0,024, 0,275, 0,930 и 0,113 и для ельников – 0,051, 0,274, 1,650 и 0,115.

Расчеты по уравнению (4) позволяют учитывать влияние продуктивности древостоя на листовую аппарат и получить его возрастную динамику в различных лесорастительных условиях.

При оценке точности расчетов массы листы описанными выше методами использовались собранные по литературным источникам измеренные значения массы листы для различных по условиям произрастания участков (152 для сосняков, 318 для ельников и 93 для

березняков). Средние относительные ошибки расчетов (отношение разницы между измеренными и расчетными значениями к измеренным, в процентах) для сосны и ели по формулам (2), (3), (4) составляют соответственно 9, –9, 22 и 24, –2, 22. Для березы ошибки расчетов по формулам (2) и (3) составляют –31 и 0.

При оценке точности определения массы листы для различного по продуктивности древостоя ряды данных были разделены по классам бонитета. Для каждой из полученных таким образом групп древостоя получены относительные ошибки расчетов, и их величины приведены в таблице.

Относительные ошибки расчета массы хвои для древостоя различной продуктивности (1 по формуле (2); 2 по формуле (3) и 3 по формуле (4)), %

Relative errors in calculating the weight of needles for different stands productivity (1 by equation (2); 2 by equation (3) and 3 by equation (4)), %

Класс бонитета Stand quality class	Показатель бонитета Stand quality index	Относительная ошибка, % Relative error, %					
		Сосняк Pine forest			Ельник Spruce forest		
		1	2	3	1	2	3
Vб	0	–43	7	18	–95	–29	–10
Va	1	–41	–24	6	–46	–5	8
V	2	–22	–16	11	–13	9	22
IV	3	2	–4	19	9	8	23
III	4	12	–1	22	13	3	21
II	5	17	–11	22	25	0	24
I	6	27	–10	31	35	–4	24
Ia	7				40	–7	23

Для средних по продуктивности участков расчеты листы по всем анализируемым методам дают, по нашему мнению, вполне приемлемые результаты, учитывая невысокую точность полевых методов определения всех характеристик древостоя.

При использовании метода, разработанного в ИЛ (2) [Лесотаксационный..., 1980], расчеты для древостоя, растущего в худших условиях, дают завышенные результаты, а для высокопродуктивных участков леса – заниженные.

Наименьшие почти для всех классов бонитета ошибки получены при расчете по эмпирической формуле (3). Нужно отметить, что вполне приемлемые результаты получаются и при использовании формулы (4). Это объясняется тем, что поскольку при разработке формул (3) и (4) использовались опубликованные данные, собранные в пределах всей лесной зоны, следовательно, учитывалось влияние на массу листы продуктивности древостоя и опосредованно учитывалось влияние солнечной радиации. Однако анализы показыва-

ют, что степень влияния солнечной радиации на продуктивность древостоя и на удельную массу листы зависит от типа леса. Отсюда следует, что при создании унифицированного для различных лесорастительных, в том числе и климатических, условий лесной зоны метода расчета массы листы должен учитываться, наряду с обозначенными выше показателями, тип леса.

Заключение

Формирование листы в значительной степени зависит от лесорастительных условий. С улучшением бонитета на один класс удельная масса листы средневозрастного древостоя снижается в условиях Карелии в зависимости от породы на 5–20 %.

Продуктивность древостоя лесной зоны конкретного типа леса лимитируется энергетическим фактором. Рост продуктивности при продвижении с севера на юг обусловлен увеличением удельной массы листы.

Наиболее точным из существующих методов расчета массы листвы, по нашему мнению, является метод, в котором учитывается продуктивность древостоя. Для создания улучшенного метода расчета массы листвы необходимо учитывать характеристики древостоя, факторы среды и тип леса.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

- Атлас СССР*. М.: ГУГК, 1985. 260 с.
- Будыко М. И.* Климат и жизнь. Л.: Гидрометеоздат, 1971. 472 с.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М.* Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М.* Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 176 с.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Куликова В. К.* Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Кайбияйнен Л. К.* Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. IV. Общие характеристики водного режима в разных экологических условиях // *Лесоведение*. 1986. № 4. С. 70–75.
- Карпечко Ю. В.* Влияние рубок на сток с лесопокрытой части водосбора Онежского озера // *Труды КарНЦ РАН*. 2016. № 5. С. 13–20. doi: 10.17076/lim285
- Карпечко Ю. В.* Расчетный метод определения транспирации древостоем // *Лесоведение*. 2010. № 5. С. 65–71.
- Карпечко Ю. В., Бондарик Н. Л.* Гидрологическая роль лесохозяйственных и лесопромышленных работ в таежной зоне Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 225 с.
- Карпечко Ю. В., Мясникова Н. А.* Особенности формирования листового аппарата и транспирации хвойного древостоя // *Ученые записки ПетрГУ. Серия «Естественные и технические науки»*. 2014. № 4(141). С. 78–84.
- Карпечко Ю. В., Мясникова Н. А.* Расчет фитомассы древостоя // *Ученые записки ПетрГУ. Серия «Естественные и технические науки»*. 2012. № 4(125). С. 77–81.
- Крестовский О. И.* Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 118 с.
- Лесотаксационный справочник*. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 288 с.
- Молчанов А. А.* Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976. 168 с.
- Производительность еловых насаждений по типам леса (экологические нормативы)*. Научные рекомендации. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1991. 44 с.
- Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б.* Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 208 с.
- Сазонова Т. А., Придача В. Б., Колосова С. В.* О содержании элементов минерального питания в ксилемном соке // *Растительные ресурсы*. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 113–171.
- Усольцев В. А.* Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложение. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 637 с.
- Усольцев В. А.* Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 541 с.
- Усольцев В. А., Залесов С. В.* Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2005. 147 с.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Замолодчиков Д. Г.* Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России // *Лесоведение*. 1997. № 3. С. 74–78.
- Федорец Н. Г., Бахмет О. Н.* Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- Хильми Г. Ф.* Теоретическая биогеофизика леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 206 с.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Завельская Н. А.* Географические аспекты фотосинтеза у лесных деревьев России // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Т. XVIII. СПб.: Гидрометеоздат, 2002. С. 81–108.
- Bartelink H. H.* Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir // *Forest Ecol. Manag.* 1996. Vol. 86, no. 1–3. P. 193–203.
- Grote R.* Foliage and branch biomass estimation of coniferous and deciduous tree species // *Silva Fennica*. 2002. No. 36(4). P. 779–788.
- Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M.* Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands // *Tree Physiol.* 2007. Vol. 27. P. 1493–1504.
- Kellomäki S.* Calculation of foliage mass and foliage area. Biogenic VOC emissions and photochemistry in the boreal regions of Europe, Air Pollution Research Report 70, Commission of the European Communities, Luxembourg. 1999. P. 113–125.
- Liu C., Westman C. J.* Biomass in a Norway spruce–Scots pine forest: a comparison of estimation methods // *Boreal Environ. Res.* 2009. No. 14. P. 875–888.
- Mälkönen E., Derome J., Kukkola M.* Effects of nitrogen inputs on forest ecosystems. Estimation based on long-term fertilization experiments // *Acidification in Finland* / Eds. P. Kauppi, P. Anttila, K. Kenttämies. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1990. P. 325–347.
- Marklund L. G.* Biomass functions for Norway spruce in Sweden / Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Forest Survey. 1987. Report 43. P. 1–127.

Moren A.-S., Pertti K. L. Regional temperature and radiation indices and their adjustment to horizontal and inclined forest land // *Studia Forestalia Suecica*. Uppsala. Swedish University of Agricultural Sciences. 1994. No. 194. P. 19.

Repola J. Biomass equations for Scots pine and Norway spruce in Finland // *Silva Fennica*. 2009. No. 43(4). P. 625–647.

References

Atlas SSSR [Atlas of the USSR]. Moscow: GUGK, 1985. 260 p.

Budyko M. I. *Klimat i zhizn'* [Climate and life]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1971. 472 p.

Fedorets N. G., Bakhmet O. N. *Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh* [Ecological features of transformation of carbon and nitrogen compounds in forest soils]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. 240 p.

Kazimirov N. I., Volkov A. D., Zhabchenko S. S., Ivanchikov A. A., Morozova R. M. *Obmen veshchestv i energii v sosnovykh lesakh Evropeiskogo Severa* [Exchange of substances and energy in the pine forests of the European North]. Leningrad: Nauka, 1977. 304 p.

Kazimirov N. I., Morozova R. M. *Biologicheskii krugovorot veshchestv v el'nikakh Karelii* [Biological cycle of substances in spruce forests of Karelia]. Leningrad: Nauka, 1973. 176 p.

Kazimirov N. I., Morozova R. M., Kulikova V. K. *Organicheskaya massa i potoki veshchestv v bereznyakh srednei taigi* [Organic mass and flows of substances in birch forests of the middle taiga]. Leningrad: Nauka, 1978. 216 p.

Kaibiyainen L. K. *Sbalansirovannost' sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovЕННОi*. IV. *Obshchie kharakteristiki vodnogo rezhima v raznykh ekologicheskikh usloviyakh* [The balance of the water transport system in the pine. IV. General characteristics of water regime in different ecological conditions]. *Lesovedenie* [Forest Sci.]. 1986. No. 4. P. 70–75.

Karpechko Yu. V. *Vliyaniye rubok na stok s lesopokrytoi chasti vodosbora Onezhskogo ozera* [Logging effects on runoff from the forested part of the catchment of Lake Onega]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 5. P. 13–20. doi: 10.17076/lim285

Karpechko Yu. V. *Raschetnyi metod opredeleniya transpiratsii drevostoev* [Calculation method for determining tree stand transpiration]. *Lesovedenie* [Forest Sci.]. 2010. No. 5. P. 65–71.

Karpechko Yu. V., Bondarik N. L. *Gidrologicheskaya rol' lesokhozyaistvennykh i lesopromyshlennykh rabot v taezhnoi zone Evropeiskogo Severa Rossii* [The hydrological role of forestry and forest industry in the taiga zone of the European North of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. 225 p.

Karpechko Yu. V., Myasnikova N. A. *Osobennosti formirovaniya listovogo apparata i transpiratsii khvoynogo drevostoya* [Features of formation of leaf apparatus and transpiration of coniferous stand]. *Uch. zapiski PetrGU. Ser. Estestv. i tekhn. nauki* [Sci. Notes PetrSU. Ser. Nat. Tech. Sci.]. 2014. No. 4(141). P. 78–84.

Karpechko Yu. V., Myasnikova N. A. *Raschet fitomassy drevostoya* [Calculation of forest phytomass].

Socha J., Wezyk P. *Allometric equations for estimating the foliage biomass of Scots pine* // *Eur. J. Forest Res.* 2007. No. 126. P. 263–270.

Поступила в редакцию 22.10.2020

Uch. zapiski PetrGU. Ser. Estestv. i tekhn. nauki [Sci. Notes PetrSU. Ser. Nat. Tech. Sci.]. 2012. No. 4(125). P. 77–81.

Khil'mi G. F. *Teoreticheskaya biogeofizika lesa* [Theoretical forest biogeophysics]. Moscow: AN SSSR, 1957. 206 p.

Krestovskii O. I. *Vliyaniye vyrubok i vosstanovleniya lesov na vodnost' rek* [The effect of felling and reforestation on water resources of rivers]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1986. 117 p.

Lesotaksatsionnyi spravochnik [Forest inventory reference book]. Moscow: Lesn. prom-st', 1980. 288 p.

Molchanov A. A. *Dendroklimaticheskie osnovy prognozov pogody* [Dendroclimatic bases of weather forecasts]. Moscow: Nauka, 1976. 168 p.

Proizvoditel'nost' elovykh nasazhdenii po tipam lesa (ekologicheskie normativy) [Productivity of spruce stands by forest type (environmental standards)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1991. 44 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. *Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovЕННОi* [Ecological and physiological description of Scots pine]. Petrozavodsk: Verso, 2011. 208 p.

Sazonova T. A., Pridacha V. B., Kolosova S. V. *O sodержanii elementov mineral'nogo pitaniya v ksilemnom soke* [On the content of mineral nutrition elements in xylem juice]. *Rast. resursy* [Plant Resources]. 2009. No. 45(1). P. 113–121.

Tsel'niker Yu. L., Malkina I. S., Zavel'skaya N. A. *Geograficheskie aspekty fotosinteza u lesnykh derev'ev Rossii* [Geographical aspects of photosynthesis in forest trees in Russia]. *Probl. ekol. monitoringa i modelirovaniya ekosistem* [Probl. of ecol. monitoring and modeling of ecosystems]. Vol. XVIII. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 2002. P. 81–108.

Usol'tsev V. A. *Biologicheskaya produktivnost' lesov Severnoi Evrazii: metody, baza dannykh i ee prilozhenie* [Biological productivity of forests in Northern Eurasia: methods, database and its application]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 637 p.

Usol'tsev V. A. *Formirovaniye bankov dannykh o fitomasse lesov* [Formation of forest phytomass data banks]. Ekaterinburg: UrO RAN, 1998. 541 p.

Usol'tsev V. A., Zalesov S. V. *Metody opredeleniya biologicheskoi produktivnosti nasazhdenii* [Methods for determining the biological productivity of plantings]. Ekaterinburg: Ural. gos. lesotekhn. un-t, 2005. 147 p.

Utkin A. I., Ermolova L. S., Zamolodchikov D. G. *Konversionnye koeffitsienty dlya opredeleniya ploshchadi listovoi poverkhnosti nasazhdenii osnovnykh lesobrazuyushchikh porod Rossii* [Conversion coefficients for determining the area of the leaf surface of the main

forest-forming species of Russia]. *Lesovedenie* [Forest Sci.]. 1997. No. 3. P. 74–78.

Bartelink H. H. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. *Forest Ecol. Manag.* 1996. Vol. 86, no. 1-3. P. 193–203.

Grote R. Foliage and branch biomass estimation of coniferous and deciduous tree species. *Silva Fennic.* 2002. No. 36(4). P. 779–788.

Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. *Tree Physiol.* 2007. Vol. 27. P. 1493–1504.

Kellomäki S. Calculation of foliage mass and foliage area. Biogenic VOC emissions and photochemistry in the boreal regions of Europe, Air Pollution Research Report 70, Commission of the European Communities, Luxembourg, 1999. P. 113–125.

Liu C., Westman C. J. Biomass in a Norway spruce–Scots pine forest: a comparison of estimation methods. *Boreal Environ. Res.* 2009. No. 14. P. 875–888.

Mälkönen E., Derome J., Kukkola M. Effects of nitrogen inputs on forest ecosystems. Estimation based on long-term fertilization experiments. *Acidification in Finland*. Eds. P. Kauppi, P. Anttila, K. Kenttämies. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1990. P. 325–347.

Marklund L. G. Biomass functions for Norway spruce in Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Forest Survey. 1987. Report 43. P. 1–127.

Moren A.-S., Pertti K. L. Regional temperature and radiation indices and their adjustment to horizontal and inclined forest land. *Studia Forestalia Suecica*. Uppsala. Swedish University of Agricultural Sciences. 1994. No. 194. P. 19.

Repola J. Biomass equations for Scots pine and Norway spruce in Finland. *Silva Fennic.* 2009. No. 43(4). P. 625–647.

Socha J., Wezyk P. Allometric equations for estimating the foliage biomass of Scots pine. *Eur. J. Forest Res.* 2007. No. 126. P. 263–270.

Received October 22, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Карпечко Юрий Васильевич

ведущий научный сотрудник, д. г. н.
Институт леса КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: yukarpechko@yandex.ru
тел.: +79114101398

CONTRIBUTOR:

Karpechko, Yury

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: yukarpechko@yandex.ru
tel.: +79114101398

УДК 630*43 (470.22)

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ В КАРЕЛИИ: СОВРЕМЕННАЯ СИТУАЦИЯ НА ФОНЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ РЕЖИМОВ В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЛАНДШАФТАХ

А. Н. Громцев¹, М. С. Левина², Ю. В. Преснухин¹

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Показана ландшафтная обусловленность естественных пожарных режимов, сложившихся в последние тысячелетия. Для этого использован стратиграфический анализ торфяных залежей (с датировкой пожарных слоев). Частота и особенности распространения огня в самой разной степени отличаются в типах географического ландшафта. На этом фоне представлены официальные статистические данные о числе, общей и средней площади пожаров в Карелии за 1956–2019 годы. Установлена исключительно широкая вариабельность значений этих показателей по годам. Сделана попытка объяснить ее причины. Показано, что в первую очередь возникновение и распространение пожаров определяется метеоусловиями, которые складываются не только в пожароопасный сезон года в целом, но и в отдельные периоды лета. Вместе с тем, снижение горимости лесов в последние десятилетия обусловлено совершенствованием системы обнаружения и тушения пожаров. Впрочем, в отдельные аномально засушливые сезоны наблюдается резкое увеличение значений вышеуказанных показателей. Самым рекордным был 1959 год, когда случилось 1872 пожара и выгорело свыше 97 223 га, в то время как в отдельные годы, например в 2017 году, – соответственно 35 и 92. Современная ситуация проанализирована и в связи с ландшафтными особенностями территории региона. На примере двух районов (каждый площадью около 1,3 млн га) показано, что число, общая и средняя площадь пожаров в них отличаются в 3–4 раза (в период с 1992 по 2019 г.). В итоге сделан практический вывод о том, что производственные мощности по предупреждению, обнаружению и тушению пожаров целесообразнее сосредотачивать на определенных территориях, а не размещать равномерно по региону.

Ключевые слова: лесные пожары; географические ландшафты; современная ситуация.

A. N. Gromtsev, M. S. Levina, Yu. V. Presnuhin. FOREST FIRES IN KARELIA: CURRENT SITUATION IN THE CONTEXT OF THE NATURAL CONDITIONS IN VARIOUS GEOGRAPHIC LANDSCAPES

It is demonstrated how the natural wild fire regimes of the past millennia have depended on the landscape characteristics. To this end, stratigraphic analysis of peat deposits (with fire layers dated) was used. Fire frequencies and spreading patterns vary among geographic landscape types most widely. In this context, official statistical data on the number, total and average area of fires in Karelia over 1956–2019 are presented. An outstandingly wide variation of these parameters among years was detected. An attempt is

made to explain its causes. We show that the primary factor for the start and spread of wild fires in the weather conditions not only during the fire season in general, but also in individual periods of the summer. On the other hand, a reduction in forest fire frequency over the past decades is due to improvements in the system of fire detection and control. Nonetheless, in some abnormally dry seasons, the values of the above parameters would mount. A record was observed in 1959, when 1872 fires happened and over 97 223 ha burnt down, while the amounts in some other years e. g., 2017, were 35 and 92, respectively. The current situation was analysed as applied to the landscape characteristics of the region. A comparison of two areas (each ca. 1.3 million ha) showed that the number of fires and their total and average sizes differed 3–4-fold (in the period from 1992 to 2019). A conclusion of practical value made as a result is that fire prevention, detection, and extinction facilities should be concentrated in certain areas rather than be spread evenly over the region.

Keywords: forest fires; geographical landscapes; current situation.

Введение

Пожары являются мощным экологическим фактором, определяющим структуру и спонтанную динамику коренных таежных лесов. По сути, тайга представлена лесными сообществами на разных стадиях послепожарного восстановления (после частичного повреждения или полного уничтожения древостоев). С началом хозяйственного освоения лесов естественные пожарные режимы кардинально изменились. Возгорания стали возникать не только от молний, но и от многочисленных источников различного антропогенного происхождения. Актуальным представляется анализ современной ситуации на фоне некогда существовавших естественных пожарных режимов в различных типах географического ландшафта (площадь контура около 100 тыс. га) и местностей (10 тыс. га). Они подробно описаны во многих наших публикациях [Громцев, 1993, 2000, 2008; Громцев, Петров, 2015 и др.] для условий запада таежной зоны России, поэтому в статье приведены лишь отдельные наиболее показательные фрагменты материалов. На этом фоне логично было бы охарактеризовать и оценить современную ситуацию, которая сложилась в субъектах Российской Федерации. Такой анализ был проведен в Республике Карелия¹, где лесные земли занимают почти 10 млн га.

Использовались материалы с 1956 по 2019 год. Выбор данного исторического периода обусловлен тем, что для этого времени удалось собрать четкие статистические данные о количестве и площади пожаров. Кроме того,

с 1992 года они имеются и по всем административным районам региона, что дает определенную возможность связать статистические показатели с ландшафтными особенностями лесных массивов.

Результаты и обсуждение

Естественные пожарные режимы. Для того чтобы понять ситуацию с пожарами в современный период, необходимо кратко остановиться на описании частоты, площади и особенностях распространения огня в массивах коренных лесов (на территориях, не испытывавших существенного антропогенного воздействия). Данные получены с использованием стратиграфического анализа торфяных залежей с приблизительной датировкой пожарных слоев по средней скорости торфонакопления в различных типах ландшафта и местности. Всего было заложено около 1 тыс. скважин средней глубиной 1,0–1,5 м (от 0,5 до 8 м). При описании выделов на более чем 70 ландшафтных профилях (общей протяженностью более 300 км) и при маршрутных обследованиях территории также фиксировались угли под лесной подстилкой и вымытые в минеральный горизонт. В массивах коренных лесов, кроме того, датировались пожарные шрамы на деревьях. Не останавливаясь на подробной характеристике естественных пожарных режимов в различных типах ландшафта, отметим ключевые особенности на примере двух наиболее контрастных в этом отношении в среднетаежной подзоне Карелии.

¹ За последние 15 лет аналогичные материалы собраны по соседним с Республикой Карелия регионам – Мурманской, Ленинградской, Архангельской и Вологодской областям. Этот фонд пополняется, в том числе и в ретроспективном плане (ведутся поиски наиболее ранних статистических данных).

Среднетаежный ледниковый холмисто-грядовый среднезаболоченный ландшафт с преобладанием еловых местообитаний. Максимальная глубина скважин в торфяных отложениях – 6 м. В ядровой части ландшафтных контуров отмечены лишь единичные пожарные слои в торфяных залежах. Здесь господствуют малогоримые черничные, черничные влажные, травяно-, хвощово-сфагновые и т. п. ельники, часто пересекаемые речками и ручьями. Однако в массивах сохранившихся коренных лесов в данном типе ландшафта, например, в национальном парке «Водлозерский» и ландшафтном памятнике природы «Чукозеро» под лесной подстилкой повсеместно обнаруживаются угли. Кроме того, нередко фиксируются остатки сухостоя сосны со следами пожаров, даже на обводненных окраинах верховых болот. Эти и другие данные позволяют утверждать, что коренные леса в условиях подобных ландшафтов формировались на обширных открытых гаях. Давность пожара, почти полностью уничтожившего лесной покров, можно точно установить по радиоуглеродной датировке углей. Однако прямые и косвенные признаки позволяют утверждать, что последний пожар произошел не менее 350–400 лет назад. Главным подтверждением является предельный возраст сосны – более 300 лет (точно определить возраст невозможно из-за сердцевинных гнилей). Это поколение сосны могло возникнуть только на открытом пространстве. Кроме того, состояние остатков сухостоя со следами пожаров и отдельных экземпляров сухостойных сосен с огневыми повреждениями также позволяет датировать этот пожар приблизительно 350-летним возрастом.

В периферийных частях ландшафтных контуров зафиксированы многочисленные пожарные слои. Наиболее глубокий обнаружен в 1,3 м от поверхности. Рекордной по числу пожаров является скважина глубиной 3 м, где найдены следы 10 пожаров. Однако 7 пожарных слоев зафиксированы по периферии заболоченных участков (на глубине от 0,2 до 1,0 м), что соответствует примерно одному пожару в 115–230 лет. Под лесной подстилкой также повсеместно обнаруживаются хорошо опознаваемые крупные угли. Впрочем, почти все эти пожары распространялись только по песчаным грядкам и цепочкам холмов водно-ледникового генезиса, вклинивающихся в ядровые части ландшафтных контуров, затрагивая только периферийные части заболоченных участков. Кроме того, ландшафт в последние столетия был широко освоен подсечным хозяйством, а лесной покров подвергался как повсемест-

ным сплошным, так и неоднократным выборочным рубкам. В этой связи нетрудно предположить, что подавляющее большинство этих пожаров имели антропогенное происхождение.

Итак, если исключить частые пожары антропогенного происхождения последних столетий, то очевидно, что центральная часть этого типа ландшафта (с массивами коренных лесов) с малогоримыми, часто заболоченными массивами ельников затрагивалась огнем лишь 1–2 раза в тысячелетие во время повальных пожаров. На остальной площади низовые пожары различной интенсивности происходили значительно чаще, однако огонь не проникал вглубь ландшафта. Он распространялся по сосновым местообитаниям с сухими супесчано-песчаными почвами и прилегающим участкам. Однако такие пожары уничтожали ельники, вкрапленные в сосново-еловые периферийные части в целом однородных еловых массивов.

Среднетаежный водно-ледниковый холмисто-грядовый среднезаболоченный ландшафт с преобладанием сосновых местообитаний. Максимальная глубина скважины – 4,2 м. Наиболее глубокий органо-минеральный горизонт со следами пожаров обнаружен на уровне 3,6 м. В рекордной скважине (глубиной 2 м, в 5 м от суходола) отмечено 13 пожарных слоев, в том числе 9 – в интервале 1,5–2,0 м. Ориентировочный возраст торфяных залежей на этом участке – 2–4 тыс. лет. Следовательно, пожары в среднем происходили не реже 1 раза в 150–300 лет, а в отдельные периоды, обычно на суходолах, еще чаще – 1 раз в 50–100 лет. Их частота значительно варьировала в отдельные тысячелетия. Негоримые участки отмечены только в центральной части болот и вдоль ручьев (обычно с ельниками логового типа).

В целом под лесными, в том числе оторфованными, подстилками повсеместно фиксируются серии угольных слоев самой различной толщины, которые зачастую трудно разделить на отдельные горизонты. Значительная часть деревьев сосны на участках, не затронутых хозяйственной деятельностью, имеет пожарные шрамы. Их датировка показывает, что пожары на суходолах происходят не менее одного раза в 100 лет и захватывали даже заболоченные участки. Это обусловлено господством уязвимых к пирогенному фактору сосняков брусничных и черничных на супесчано-песчаных почвах, занимающих до 3/4 покрытой лесом площади в указанных ландшафтах.

Анализ статистических данных. По региону удалось сформировать фонд официальных статистических сведений о пожарах за 1956–2019 годы. Их основная часть

представлена в табл. 1. Для удобства визуального восприятия они также приводятся в графическом виде (рис.). Основными источниками данных являлись двадцать восемь «Государственных докладов о состоянии окружающей среды Республики Карелия», ежегодно издаваемых с 1993 по 2020 год [Государственный..., 2020 и др.]. Кроме них использовались более

ранние (с 1956 года) различные отчетные материалы профильных министерств и ведомств. (Следует заметить, что в опубликованных данных замечены отдельные серьезные арифметические ошибки. Например, в 1998 году сумма числа пожаров по отдельным административным районам была не 2213, как указано в итоговой строке таблицы, а 213 – на 2 тыс. меньше!)

Таблица 1. Общие сведения о лесных пожарах по Республике Карелия в 1956–2019 годах (выделены годы с количеством пожаров > 1000, с общей площадью > 10 тыс. га, средней площадью > 10 га)

Table 1. General information on forest fires in the Republic of Karelia in 1956–2019 (the years with the number of fires > 1000, with the total area > 10 thousand ha, the average area > 10 ha are highlighted)

	Годы Years	Число Number	Общая площадь, га Total area, ha	Средняя площадь, га Average area, ha
1	1956	692	13 806	20,0
2	1957	310	1056	6,3
3	1958	428	1695	3,9
4	1959	1872	97 223	76,4
5	1960	1156	46 840	40,5
6	1961	489	9012	18,4
7	1962	158	318	2,0
8	1963	939	4758	5,0
9	1964	1366	9355	6,8
10	1965	684	4592	6,3
11	1966	284	1249	4,4
12	1967	897	3186	3,6
13	1968	442	683	1,5
14	1969	1450	7337	5,1
15	1970	1176	6704	5,7
16	1971	451	992	2,2
17	1972	1611	24 088	15,0
18	1973	1675	40 303	24,1
19	1974	516	660	1,3
20	1975	870	922	1,1
21	1976	238	251	1,1
22	1977	301	476	1,6
23	1978	581	718	1,2
24	1979	414	386	0,9
25	1980	1117	2148	1,9
26	1981	68	65	1,0
27	1982	136	35	0,3
28	1983	293	148	0,5
29	1984	351	297	0,9
30	1985	185	94	0,5
31	1986	531	654	1,2
32	1987	120	104	0,9
33	1988	305	789	2,6
34	1989	1068	4811	4,5
35	1990	346	463	1,3
36	1991	154	88	0,6
37	1992	818	3695	4,5
38	1993	61	89	1,5

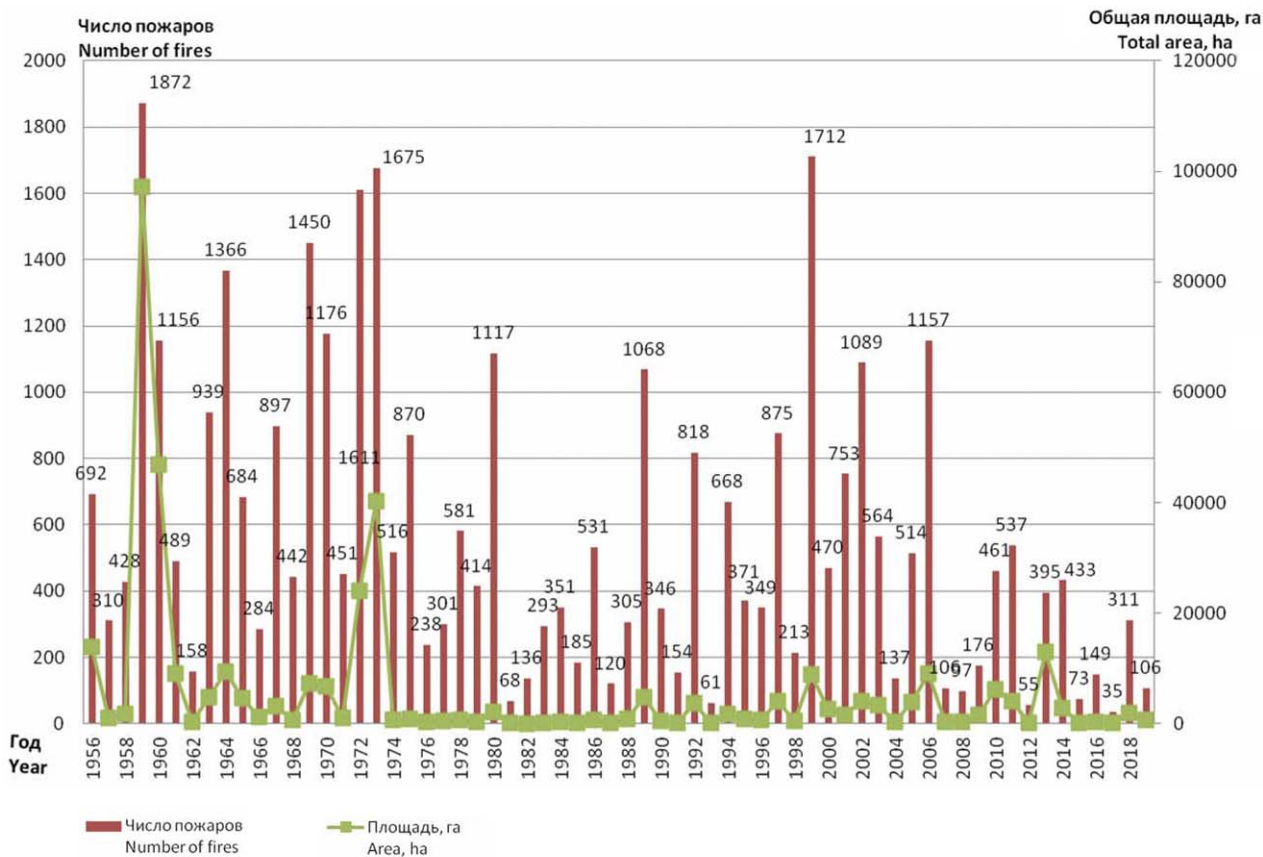
Годы Years	Число Number	Общая площадь, га Total area, ha	Средняя площадь, га Average area, ha	
39	1994	668	1785	2,7
40	1995	371	836	2,3
41	1996	349	660	1,9
42	1997	875	4076	4,7
43	1998	213	528	2,5
44	1999	1712	8914	5,2
45	2000	470	2664	5,7
46	2001	753	1518	2,0
47	2002	1089	4128	3,8
48	2003	564	3380	6,0
49	2004	137	388	2,8
50	2005	514	3955	7,7
51	2006	1157	8967	7,7
52	2007	106	399	3,8
53	2008	97	364	3,8
54	2009	176	1553	8,8
55	2010	461	6156	13,4
56	2011	537	4092	7,6
57	2012	55	197	3,6
58	2013	395	13 008	32,9
59	2014	433	2825	6,5
60	2015	73	83	1,1
61	2016	149	319	2,1
62	2017	35	92	2,6
63	2018	311	1931	6,2
64	2019	106	595	5,6
Варьирование Variation	35–1872	35–97 223	0,5–76,4	
Всего/в среднем за 1956–2019 гг. (64 года) Total/average over the period of 1956–2019 (64 years)	38 559/568 ¹	36 3503/5680 ²	10 ³ /6,7 ⁴	
Оперативные данные МЧС Республики Карелия на 12.08.2020 Data of EMERCOM of Russia in the Republic of Karelia on 12.08.2020	135	437	–	

Примечание. ¹ Усредненное за весь период (общее число пожаров : 64 года), ² усредненная за весь период (общая площадь пожаров : 64 года), ³ усредненная за весь период (общая площадь пожаров : общее число пожаров), ⁴ среднегодовая (сумма средних площадей пожаров в год : 64 года).

Note. ¹ Averaged over the entire period (total number of fires : 64 years), ² averaged over the entire period (total area of fires : 64 years), ³ averaged over the entire period (total area of fires : total number of fires), ⁴ average annual (sum of average areas per year : 64 years).

Всего за период с 1956 по 2019 год количество пожаров за 13 пожароопасных сезонов превышало тысячу, причем в отдельные пятилетия было до четырех таких сезонов (1969–1973 гг.). Впрочем, следует заметить, что иногда один крупный по площади пожар могли тушить в течение нескольких дней. К вечеру он мог быть потушен или локализован, но на следующий

день на краях его пожарища происходило новое возгорание. В результате регистрировалось несколько пожаров при фактическом возникновении от одного источника. Всего можно отметить шесть сезонов с общей площадью пожаров более 10 тыс. га и восемь – с усредненной за 64 года площадью более 10 га. Техника расчетов показана в примечании к табл. 1.



Общие сведения о лесных пожарах в Республике Карелия в 1956–2019 гг.
 General information on forest fires in the Republic of Karelia in 1956–2019

Значения представленных показателей исключительно широко варьировали. Так, число пожаров – от 35 до 1872, их общая площадь – от 35 до 97 233 га, а средняя площадь – в пределах 0,5–76,4 га. За 64 года общее число пожаров составило 38 559 (в среднем 568/год), общая площадь – 363 503 га (5680/год), усредненная за весь период – 10 га, среднегодовая – 6,7 га.

Рекордными являлись 1959 и 1960 годы: число пожаров 1872 и 1156, общая площадь 97 223 и 46 840 га, средняя площадь 76,4 и 40,5 га соответственно. Очевидно, что это было связано с аномальными отклонениями метеоусловий – очень жаркой и сухой погодой. Статистических данных за указанные годы пока обнаружить не удалось, однако это явление подтверждают очевидцы – например, была устная информация от начальника бывшего лесопункта «Нюда» на границе с Ленинградской областью (Прионежский район Республики Карелия). В здешних даже относительно малогоримых ландшафтах (с ярко выраженным доминированием еловых местообитаний) огонь охватил обширные территории

в первую очередь за счет распространения на злаковых вырубках ельников. Вырубки тяготели к путям транспортировки древесины. В 50–60-е годы XX века ими преимущественно являлись узкоколейные железные дороги с паровозной тягой составов. Источниками возгорания становились искры от паровозов, что значительно увеличивало частоту пожаров (по сравнению с последующим периодом).

Вообще, анализ показывает, что максимальные число, общая и средняя площадь пожаров (табл. 1) связаны слабо, особенно в последние десятилетия. Отсюда малообоснованной представляется попытка установления каких-то статистических зависимостей между этими показателями. Так, одним из наиболее ярких подтверждающих примеров является 1980 год, когда при 1117 возгораниях общая площадь пожаров составила лишь 2148 га, а средняя – менее 2 га. Или, напротив, в 2013 году эти показатели были соответственно 395, но более 13 000 га и почти 33 га. По нашему представлению, это связано со следующими обстоятельствами.

Во-первых, с совершенствованием системы обнаружения и тушения пожаров в последние

десятилетия. Так, с 1973 года отмечен лишь один год (2013 г.), когда общая площадь пожаров на лесных землях превысила 13 тыс. га при их средней площади почти 33 га. Впрочем, столь значительные масштабы пожаров обусловлены тем, что это был год с аномально засушливым летом. К тому времени он стал третьим в ряду самых теплых за предшествующие 67 лет инструментальных наблюдений. Метеорологи зафиксировали, что вследствие раннего схода снежного покрова пожароопасный сезон начался в конце апреля и уже к 18 мая в большинстве районов республики установился III класс пожарной опасности¹. В начале июня была сухая и жаркая погода, когда в дневные часы воздух прогревался до +24...+28 °С, а в отдельные дни до +29...+33 °С. Это способствовало дальнейшему росту пожарной опасности в лесах, и на большей части территории Карелии преобладал II класс пожарной опасности. В отдельных районах отмечался самый высокий I класс. Министерство по чрезвычайным ситуациям республики классифицировало пять крупных пожаров как «чрезвычайную ситуацию природного характера». Общая площадь погибших лесов достигла 8,6 тыс. га.

Во-вторых, это нередко является следствием широкого варьирования метеоусловий в течение пожароопасного периода или случающегося сочетания высокой температуры воздуха, незначительного количества осадков и сильных ветров. Следует заметить, такие ветры способствуют очень быстрому распространению огня, что ограничивает даже самые современные технические возможности локализации пожаров, особенно верховых. В этом случае даже при сравнительно небольшом количестве возгораний общая выгоревшая площадь резко возрастает за счет очень крупных пожаров (как указано выше, их было пять в 2013 году). Впрочем, в тот год метеоусловия изменялись самым стремительным образом. Так, с 10 июня с выходом атлантического циклона на большей части республики прошли обильные дожди, обусловившие снижение пожарной опасности в большинстве районов до I–II класса. Ситуация вновь резко изменилась в конце июня, июле и начале августа, когда в условиях повышенного температурного фона и дефицита осадков в большинстве районов республики вновь наблюдался III, местами II класс пожарной опасности. В итоге при среднем числе в год за два месяца

их общая годовая площадь резко увеличилась, в т. ч. за счет крупных пожаров.

Ландшафтные особенности частоты и площади пожаров в современный период.

С 1992 года имеются статистические данные о пожарах по всем административным районам Карелии. Это во многом дает возможность связать число, общую и среднегодовую площадь пожаров с ландшафтными особенностями территории, которые обуславливают ее пирогенную уязвимость. В качестве примера приведем данные только по двум наиболее контрастным в этом отношении районам в среднетаежной подзоне (табл. 2): а) Пудожскому, находящемуся в восточной части региона между Онежским озером и границей с Архангельской областью (1,27 млн га); б) Суоярвскому, лежащему к востоку от российско-финляндской границы (1,37 млн га). Помимо сопоставимости по площади они находятся в одном диапазоне географических широт. Районы были «вписаны» в районирование Карелии по особенностям естественного пожарного режима [Громцев, 1993, 2000, 2008; Громцев, Петров, 2015 и др.].

Не менее 2/3 площади Пудожского района находятся в пределах среднезаболоченных ландшафтов с различными генетическими формами рельефа, но ярко выраженным преобладанием еловых местообитаний (до антропогенной трансформации – еловых, после – елово-лиственных и лиственных лесов). Не менее 2/3 площади Суоярвского района представлены средне- и сильнозаболоченными ландшафтами с различными генетическими формами рельефа, но выраженным доминированием сосновых местообитаний (до и после антропогенной трансформации – сосновых лесов). Структура лесных массивов в их пределах (спектр, соотношение и территориальная компоновка типов леса с различной степенью пожарной уязвимости) предопределяет условия возникновения и распространения огня. Она резко отличается в еловых ландшафтах с господством малогоримых ельников черничных, черничных влажных, травяно-, хвощово-сфагновых (Пудожский район). После рубок к настоящему времени здесь сформировались обширные массивы лиственных и елово-лиственных лесов, малодоступные для огня. Исключением являются злаковые вырубki и несомкнувшиеся молодняки в весенний период, и то до начала вегетации травяного покрова.

¹ Всего в Российской Федерации выделено пять классов природной пожарной опасности – от очень высокой (I) до ее отсутствия (V) как по отношению к отдельным типам участков и лесных местообитаний, так и по общим особенностям пожароопасного сезона (в последней версии трактовка классов – согласно Приказу Рослесхоза от 5.06.07.2011 № 287).

Таблица 2. Общие сведения о лесных пожарах в Пудожском (с доминированием еловых ландшафтов) и Суоярвском (с доминированием сосновых ландшафтов) районах Республики Карелия за 1992–2019 годы (пояснения в тексте)

Table 2. General information on forest fires in Pudozhsky (spruce dominated landscapes) and Suoyarvsky (pine dominated landscapes) Districts in the Republic of Karelia over a period of 1992–2019 (see the text for explanations)

Год Year		Пудожский район Pudozhsky District			Суоярвский район Suoyarvsky District		
		Число Number	Общая площадь, га Total area, ha	Средняя площадь, га Average area, ha	Число Number	Общая площадь, га Total area, ha	Средняя площадь, га Average area, ha
1	1992	36	119	3,3	74	565	7,6
2	1993	9	38	4,2	6	6	1,0
3	1994	26	20	0,8	31	37	1,2
4	1995	22	72	3,3	39	39	1,0
5	1996	10	13	1,3	27	106	3,9
6	1997	53	670	12,6	74	1097	14,8
7	1998	8	17	2,1	8	34	9,2
8	1999	85	553	6,5	170	574	3,4
9	2000	8	8	1,0	3	56	18,7
10	2001	28	33	1,2	70	221	3,2
11	2002	23	38	1,7	119	1400	11,8
12	2003	12	10	0,8	61	53	0,9
13	2004	5	16	3,2	2*	0*	0*
14	2005	29	95	3,3	36	477	13,2
15	2006	45	161	3,6	138	947	6,9
16	2007	2	2,5	1,2	6	62	10,3
17	2008	4	1	0,2	2	0,6	0,3
18	2009	2	0,7	0,4	16	33	2,1
19	2010	16	148	9,2	32	274	8,6
20	2011	65	1224	18,8	42	96	2,3
21	2012	2	0,4	0,2	2	1,5	0,7
22	2013	23	322	14	21	131	6,2
23	2014	17	38	2,2	69	946	13,7
24	2015	0	0	0	4	8,3	2
25	2016	4	2,8	0,7	4	8,1	2
26	2017	0	0	0	1	1	1
27	2018	2	3,8	2	19	101	5,3
28	2019	2	12,4	6,2	11	26	2,4
Варьирование Variation		0–85	0–1224	0–18,8	1–170	1–1400	0–18,7
Всего/ в среднем Total/ average		538/19¹	3619/129²	6,3³/3,7⁴	1087/39¹	7301/261²	6,7³/5,5⁴

Примечание. * Незначительные по площади возгорания. ¹ Усредненное за весь период (общее число пожаров : 28 лет), ² усредненная за весь период (общая площадь пожаров : 28 лет), ³ усредненная за весь период (общая площадь пожаров : общее число пожаров за 28 лет), ⁴ среднегодовая (сумма средних площадей пожаров в год за 28 лет).

Note. * Minor fires. ¹ Averaged over the entire period (total number of fires : 28 years), ² averaged over the entire period (total area of fires : 28 years), ³ averaged over the entire period (total area of fires : total number of fires over 28 years), ⁴ average annual (sum of average areas of fires per year over 28 years).

В сосновых ландшафтах доминируют сосняки лишайниковые, брусничные, черничные с высокой степенью пирогенной уязвимости (Суоярвский район). В настоящее время здесь сформировались обширные массивы лесов в приближенном возрастном диапазоне 10–40 лет.

Следует отметить, что сосновые молодняки (тонкокорые, с низкоопущенной кроной) на минеральных землях наиболее подвержены огневому воздействию в сравнении с более высоковозрастными (высокоствольными) сосняками. В них сосны от воздействия огня

защищают толстая кора и высокоподнятая крона. В случае возгорания пожары здесь обычно низовые и беглые и приводят лишь к частичному повреждению древостоев.

В итоге, по статистическим данным, за последние 28 лет общее число пожаров и усредненное в год (за весь период), их общая площадь и усредненная в год, а также среднегодовая площадь пожаров разнятся в районах примерно в два раза и более. Единственным исключением является сходство усредненной площади пожара в год за весь период (6,3–6,7 га) в обоих районах, а также аномальный по площади в Пудожском районе 2011 год (выгорело 1224 га), в то время как 21 год площадь пожаров не превышала 100 га (обычно значительно менее 50). Метеорологи отметили [Государственный..., 2012] в этом году повышенный температурный фон, неравномерное распределение по территории количества выпавших осадков, активную грозовую деятельность в июле. Они способствовали формированию повышенной, в пределах высоких классов, пожарной опасности в лесах Карелии, в том числе в первой пятидневке августа в Пудожском районе – чрезвычайного I класса.

При этом следует учесть, что значительная часть Суоярвского района по ландшафтным особенностям резко отличается от фоновой (центральной) сравнительно низкой пирогенной уязвимостью. К ней относятся, например, территории елово-лиственных и лиственных лесов на озерно-ледниковых равнинах с супесчано-суглинистыми почвами. С другой стороны, крупная часть Пудожского района характеризуется сравнительно высокой пирогенной уязвимостью. Например, это отдельные массивы сосняков с супесчано-песчаными почвами в водно-ледниковом ландшафте. Очевидно, что в 2011 году за счет крупных пожаров именно в них, а также внутри еловых ландшафтов в местностях с супесчано-песчаными почвами произошло резкое увеличение их годовой площади в целом по Пудожскому району. Исключение этих частей по крайней мере в 3–4 раза увеличивает различия сосновых и еловых ландшафтов по числу, общей и средней площади современных пожаров.

Заключение

В представленной статье на конкретных примерах охарактеризована ландшафтная обусловленность естественных пожарных режимов, сложившихся за последние тысячелетия. На примере Карелии за последние 64 года приводятся статистические данные о количестве, общей и средней площади по-

жаров. Проанализирована их динамика и сделана попытка выяснить ее закономерности. Отдельно на примере наиболее контрастных в пирологическом отношении административных районов показана и обусловленность количества и площади пожаров ландшафтной спецификой территорий. В практическом отношении это позволяет определить хозяйственную и экономическую целесообразность сосредоточения производственных мощностей по предупреждению, обнаружению и тушению пожаров на определенных территориях вместо равномерного размещения по региону. Опыт подобных исследований имеет смысл распространить и на другие субъекты Российской Федерации, в частности на европейскую часть таежной зоны. Это позволит получить четкое общее представление о современной ситуации, осуществлять ее долговременный мониторинг и прогнозирование с целью минимизации негативных экологических и хозяйственных последствий пожаров.

Авторы выражают благодарность командиру Приладожского авиазвена Автономного учреждения Республики Карелия «Карельский центр авиационной и наземной охраны лесов» летчику-наблюдателю А. А. Селиванову за ценные консультации в процессе подготовки статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН.

Литература

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2011 году / Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия; А. Н. Громцев (гл. ред.) и др. Петрозаводск, 2012. 294 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 году / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия; А. Н. Громцев (гл. ред.), О. Л. Кузнецов, Г. Т. Шкиперова. Петрозаводск, 2020. 248 с.

Громцев А. Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1993. 160 с.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 144 с.

Громцев А. Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2008. 238 с.

Громцев А. Н., Петров Н. В. Пирогенная уязвимость // Леса и их многоцелевое использование на северо-западе таежной зоны России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 160–166.

Поступила в редакцию 25.08.2021

References

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2011 godu. Ministerstvo po prirodopol'zovaniyu i ekologii Respubliki Kareliya [The state report on the environmental conditions in the Republic of Karelia in 2019. Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Karelia]. Eds A. N. Gromtsev et al. Petrozavodsk, 2012. 294 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2019 godu. Ministerstvo prirodnkh resursov i ekologii Respubliki Kareliya [The state report on the environmental conditions in the Republic of Karelia in 2019. Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Karelia]. Eds. A. N. Gromtsev (chief editor), O. L. Kuznetsov, G. T. Shkiperova. Petrozavodsk, 2020. 248 p.

Gromtsev A. N. Landshaftnye zakonomernosti i dinamika srednetaezhnykh lesov Karelii [Landscape patterns of structure and dynamics of middle taiga forests in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1993. 160 p.

Gromtsev A. N. Landshaftnaya ekologiya taezhnykh lesov: teoreticheskie i prikladnye aspekty [The landscape ecology of boreal forests: Theoretical and applied aspects]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 144 p.

Gromtsev A. N. Osnovy landshaftnoi ekologii evropeiskikh taezhnykh lesov Rossii [Fundamentals of the landscape ecology of boreal forests in the European part of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. 238 p.

Gromtsev A. N., Petrov N. V. Pirogennaya uyazvимость' [Fire vulnerability]. *Lesy i ikh mnogotselevoe ispol'zovanie na severo-zapade taezhnoi zony Rossii* [Forests and their multipurpose use in the north-west of the boreal zone of European Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2015. P. 160–166.

Received August 25, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Громцев Андрей Николаевич

заведующий лаб. ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем, д. с.-х. н. Институт леса КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: gromtsev@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Левина Мария Сергеевна

младший научный сотрудник Отдел комплексных научных исследований, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: mabel_17@inbox.ru

Преснухин Юрий Владимирович

научный сотрудник, к. с.-х. н. Институт леса КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: presnukhin@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Gromtsev, Andrey

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

Levina, Maria

Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mabel_17@inbox.ru

Presnukhin, Yury

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: presnukhin@mail.ru

УДК 599.322.3: 591.52 (470.22)

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ БОБРОВ КИЖСКОГО АРХИПЕЛАГА

Ф. В. Фёдоров

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Кижский архипелаг находится в северной части Онежского озера и примыкает к Заонежскому полуострову (Медвежьегорский р-н). Он состоит из множества мелких скалистых островов с узкими проливами (шхеры). Угодья Кижского архипелага характеризуются богатством кормовой базы бобров, однако скалистые берега, каменистое дно и небольшая глубина водоема непосредственно у берега не позволяют бобрам устраивать на побережье Онежского озера свои поселения. Такая специфика прибрежных угодий – наличие бобровых кормов и отсутствие пригодных мест для устройства жилищ – вынуждает зверей селиться на сплавинах: 62,5% хаток установлены именно на них. Это приводит к другой особенности существования бобров в районе Кижских шхер – к большей протяженности их поселений по сравнению с другими районами Карелии. Затраты времени и энергии на заготовку корма и строительную деятельность являются важным фактором, определяющим близость кормовых площадок к жилищу бобров. Как показывают прошлые исследования, поселения бобров на юге и севере Карелии более компактные, чем в Кижских шхерах, поскольку активность зверей сконцентрирована вблизи хаток или нор. Строительство хатки на значительном удалении от леса, множество мелких, средних и больших островов создают в Кижских шхерах условия для формирования поселений с рассеянной по берегам озера активностью бобров. Обилие кормов при значительной нехватке пригодных мест для убежищ определяет и другие характерные особенности жизни бобров в кижских угодьях: большое расстояние между ближайшими жилищными поселениями, высокая доля поселений, заселенных повторно, высокий уровень строительной активности бобров, незаметность изменений прибрежных древостоев в результате кормодобывающей деятельности животных. Предполагается, что численность бобров в районе Кижских шхер будет оставаться на невысоком уровне, хотя небольшой потенциал для увеличения численности животных имеется.

Ключевые слова: бобровые поселения; роль в биоценозах; питание; кормовая база; среда обитания

F. V. Fyodorov. SPATIAL DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF BEAVERS IN THE KIZHI ARCHIPELAGO

Kizhi Archipelago lies in the northern part of Lake Onego at Zaonezhsky Peninsula (Medvezhyegorsky District). It consists of numerous rocky islets and narrow straits (so-called skerries). Kizhi Archipelago habitats are rich in food for beavers, but cliffy shoreline, stony bottom, and shallow water near the shore are hindrances for the construction of beaver colonies on Lake Onego shores. These characteristics of lakeside habitats – availability of food but lack of habitats suitable for dwellings, force the animals to settle on floating mats: this is where 62.5% of lodges are situated. This entails another feature of beaver

settlement in the Kizhi skerries region – a longer extent of their colonies compared to other parts of Karelia. The time and energy costs of procuring forage and colony engineering are important factors for the vicinity of feeding grounds to the dwelling. As demonstrated by previous studies, beaver colonies in the south and north of Karelia are more “compact” than in the Kizhi skerries, since the animals’ activities are concentrated close to lodges or burrows. Due to lodge construction far away from the forest and to the abundance of small, medium-size, and large islands in the Kizhi skerries, there appear colonies with beaver activities “scattered” extensively along the shores. Food abundance and a simultaneous lack of suitable shelter sites define also some other features of beaver life in Kizhi habitats: large distances to nearest neighbor colonies, high proportion of re-occupied colonies, high engineering activity, “inconspicuous” alteration of waterside tree stands by the foraging activity of beavers. Beaver numbers in the Kizhi skerries region are expected to remain fairly low, although some potential for an increase in the population does exist.

Keywords: beaver colonies; role in biocenoses; diet; forage resources; ecological niche

Введение

Первые бобры появились в Карелии более 60 лет назад, и с тех пор они постоянно расширяют свой ареал, заселяя все пригодные местообитания. В последние годы следы жизнедеятельности бобров стали широко встречаться в самых неожиданных местах – в придорожных канавах на юге республики и в коренных северо-таежных лесах, которые характеризуются крайне низкой кормовой емкостью бобровых угодий, на севере. В начале 2000 годов, по свидетельству работников музея-заповедника «Кижь», бобры появились и в районе Кижского архипелага, хотя заселять Заонежский полуостров звери начали намного раньше: в 1982 г. в ручей, протекающий через пос. Ламбасручей, было выпущено 4 особи канадского бобра [Данилов и др., 2007].

Благодаря целому комплексу природных факторов – обилию мелководий, цепи защищенных от ветра островов, мягкому микроклимату, распространению плодородных почв – в пределах Кижского архипелага сформировались необычные для нашего региона условия, которые оказываются весьма привлекательными в кормовом отношении и для бобров. Обследование береговой линии на островах и в материковой зоне Кижского архипелага демонстрирует богатую кормовую базу бобров. На побережье преобладают вторичные лиственные леса с хорошо развитым подлеском и подростом, которые сформировались при зарастании лугов и полей. Такие леса чередуются с пятнами коренных хвойных лесов [Хохлова и др., 2000; Тимофеева, Николаева, 2012]. По сравнению с растительностью, произрастающей на этой же широте, растительность Кижского архипелага отличается высоким видовым разнообразием, в том числе и за счет видов южного происхождения [Тимофеева, Николаева, 2012]. Однако возникает закономерный вопрос: почему при богатой кормовой базе в угодьях

музея-заповедника «Кижь» численность бобров относительно невысока? И каковы перспективы их существования на изучаемой территории? Для ответов на эти вопросы в 2020 году в районе Кижского архипелага выполнены исследования, которые кроме вышеназванных вопросов включали в себя оценку современного состояния населения бобров, анализ влияния их кормодобывающей деятельности на прибрежные биоценозы и особенности существования бобров на территории Кижских шхер.

Методы исследований

В основу настоящей работы положены учеты бобров и наблюдения за различными формами проявления их средообразующей деятельности, выполненные в районе Кижского архипелага в июне и октябре 2020 года. Выявление бобровых поселений и учет обитающих в них животных проводились путем маршрутного обследования береговой линии водоемов. Протяженность водных маршрутов составила около 80 км. Учеты проводили не только на территории музея-заповедника, но и на смежных территориях. Для оценки влияния кормодобывающей деятельности бобров на лесные насаждения в трех поселениях заложили пробные площадки общей площадью 1200 м². На каждой площадке выполнен учет всех древесных растений, включая деревья, сваленные бобрами; диаметр стволов измеряли на уровне погрызов. Полученные показатели позволили реконструировать состав древостоя, каким он был на кормовой площадке до появления бобров, и рассчитать долю деревьев, утилизированных животными.

При оценке численности бобров учитывали средний размер семьи, установленный для нашего региона прошлыми исследованиями [Данилов, Каньшиев, 1983; Данилов и др., 2007]: для южной и средней частей Карелии характерно

наличие летом в бобровых семьях трех поколений зверей – родителей, сеголетков и годовиков. Поэтому для более точного определения числа животных в поселении выяснялось, имеется ли молодняк текущего года рождения. Молодняк определялся по наличию свежих следов ремонта хатки летом и, при возможности, по ширине резцов на погрызах веток. Если учесть, что средняя плодовитость европейского бобра в Карелии составляет 2,2 новорожденных на самку, а канадского – 3,3, можно с некоторой долей уверенности утверждать, что в полноценном поселении с тремя поколениями животных могут обитать от 5 до 8 зверей.

Повторно заселенным считалось поселение, если на старых кормовых площадках, на которых в течение нескольких лет отсутствовали следы жизнедеятельности бобров, появились свежие погрызы.

Следует отметить, что без специальных исследований невозможно сказать, какой вид бобра обитает на изучаемой территории. Работы по видовой идентификации бобров, выполненные сотрудниками лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН ранее, показали, что на Заонежском полуострове обитают канадские бобры. Однако в относительной близости от поселений канадского бобра – около 30 км по прямой – отмечены поселения аборигенного вида [Danilov, Fyodorov, 2016]. Поэтому объект наших исследований мы будем называть обобщенным названием – бобр (*Castor sp.*).

Результаты и обсуждение

Численность бобров и особенности распределения их поселений в районе Кижских шхер

В ходе обследований береговой линии островов и материковой части музея-заповедника «Кижь» и смежных территорий было учтено 2 брошенных и 11 жилых поселений с общей численностью 38–48 бобров (табл. 1, рис. 1). Большая часть поселений (7 из 11) заселены бобрами повторно; в 4 поселениях жили одиночные звери.

Расстояние между ближайшими обитаемыми поселениями (как показатель плотности населения) в среднем составило 3,9 км (от 1,2 до 6,2 км). Это больше, чем такие же показатели плотности населения бобров, обитающих в более продуктивных угодьях. По разным литературным источникам, в Северной Америке среднее расстояние между ближайшими бобровыми поселениями было от 0,85 до 2,62 км [по: Завьялов, 2017], в России в Приокско-Террасном, Центральном-Лесном и Мордовском запо-

ведниках этот показатель составлял 0,96, 1,20 и 3,03 км [Завьялов, 2015, 2017], в Полистово-Ловатской болотной системе в разные годы наблюдений – от 1,335 до 1,511 км [Завьялов, 2017].

Низкая плотность населения бобров, повторное заселение ими одних и тех же мест и неравномерное распределение поселений могут служить показателями неблагополучия бобровых угодий или нехватки одного из важных компонентов среды, необходимого для благополучного существования животных. Для Костомукшского заповедника, например, таким компонентом среды, в котором бобры испытывают недостаток, будет кормовая база. В коренных лесах карельского севера почти полное отсутствие лиственных пород становится причиной низкой численности бобров, большой доли брошенных поселений и поселений с одиночными животными [Фёдоров, Красовский, 2019; Fyodorov, 2020]. Однако если на севере Карелии распространение бобров лимитируется в основном недостатком кормовых ресурсов, то в Кижских шхерах оно ограничено дефицитом пригодных мест для устройства убежищ.

Прежде чем ответить на вопрос, поставленный во введении, – почему при изобилии корма плотность населения бобров на территории Кижских шхер невысока, – необходимо установить факторы среды, оптимальные для основания поселения на том или ином участке берега. Среди этих факторов главными считаются *кормовая база* и пригодные места для устройства постоянных *жилищ*. Основным первичным видом жилищ бобров являются норы [Федюшин, 1935; Дёжкин и др., 1986; Данилов и др., 2007]. Наиболее подходящими для рытья нор бывают высокие берега с выраженной террасой, сложенные из супесчаного или суглинистого грунта. Такие берега редки в Карелии и весьма обычны в южных регионах страны. При низинных, заболоченных или сплавинных берегах строятся хатки. Однако даже в этом случае бобры роют норы в качестве временных убежищ, а также копают тоннели и каналы. Более того, в тех случаях, когда имеется возможность рытья нор, бобры предпочитают этот тип жилья.

Рассуждая о благоприятных местах для устройства жилищ, необходимо принимать во внимание еще один фактор: в какой бы почве ни находилась нора и на каком бы берегу ни стояла хатка, вход обязательно находится под водой на достаточной глубине, чтобы он не замерзал зимой и не обнажался при падении уровня воды летом. Для регулирования уровня воды бобры часто на реках или выходах из озер возводят плотины.

Таблица 1. Характеристика бобровых поселений Кижских шхер

Table 1. Description of beaver colonies of the Kizhi skerries

№ поселения Colony no.	Место Place	Число бобров Number of beavers	Размер хатки, м Size of the lodge, m		Расположение хатки Location of the lodge	Координаты Coordinates
			∅	h		
1	о. Хвост* Khvost island*	1–2	5	1,6	а) пролив strait б) у берега by the coast	62.144766°, 35.158703°
2	о. Кизи Kizi island	5–6	3,5	1,8	а) залив bay б) сплавина floating mat	62.091106°, 35.203609°
3	остров напротив д. Патаневщина island opposite the village of Patanevshchina	5–6	5	1,7	а) пролив strait б) на берегу on the shore	62.051184°, 35.226899°
4	о. Б. Клименецкий, Челмужгуба B. Klimentetsky island, Chelmuzhguba bay	5–6	4	1,5	а) залив bay б) сплавина floating mat	61.958512°, 35.198765°
5	о. Б. Клименецкий, губа Ватлекша B. Klimentetsky island, Vatileksha bay	5–6	3	1,2	а) залив bay б) сплавина floating mat	61.966990°, 35.209990°
6	сплавина между о-вами Личков и Куйвахда* floating mat between Lichkov and Kuyvahla islands*	5–6	4	1,7	а) пролив strait б) сплавина floating mat	61.95856°, 35.17483°
7	о. Б. Клименецкий, залив недалеко от д. Воробьи* B. Klimentetsky island, bay near the village of Vorobyi*	5–6	6,5	1,8	а) залив bay б) на берегу on the shore	62.05857°, 35.24735°
8	о-ва Уймы* Uymy islands*	1–2	5	1,5	а) пролив strait б) сплавина floating mat	62.09661°, 35.30046°
9	р. Возмариха* Vozhmarikha river*	5–6	4–6	1,6	на берегу on the shore	62.042088°, 35.162865°
10	оз. Копанец* Kopanets lake*	1–2	？**	?	?	62.0336075°, 35.1172478°
11	о. Б. Клименецкий, Кумушгуба* B. Klimentetsky island, Kumushguba bay*	1	?			61.95070°, 35.19444°
12	о-ва Карельский и Сычевец Karelsky and Sychevets islands	Старые погрызы, брошенное поселение Old browsed stumps, abandoned settlement				62.019536°, 35.203079°
13	Материк напротив о. Ерницкий Mainland opposite the Ernitsky island	Единичные свежие погрызы Single new browsed trees				61.9994576°, 35.1749965°
14	Материк напротив о. Еглов Mainland opposite the Eglov island	Единичные свежие погрызы Single new browsed trees				62.1288278°, 35.1466549°

Примечание. Номер поселения в таблице соответствует номеру поселения на рис. 1. *Повторное заселение бобрами покинутых хаток. ** Сведения о хатке получены от сотрудников музея.

Note. The colony number in the table corresponds to the colony number in Fig. 1. * Re-occupied colony. ** Information about the lodge received from the museum staff.

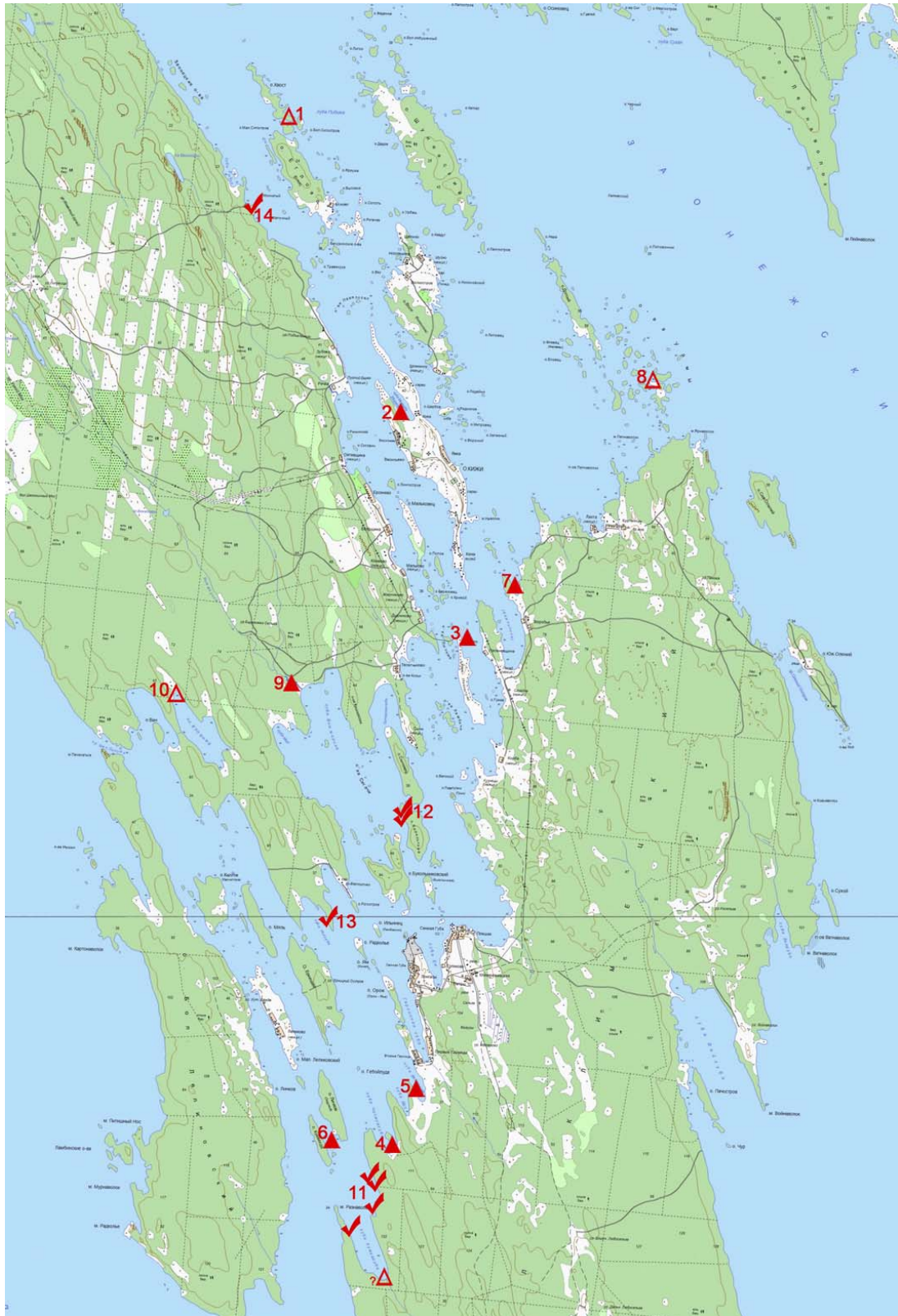


Рис. 1. Распределение бобровых поселений в районе Кижских шхер:

залитые треугольники – поселения с 5–6 бобрами, пустые треугольники – поселения с 1–2 бобрами, галочки – единичные погрызы, цифры – номер поселения из табл. 1

Fig. 1. Distribution of beaver colonies in the area of the Kizhi skerries:

filled triangles – colonies with 5–6 beavers, empty triangles – colonies with 1–2 beavers, ticks – single browsed trees, figures – no. of the colony from Table 1



А



Б

Рис. 2. Хатки на сплавах: А – между о-вами Личков и Куйвахда, Б – о. Б. Клименецкий, Челмужгуба

Fig. 2. Lodges on the floating mats: А – floating mat between the Lichkov and Kuyvakhda islands, Б – floating mat in the Chelmuzh Bay of the B. Klimentevsky island

В Карелии берега водоемов неблагоприятны для рытья нор, поэтому бобры в нашем регионе чаще живут в хатках. Так, если у европейского бобра в Ленинградской области доля поселений с хатками составляет 32,8%, то на юге Карелии она уже 70,4% [Данилов, Фёдоров, 2015]. И с продвижением к северу строительная активность возрастает.

Угодья музея-заповедника «Киж» характеризуются богатством кормовой базы бобров, однако скалистые берега, каменистое дно и небольшая глубина водоема непосредственно у берега не позволяют бобрам создавать на побережье Онежского озера свои поселения. Такая специфика прибрежных угодий – наличие бобровых кормов и отсутствие мест для устройства жилищ и рытья нор – вынуждает зверей селиться на сплавах: 62,5% хаток (без учета поселений, расположенных на внутренних водоемах материка – р. Вожмариха и оз. Копанец) установлены именно на них (табл. 1, рис. 2). Это приводит и к другой особенности существования бобров в Кижских шхерах – к большей протяженности их поселений по сравнению с другими районами Карелии. Затраты времени и энергии на заготовку корма и строительную деятельность являются важным фактором, определяющим близость кормовых площадок к жилищу бобров [Fryxell, Doucet, 1991]. Действительно, как показали наши прошлые исследования, поселения

бобров на юге и севере Карелии более компактные, чем в Кижских шхерах, поскольку активность зверей сконцентрирована вблизи хаток или нор. Строительство хаток на значительном удалении от леса, множество мелких, средних и больших островов создают условия для формирования в Кижских шхерах поселений с рассеянной по берегам озера активностью бобров. Если в южной части Карелии зона наибольшей кормовой активности бобров находится вблизи жилища, а размеры участка обитания колеблются от 350 до 1500 м береговой линии [Данилов и др., 2007], то в Кижском заказнике часто кормовую площадку можно найти с большим трудом.

Кроме того, бобры избегают селиться на больших водоемах с открытой водой, предпочитая заливы, небольшие проливы между островов, устья и истоки рек. Именно в этих местах обнаружены все обследованные поселения Кижского архипелага (табл. 1).

Многочисленные мелкие скалистые острова с узкими проливами стали причиной крайне высокой строительной активности бобров – во всех обследованных поселениях были хатки, а поселения, расположенные на водотоках, имели плотины. Доля поселений с постройками в Кижских шхерах выше, чем в среднем по Карелии или на севере республики, отличающемся пессимальными условиями существования бобров (табл. 2)¹.

¹ Несмотря на то что в Карелии обитают разные виды бобров – европейский (*Castor fiber* L.) и канадский (*C. canadensis* Kuhl), мы вполне можем сравнивать их строительную активность. Изучение особенностей экологии разных видов бобров, обитающих на одной территории, – расстояние между их поселениями иногда менее 10 км [Данилов и др., 2007; Данилов, Фёдоров, 2015], – убедило нас, что строительная активность бобров – это реакция животных на особенности среды обитания, но не видовое проявление строительного инстинкта, и в одинаковых орографических, эдафических и гидрологических условиях и «канадцы», и «европейцы» строят хатки и плотины с одинаковой частотой. Другими словами, если европейского бобра переселить на север Карелии, где обитает канадский бобр, он будет проявлять такую же строительную активность, как и его интродуцированный собрат.

Таблица 2. Характеристика строительной деятельности бобра

Table 2. Description of beaver building activity

	Всего поселений Total	Доля поселений с хаткой, % The share of colonies with a lodge, %
Музей-заповедник «Кижы» Kizhi Museum	11	100,0
НП «Калевальский» и ГПЗ «Костомукшский»* Kalevalsky National Park and Kostomuksha Nature Reserve*	72	88,9
Карелия** Karelia**		
канадский бобр / Canadian beaver	124	74,2
европейский бобр / European beaver	125	70,4

Примечание. * По: Фёдоров, Красовский, 2019; ** по: Данилов, Фёдоров, 2015.

Note. * After: Fyodorov, Krasovskii, 2019; ** after: Danilov, Fyodorov, 2015.

Влияние кормодобывающей деятельности бобра на прибрежные биоценозы

В европейской части России отмечено более 300 видов растений [Федюшин, 1935; Дьяков, 1975; Дежкин и др., 1986], на которых наблюдались поеди, погрызы бобров или просто валка ими кустарников и деревьев. Среди этого многообразия только 40 видов древесно-кустарниковых растений составляют основу питания бобра [Федюшин, 1935]. Канадский бобр в Северной Америке также поедает почти все виды растений, произрастающие в местах его обитания [Bradt, 1939; Rutherford, 1964; Jenkins, 1975; Novak, 1987; Baker, Hill, 2003; Boyle, Owens, 2007], а в наших условиях он использует в пищу те же деревья и кустарники, что и бобр европейский [Данилов и др., 2007].

Вместе с тем кормовой спектр бобров обоих видов на Европейском Севере России ограничен в силу ландшафтно-климатических особенностей произрастания древесно-кустарниковой растительности и с продвижением на север разнообразие кормов сокращается. В южной тайге их 23 вида, в средней – 14, а в северной – всего 8 видов древесно-кустарниковых растений, поедаемых бобрами [Данилов, 1967; Данилов и др., 2007].

Подсчеты погрызов на юге Карелии показывают, что осина является основной кормовой породой бобров [Данилов и др., 2007]. Это подтверждается и работами других зоологов, изучавших питание зверей в различных областях России, начиная с А. В. Федюшина [1935] и заканчивая современными зоологами [Завьялов, 2015 и др.]. В коренных лесах северной тайги осина встречается крайне редко,

что вынуждает бобров переключаться на другие корма – березу и ольху. На севере Карелии доля березы и ольхи в питании бобра в совокупности в три раза выше, чем на юге, где основным его кормом является осина [Fyodorov, 2020]. Доля осины в питании бобра на севере составляет всего 5%, однако утилизируется она почти на 100%. Другими словами, географические различия в рационе бобров определяются прежде всего наличием того или иного корма в местах обитания зверей. Хотя и на севере предпочитаемым кормом остается осина.

На территории Кижских шхер излюбленный корм бобра – осина – произрастает в изобилии. Поэтому на тех случайных и разбросанных кормовых площадках, которые удалось обследовать, доля березы в питании бобра была ничтожной, доля осины составила 70%, ольхи – 2,5%, рябины – 27,5% (от числа всех пород подгрызенных деревьев).

Прибрежные леса по-разному меняются в результате кормодобывающей деятельности бобров. Это зависит от видового состава древостоев в районе бобровых поселений.

В северной тайге в процессе жизнедеятельности бобров из древостоев изымается в 4 раза больше березы (основной лесообразующей породы), чем в средней тайге. В целом коренные северные леса теряют 61,4% лиственных деревьев (n = 722, без учета хвойных), производные – 26,3% (n = 2923) [Fyodorov, 2020]. В результате структура древостоя в местах бобровых поселений значительно изменяется.

На бобровой кормовой площадке о. Хвост (Кижский заказник) 42,3% осины (от числа деревьев данной породы, n = 52) были свалены и 32,7% – подгрызены частично, но остались

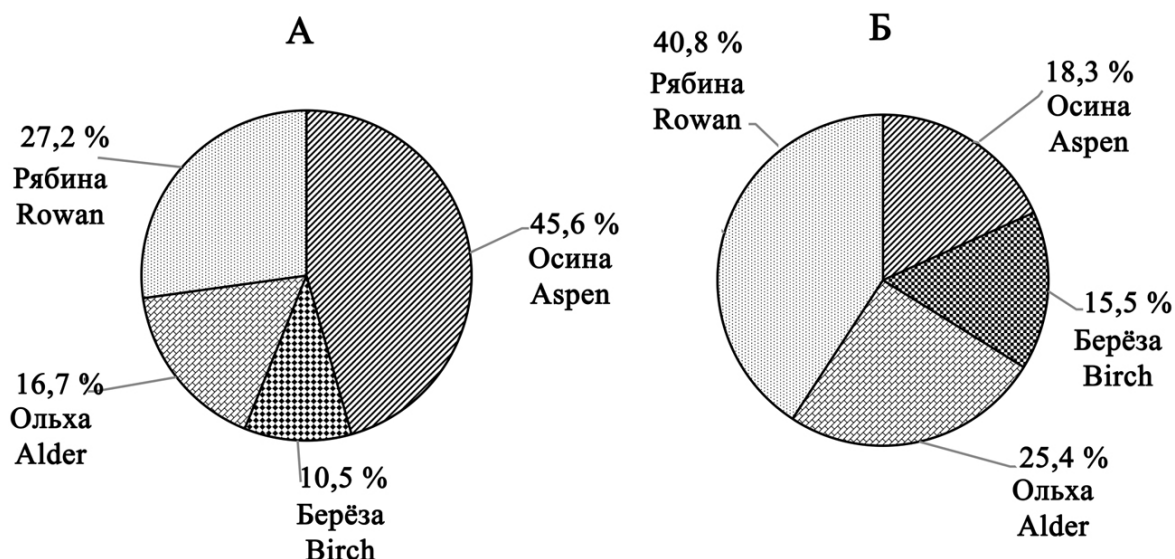


Рис. 3. Состав древостоя на кормовой площадке о. Хвост до появления бобров (А, реконструированная ситуация; число подсчитанных деревьев n = 114) и после их ухода (Б, оставшиеся нетронутые деревья; n = 71),%

Fig. 3. Stand composition (%) on the beaver sites of the Khvost island: A – before the beaver colonization (a reconstructed situation, n = 114), B – after the beavers went off (n = 71)

Таблица 3. Влияние кормодобывающей деятельности бобра на прибрежную древесную растительность в Северной (ГПЗ «Костомукшский» и НП «Калевальский»), Средней (Кижский архипелаг) и Южной (Ламатозерское охотничье хозяйство) Карелии

Table 3. The influence of beaver foraging activity on the riparian forest in the North (Kostomuksha Nature Reserve and Kalevala National Park), Middle (Kizhi Archipelago) and South Karelia (Lamatozero hunting farm)

Место Place	Осина / Aspen		Береза / Birch		Ольха / Alder		Рябина / Rowan		Всего Total	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Северная Карелия North Karelia	23	22 (95,7)	530	285 (53,8)	169	136 (80,5)	-	-	722	443 (61,4)
Кижский архипелаг Kizhi Archipelago	95	55 (57,9)	24	1 (4,2)	19	1 (5,3)	41	15 (36,6)	179	72 (40,2)
Южная Карелия* South Karelia	1085	510 (47,0)	1647	205 (12,4)	191	53 (27,7)	643	145 (22,6)	3566	913 (25,6)

Примечание. Число деревьев: I – росших на кормовом участке до появления бобров (реконструированная ситуация); II – сваленных и подгрызенных бобрами более чем наполовину, экз.; в скобках – доля, %, деревьев, поврежденных бобрами (от всех деревьев данной породы). Север – по: Фёдоров, Красовский, 2019; Fyodorov, 2020; юг – по: Данилов и др., 2007; Кижский архипелаг – данные 2020 года.

Note. I – number of trees that grew on the foraging area; II – trees logged or browsed through more than a half of their diameter by beavers, pcs; in brackets – percent share of beaver-logged trees among all trees of the same species. North – after: Fyodorov, Krasovskii, 2019; Fyodorov, 2020; South – after: Danilov et al., 2007; Kizhi Archipelago – data of 2020.

стоять. Береза в этом же поселении была лишь частично подгрызена. В результате кормодобывающей деятельности структура древостоя в местах бобровых поселений значительно изменяется (рис. 3). В целом на кормовых площадках трех поселений (о. Хвост, о-ва Уймы и поселение № 11) из прибрежных древостоев выпало 29,5% осины и 28,4% были подгрызены (табл. 3). Это ниже¹, чем в поселениях южной

части Карелии, однако небольшая выборка обследованных поедей не позволяет полученные результаты считать в достаточной мере репрезентативными. С другой стороны, богатая древесно-кустарниковая и травянистая растительность на островах Кижского архипелага предоставляет бобрам массу замещающих и альтернативных кормов, в результате чего доля осины в рационе бобра может снижаться.

¹ При сравнении полностью утилизированных бобрами осин.

Чуть больше 40 % деревьев всех пород, произрастающих на кормовых площадках Кижских шхер, были повреждены или свалены бобрами (табл. 3).

Изучение рациона потребляемых древесных кормов показывает, что бобры отдают предпочтение не только определенным породам деревьев, но и их размерам. Во-первых, при заготовке кормов они выбирают осины большего диаметра по сравнению с березами [Fyodorov, 2020]. Во-вторых, на юге Карелии бобры чаще потребляют березу малого диаметра, чем на севере (88,9 и 68,3% деревьев соответственно были до 12 см), при том, что по берегам водоемов растет достаточно толстоствольных берез.

На территории бобровых поселений Кижского архипелага средний диаметр растущих осин был 30,8 см (1–75 см, n = 95), средний диаметр сваленных осин составил 22,4 см (2–45 см, n = 28), в то время как более толстые осины были подгрызены лишь частично: их средний диаметр – 42,3 см (23–70 см, n = 27).

Учитывая растянутость бобровых поселений на территории Кижского архипелага, влияние трофической деятельности бобров на лесные насаждения не столь заметно, как в тех местах, где поселения более компактны.

Заключение

Прибрежные угодья Кижского архипелага характеризуются богатством кормовой базы бобров и отсутствием пригодных мест для устройства жилищ и рытья нор. Как следствие этого, для кижских угодий характерны следующие особенности существования в них бобров: 1) невысокая плотность бобровых поселений; 2) большое число повторных заселений бобрами одних и тех же участков берега; 3) большая доля жилищ, устроенных на сплавинах, и в связи с этим 4) «дисперсная» активность бобров по берегам островов и материка; 5) высокий уровень строительной активности бобров; 6) незаметность изменений прибрежных древостоев в результате кормодобывающей деятельности животных из-за растянутости бобровых поселений. Оценка перспектив дальнейшего существования бобра на территории музея-заповедника «Кижь» требует дополнительных исследований, которые включают как мониторинг численности животных, так и выявление благоприятных для заселения бобрами угодий (с особым вниманием к проливам между островами, заливам и наличию сплавин). Однако уже сейчас можно предполагать, что численность бобров на этих территориях будет оставаться на невысоком уровне.

Автор считает своим долгом поблагодарить за помощь в проведении исследований сотрудника музея-заповедника «Кижь» Р. С. Мартыанова.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0080) и при финансовой поддержке музея-заповедника «Кижь».

Литература

Данилов П. И. О питании речного бобра в условиях Северо-Запада РСФСР // Сб. науч.-техн. информации ВНИИЖП. 1967. Вып. 19. С. 76–79.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я. Некоторые особенности морфологии и экологии европейского и канадского бобров на Северо-Западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 109–122.

Данилов П. И., Фёдоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–219.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Фёдоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России / Ред. Н. А. Степанова. М.: Наука, 2007. 200 с.

Дёжкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр / Ред. А. И. Земскова. М.: Агропромиздат, 1986. 255 с.

Дьяков Ю. В. Бобры европейской части Советского Союза. М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.

Завьялов Н. А. Особенности экологии и трудности изучения бобров на болотах // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79 (82). С. 63–75. doi: 10.24411/0320-3557-2017-10054

Завьялов Н. А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в Европейской части России // Труды Гос. природн. заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.

Тимофеева В. В., Николаева Н. Н. Исследование флоры островов Кижского архипелага // Бюллетень экологических исследований на территории музея-заповедника «Кижь»: 2011 год. Петрозаводск, 2012. С. 15–23.

Фёдоров Ф. В., Красовский Ю. А. Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl) как инвазивный вид в карельской части Зеленого пояса Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 5. С. 30–39. doi: 10.17076/eco1081

Федюшин А. В. Речной бобр. М.: Главпушнины НКВТ, 1935. 356 с.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии (второе изд., перераб. и доп.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 310 с.

Baker B. W., Hill E. P. Beaver (*Castor canadensis*) // Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition / Eds. G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, J. A. Chapman. Maryland, USA: The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2003. P. 288–310.

Boyle S., Owens S. North American Beaver (*Castor canadensis*): a technical conservation assessment. 2007. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. 51 p. URL: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/northamericanbeaver.pdf> (дата обращения: 22.09.2021).

Bradt G. Breeding habits of beavers // *J. Mammal.* 1939. Vol. 30. P. 486–489.

Danilov P. I., Fyodorov F. V. The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // *Russ. J. Theriology.* 2016. Vol. 15, no. 1. P. 43–48. doi: 10.15298/rusjtheriol.15.1.07

Fryxell J. M., Doucet C. M. Provisioning time and central-place foraging in beavers // *Can. J. Zool.* 1991. Vol. 69. P. 1308–1313.

Fyodorov F. V. Assessment of the effect of beaver foraging activities on the alteration of waterside forests in northern and middle taiga of Karelia // *Baltic Forestry.* 2020. Vol. 26 (2). P. 492. doi: 10.46490/BF492

Jenkins S. H. Food selection by beavers: a multi-dimensional contingency table analysis // *Oecologia.* 1975. Vol. 21. P. 157–173.

Novak M. Beaver // *Wild Furbearer Management and Conservation in North America, Ontario.* 1987. P. 283–312.

Rutherford W. H. The Beaver in Colorado, its biology, ecology, management and economics. Denver, USA: Colorado Game, Fish and Parks Department Technical Publication 17. 1964. 49 p.

Поступила в редакцию 22.10.2021

References

Danilov P. I. O pitanii rechnogo bobra v usloviyakh Severo-Zapada RSFSR [On the diet of the river beaver in the North-West of the RSFSR]. *Sbornik nauch.-tekhn. informatsii VNIIZhP* [The collection of scientific and technical information of VNIIZhP]. 1967. Iss. 19. P. 76–79.

Danilov P. I., Kan'shiev V. Ya. Nekotorye osobennosti morfologii i ekologii evropeiskogo i kanadskogo bobrov na Severo-Zapade SSSR [Some features of the morphology and ecology of European and Canadian beavers in the Northwest of the USSR]. *Fauna i ecol. ptits i mlekopitayushchikh Severo-Zapada SSSR* [Fauna and ecol. of birds and mammals of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1983. P. 109–122.

Danilov P. I., Fyodorov F. V. Sravnitel'naya kharakteristika stroitel'noi aktivnosti kanadskogo i evropeiskogo bobrov na Evropeiskom Severe Rossii [Comparative description of building activity of Canadian and European beavers in the European North of Russia]. *Ekol.* [Ecol.]. 2015. No. 3. P. 212–219.

Danilov P. I., Kan'shiev V. Ya., Fyodorov F. V. Rechnye bobry Evropeiskogo Severa Rossii [Beavers in the European North of Russia]. Moscow: Nauka, 2007. 200 p.

Dezhkin V. V., D'yakov Yu. V., Safonov V. G. Bobr [The beaver]. Moscow: Agropromizdat, 1986. 255 p.

D'yakov Yu. V. Bobry evropeiskoi chasti Sovetskogo Soyuza [Beavers of the European part of the Soviet Union]. Moscow: Moskovskii rabochii, 1975. 480 p.

Fyodorov F. V., Krasovskii Yu. A. Kanadskii bobr (*Castor canadensis* Kuhl) kak invazivnyi vid v Karel'skoi chasti Zelenogo poyasa Fennoskandii [Canadian beaver (*Castor canadensis* Kuhl) as an invasive species in the Karelian part of the Green Belt of Fennoscandia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 5. P. 30–39. doi: 10.17076/eco1081

Fedyushin A. V. Rechnoi bobr [The European beaver]. Moscow: Glavpushniny NKVT, 1935. 356 p.

Khokhlova T. Yu., Antipin V. K., Tokarev P. N. Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Karelii (vtoroe izd., pererab. i dop.) [Specially protected natural areas of Karelia]. 2nd ed., revised and enlarged. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 310 p.

Timofeeva V. V., Nikolaeva N. N. Issledovanie flory ostrovov Kizhskogo arhipelaga [Flora research on the islands of the Kizhi Archipelago]. *Byull. ekol. issled. na terr. muzeya-zapoved. «Kizhi»: 2011 god* [Bull. environ. research on the terr. of the Kizhi Museum-Reserve: 2011]. Petrozavodsk, 2012. P. 15–23.

Zav'yalov N. A. Osobennosti ekologii i trudnosti izucheniya bobrov na bolotakh [Peculiarities of ecology and difficulties in study of beavers in mires]. *Trudy IBVV RAN* [Trans. Papanin Inst. Biol. Inland Waters RAS]. 2017. Iss. 79(82). P. 63–75. doi: 10.24411/0320-3557-2017-10054

Zav'yalov N. A. Sredobrazuyushchaya deyatel'nost' bobra (*Castor fiber* L.) v Evropeiskoi chasti Rossii [Ecosystem engineering of the beaver (*Castor fiber* L.) in the forest zone of the European part of Russia]. *Trudy Gos. prirod. zapoved. «Rdeiskii»* [Proceed. Rdeysky St. Nat. Reserve]. Iss. 3. Velikii Novgorod, 2015. 320 p.

Baker B. W., Hill E. P. Beaver (*Castor canadensis*). Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. Eds. G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, J. A. Chapman. Maryland, USA: The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2003. P. 288–310.

Boyle S., Owens S. North American Beaver (*Castor canadensis*): a technical conservation assessment. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. 2007. 51 p. URL: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/northamericanbeaver.pdf> (accessed: 22.09.2021).

Bradt G. Breeding habits of beavers. *J. Mammal.* 1939. Vol. 30. P. 486–489.

Danilov P. I., Fyodorov F. V. The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia. *Russ. J. Theriology.* 2016. Vol. 15, no. 1. P. 43–48. doi: 10.15298/rusjtheriol.15.1.07

Fryxell J. M., Doucet C. M. Provisioning time and central-place foraging in beavers. *Can. J. Zool.* 1991. Vol. 69. P. 1308–1313.

Fyodorov F. V. Assessment of the effect of beaver foraging activities on the alteration of waterside forests in northern and middle taiga of Karelia. *Baltic Forestry.* 2020. Vol. 26 (2). P. 492. doi: 10.46490/BF492

Jenkins S. H. Food selection by beavers: a multidimensional contingency table analysis. *Oecologia.* 1975. Vol. 21. P. 157–173.

Novak M. Beaver. *Wild Furbearer Management and Conservation in North America, Ontario.* 1987. P. 283–312.

Rutherford W. H. The Beaver in Colorado, its biology, ecology, management and economics. Denver, USA: Colorado Game, Fish and Parks Department Technical Publication 17, 1964. 49 p.

Received October 22, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Фёдоров Фёдор Валерьевич
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ffyodoroff@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Fyodorov, Fyodor
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ffyodoroff@mail.ru

УДК 574.5 (282.05+289)

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ, ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СУБЛИТОРАЛЬНЫХ И НИЖНЕЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНЫХ ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А. П. Столяров

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Россия

Изучены видовой состав, разнообразие, пространственная и трофическая структура макробентосных сообществ сублиторали и нижних горизонтов литорали в нескольких лагунных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. Всего в исследованных экосистемах обнаружено 52 вида бентосных беспозвоночных животных и 6 видов морских трав и водорослей. В сублиторали самым высоким разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется находящаяся на выходе из кутовой области Кислой губы минимально отгороженная от моря лагуна, в которой большинство составляли морские менее эвригалитные виды. Наиболее низкое разнообразие видов отмечено в сильно отгороженных от моря и заиленных лагунах Никольской губы и Зеленого мыса, где преобладали солоноватоводные и морские эвригалитные виды. Промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы и лагуна, расположенная возле Ершовского озера. В литоральной полосе, в отличие от сублиторали, общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) увеличивались в направлении от менее зарегулированных и открытых экосистем к более закрытым. Исключением является лагуна Никольской губы, значительное зарегулирование и заиление которой приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса. Трофическая структура макробентосных сообществ исследованных лагунных экосистем характеризуется сходной структурой – в сублиторали преобладала группа собирающих детритофагов с тенденцией к увеличению от более открытых лагун к отгороженным от моря лагунам. В нижней литорали, сильнее подверженной приливно-отливному воздействию, встречалось больше неподвижных сестонофагов (*Mytilus edulis*), а также скоблильщиков-обгрызателей (*Littorina littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы).

Ключевые слова: лагунные экосистемы; макробентос; видовое разнообразие; пространственная и трофическая структура.

A. P. Stolyarov. SOME FEATURES OF THE SPECIES, SPATIAL AND TROPHIC STRUCTURE OF SUBLITTORAL AND LOWER LITTORAL MACROBENTHOS COMMUNITIES IN COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)

The species composition, diversity, spatial and trophic structure of macrobenthic communities of the sublittoral and lower littoral zones were studied in several lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea). Surveys detected 52 species of benthic invertebrates and 6 species of seaweeds and algae in the investigated ecosystems. In the sublittoral zone, the greatest species diversity, total density and biomass of species populations were found in the lagoon least closed off from the sea, located at the exit from Kislaya Inlets' head, where marine less euryhaline species were found more. The smallest species diversity was found in the most fenced and silted lagoons of the Nikolskaya Inlet and Zelyoniy Cape, where brackish water and marine euryhaline species prevailed. An intermediate position was occupied by the lagoon of Yermolinskaya Inlet and the lagoon near Lake Yerhovskoe. In the littoral zone, as opposed to the sublittoral, common indicators of the macrobenthos community structure (total density, biomass, and less so the species diversity) increased from less regulated and open ecosystems to more enclosed ones. The exception was the lagoon of Nikolskaya Inlet, where significant overregulation and siltation led to a significant reduction in species diversity, total density and, especially, biomass of the macrobenthos community. The trophic structure of macrobenthic communities of the studied lagoon ecosystems is characterized by a similar structure – the group of collector detritivores prevailed in the sublittoral zone, with an upward tendency from more open lagoons to lagoons sheltered off from the sea. In the lower littoral zone, which is more exposed to tidal impact, there was a greater amount of immobile sestonivores (*Mytilus edulis*), as well as scraper grazers (*Littorina littorea*) with the group of immobile sestonivores (*M. edulis*) tending to increase towards lagoons that are moderately sheltered off from the sea (the lagoon near Lake Yerhovskoe lake and the lagoon of Yermolinskaya Inlet).

Keywords: lagoon ecosystems; macrobenthos; species diversity; spatial and trophic structure.

Введение

Прибрежные лагуны представляют собой неглубокие солоноватые или морские водоемы, отделенные от моря порогами, островами, наносными косами, баром и соединенные с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами [Kjerfve, 1994; Лабай и др., 2014]. Прибрежные лагуны, как и эстуарии, находятся на границе между сушей и морем и отличаются гидрологическим и солевым режимом водоема, условиями рельефообразования и осадконакопления, характером грунта, соленостью, рН и Eh среды, а также развитием своеобразных сообществ живых организмов [Хлебович, 1974, 2012; Сафьянов, 1987; Бурковский, 2006; De Wit, 2011; Montagna et al., 2013; Лабай и др., 2014; Лабай, 2015; Khlebovich, 2015; Комплексные..., 2016; Столяров, 2013, 2017, 2020].

Прибрежные лагуны относятся в основном к высокопродуктивным, динамичным и переходным экосистемам (от морских к солоноватоводным и пресноводным). В геологическом времени прибрежные лагуны являются неус-

тойчивыми экосистемами. В течение относительно короткого временного периода они могут менять свою форму и размеры под воздействием климатических изменений, приливно-отливных явлений, процессов изменений гидрологических и солевых условий водоема, а также влияния антропогенных факторов [Kjerfve, 1994; Esteves et al., 2008; Basset et al., 2013; Лабай и др., 2014; Angus, 2017; Stolyarov, 2017].

Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей видового состава, разнообразия, пространственного распределения и трофической структуры макробентоса sublittorали и нижнего горизонта литорали в пяти лагунных экосистемах Белого моря. Ранее было проведено исследование макробентоса нескольких лагун [Столяров, Мардашова, 2017; Stolyarov, 2019; Столяров, 2020], в этой работе дополнительно изучены две лагуны с различной степенью изолированности от моря, что позволило более детально и полно проанализировать закономерности видовой, пространственной и трофической структуры макробентоса этих уникальных и сложных объектов.

Макробентос является одним из важнейших элементов биоразнообразия и играет важную роль в процессах функционирования лагунных экосистем через биотурбацию донных отложений, трофические связи, интенсификацию биогеохимических циклов [Kristensen et al., 2014; Morais et al., 2016], поэтому его изучение является актуальным и важным с точки зрения биомониторинга и понимания общих процессов формирования и деградации этих уникальных объектов.

Материалы и методы

Исследование макробентоса в прибрежных экосистемах лагунного типа проводили летом 2013–2016, 2018 и 2019 гг. в районе ББС МГУ (рис. 1). В Никольской губе пробы отбирали с 24 станций (11 в нижней литорали и 13 в сублиторали), в Ермолинской губе – с 17 станций (6 в нижней литорали и 11 в сублиторали), в лагуне, расположенной в самом куту Кислой губы возле Ершовского озера, – с 13 станций

(6 и 7 соответственно), а в небольшой лагуне на выходе из кутовой области за верхними порогами – с 14 (6 и 8 соответственно). В лагуне на Зеленом мысе было отобрано 20 сублиторальных проб. Пробы брались последовательно от кутовых участков исследуемых водоемов в сторону мористых районов, включая нижнюю литораль и сублитораль.

В приливно-отливной полосе на каждой станции брали два вида проб – рамками 12,5×12,5 и 25×25 см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, мелкие полихеты и олигохеты, собирали на участке 12,5×12,5 см общей площадью 1/64 м² до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25×25 см общей площадью 1/16 м² до глубины залегания плотной безжизненной глины (20–35 см). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам на площади 1 м² и путем выкапывания пробных экземпляров. На нижней литорали (а иногда и на средней) к стандартному пробоотбору добавлялся отбор

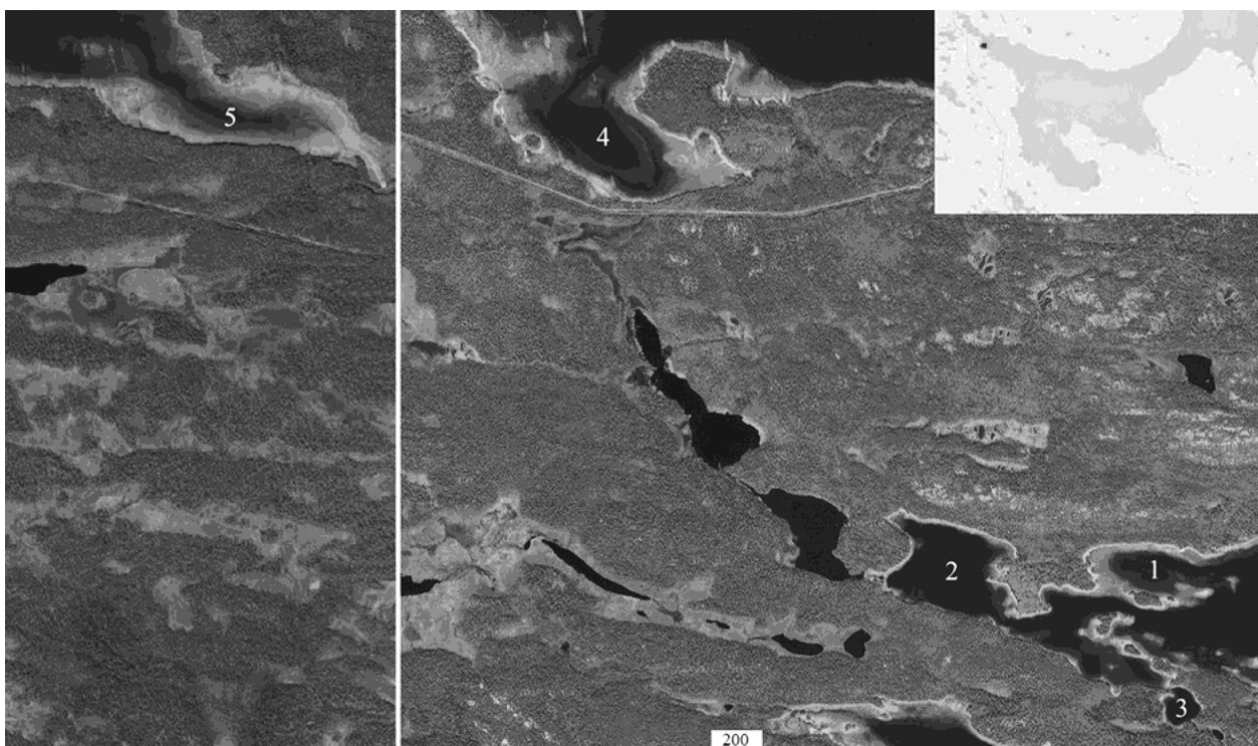


Рис. 1. Карта-схема района исследования:

1 – лагуна на выходе из кутовой области Кислой губы, 2 – лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, 3 – лагуна на Зеленом мысе, 4 – лагуна Ермолинской губы, 5 – лагуна Никольской губы

Fig. 1. Schematic map of the studied area:

1 – lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet, 2 – lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe, 3 – lagoon of the Zelyoniy Cape, 4 – lagoon of the Yermolinskaya Inlet, 5 – lagoon of the Nikolskaya Inlet

в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно определяли проективное покрытие пляжа скоплениями мидий. Грунт, взятый с площади 1/64 и 1/16 м², аккуратно промывали на сите с ячейей 0,5 и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана – Берджа с площадью захвата 1/40 или 0,025 м², по два дночерпателя на станцию в Ермолинской губе и по одному в двух лагунах кутовой области Кислой губы, а также в лагуне Никольской губы и лагуне на Зеленом мысе. Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов. В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученным соотношениям между средними размерами животного и его биомассой.

Параллельно со сбором гидробиологического материала измеряли важнейшие параметры среды: соленость (с помощью кондуктометра) на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде в придонном слое, характер грунта (визуально четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок), pH и Eh среды, а также глубину в сублиторали с помощью маркированного конца с якорем.

Для каждой станции были получены плотности и биомассы видовых популяций, а также посчитаны индексы видового разнообразия Шеннона [Shannon, 1948].

Для оценки сходства сообществ, формирующихся на разных станциях (количественные данные), проводили кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц сходства Пианки [Pianka, 1974]:

$$a_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^S P_{ik} \times P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^S P_{ik}^2 \times P_{jk}^2}},$$

где P_{ik} , P_{jk} – доля k -го вида для станций i и j , S – число видов.

Этот индекс малочувствителен к различиям по редким признакам, что позволяет нивелировать влияние «хвоста» случайных видов.

Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использовался критерий значимого сходства, который рассчитывается как верхняя 95% доверительная граница среднего сходства.

Статистический анализ данных проведен с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 3.24 [Hammer et al., 2001] и MS Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Абиотические условия и характеристика районов исследования. Исследования проводили в пяти лагунах, две из которых расположены в Ругозерской губе, а три – в кутовой области Кислой губы. Губа Кислая находится в 2,5 км от ББС МГУ и имеет хорошее сообщение с морем (рис. 1). В куту губы расположены три лагуны, отделенные от основной акватории порогами, что затрудняет их водообмен с внешней акваторией. Одна лагуна находится ближе к выходу из кутовой области (1), другая – в самом куту губы и связана с Ершовским озером узкой перемычкой (2), а третья – между ними на Зеленом мысе (3) и отделена от основного бассейна своим мелководным порогом, который полностью перекрывает лагуну при отливе на малой воде. Лагунные экосистемы Никольской (5) и Ермолинской (4) губ расположены севернее вышеперечисленных и отделены от основного бассейна мелководными порогами, косами, лудами и мелкими островами (рис. 1). Никольская губа более вытянутая по сравнению с Ермолинской, больше напоминает эстуарное русло небольшой речки и почти так же заилена. Лагунная экосистема Ермолинской губы расположена восточнее губы Никольской, в 2,5 км от нее. Исследованные экосистемы примерно одинакового размера (500–600 м) и одинаковой глубины (максимальные глубины 3–5 м).

Сублитораль всех лагун представлена в основном илами или песчанистыми илами. Наиболее заиленными были осадки Никольской и Ермолинской губ и лагуны на Зеленом мысе, чаще с значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей – зостера и фукусы) и запахом сероводорода. Осадки наименее заиленных лагун – в кутовой области Кислой губы (в самом куту возле Ершовского озера и на выходе из нее) – представлены в основном песчанистыми илами и илистыми песками. Надо отметить, что литораль этих водоемов также несколько различалась: в Ермолинской и Никольской губах она самая пологая, широкая и представлена в основном илами с высоким содержанием алевропелитовой фракции грунта; в лагуне рядом с Ершовским озером литораль не такая широкая, с преобладанием песчанисто-илистых и илисто-песчанистых осадков, а в лагуне на выходе из кутовой области – уже предыдущих и характеризовалась в основном мелкозернистыми илистыми песками. В лагуне на Зеленом мысе в силу значительной отгороженности от моря литораль наиболее узкая – не превышала 2–3 метров. Соле-

ность придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль–сентябрь) была высокой (22–25‰), за исключением района кутовой лагуны, примыкающей к Ершовскому озеру, где она снижалась до 15‰.

Видовой состав и общие показатели структуры сообщества. Всего в исследованных экосистемах встречено 52 вида зообентосных животных и 6 видов морских трав и водорослей (табл. 1). При этом наибольшего разнообразия достигали полихеты (19 видов), моллюски (10 видов брюхоногих и 5 видов двустворчатых) и ракообразные (6 видов), реже встречались иглокожие (1 вид) и асцидии (1 вид). Значительную роль в сообществе макрозообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида), что может свидетельствовать о некотором опреснении этих водоемов (табл. 1). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) и морская трава (*Zostera marina*) преимущественное развитие получали в нижней литорали и меньшее – в сублиторали. Надо отметить большее развитие зостеры и макрофитов в Ермолинской губе и меньшее в районе губы Кислой (особенно в лагуне, расположенной на выходе из кутовой области) (табл. 1). Промежуточное положение занимали лагуны Никольской губы и на Зеленом мысе.

В лагуне рядом с Ершовским озером обнаружено 17 сублиторальных и 16 нижнелиторальных видов беспозвоночных животных (всего 25 видов зообентосных организмов); в лагуне, расположенной немного мористее, на выходе из кутовой области губы Кислой, – 21 вид в сублиторали и 15 в нижней литорали (всего 28 видов), в лагунной экосистеме Ермолинской губы найдено 21 и 22 вида соответственно (всего 30), в Никольской губе – 16 в сублиторали и 14 в нижней литорали (всего 20 видов), а в лагуне на Зеленом мысе – 20 сублиторальных видов (табл. 1). Таким образом, в лагунах встречено примерно одинаковое количество видов, за исключением самой кутовой части губы Кислой, где число видов в нижней литорали было немного меньше, а также в Никольской губе (в сублиторали и в нижней литорали), вероятно, вследствие их большей опресненности и заиленности (табл. 1). Надо отметить, что во всех исследованных лагунах в сублиторали преобладал литорально-сублиторальный комплекс видов. Однако чем больше была связь лагуны с морем и чем ближе к морской акватории ее расположение, тем больше наблюдалось морских менее эвригалинных сублиторальных видов (в основном полихет, иглокожих, асцидий) (табл. 1). С другой стороны, чем сильнее была изолирована лагуна и, соответственно,

меньше была ее связь с морем и лагуна больше была подвержена опреснению и заилению, тем больше встречалось солоноватоводных и морских эвригалинных видов и меньше – морских менее эвригалинных видов. В этом ряду самой изолированной и, соответственно, менее опресненной и заиленной была лагуна, расположенная на выходе из кутовой области губы Кислой; более изолированы и зарегулированы лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы с обширной приливно-отливной полосой и соленым маршем, а также лагуны Никольской губы и Зеленого мыса (перечислены по степени закрытости от моря).

Интегральные показатели структуры сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) исследованных лагун преимущественно увеличивались от нижней литорали к сублиторали (табл. 2). Снижение общих показателей структуры сообщества в сублиторали вызвано значительным заилением дна этих водоемов и, как следствие, уменьшением плотности популяций или отсутствием видов, характерных для нижней литорали (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. saxatilis*, *Mya arenaria*, *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Arenicola marina*) при доминировании комплекса менее многочисленных и в основном менее эвригалинных видов (*M. balthica*, *L. littorea*, *Nereimyra punctata*, *Capitella capitata*, *Phyllodoce maculata*, *Harmothoe imbricata*, *A. marina*, *Crassikorophium bonnelli*, *Terebellides stroemi*, *Pectinaria koreni*, *Molgula griffithsii*).

В сублиторали наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а наименьшим – лагуна Никольской губы, промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, и лагуна на Зеленом мысе (табл. 2). В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области, в отличие от остальных экосистем больше было встречено морских менее эвригалинных видов – *P. koreni*, *Phyllodoce citrina*, *Sabellides octocirrata*, *Cryptonatica affinis*, *Caprella linearis*, *M. griffithsii* и др., а в более отгороженных от моря лагунах – солоноватоводных и морских эвригалинных видов (*M. balthica*, *M. edulis*, *L. littorea*, *H. ulvae*, *Tubificoides benedii*, *Chironomus salinarius* и др.) с тенденцией к увеличению по мере большего зарегулирования и, соответственно, опреснения и заиления (от лагуны возле Ершовского озера и лагуны на Зеленом мысе к лагунам Ермолинской и Никольской губ).

Таблица 1. Список видов макробентоса, встреченных в бентали (сублитораль и нижняя литораль) в лагуновых экосистемах Никольской губы, Ермолинской губы и кутового района губы Кислой летом 2013–2016, 2018 и 2019 гг.

Table 1. List of macrobenthos species found in the benthal (sublittoral and lower littoral) in the lagoon ecosystems of the Nikolskaya Inlet, Yermolinskaya Inlet, and the head of the Kislaya Inlet in the summer of 2013–2016, 2018 and 2019

Макробентос Macrobenthos	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet		Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet		Лагуна кутовой области возле Ершовского озера Lagoon of the head near Lake Yershovskoe		Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Lagoon at the outlet of the head		Лагуна на Зеленом мысе Lagoon of the Zelyoniy Cape	Тип питания Feeding type
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	
Зообентос/ Zoobenthos:										
кл. / cl. Polychaeta										
1. <i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	-	-	-	+	-	+	X
2. <i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	+	+	+	-	+	-	+	+	-	X
3. <i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863	-	-	+	+	-	-	+	-	-	Д
4. <i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	-	+	+	+	+	+	-	Г
5. <i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	+	-	+	-	+	+	Г
6. <i>Alitta (Nereis) virens</i> M. Sars, 1835	+	+	-	-	-	-	-	-	-	X
7. <i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	X
8. <i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1836)	-	-	-	+	-	-	-	-	+	ПС
9. <i>Micronephthys minuta</i> (Theel, 1879)	+	-	+	-	+	-	+	+	-	X
10. <i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	-	-	-	+	+	-	+	-	-	Д
11. <i>Pectinaria hyperborea</i> (Malmgren, 1866)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Д
12. <i>P. koreni</i> (Malmgren, 1866)	+	-	-	-	+	-	+	-	+	Д
13. <i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
14. <i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	-	+	+	-	+	-	+	X
15. <i>Ph. citrina</i> Malmgren, 1865	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X
16. <i>Polydora ciliata</i> (Johnston, 1838)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Д
17. <i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Д
18. <i>Pholoe minuta</i> (Fabricius, 1780)	-	-	-	-	-	-	+	-	+	X
19. <i>Sabellides octocirrata</i> (M. Sars, 1835)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Д
кл. / cl. Enteropneusta										
20. <i>Saccoglossus mereschkowskii</i> Wagner, 1885	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Г
кл. / cl. Oligochaeta										
21. <i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+	-	+	+	+	+	Д
22. <i>Paranais litoralis</i> (Müller, 1780)	-	+	-	+	-	-	-	-	-	Д
кл. / cl. Gastropoda										
23. <i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
24. <i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	X
25. <i>Littorina littorea</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	-	+	+	+	-	СО
26. <i>L. obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	СО
27. <i>L. saxatilis</i> (Olivi, 1792)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	СО
28. <i>Buccinum undatum</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	+	-	-	-	-	-	X
29. <i>Onoba aculeus</i> (Gould, 1841)	-	-	+	+	-	-	-	-	-	СО
30. <i>Lacuna neritoidea</i> Gould, 1840	-	-	-	+	-	-	-	-	-	СО
31. <i>Cylichnoides occultus</i> (Mighels & C. B. Adams, 1842)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	X
32. <i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin, 1791)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	X

Макробентос Macrobenthos	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet		Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet		Лагуна кутовой области возле Ершовского озера Lagoon of the head near Lake Yershovskoe		Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Lagoon at the outlet of the head		Лагуна на Зеленом мысе Lagoon of the Zelyoniy Cape	Тип питания Feeding type
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	
кл. / cl. Bivalvia										
33. <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	+	-	+	+	+	+	-	+	+	НС
34. <i>Limecola (Macoma) balthica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Д
35. <i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	+	+	+	-	+	+	ПС
36. <i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	ПС
37. <i>Astarte montagui</i> (Dillwyn, 1817)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	ПС
кл. / cl. Crustacea										
38. <i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1852	+	-	-	-	-	-	-	-	-	П
39. <i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer, 1842	-	-	+	-	+	-	+	-	-	Д
40. <i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	-	+	+	-	-	-	-	-	+	ПС
41. <i>Jaera albifrons</i> Leach, 1814	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Д
42. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Х
43. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius, 1793)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	П
кл. / cl. Asteroidea										
44. <i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	+	+	+	-	Х
кл. / cl. Ascidiacea										
45. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay, 1825)	-	-	-	-	-	-	+	-	+	НС
кл. / cl. Insecta										
46. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker, 1856	+	-	+	+	+	+	-	+	-	Д
47. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1915	-	+	+	+	-	+	-	+	+	Д
48. <i>Orthocladius saxicola</i> Kieffer, 1911	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Д
тип / type Nematelminthes										
49. <i>Priapulius caudatus</i> Lamarck, 1816	+	+	-	+	-	-	-	-	-	П
50. <i>Halicriptus spinulosus</i> von Siebold, 1849	-	-	+	+	-	-	-	-	-	П
тип / type Nemertini										
51. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston, 1828)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	Х
52. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller, 1774)	+	-	-	-	+	+	-	-	+	Х
Макрофиты (морские травы и водоросли): Macrophytes (sea grass and algae):										
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus, 1753	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing, 1843	+	+	+	+	+	+	-	+	+	
3. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus, 1753	-	-	+	+	+	+	+	-	-	
4. <i>Chorda tomentosa</i> Lyngbye, 1819	+	-	+	-	-	-	-	-	-	
5. <i>Fucus distichus</i> Linnaeus, 1767	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
6. <i>Aster tripolium</i> (Linnaeus, 1753)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	

Примечание. «+» – наличие вида, «-» – вид не найден. 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль. Здесь и в табл. 3: С, О – скобильщики, обгрызатели, НС – неподвижные сестонофаги, ПС – подвижные сестонофаги, Д – собирающие детритофаги (поверхностные детритофаги), Г – грунтоеды (безвыборочно заглатывающие грунт), Х – хищники, П – полифаги. Указан преобладающий тип питания.

Note. «+» – species has been registered; «-» – species not found. 1 – sublittoral, 2 – lower littoral. Here and in Table 3: С, О – scrapers, ectophagous; НС – sedentary sestonophages; ПС – mobile sestonophages; Д – collecting detritophages; Г – subsurface deposit feeders (randomly consuming the sediments); Х – predators; П – polyphagous. The prevailing type of food is indicated.

Таблица 2. Общие показатели структуры сообщества макрозообентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Table 2. General indices of the macrozoobenthos community structure in various lagoon ecosystems of the White Sea (Kandalaksha Bay)

Интегральные показатели структуры сообщества Integral indices of the community structure	Районы исследования Studied areas	
	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet	Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
	3,8* ± 0,5**	5,5* ± 0,7**
	569 ± 98	2074 ± 869
	24,7 ± 7,0	45 ± 14
	1,4 ± 0,2	1,5 ± 0,2
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
	6,0 ± 0,7	9,0 ± 1,5
	4244 ± 1956	9571 ± 2017
	170 ± 97	2908 ± 2567
	1,5 ± 0,2	1,1 ± 0,3
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Лагуна, расположенная в кустовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером Lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe	Лагуна, расположенная на выходе из кустовой области Кислой губы Lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
	5,2 ± 0,8	8,5 ± 0,9
	1046 ± 282	2450 ± 359
	104 ± 50	127 ± 26
	1,8 ± 0,3	2,1 ± 0,2
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
	8,5 ± 0,7	8,8 ± 0,3
	16309 ± 2313	9526 ± 4294
	1176 ± 379	113 ± 14
	1,0 ± 0,2	1,6 ± 0,4
<i>S</i> <i>N</i> , экз./м ² <i>B</i> , г/м ² <i>H_N</i>	Лагуна на Зеленом мысе в кустовой области Кислой губы Lagoon of the Zelyoniy Cape in the head of the Kislaya Inlet	
	Сублитораль Sublittoral	
	5,6 ± 0,6	
	4164 ± 686	
	79,5 ± 25,1	
	1,6 ± 1,1	

Примечание. * – среднее, ** – стандартная ошибка. *S* – число видов, *N* – общая плотность, *B* – общая биомасса, *H_N* – индекс Шеннона по плотности популяций.

Note. * – average values, ** – standard error. *S* – number of species, *N* – total density, *B* – total biomass, *H_N* – Shannon index for population density.

В литоральной полосе общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие), в отличие от сублиторали, увеличивались от менее зарегулированных и открытых экосистем (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым (лагуна кута губы Кислой рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы) (табл. 2).

Надо отметить, что значительное зарегулирование губы Никольской и лагуны на Зеленом мысе приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей биомассы популяций сообщества макробентоса (табл. 2). Что касается плотности популяций, то в лагуне на Зеленом мысе в сублиторали сохраняется относительно высокая плотность популяций мелких видов беспозвоночных животных (*H. ulvae*, *T. benedii*, *Limecola balthica*), а в лагуне Никольской губы, наиболее заиленной и мелководной, наблюдается снижение не только показателей видового разнообразия и биомассы сообщества, но и плотности популяций (особенно в сублиторали) (табл. 2).

Пространственная структура сообществ (сходство станций). При анализе дендрограмм сходства макробентосных сообществ нижней литорали и сублиторали (на основе индекса Пианки по средним показателям биомассы популяций) исследованных лагун (рис. 2) выявилось высокое сходство сублиторальных

сообществ макробентоса всех лагун (1–4) и сообщества нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), а также сообществ нижней литорали (лагуна рядом с Ершовским озером и лагуна Ермолинской губы) (7 и 8) и сублиторального макробентоса Никольской губы (5) при низком сходстве этих двух групп (в основном сублиторальных и литоральных) между собой (рис. 2). Сообщество нижней литорали Никольской губы (9) с обедненной макрофауной не было сходно ни с одним из рассмотренных выше сообществ макробентоса. Таким образом, выделяются сообщества сублиторали лагун вместе с нижней литоралью самой открытой лагуны (лагуна на выходе из кутовой области Кислой губы) (3–2) и сообщества нижней литорали вместе с сублиторалью самой закрытой и заиленной лагуны Никольской губы (5–8) (рис. 2).

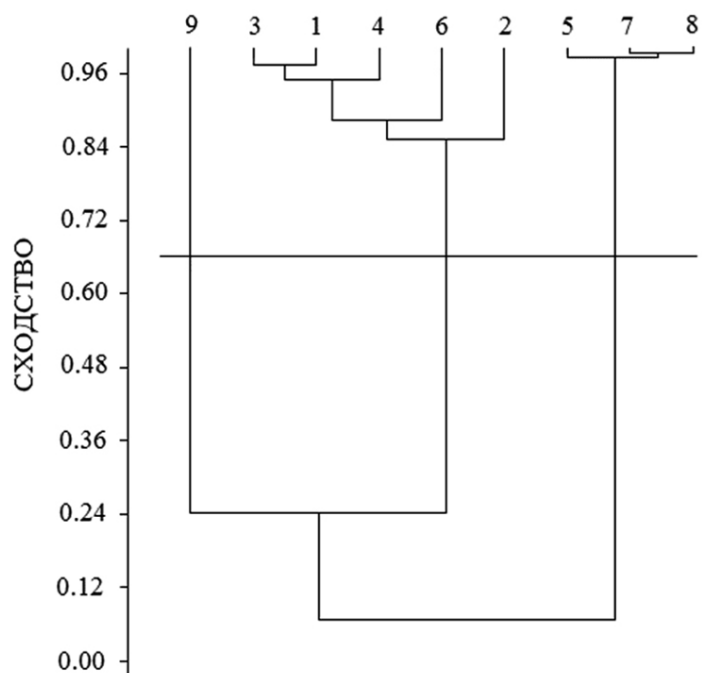
Сублиторальное сообщество Никольской губы (5), в значительной степени представленное литоральными видами (моллюсками *M. balthica*, *H. ulvae*, *M. edulis*, полихетами *Scoloplos armiger*, олигохетами *Tubificoides benedii*), было более сходным с литоральными сообществами исследованных лагун, чем с сублиторальными (рис. 2, табл. 1). В то время как сообщество нижней литорали лагуны, расположенной на выходе из кутовой области губы Кислой (6), было более сходным с сублиторальными сообществами (рис. 2, табл. 1). Таким образом, проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в структуре литоральных

Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ по биомассе макробентоса (индекс Пианки).

1, 6 – сообщество сублиторали (1) и нижней литорали (6) лагуны, расположенной на выходе из кутовой области Кислой губы; 2, 7 – сообщество сублиторали (2) и нижней литорали (7) кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером; 4, 8 – сообщество сублиторали (4) и нижней литорали (8) лагуны Ермолинской губы; 5, 9 – сообщество сублиторали (5) и нижней литорали (9) лагуны Никольской губы. Горизонтальной линией показан уровень значимого сходства

Fig. 2. Dendrogram of communities similarity by macrobenthos biomass (Pianka's index).

1, 6 – community of the sublittoral (1) and lower littoral (6) of the lagoon, located at the outlet of the head of the Kislaya Inlet; 2, 7 – community of the sublittoral (2) and lower littoral (7) of the head of the Kislaya Inlet near Lake Yerzhovskoe; 4, 8 – community of the sublittoral (4) and lower littoral (8) of the lagoon of the Yermolinskaya Inlet; 5, 9 – community of the sublittoral (5) and lower littoral (9) of the lagoon of the Nikolskaya Inlet. The horizontal line shows the level of significant similarity



и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией.

Интеграция видов в сообществе макробентоса. Проведенный аналогичный кластерный анализ по видам (на основе биомасс популяций) позволил выделить 9 групп видов, различающихся своим распространением (рис. 3). Надо отметить, что многие виды в той или иной мере встречались во всех лагунах. Первый (7–10) и девятый (5–26) комплексы видов были распространены в основном в Никольской губе (в нижней литорали и сублиторали соответственно), второй (15–39) – в сублиторали лагуны на Зеленом мысе, третий (11–34) и седьмой (16–22) – в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой (в сублиторали и нижней литорали

соответственно), четвертый (31–36) и шестой (4–1) – в лагуне самого кута губы Кислой рядом с Ершовским озером (в сублиторали и в нижней литорали соответственно), пятый (17–2) и восьмой (3–30) – в Ермолинской губе (в сублиторали и нижней литорали соответственно) (рис. 3). Таким образом, первый (7–10), шестой (4–1), седьмой (16–22) и восьмой (3–30) комплексы видов преимущественное развитие получали в основном в нижней литорали, а второй (15–39), третий (11–34), четвертый (31–36), пятый (17–2) и девятый (5–26) комплексы предпочитали главным образом сублиторальные местообитания (рис. 3).

Проведенный анализ пространственной структуры сообществ макробентоса свидетельствует о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными

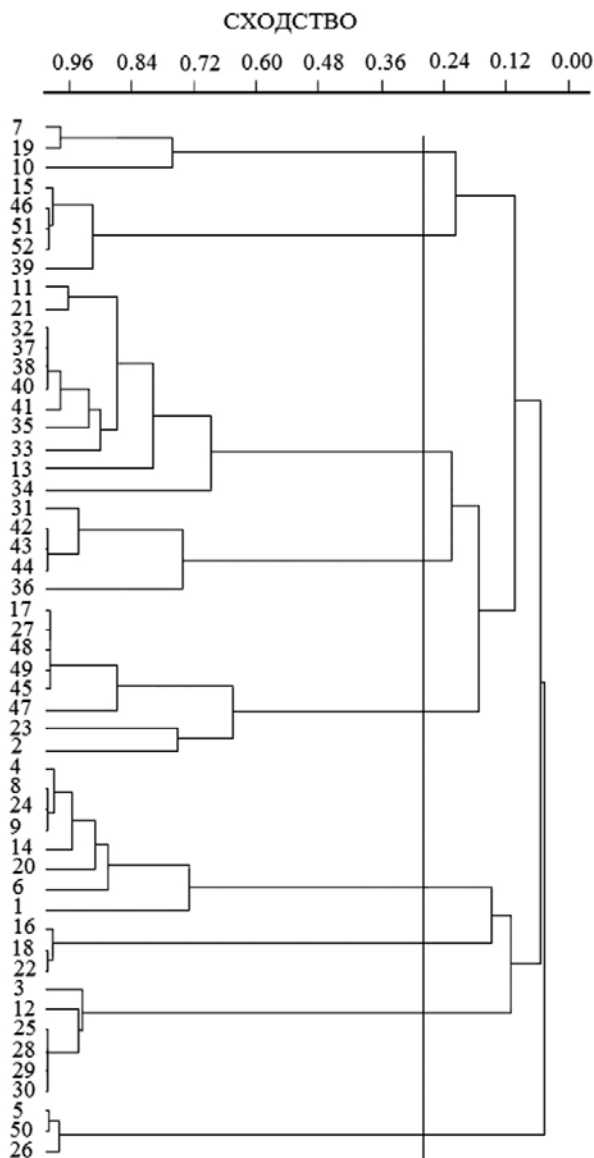


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов (индекс Пианки) по биомассе макробентоса в исследованных лагунах. Вертикальной линией показан уровень значимого сходства.

Fig. 3. Dendrogram of species similarity (Pianka's index) by macrobenthos biomass in the studied lagoons. The vertical line shows the level of significant similarity.

- 1 – *Hydrobia ulvae*, 2 – *Macoma balthica*, 3 – *Littorina littorea*, 4 – *Mya arenaria*, 5 – *Alitta virens*, 6 – *Tubificoides benedii*, 7 – *Paranais litoralis*, 8 – *Littorina saxatilis*, 9 – *Littorina obtusata*, 10 – *Chironomus salinarius*, 11 – *Pygospio elegans*, 12 – *Mytilus edulis*, 13 – *Scoloplos armiger*, 14 – *Lineus gesserensis*, 15 – *Fabricia sabella*, 16 – *Arenicola marina*, 17 – *Cladotanytarsus mancus*, 18 – *Jaera albifrons*, 19 – *Amphiporus lactifloreus*, 20 – *Asterias rubens*, 21 – *Nereimyra punctata*, 22 – *Pectinaria hyperborea*, 23 – *Micronephthys minuta*, 24 – *Eteone longa*, 25 – *Halicryptus spinulosus*, 26 – *Priapulus caudatus*, 27 – *Onoba aculeus*, 28 – *Buccinum undatum*, 29 – *Cylichnoides occultus*, 30 – *Lacuna neritoidea*, 31 – *Terebellides stroemi*, 32 – *Caprella linearis*, 33 – *Pontoporeia femorata*, 34 – *Phyllodoce maculata*, 35 – *Harmothoe imbricata*, 36 – *Pectinaria koreni*, 37 – *Phyllodoce citrina*, 38 – *Sabellides octocirrata*, 39 – *Pholoe minuta*, 40 – *Cryptonatica affinis*, 41 – *Molgula griffithsii*, 42 – *Saccoglossus mereschkowskii*, 43 – *Cylichna alba*, 44 – *Nicania montagui*, 45 – *Crassikorophium bonellii*, 46 – *Polydora ciliata*, 47 – *Capitella capitata*, 48 – *Musculus laevigatus*, 49 – *Atylus carinatus*, 50 – *Gammarus duebeni*, 51 – *Orthocladus saxicola*, 52 – *Heteromastus filiformis*

видовыми комплексами живых организмов, а также о близости видового состава лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами. Соответственно, в сублиторали мы наблюдаем постепенное уменьшение морских менее эвригалинных видов, встреченных на выходе из кутовой области губы Кислой (полихет *S. octocirrata*, *Pholoe minuta*, *Ph. citrina*, морских звезд *Asterias rubens*, асцидий *Molgula tiffithsii*), и их постепенную замену на более эвригалинные и эвритопные виды, доминирующие в лагунах Ермолинской и Никольской губ, а также в лагуне Зеленого мыса (моллюсков *H. ulvae*, *M. balthica*, *M. arenaria*, *M. edulis*, полихет *A. marina*, олигохет *T. benedii*, *Paranais litoralis*).

В приливно-отливной полосе в более открытых и, соответственно, морских экосистемах (лагуна Кислой губы, расположенная на выходе из кутовой области) наблюдалось заселение нижних горизонтов литорали морскими менее эвригалинными видами, и, напротив, в менее морских и более отгороженных от моря лагу-

нах – заселение нижней литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером, и особенно лагуны Ермолинской и Никольской губ).

Трофическая структура сообщества.

Трофическая структура сублиторальных сообществ характеризуется сходной структурой – везде преобладала группа собирающих детритофагов (*M. balthica*, *P. koreni*, *Pontoporeia femorata*, *T. stroemi*, *H. ulvae*) с тенденцией к увеличению от более открытых лагун (лагуны кутовой области Кислой губы: возле Ершовского озера и на выходе из кутовой области) к более отгороженным от моря лагунам (лагуны Ермолинской губы, Никольской губы и Зеленого мыса) (табл. 3). При этом в наиболее отгороженной от моря лагуне на Зеленом мысе группировка собирающих детритофагов (*M. balthica*, *H. ulvae*) достигала 94 % (табл. 3).

Таблица 3. Трофическая структура сообщества макрозообентоса в различных лагунных экосистемах Белого моря (Кандалакшский залив)

Table 3. Trophic structure of the macrozoobenthos community in various lagoon ecosystems of the White Sea (Kandalaksha Bay)

Трофические группы (в % от общей биомассы сообщества) Trophic groups (percent- age of total biomass of the community)	Районы исследования Studied areas	
	Лагуна Никольской губы Lagoon of the Nikolskaya Inlet	Лагуна Ермолинской губы Lagoon of the Yermolinskaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
С, О	0	0
НС	0	3,8 ± 1,9
ПС	0	1,0 ± 0,9
Д	63,6 ± 11,6	64,1 ± 8,8
Г	1,8 ± 1,5	1,1 ± 0,8
Х	31,8 ± 11,3	24,8 ± 9,6
П	2,8 ± 1,8	5,2 ± 4,9
	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
С, О	10,0 ± 5,4	23,8 ± 10,3
НС	16,5 ± 8,9	53,3 ± 12,1
ПС	0,3 ± 0,2	0
Д	52,3 ± 11,7	22,4 ± 7,0
Г	1,0 ± 0,6	0,1 ± 0,1
Х	19,9 ± 10,4	0,3 ± 0,2
П	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1

Трофические группы (в % от общей биомассы сообщества) Trophic groups (percent- age of total biomass of the community)	Районы исследования Studied areas	Районы исследования Studied areas
	Лагуна, расположенная в кутовой области Кислой губы возле Ершовского озера Lagoon in the head of the Kislaya Inlet near Lake Yershovskoe	Лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы Lagoon at the outlet of the head of the Kislaya Inlet
	Сублитораль Sublittoral	Сублитораль Sublittoral
С, О	0	8,2 ± 8,2
НС	0,3 ± 0,3	6,6 ± 6,6
ПС	21,1 ± 13,8	0
Д	46,9 ± 14,4	57,2 ± 13,2
Г	17,5 ± 11,6	11,5 ± 7,8
Х	14,1 ± 8,2	16,5 ± 9,3
П	0	0
	Нижняя литораль Lower littoral	Нижняя литораль Lower littoral
С, О	2,1 ± 1,1	9,5 ± 3,1
НС	68,0 ± 12,9	3,6 ± 2,1
ПС	11,4 ± 7,0	3,2 ± 1,5
Д	17,0 ± 7,0	53,9 ± 14,1
Г	0,2 ± 0,2	19,0 ± 9,6
Х	1,3 ± 0,8	10,9 ± 6,3
П	0	0
	Лагуна на Зеленом мысе в кутовой области Кислой губы Lagoon of the Zelyoniy Cape in the head of the Kislaya Inlet	
	Сублитораль Sublittoral	
С, О	0	
НС	1,1 ± 0,7	
ПС	0,9 ± 0,7	
Д	94 ± 4	
Г	3,7 ± 3,7	
Х	0,1 ± 0,08	
П	0	

В нижней литорали, более подверженной приливно-отливному воздействию по сравнению с сублиторалью, было больше встречено неподвижных (*M. edulis*) и малоподвижных (*M. arenaria*) сестонофагов, а также скоблильщиков-обгрызателей (*L. littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы) (табл. 3). В наиболее открытой лагуне на выходе из кутовой области Кислой губы в нижней литорали в основном доминировали собирающие детритофаги (*M. balthica*, *H. ulvae*) и грунтоеды

(*A. marina*) (популяция неподвижных сестонофагов *M. edulis* в нижней литорали слабо представлена по причине сильного прибоя и подвижности грунта), а в более закрытой (от морского прибоя и течений) лагуне Никольской губы – в основном мелкие детритофаги *H. ulvae*, *P. litoralis* и *M. balthica* по причине значительного заиления дна этого водоема (табл. 3).

Заключение

В исследованных лагунных экосистемах было встречено 52 вида зообентосных животных и 6 видов морских трав и водорослей.

Наибольшего видового разнообразия достигали полихеты (19 видов), моллюски (10 видов брюхоногих и 5 видов двустворчатых) и ракообразные (6 видов). Значительную роль в сообществе макробентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и хирономиды (3 вида).

В сублиторали наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, где было больше встречено морских менее эвригалинных видов – *P. koreni*, *Ph. citrina*, *S. octocirrata*, *C. affinis*, *C. linearis*, *M. griffithsii*, а самыми низкими показателями характеризуется лагуна Никольской губы, где преобладали солоноватоводные и морские разной степени эвригалинности виды (*M. balthica*, *M. edulis*, *L. littorea*, *H. ulvae*, *T. benedii*, *Ch. salinarius*), промежуточное положение занимали лагуна Ермолинской губы, лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, и лагуна на Зеленом мысе (расположены по мере уменьшения общих показателей структуры сообщества).

В литоральной полосе общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторали увеличивались от менее зарегулированных и открытых экосистем (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым (лагуна кута губы Кислой рядом с Ершовским озером, лагуна Ермолинской губы). Значительное зарегулирование губы Никольской приводит к существенному уменьшению видового разнообразия и снижению общей плотности и особенно биомассы сообщества макробентоса. То есть общие показатели структуры сообщества макробентоса в литоральной полосе увеличиваются от открытых лагун к более закрытым до определенного предела; значительное зарегулирование лагуны приводит к сильному ее заилению или опреснению, что способствует снижению видового разнообразия, общей плотности и особенно биомассы сообщества.

Проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в видовой структуре литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса, а также об отличиях макробентосных сообществ лагунных экосистем с различным водообменом с внешней акваторией. Соответственно, в сублиторали наблюдается постепенное уменьшение морских менее эвригалинных видов (полихет *S. octocirrata*, *Ph. minuta*, *Ph. citrina*, морских звезд *A. rubens*, асцидий *M. griffithsii*) от открытых, менее отго-

роженных от моря лагун (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области губы Кислой) к более зарегулированным и закрытым лагунам (лагуны Ермолинской и Никольской губ, Зеленого мыса) с доминированием солоноватоводных и морских эвригалинных комплексов видов (моллюсков *H. ulvae*, *M. balthica*, *M. arenaria*, *M. edulis*, полихет *A. marina*, олигохет *T. benedeni*, *P. litoralis* и др.). В приливно-отливной полосе в более открытых и, соответственно, морских экосистемах (лагуна Кислой губы, расположенная на выходе из кутовой области) наблюдалось заселение нижних горизонтов литорали морскими менее эвригалинными видами, и наоборот, в менее морских и более отгороженных от моря лагунах – заселение нижних горизонтов литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером, и особенно лагуны Ермолинской и Никольской губ).

Трофическая структура макробентосных сообществ исследованных лагунных экосистем характеризуется сходной структурой – в сублиторали преобладала группа собирающих детритофагов (*M. balthica*, *P. koreni*, *P. femorata*, *T. stroemi*, *H. ulvae*) с тенденцией к увеличению от более открытых лагун (лагуны кутовой области Кислой губы: возле Ершовского озера и на выходе) к более отгороженным от моря лагунам (лагуны Ермолинской губы, Никольской губы и Зеленого мыса). В нижней литорали, более подверженной приливно-отливному воздействию по сравнению с сублиторалью, встречено больше неподвижных (*M. edulis*) и малоподвижных (*M. arenaria*) сестонофагов, а также скоблильщиков-обгрызателей (*L. littorea*) с тенденцией к увеличению группы неподвижных сестонофагов (*M. edulis*) в сторону умеренно отгороженных от моря лагун (лагуна возле Ершовского озера и лагуна Ермолинской губы).

Таким образом, наши исследования свидетельствуют, с одной стороны, о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными для них видовыми комплексами беспозвоночных животных, а с другой – подтверждают сходство видовой, пространственной и трофической структуры сообществ макробентоса в лагунах, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00206а).

Литература

Бурковский И. В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 285 с.

Комплексные исследования Бабыего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12) / Под общ. ред. В. О. Мокиевского, А. И. Исаченко, П. Ю. Дгебуадзе, А. Б. Цетлина. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2016. 243 с.

Лабай В. С. Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Известия ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144.

Лабай В. С., Атаманова И. А., Заварзин Д. С., Мотылькова И. В., Мухаметова О. Н., Никитин В. Д. Естественная история Сахалина и Курильских островов. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. Южно-Сахалинск: Сахалинский обл. краевед. музей, 2014. 208 с.

Сафьянов Г. А. Эстуарии. М.: Мысль, 1987. 190 с.

Столяров А. П. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133, № 2. С. 191–208.

Столяров А. П. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир: Калейдоскоп, 2017. 360 с.

Столяров А. П. Видовое разнообразие и трофическая структура сообществ макробентоса в лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 1. С. 3–12. doi: 10.31857/S0044513419080142

Столяров А. П., Мардашова М. В. Особенности структуры и разнообразия сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122, № 3. С. 18–27.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

Хлебович В. В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.

Angus S. Scottish saline lagoons: Impacts and challenges of climate change // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2017. Vol. 198, pt. B. P. 626–635. doi: 10.1016/j.ecss.2016.07.014

Basset A., Elliott M., West R. J., Wilson J. G. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2013. Vol. 132. P. 1–4. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.018

De Wit R. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change // Ecosystems

Biodiversity / Eds. O. Grillo, G. Venora. IntechOpen Publ., 2011. P. 29–42. doi: 10.5772/24995

Esteves F. A., Caliman A., Santangelo J. M., Guariento R. D., Farjalla V. F., Bozelli R. L. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management // Brazil. J. Biol. 2008. Vol. 68 (4). P. 967–981. doi: 10.1590/S1519-69842008000500006

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9.

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biol. Bull. Rev. 2015. Vol. 5, no. 6. P. 562–567. doi: 10.1134/S2079086415060031

Kjerfve B. Coastal lagoons // Coastal lagoon processes / Ed. B. Kjerfve. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 1994. P. 1–8.

Kristensen E., Delefosse M., Quintana C. O., Flindt M. R., Valdemarsen T. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries // Front. Mar. Sci. 2014. Vol. 1. P. 1–41. doi: 10.3389/fmars.2014.00041

Montagna P. A., Palmer T. A., Pollack J. B. Hydrological changes and estuarine dynamics. Springer Briefs in Environ. Science. Vol. 8. N.Y.: Springer, 2013. 94 p. doi: 10.1007/978-1-4614-5833-3

Morais G. C., Camargo M. G., Lana P. Intertidal assemblage variation across a subtropical estuarine gradient: how good conceptual and empirical models are? // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2016. Vol. 170. P. 91–101. doi: 10.1016/j.ecss.2015.12.020

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2141–2145. doi: 10.1073/pnas.71.5.2141

Shannon C. E. The mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, no. 9. P. 1019–1034. doi: 10.1134/S106235901709014X

Stolyarov A. P. Some features of the species, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon systems of the Ermolinskaya and Nikol'skaya inlets (Kandalaksha bay, the White sea) // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2019. Vol. 74, no. 3. P. 176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Поступила в редакцию 24.10.2021

References

Burkovskii I. V. Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem [Marine biogeocenology. The organization of communities and ecosystems]. Moscow: KMK, 2006. 285 p.

Khlebovich V. V. Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov [Critical salinity of biological processes]. Leningrad: Nauka, 1974. 236 p.

Khlebovich V. V. Ekologiya osobi (oчерki fenotipicheskikh adaptatsii zhivotnykh) [Ecology of an individual

(essays on phenotypic adaptations of animals)]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2012. 143 p.

Kompleksnyye issledovaniya Bab'ego morya, poluizolirovannoi belomorskoi laguny: geologiya, gidrologiya, biota – izmeneniya na fone transgressii beregov [Comprehensive studies of the Babie More bay, a semi-isolated lagoon in the White Sea: Geology, hydrology, biota – changes against the background of coast transgression]. Trudy Belomorskoi biostantsii MGU [Proceed.

The White Sea Biol. Station MSU]. Vol. 12. Ed. V. O. Mokievsky, A. I. Isachenko, P. Yu. Dgebuadze, A. B. Tsetlin. Moscow: KMK, 2016. 243 p.

Labai V. S. Vidovoi sostav makrozoobentosa lagun o. Sakhalin [The species composition of macrozoobenthos in the lagoons of the Sakhalin Island]. *Izvestiya TINRO* [Proceed. Pacific Br. Russ. Federal Research Inst. Fisheries and Oceanography]. 2015. Vol. 183. P. 125–144.

Labai V. S., Atamanova I. A., Zavarzin D. S., Motyl'kova I. V., Mukhametova O. N., Nikitin V. D. Estestvennaya istoriya Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Vodoemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram [Natural history of Sakhalin and the Kuril Islands. Water bodies of the Sakhalin island: from the lagoons to the lakes]. Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalinskii obl. kraeved. muzei, 2014. 208 p.

Saf'yanov G. A. Estuarii [Estuaries]. Moscow: Mysl', 1987. 190 p.

Stolyarov A. P. Osobennosti strukturnoi organizatsii soobshchestva makrobentosa v estuariykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Peculiarities of the structural organization of the community of macrobenthos in an estuarine ecosystem (Kandalaksha Bay, White Sea)]. *Uspekhi sovrem. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2013. Vol. 133, no. 2. P. 191–208.

Stolyarov A. P. Estuarne ekosistemy Belogo morya [Estuarine ecosystems of the White Sea]. Vladimir: Kaleidoskop, 2017. 360 p.

Stolyarov A. P. Vidovoe raznoobrazie i troficheskaya struktura soobshchestv makrobentosa v lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Species diversity and trophic structure of macrobenthos communities in lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea)]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2020. Vol. 99, no. 1. P. 3–12. doi: 10.31857/S0044513419080142

Stolyarov A. P., Mardashova M. V. Osobennosti struktury i raznoobrazie soobshchestv makrobentosa v pribrezhnykh lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskii zaliv, Beloe more) [Features of the structure and diversity of macrobenthos communities in coastal lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White sea)]. *Byul. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser.]. 2017. Vol. 122, no. 3. P. 18–27.

Angus S. Scottish saline lagoons: Impacts and challenges of climate change. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2017. Vol. 198, pt. B. P. 626–635. doi: 10.1016/j.ecss.2016.07.014

Basset A., Elliott M., West R. J., Wilson J. G. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2013. Vol. 132. P. 1–4. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.018

De Wit R. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change. *Ecosystems*

Biodiversity. Eds. O. Grillo, G. Venora. IntechOpen Publ., 2011. P. 29–42. doi: 10.5772/24995

Esteves F. A., Caliman A., Santangelo J. M., Guariento R. D., Farjalla V. F., Bozelli R. L. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management. *Brazil. J. Biol.* 2008. Vol. 68 (4). P. 967–981. doi: 10.1590/S1519-69842008000500006

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4, no. 1. P. 1–9.

Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity. *Biol. Bull. Rev.* 2015. Vol. 5, no. 6. P. 562–567. doi: 10.1134/S2079086415060031

Kjerfve B. Coastal lagoons. *Coastal lagoon processes*. Ed. B. Kjerfve. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, 1994. P. 1–8.

Kristensen E., Delefosse M., Quintana C. O., Flindt M. R., Valdemarsen T. Influence of benthic macrofauna community shifts on ecosystem functioning in shallow estuaries. *Front. Mar. Sci.* 2014. Vol. 1. P. 1–41. doi: 10.3389/fmars.2014.00041

Montagna P. A., Palmer T. A., Pollack J. B. Hydrological changes and estuarine dynamics. *Springer Briefs in Environ. Science*. Vol. 8. N.Y.: Springer, 2013. 94 p. doi: 10.1007/978-1-4614-5833-3

Morais G. C., Camargo M. G., Lana P. Intertidal assemblage variation across a subtropical estuarine gradient: how good conceptual and empirical models are? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2016. Vol. 170. P. 91–101. doi: 10.1016/j.ecss.2015.12.020

Pianka E. R. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1974. Vol. 71. P. 2141–2145. doi: 10.1073/pnas.71.5.2141

Shannon S. E. The mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.

Stolyarov A. P. Peculiarities of the structure of and trends in the macrobenthos community of the Ermolinskaya bay lagoon ecosystem, Kandalaksha bay, White Sea. *Biol. Bull.* 2017. Vol. 44, no. 9. P. 1019–1034. doi: 10.1134/S106235901709014X

Stolyarov A. P. Some features of the species, spatial, and trophic structure of macrobenthos in the lagoon systems of the Ermolinskaya and Nikol'skaya inlets (Kandalaksha bay, the White sea). *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2019. Vol. 74, no. 3. P. 176–182. doi: 10.3103/S0096392519030106

Received October 24, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Столяров Андрей Павлович

ведущий научный сотрудник кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета, д. б. н. Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, Москва, Россия, 119234
эл. почта: macrobenthos@mail.ru
тел.: (499) 9392573

CONTRIBUTOR:

Stolyarov, Andrey

Lomonosov Moscow State University
1 Leninskiye Gory, 119234 Moscow, Russia
e-mail: macrobenthos@mail.ru
tel.: (499) 9392573

УДК 574.625

РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* В ВОДОЕМЫ КАРЕЛИИ

О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Проанализированы результаты рыбоводных работ в Республике Карелия по интродукции разных форм европейской ряпушки *Coregonus albula* из водоемов-доноров (Мунозеро, Уросозеро, Вендюрское, Онежское озеро) в водоемы-реципиенты (Урозеро, Вашозеро, Кончозеро, Пертозеро) с целью улучшения качественного состава ихтиофауны и повышения их рыбопродуктивности. Отмечено, что во всех озерах вселения ряпушка натурализовалась. Изучены ее биологические параметры в новых условиях обитания. Сравнительный анализ линейно-весового роста, плодовитости ряпушки показал, что во всех озерах, куда она вселялась, в настоящее время обитает ее крупная форма. В исследуемых озерах ряпушка образовала самовоспроизводящие популяции с высокой численностью и стала основным объектом рыбного промысла. Ранее в водоемах вселения существовал один поток веществ и энергии: бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы, в настоящее время добавился еще один: планктон – ряпушка – хищные рыбы. Разные формы ряпушки способствуют более полному использованию кормовых ресурсов озер.

Ключевые слова: водная экосистема; популяция; ряпушка; интродукция; натурализация; трофические связи.

O. P. Sterligova, N. V. Ilmast. RESULTS OF THE INTRODUCTION OF THE EUROPEAN VENDACE *COREGONUS ALBULA* IN KARELIA

The results of the introduction of various forms of the European vendace *Coregonus albula* from Karelia's donor lakes Munozero, Uroszero, Vendyurskoe, and Onega into recipient lakes Uroszero, Vashozero, Konchozero, and Pertozero in order to improve the composition and productivity of the fish fauna were analyzed. Vendace proved to have become naturalized in all the recipient lakes. Its biological parameters in the new habitats were studied. Comparative analysis of the length-weight growth and fecundity of vendace shows that all the lakes into which it was introduced are now inhabited by its large form. Vendace has formed highly abundant self-reproducing populations in all the lakes studied and has become a major target for commercial fishing. Previously, the recipient lakes exhibited only one flux of matter and energy: benthos – benthos-eating fish – predatory fish. Now, another one has developed: plankton – vendace – predatory fish. Due to the presence of different forms of vendace, food resources of the said lakes are utilized more fully.

Keywords: water ecosystem; population; vendace; introduction; naturalization; trophic links.

Введение

В северных водоемах на протяжении длительного времени наблюдается значительное сокращение запасов, падение численности и уловов ценных промысловых рыб [Решетников и др., 1982; Новоселов, 2000; Стерлигова и др., 2002, 2016; Кудерский, 2006; Ильмаст, 2012; Сидоров, Решетников, 2014; Тяп-тиргянов, 2016 и др.]. Это характерно и для внутренних водоемов Республики Карелия. Особенностью малых и многих средних озер республики является неблагоприятный для рыбного хозяйства состав их ихтиофауны. Для улучшения качественного состава и повышения рыбопродуктивности водоемов в Карелии проводились работы по интродукции ценных видов рыб [Кудерский, Сонин, 1968; Стерлигова, Ильмаст, 2010]. Процессы, связанные с появлением в экосистемах новых видов, принято называть «биологическими инвазиями» [Дгебуадзе, 2003]. В нашем случае под этим термином подразумевается распространение организмов, вызванное деятельностью человека (интродукция), что связано с намеренным завозом полезных организмов [Maclsaac et al., 2001; Биологические..., 2004]. В разные годы в водоемы республики завозили горбушу *Oncorhynchus gorbuscha*¹ и расселяли аборигенные виды: судака *Sander lucioperca*, палию *Salvelinus lepechini*, леща *Abramis brama* и корюшку *Osmerus eperlanus*. Результаты этих работ представлены в многочисленных публикациях [Стерлигова и др., 2009, 2016; Стерлигова, Ильмаст, 2010; Ильмаст, 2012 и др.]. В задачу наших исследований входило проанализировать работы по интродукции разных форм европейской ряпушки *Coregonus albula* в водоемы Карелии, где она ранее не обитала, изучить биологические показатели в новых условиях и провести ее сравнительный анализ с рыбой из донорских водоемов.

Материалы и методы

Сбор ихтиологического материала осуществляли разноячейными сетями в 2003–2019 гг. Лабораторную обработку рыбы проводили согласно методике И. Ф. Правдина [1966], с учетом рекомендаций Ю. С. Решетникова [1980] и М. В. Мины [1981]. В качестве регистрирующих структур для определения возраста рыб использовали чешую, жаберные крышки, отоциты [Дгебуадзе, Чернова, 2009].

Латинские названия рыб приводятся по книге «Рыбы заповедников России» [2010]. Объем собранного и обработанного материала составил 370 экземпляров ряпушки. Для сравнительного анализа биологических показателей рыб из других водоемов Карелии использовали литературные данные. Математическая обработка материала выполнена при помощи программы Microsoft Excel.

В Карелии с 1940 по 2000 г. крупную форму ряпушки из водоемов-доноров – Уросозеро, Мунозеро, Вендюрское – и мелкую из Онежского озера вселяли в озера Урозеро, Вашозеро, Кончозеро, Пертозеро. Выпуск производился икрой и личинками.

Лимнологическая характеристика водоемов вселения представлена в таблице 1. Озера расположены в южной части Карелии и принадлежат к бассейну Онежского озера. По площади водной поверхности относятся к малым водоемам; глубины, низкая концентрация биогенов, хорошее насыщение кислородом во все сезоны года и богатые кормовые ресурсы позволяют отнести все исследуемые водоемы к олиготрофному и мезотрофному типу и определить их как пригодные для обитания ряпушки [Colby et al., 1972; Китаев, 2007].

Результаты и обсуждение

Европейская ряпушка – широко распространенный вид в озерах и водохранилищах европейской части России. Северной границей ее обитания является озеро Имандра в Мурманской области [Смирнов, 1977], западной – Дания [Атлас..., 2002]. На востоке ареала (бассейн р. Печора) она встречается совместно с сибирской ряпушкой *Coregonus sardinella*, где образует гибридные формы [Берг, 1948; Решетников, 1980; Черняев, 2017].

В Карелии европейская ряпушка отмечена в 332 из 800 обследованных озер [Герд, 1949; Озера..., 2013]. В водоемах республики обитают три формы ряпушки: мелкая – в 270 озерах, крупная – в 60 и особо крупная – в двух. К последней форме принадлежат рипус – эндемик Ладожского озера и килец – эндемик Онежского озера [Покровский, 1953; Дятлов, 2002; Бабий, Сергеева, 2003]. Наличие особо крупной формы ряпушки можно рассматривать как результат эволюции северных экосистем по пути увеличения внутривидовых связей [Решетников, 1995]. Наличие разных форм ряпушки способствует более полному использованию

¹ Латинские названия видов даны по: [Стерлигова и др., 2016]

Таблица 1. Лимнологическая характеристика исследуемых озер [Рыжков и др., 2009; Озера..., 2013; наши данные]

Table 1. Limnological description of the studied lakes [Ryzhkov et al., 2009; Lakes..., 2013; our data]

Показатель Index	Озеро Lake			
	Урозеро L. Urozero	Вашозеро L. Vashozero	Кончозеро L. Konchozero	Пертозеро L. Pertozero
Координаты Coordinates	61°56'N, 34°06'E	62°10'N, 34°27'E	62°07'N, 34°04'E	62°11'N, 33°58'E
Высота над уровнем моря, м Height above sea level, m	43	114	37	44
Площадь водной поверхности, км ² Water surface area, km ²	13,4	5,6	40,0	12,8
Глубина средняя, м Average depth, m	12,0	3,0	9,5	14,8
Глубина наибольшая, м Maximum depth, m	36,0	12,0	26,0	40,0
Прозрачность, м Transparency, m	9,0	3,0	2,5	5,0
Цветность, град. Water color, degrees	3–4	14	11	12
Минерализация воды, мг/л Mineralization of water, mg/l	27	23	60	65
pH	7,0	7,0	7,0–7,6	7,4–7,6
Содержание O ₂ , % O ₂ content, %	90–100	82–100	93	95
Минеральный фосфор, мг/л Mineral phosphorus, mg/l	0,001	0,001	0,003	0,003
Суммарный азот, мг/л Total nitrogen, mg/l	0,02	0,04	0,04	0,04
Перманганатная окисляемость, мгO ₂ /л Permanganate oxidizability, mgO ₂ /l	2,5	4,9	6,7	5,8
Биомасса зоопланктона, г/м ³ Zooplankton biomass, g/m ³	0,6	2,0	1,1	1,2
Биомасса зообентоса, г/м ² Zoobenthos biomass, g/m ²	2,6	2,5	7,5	2,8
Рыбопродуктивность, кг/га Fish productivity, kg/ha	2,0	3,0	4,0	9,0
Число рыб, шт. Number of fish, pcs.	9	5	17	16

кормовых ресурсов пелагиали озер. В некоторых озерах отмечено совместное обитание мелкой и крупной форм ряпушки (Онежское, Ладожское, Топозеро, Умбозеро, Нюозеро, Толвоярви). В остальных водоемах, населенных крупной ряпушкой, мелкая форма отсутствует.

Крупная форма ряпушки подробно описана в монографии О. И. Потаповой [1978], в которой она предложила использовать ее для расселения в другие водоемы. Эта форма ряпушки населяет разнообразные по площади, глубинам, грунтам и гидрохимическому составу водоемы. Общая площадь озер Карелии с крупной формой ряпушки составляет 71 378 га с колебаниями от 26 до 9000 га. На озера с акваторией

50–500 га приходится 45%, озера с площадью 501–1000 га составляют 23%, 1001–5000 га – 22% и 6000–9000 га – 10%.

Наибольшая глубина варьирует в пределах 1,8–50 м, средняя – 1,3–14,7 м. Преобладают озера с максимальными глубинами до 15 м и средними до 5 м. Грунты самые разнообразные, от илистых до песчано-каменистых. Твердые грунты в прибрежной зоне (до 5–6 м глубины), свалы глубин и луды служат нерестилищами ряпушки. Прозрачность озер колеблется от 1 до 6–8 м (Мунозеро, Чужмозеро).

Озера, населенные крупной ряпушкой, относятся к эпитептермическому и метатермическому типам. Эпитептермические озера умеренной зоны

характеризуются устойчивой гомотермией в течение всего периода открытой воды. Только при интенсивном летнем прогревании поверхностных вод и штилевой погоде возникает стратификация с изменением температуры в 2–3 °С по всей глубине. Водная толща таких озер летом хорошо прогревается, а зимой донные отложения отдают тепло воде, в результате чего возникает обратная стратификация.

По гидрохимическому режиму озера также очень разнообразны. Они характеризуются нормальным насыщением вод кислородом (88–130%). Активная реакция воды в большинстве озер находится в пределах 6,6–7,5. Общая минерализация воды колеблется от 30 до 55 мг/л.

Большинство озер Карелии с крупной формой ряпушки имеют высокие количественные показатели зоопланктона (средняя биомасса превышает 0,7–1,0 г/м³), то есть в озерах хорошо развита кормовая база.

Места обитания ряпушки в озерах меняются посезонно и связаны с температурным режимом и кормовыми условиями. Согласно данным по неводным тоням, молодь ряпушки держится отдельно от половозрелой части популяции. Летние ее скопления обусловлены нагулом в центральных, открытых частях озер, осенние концентрации связаны с размножением в прибрежной зоне, когда температура воды понижается до 5–4 °С.

Разные формы ряпушки значительно отличаются по биологическим показателям. Средние размеры рипуса и кильца примерно одинаковые: 25–30 см и 200–300 г. Максимальный размер рипуса 46 см и масса 1200 г, кильца – 41 см и 900 г. Крупная форма ряпушки имеет среднюю длину 18–22 см, массу от 50 до 200 г, мелкая – соответственно 8,5–16,0 см и 6–25 г. Продолжительность жизни у кильца – 15–16 лет, у рипуса – 11–14 лет, у крупной и мелкой ряпушки – 5–6 лет (редко 9–10). Килец и рипус созревают в возрасте 3+–4+, крупная ряпушка – в 2+–3+, мелкая – в 1+, как самцы, так и самки. Очень редко, например в Сямозере, в нерестовой части популяции ряпушки отмечались половозрелые самцы в возрасте 0+, среди самок такого никогда не наблюдалось [Стерлигова и др., 2002, 2016]. Это явление можно объяснить хорошим ростом сеголеток. На связь между временем наступления половой зрелости и обеспеченностью пищей для рыб указывали и более ранние исследователи [Сальдау, 1956; Бушман, 1982; Zuromska, 1982].

Абсолютная плодовитость у рипуса варьирует в пределах 6000–87000 икринок, у киль-

ца – 7700–86000, у крупной ряпушки – 4200–17300 и у мелкой – 330–8000. Абсолютная плодовитость ряпушки в разных водоемах зависит от условий обитания, структуры популяции и темпа роста. Все формы ряпушки нерестятся на песчано-илистых грунтах. Период инкубации длится 6–7 месяцев. Вылупление личинок по срокам совпадает со временем вскрытия льда на озерах. Личиночная стадия составляет 40–45 дней.

По типу питания рипус и килец являются активными пелагическими хищниками, их взрослые особи потребляют молодь корюшки и других видов рыб [Дятлов, 2002; Бабий, Сергеева, 2003]. Крупные формы ряпушки питаются зоопланктоном и зообентосом. У мелких ее форм основным видом корма является зоопланктон с ведущими формами – *Bosmina coregoni*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus gracilis*. В короткие периоды вылета насекомых ряпушка переходит на питание ими (до 99% от веса пищевого комка) [Liso et al., 2011]. В течение всего вегетационного периода ряпушка наиболее активно питается при температуре воды 16–17 °С. С прогревом же поверхностного слоя воды до 22 °С отмечается снижение потребления пищи.

У крупной ряпушки обнаружено сравнительно небольшое число видов паразитов, и среди них нет патогенных для человека. Это позволяет рекомендовать ее для интродукции как икрой, личинками, так и производителями [Малахова, 1969; Потапова, 1978].

Способность ряпушки существовать в разнотипных водоемах определили значительные масштабы ее интродукции. Крупные и очень крупные формы ряпушки вселяли в водоемы России (Республика Карелия, Мурманская, Оренбургская, Воронежская области) и далеко за ее пределами (Киргизия, Казахстан, Грузия, Польша и Румыния).

Вашозеро. Первые ихтиологические исследования на озере проводились в 1930-х гг., в озере было отмечено 4 вида рыб: окунь *Percu fluviatilis*, ерш *Gymnocephalus cernuus*, щука *Esox lucius*, налим *Lota lota* [Новиков, 1959]. В настоящее время в озере обитает 5 видов рыб. В состав ихтиофауны водоема следует включить европейскую ряпушку, появившуюся в результате рыбоводных работ.

В 1933–1935 гг. в озеро было выпущено 370 тысяч личинок мелкой онежской ряпушки. Анализ результатов наших опытных уловов показал, что ряпушка в озере натурализовалась. Возраст выловленных рыб варьировал от 1+ до 6+, длина от 11,7 до 20,0 см (средняя 15,0), масса от 15 до 98 г (средняя 32 г) (табл. 2).

Абсолютная плодовитость колебалась в пределах 1950–10600 (в среднем 3900) икринок, отнесенная – 70–140 (в среднем 105) икр/г.

Сравнительный анализ данных по темпу роста и плодовитости показал, что в настоящее время ряпушка оз. Вашозера занимает промежуточное положение между ее крупной и мелкой формой. Вероятно, это связано с тем, что вселялась мелкая онежская ряпушка, однако в водоеме вселения показав-

тели кормовой базы рыб значительно выше (биомасса зоопланктона 2,0 г/м³), чем в материнском водоеме (биомасса зоопланктона 0,3 г/м³).

В указанном озере ряпушка при благоприятных условиях нагула, нереста и размножения достигла промысловой численности. С появлением в водоеме ряпушки, типичного планктофага, более полно стала использоваться кормовая база.

Таблица 2. Линейно-весовой рост разных форм ряпушки в исследуемых водоемах Карелии
Table 2. Linear-weight growth of various forms of vendace in the studied water bodies of Karelia

Озеро Lake	Возраст, лет Age, years						N
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
Длина (ас), см Length (ac), cm							
Онежское озеро ¹ Lake Onega ¹	11,0	12,7	13,0	14,8	15,7	–	300
Вашозеро ² Lake Vashozero ²	11,8	14,5	16,5	17,8	18,4	20,1	200
Урозеро ² Lake Urozero ²	17,0	19,2	21,5	22,6	24,0	–	170
Кончозеро ³ Lake Konchozero ³	20,0	21,8	23,2	24,0	25,5	–	61
Пертозеро ³ Lake Pertozero ³	18,3	19,7	21,7	22,8	23,6	–	70
Уросозеро ⁴ Lake Urosozero ⁴	21,0	22,7	25,4	25,6	27,0	–	1370
Мунозеро ⁴ Lake Munozero ⁴	17,3	19,1	21,1	22,5	–	–	525
Вендюрское ⁴ Lake Vendyurskoe ⁴	16,8	19,0	20,5	22,0	23,0	–	910
Масса, г Mass, g							
Онежское озеро ¹ Lake Onega ¹	9	18	21	269	32	–	300
Вашозеро ² Lake Vashozero ²	16	26	42	54	64	98	200
Урозеро ² Lake Urozero ²	36	60	70	90	140	–	170
Кончозеро ³ Lake Konchozero ³	64	83	106	138	168	–	61
Пертозеро ³ Lake Pertozero ³	70	78	89	100	123	–	70
Уросозеро ⁴ Lake Urosozero ⁴	102	140	157	187	231	–	1370
Мунозеро ⁴ Lake Munozero ⁴	45	62	84	110	–	–	525
Вендюрское ⁴ Lake Vendyurskoe ⁴	41	68	96	116	120	–	910

Примечание. Данные по: ¹ Александров и др., 1959; ² наши данные; ³ Рыжков и др., 2009; ⁴ Потапова, 1978.

Note. Data after: ¹ Aleksandrov et al., 1959; ² our data; ³ Ryzhkov et al., 2009; ⁴ Potapova, 1978.

Урозеро. Рыбное население озера в 1960-х гг. насчитывало 6 видов рыб: корюшка *Osmerus eperlanus*, щука, плотва *Rutilus rutilus*, налим, ерш, окунь. В настоящее время в озере обитает 9 видов рыб. В состав ихтиофауны водоема следует включить уклейку *Alburnus alburnus*, русского подкаменщика *Cottus koshewnikowi* и ряпушку, которая появилась в результате рыбоводных работ. Два первых вида, вероятно, обитали в водоеме и ранее, однако не были отмечены. В наших опытных уловах отсутствовала корюшка. Самым многочисленным видом в озере всегда был окунь, в настоящее время к нему добавилась еще и интродуцированная ряпушка.

В разные годы (1973, 1982, 1986, 1987, 1991, 1996–1999 гг.) в оз. Урозеро сотрудники Карельской производственной акклиматизационной станции вселили 26 млн личинок крупной ряпушки. Посадочный материал завозили из озер Вендюрское и Мунозеро. Получен положительный результат от ее интродукции в Урозеро.

В опытных уловах возрастной состав ряпушки был представлен особями 1+ – 5+ длиной от 17 до 24 см и массой от 36 до 140 г (табл. 2). Половозрелой ряпушка становится в возрасте 1+ – 2+. Нерестится осенью на глубинах 10–25 м. По линейно-весовым показателям вселенная ряпушка идентична таковой из водоемов-доноров (табл. 2). В питании ряпушки Урозера доминировали бентосные организмы.

Крупная форма ряпушки успешно натурализовалась в водоеме и достигла промысловой численности. Урозеро пополнилось новым ценным видом рыб.

Кончозеро. В первой половине XX века в озере было отмечено 13 видов рыб [Чернов, 1927]. В 1950 гг. – 16 видов: сиг *Coregonus lavaretus*, корюшка, плотва, окунь, уклейка *Alburnus alburnus*, лещ *Abramis brama*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, голец усатый *Noemacheilus barbatulus*, щука, налим, щиповка *Cobitis taenia*, ерш, колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus*, колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*, русский подкаменщик *Cottus koshewnikowi* [Александров и др., 1959]. В настоящее время к этому списку необходимо добавить ряпушку.

В 1970-х гг. в Кончозеро вселено 2,5 млн личинок крупной ряпушки из озер Уросозеро и Мунозеро. В водоеме ряпушка натурализовалась. По линейно-весовому росту она близка к ряпушке из донорских водоемов (табл. 2). Нерест происходит в конце октября – начале ноября на глубинах 5–6 м в прибрежной зоне.

В отличие от других водоемов вселения промысловый запас ряпушки в Кончозеро оказался низким, чаще всего она встречается в северной и средней части озера.

Пертозеро. Первые ихтиологические исследования на озере проведены в 1950-х гг., в водоеме было отмечено 14 видов рыб с преобладанием сига *Coregonus lavaretus*, щуки, плотвы и окуня [Мельянцев, 1956]. Многочисленными видами являлись корюшка, уклейка, ерш и налим. Остальные виды – форель *Salmo trutta*, красноперка, щиповка, голец *Barbatula barbatula*, русский подкаменщик и трехиглая колюшка – встречались единичными экземплярами.

По нашим данным и сведениям Л. П. Рыжкова с соавторами [2009], в озере обитает 17 видов рыб. В состав рыбного населения добавлены лещ, елец *Leuciscus leuciscus* и ряпушка. Первые два вида очень малочисленные и, вероятно, ранее в водоеме не были обнаружены. Ряпушка в озере отсутствовала и появилась в результате рыбоводных работ.

Работы по вселению в Пертозеро личинок крупной ряпушки проводились в 1954 и 1966 гг. В озеро было выпущено 1,5 млн личинок ряпушки из озер Уросозеро и Мунозеро. Далее в период с 1983 по 2000 г. выпущено еще 30 млн личинок. В настоящее время в водоеме сформировалась популяция крупной ряпушки.

В опытных уловах отмечалась ряпушка в возрасте от 1+ до 5+, длиной от 18,3 до 25,0 см, массой от 60 до 195 г. Сравнительный анализ показал, что по линейно-весовому росту она ближе к крупной ряпушке оз. Мунозера (табл. 2). Благоприятные условия обитания, богатая кормовая база, значительное наличие мест для нагула, нереста и слабое эвтрофирование Пертозера способствовали натурализации в нем крупной ряпушки. Она образовала многочисленную промысловую популяцию, которая с 1990 по 2000 г. являлась основой для проведения работ по интродукции ряпушки в водоемы как Карелии, так и России.

Заключение

Таким образом, анализ рыбоводных работ в Карелии свидетельствует о получении положительного результата по интродукции разных форм ряпушки в водоемы Карелии (Вашозеро, Урозеро, Кончозеро, Пертозеро) – во всех озерах вселения она натурализовалась. Результаты исследований показали, что преднамеренная интродукция объекта рыболовства

привела к пополнению рыбного населения этих озер ценным промысловым видом рыб, способствующим более полному использованию кормовых ресурсов водоемов.

С вселением ряпушки изменилась структура трофических связей в озерах. В настоящее время в них существует два потока веществ и энергии: бентос – рыбы-бентофаги – хищные рыбы и планктон – ряпушка – хищные рыбы.

На примере исследованных озер можно отметить, что малые водоемы Карелии, особенно при улучшении качественного состава ихтиофауны, являются перспективными для развития любительского, спортивного рыболовства и туризма.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0081).

Литература

- Александров Б. М., Беляева К. И., Дмитренко Ю. С., Покровский В. В., Смирнов А. Ф., Урбан В. В. Онежское озеро // Озера Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. С. 86–135.
- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Бабий А. А., Сергеева Т. И. Крупная ряпушка – килец *Coregonus albula* Онежского озера // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 23, № 3. С. 345–351.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Наука, 1948. Т. 1. 466 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущая. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Бушман Л. Г. Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 34–62.
- Герд С. В. Некоторые зоогеографические проблемы изучения рыб Карелии // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Вып. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Фин. ССР, 1949. С. 100–115.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: II Междунар. симп. Борок, 2003. С. 26–34.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 315 с.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Ильмаст Н. В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А. Н. Северцова, 2012. 44 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Кудерский Л. А. Изменения в региональных ихтиофаунах водоемов европейской части России в результате антропогенных влияний // Тр. ГосНИОРХ. 2006. Т. 2, вып. 331. С. 159–194.
- Кудерский Л. А., Сонин В. П. Обогащение ихтиофауны внутренних водоемов Карелии // Тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1968. Т. 5, вып. 1. С. 310–314.
- Малахова Р. П. Паразитофауна крупной ряпушки «маточных» водоемов Вохтозерской группы озер // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1969. С. 11–22.
- Мина М. В. Задачи и методы изучения роста рыб в природных условиях // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 177–195.
- Мельянец В. Г. Возможности рыбохозяйственного использования Кончезерской группы озер // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Вып. 5. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1956. С. 96–102.
- Новиков П. И. Озеро Вашозеро // Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. С. 312–318.
- Новоселов А. П. Современное состояние рыбной части сообщества в водоемах Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2000. 50 с.
- Озера Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
- Покровский В. В. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд. Карело-Фин. ССР, 1953. 107 с.
- Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula*. Л.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35, № 2. С. 156–174.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Рыбы в заповедниках России. В 2-х т. / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- Рыжков Л. П., Лобкова Н. А., Полина Е. Г. и др. Экосистемы озер Кончезерской группы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2009. 193 с.
- Сальдау М. П. О пищевом значении бентоса и планктона для рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. 1956. Т. 38. С. 66–74.
- Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. Лососеобразные рыбы водоемов Европейского Северо-Востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с.
- Смирнов А. Ф. Рыбы оз. Имандра // Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск: ПГУ, 1977. С. 56–76.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таеж-

ных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 85–91.

Стерлигова О. П., Рюкшиев А. А., Ильмаст Н. В. Результаты рыбоводных работ по расселению судака *Sander lucioperca* в водоемы Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 40, № 4. С. 558–561.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайн С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 120 с.

Тяптиргянов М. М. Изменение рыбного населения пресноводных водоемов Якутии в условиях антропогенного загрязнения. М.: Полиграф Плюс, 2016. 308 с.

Чернов В. К. Данные по ихтиофауне озер, расположенных в районе Бородинской пресноводной биологической станции // Труды Бородинской пресноводной биологической станции. 1927. Т. 5. С. 211–224.

References

Aleksandrov B. M., Belyaeva K. I., Dmitrenko Yu. S., Pokrovskii V. V., Smirnov A. F., Urban V. V. Onezhskoe ozero [Lake Onega]. *Ozera Karelii* [Lakes of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. P. 86–135.

Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of freshwater fish of Russia]. Ed. Yu. S. Reshetnikova. Moscow: Nauka, 2002. 379 p.

Babii A. A., Sergeeva T. I. Krupnaya ryapushka – kilets *Coregonus albula* Onezhskogo ozera [Large vendace – killet *Coregonus albula* of Lake Onega]. *Voprosy ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 2003. Vol. 23, no. 3. P. 345–351.

Berg L. S. Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran [Fish of fresh waters of the USSR and neighboring countries]. Moscow: Nauka, 1948. Vol. 1. 466 p.

Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Eds A. F. Alimov, N. G. Bogutskaya. Moscow: KMK, 2004. 436 p.

Bushman L. G. Izmeneniya v strukture i produktsii zooplanktona [Changes in the structure and production of zooplankton]. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofiruemogo vodoema* [Changes in the structure of the fish population of an eutrophic reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. P. 34–62.

Chernov V. K. Dannye po ikhtiofaune ozer, raspolzhenykh v raione Borodinskoj presnovodnoj biologicheskoi stantsii [Data on the ichthyofauna of lakes located in the area of the Borodino freshwater biological station]. *Trudy Borodinskoj presnovodnoj biol. stantsii* [Proceed. of the Borodinskaya Freshwater Biol. Station]. 1927. Vol. 5. P. 211–224.

Chernyaev Zh. A. Vosproizvodstvo sigovykh ryb [Whitefish reproduction]. Moscow: KMK, 2017. 330 p.

Dgebuadze Yu. Yu. Natsional'naya strategiya, sostoyanie, tendentsii, issledovaniya, upravlenie i priorityety

Черняев Ж. А. Воспроизводство сиговых рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 330 с.

Colby P. J., Spangler G. S., Hurley D. A., McCombie A. M. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish Res. Board Canada. 1972. Vol. 29. P. 975–983. doi: 10.1139/f72-141

Maclsaac H. J., Grigorovich I. A., Ricciardi A. Reassessment of species invasions concepts: the Great lake basin as a model // Biol. Invasion. 2001. Vol. 3. P. 405–406. doi: 10.1023/A:1015854606465

Liso S., Gjeland R. Ø., Reshetnikov Y. S., Amundsen P.-A. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula* // J. Fish Biol. 2011. Vol. 78. P. 332–337. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x

Zuromska H. Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* (L.) and *C. lavaretus lavaretus* (L.) in two Masurian lakes // Arch. Hydrobiol. 1982. Vol. 29. P. 29–69.

Поступила в редакцию 08.10.2021

v otnoshenii invazii chuzherodnykh vidov na territorii Rossii [National strategy, state, trends, research, management and priorities in relation to invasions of alien species on the territory of Russia]. *Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike: II Mezhdunar. simp.* [Invasions of alien species in the Holarctic: II Int. symp.]. Borok, 2003. P. 26–34.

Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O. F. Cheshuya kostistykh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura [Bony fish scales as a diagnostic and recording structure]. Moscow: KMK, 2009. 315 p.

Dyatlov M. A. Ryby Ladozhskogo ozera [Fish of Lake Ladoga]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002. 281 p.

Gerd S. V. Nekotorye zoogeograficheskie problemy izucheniya ryb Karelii [Some zoogeographic problems of studying fish in Karelia]. *Prirod. resursy, istoriya i kul'tura Karelo-Finskoi SSR* [Natural resources, history and culture of the Karelo-Finnish SSR]. Iss. 2. Petrozavodsk: Gos. Izd-vo Karelo-Fin. SSR, 1949. P. 100–115.

Il'mast N. V. Rybnoe naselenie presnovodnykh ekosistem Karelii v usloviyakh ikh khozyaistvennogo osvoeniya [Fish population of freshwater ecosystems in Karelia in terms of their economic development]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2012. 44 p.

Kitaev S. P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 395 p.

Kuderskii L. A. Izmeneniya v regional'nykh ikhtiofaunakh vodoemov Evropeiskoi chasti Rossii v rezul'tate antropogennykh vliyaniy [Changes in regional ichthyofaunas of water bodies of the European part of Russia as a result of anthropogenic influences]. *Tr. Nil ozer. i rech. ryb. khoz-va* [Proceed. National Research Inst. Lake and River Fisheries]. 2006. Vol. 2, iss. 331. P. 159–194.

Kuderskii L. A., Sonin V. P. Obogashchenie ikhtiofauny vnutrennikh vodoemov Karelii [Enrichment of the ichthyofauna of inland water bodies of Karelia]. *Tr. Nil ozer. i rech. ryb. khoz-va* [Proceed. National Research Inst. Lake and River Fisheries]. 1968. Vol. 5, iss. 1. P. 310–314.

Malakhova R. P. Parazitofauna krupnoi ryapushki «matochnykh» vodoemov Vokhtozerskoi gruppy ozer [Parasite fauna of large vendace of “mother” reservoirs of the Vokhtozero group of lakes]. *Voprosy ekol. zhivotnykh* [Issues of Animal Ecol.]. Petrozavodsk, 1969. P. 11–22.

Mina M. V. Zadachi i metody izucheniya rosta ryb v prirodnykh usloviyakh [Tasks and methods of studying the growth of fish in natural conditions]. *Sovr. probl. ikhtiol.* [Modern Probl. Ichthyol.]. Moscow: Nauka, 1981. P. 177–195.

Mel'yantsev V. G. Vozmozhnosti rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya Konchezerskoi gruppy ozer [Possibilities of fishery use of the Konchezerskaya group of lakes]. *Voprosy ikhtiol. vnutr. vodoemov* [Questions of Ichthyol. of Internal Water Bodies]. Iss. 5. Petrozavodsk, 1956. P. 96–102.

Novikov P. I. Ozero Vashozero [Lake Vashozero]. *Ozera Karelii: priroda, ryby i rybnoe khozyaistvo* [Lakes of Karelia: nature, fish, and fish industry]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. P. 312–318.

Novoselov A. P. Sovremennoe sostoyanie rybnoi chasti soobshchestva v vodoemakh evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii [The current state of the fish community in the water bodies of the European North-East of Russia]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2000. 50 p.

Ozera Karelii [Lakes of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 464 p.

Pokrovskii V. V. Ryapushka ozer Karelo-Finskoi SSR [Vendace of the lakes of the Karelo-Finnish SSR]. Petrozavodsk, 1953. 107 p.

Potapova O. I. Krupnaya ryapushka *Coregonus albula* [Large vendace *Coregonus albula*]. Leningrad: Nauka, 1978. 133 p.

Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guide to the study of fish]. Moscow: Pishch. prom., 1966. 376 p.

Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and systematics of whitefish]. Moscow: Nauka, 1980. 300 p.

Reshetnikov Yu. S. Sovremennye problemy izucheniya sigovykh ryb [Current problems in the study of whitefish]. *Voprosy ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 1995. Vol. 35, no. 2. P. 156–174.

Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P. et al. Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtروفuemogo vodoema [Changes in the structure of the fish population of the eutrophied reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. 248 p.

Ryby v zapovednikakh Rossii [Fish in the reserves of Russia]. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: KMK, 2010. Vol. 1. 627 p.

Ryzhkov L. P., Lobkova N. A., Polina E. G. et al. Ekosistemy ozer Konchezerskoi gruppy [Ecosystems of lakes of the Konchezerskaya group]. Petrozavodsk: PSU, 2009. 193 p.

Sal'dau M. P. O pishchevom znachenii bentosa i planktona dlya ryb Ladozhskogo ozera [On the nutritional value of benthos and plankton for fish in Lake Ladoga]. *Izv. VNIORKh* [Bull. All-Union Res. Inst. River and Lake Fisheries (VNIORKh)]. 1956. Vol. 38. P. 66–74.

Sidorov G. P., Reshetnikov Yu. S. Lososeobraznye ryby vodoemov Evropeiskogo Severo-Vostoka [Salmonids fishes of water bodies of the European North-East]. Moscow: KMK, 2014. 346 p.

Smirnov A. F. Ryby oz. Imandra [Fish of Lake Imandra]. *Ryby ozer Kol'skogo poluostrova* [Fish of the lakes of the Kola Peninsula]. Petrozavodsk: PSU, 1977. P. 56–76.

Sterligova O. P., Il'mast N. V. Vidy-vselentsy [Invasive species]. *Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya tayezhnykh ekosistem Evropeiskogo Severa Rossii* [Monitoring and conservation of biodiversity of taiga ecosystems in the European North of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. P. 85–91.

Sterligova O. P., Ryukshiev A. A., Il'mast N. V. Rasprostranenie sudaka v vodoemakh Karelii [Distribution of pike perch in water bodies of Karelia]. *Voprosy ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 2009. Vol. 40, no. 4. P. 558–561.

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Kruglotrotye i ryby presnykh vod Karelii [Cyclostomata and fish in fresh water bodies of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 224 p.

Sterligova O. P., Pavlov V. N., Il'mast N. V., Pavlovskii S. A., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A. Ekosistema Syamozera [Ecosystem of Lake Syamozero]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002. 120 p.

Tyaptirgyanov M. M. Izmenenie rybnogo naseleniya presnovodnykh vodoemov Yakutii v usloviyakh antropogennogo zagryazneniya [Changes in the fish population of freshwater reservoirs of Yakutia under conditions of anthropogenic pollution]. Moscow: Poligraf Pliyus, 2016. 308 p.

Colby P. J., Spangler G. S., Hurley D. A., McCombie A. M. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes. *J. Fish Res. Board Canada*. 1972. Vol. 29. P. 975–983. doi: 10.1139/f72-141

Maclsaac H. J., Grigorovich I. A., Ricciardi A. Reassessment of species invasions concepts: the Great lake basin as a model. *Biological Invasion*. 2001. Vol. 3. P. 405–406. doi: 10.1023/A:1015854606465

Liso S., Gjeland R. Ø., Reshetnikov Y. S., Amundsen P.-A. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*. *J. Fish Biol.* 2011. Vol. 78. P. 332–337. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x

Zuromska H. Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* (L.) and *C. lavaretus lavaretus* (L.) in two Masurian lakes. *Arch. Hydrobiol.* 1982. Vol. 29. P. 29–69.

Received October 08, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Стерлигова Ольга Павловна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: o.sterligova@yandex.ru

Ильмаст Николай Викторович,

заведующий лабораторией, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilmast@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Sterligova, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: o.sterligova@yandex.ru

Ilmast, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilmast@mail.ru

УДК 556.558.8:639.312(470.22)

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ САДКОВОГО ВЫРАЩИВАНИЯ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ

В. Г. Михайленко, О. П. Стерлигова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В статье на основании литературных и собственных данных подробно проанализировано влияние эвтрофирования, водообмена и воздействие взвешенных веществ на экологическое состояние пресноводных водоемов при выращивании радужной форели в садках. Предложена критическая концентрация общего фосфора в воде при производстве форели, и ее необходимо принимать во внимание при расчетах мощности форелевых хозяйств. Отмечено, что выход в воду из донных осадков биогенных веществ (фосфора и азота) вносит дополнительный негативный вклад в процесс эвтрофирования водоемов. Выявлено негативное воздействие взвешенных веществ на водные объекты (зообентос и зоопланктон), и это следует учитывать при экологической экспертизе водоемов. Показана важная роль водообмена при размещении форелевых хозяйств, как в целом по водоемам, так и на отдельных участках, в зависимости от расположения притоков и стока. Для предотвращения необратимых последствий на водных экосистемах с товарным выращиванием форели необходимо проведение мониторинговых исследований по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям.

Ключевые слова: водные экосистемы; форелевые хозяйства; эвтрофирование; биогены; взвешенные вещества; водные объекты; водообмен.

V. G. Michailenko, O. P. Sterligova. SOME ECOLOGICAL ASPECTS OF RAINBOW TROUT CAGE REARING

The effect of eutrophication, water exchange and suspended solids on the state of the freshwater bodies used for rearing rainbow trout in cages is analyzed in detail on the basis of the relevant literature and the authors' own data. The critical total phosphorus concentration in the waters used for trout farming, which should be taken into account when calculating the output of trout farms, is proposed. It is noted that the input of nutrients (phosphorus and nitrogen) from bottom sediments to the water contributes negatively to the eutrophication of water bodies. The deleterious effect of suspended matter on water bodies (zoobenthos and zooplankton) has been revealed. It should be taken into consideration in ecological assessment of water bodies. We show that water exchange in a water body or its individual areas is essential for the siting of trout farms, depending on the location of tributaries and run-off. To prevent irreversible consequences in aquatic ecosystems used for commercial trout farming, hydrological, hydrochemical and hydrobiological indices should be monitored.

Keywords: aquatic ecosystems; trout farms; eutrophication; nutrients; suspended solids; water bodies; water exchange.

Введение

Наиболее уязвимым компонентом биосферы, которая может существенно изменяться под влиянием хозяйственной деятельности человека, является водная среда с населяющими ее организмами. В наибольшей степени антропогенному воздействию подвержены континентальные водоемы, в частности озера, реки и водохранилища. Особенно чувствительными к негативным воздействиям человека являются геологически молодые водные системы Европейского Севера, к которому территориально относится Республика Карелия [Биске, Лукашов, 1970]. Важнейшей задачей современного этапа развития страны является решение продовольственной проблемы за счет эффективного использования значительного природно-климатического и ресурсного потенциала. Именно этот потенциал водоемов позволяет рассматривать рыбное хозяйство как сектор развития, способный эффективно увеличивать производство продуктов животного происхождения и способствовать улучшению качества жизни населения.

В северных водоемах отмечается очень низкая рыбопродуктивность (1,0–3,0 кг/га), и на протяжении длительного времени наблюдается значительное сокращение запасов и падение уловов ценных промысловых рыб, что привело к интенсификации работ, направленных на интродукцию новых видов и разработку биотехники культивирования различных организмов. Как показала практика, самым перспективным и экономически выгодным направлением в Карелии является садковое рыбоводство в естественных водоемах, главным образом выращивание радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum).

За более чем 40-летний период (с 1980 г.) объемы выращивания форели значительно выросли. В 2020 г. в Республике Карелия в 67 форелевых хозяйствах было произведено 36 200 т форели (данные Ассоциации форелеводов РК), и она является лидером по ее производству (80%) в России. Успешному развитию этого направления способствуют благоприятные климатические условия региона (длительный световой период во время вегетации, оптимальная температура, большие запасы чистой воды и др.), наличие транспортных сетей и квалифицированных кадров.

Быстрый темп роста объемов форели обеспечивается благодаря помощи, оказываемой предпринимателям в рамках приоритетного национального проекта «Развитие Агропромышленного комплекса», в который по инициативе

Правительства Республики Карелия с 2007 г. включено товарное рыбоводство.

Интенсивное развитие форелеводства в республике оказывает значительное влияние на систему биотических сообществ озерных экосистем и приводит к их перестройке в трофической цепи [Китаев и др., 2003, 2006; Ильмаст, 2012; Стерлигова и др., 2012, 2018].

Цель научной работы – на основании литературных и собственных данных проанализировать влияние форелевых хозяйств на экологическое состояние пресноводных водоемов Карелии и возможность предотвращения или снижения отрицательных последствий их деятельности.

В задачи исследований входит: определить влияние эвтрофирования на водные экосистемы; оценить воздействие взвешенных веществ на состояние водных объектов; проанализировать влияние водообмена на экологическое состояние пресноводных водоемов при выращивании товарной форели в садках.

Результаты и обсуждение

Многочисленными исследованиями установлено, что основными источниками загрязнения водоемов при выращивании радужной форели в садках являются корм, продукты метаболизма и, как показали результаты гидрохимических анализов последних лет, лимитирующими факторами служат биогены [Beveridge, 1996; Морозов, 1998; Китаев, 2007; Рыжков, Кучко, 2008; Лозовик, Ефременко, 2017; Стерлигова и др., 2018]. Как известно, дополнительное поступление биогенных элементов (фосфор и азот) в водоемы влечет за собой снижение прозрачности воды, увеличение биомассы первичной продукции фитопланктона, а также других начальных звеньев трофической цепи. Ухудшается кислородный режим, возникают новые ассоциации перифитона, отмечается ежегодное цветение воды, усиленное образование детрита и заиление грунтов [Решетников и др., 1982; Комулайнен, 1998 и др.]. Изменение условий обитания отражается на видовом составе, соотношении таксономических групп, структуре популяций и количественных показателях зоопланктона, бентоса и рыб [Павловский, 1998; Кучко, 2004; Кучко, Савосин, 2020].

В странах с хорошо развитыми комплексами по выращиванию аквакультуры (Финляндия, Норвегия, Дания, Швеция) уже в конце XX века до 80% биогенов поступало в моря. В России, а особенно в Республике Карелия, все поступающие с форелевых ферм биогены остаются во внутренних пресноводных водоемах.

Представленные в статье материалы приводятся с акцентом на форель, так как ее выращивание в Карелии распространено более широко. Однако они также могут быть использованы и для других видов рыб.

Эвтрофирование водоемов. Среди основных проблем лимнологии центральное место для многих озер занимает проблема эвтрофирования [Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Науменко, 2007; Фрумин, Гильдеева, 2013]. Под эвтрофированием (от греч. *eu* – избыточный и *trophe* – пища) понимается повышение образования в озерах органического вещества [Россолимо, 1977; Экология..., 2001]. Если в естественных условиях эвтрофирование водоемов протекает за 1000 лет и более, то в результате антропогенного воздействия это может произойти в сто и даже тысячу раз быстрее [Одум, 1975; Решетников и др., 1982; Алимов, 2016]. Развитие процесса антропогенного эвтрофирования приводит к неблагоприятным последствиям с точки зрения водопользования и водопотребления. При эвтрофировании в водоемах увеличивается площадь зарастания прибрежных мелководий водной растительностью, в результате аэробного разложения растений возникает дефицит кислорода в горизонтах ниже температурного скачка летом и во всей толще воды в период ледостава. В воде возрастает концентрация углекислого газа, сероводорода, аммиака, закисного железа. Сине-зелеными водорослями выделяются токсические вещества, появляется неприятный запах и вкус воды. Сокращается видовое разнообразие бентоса и зоопланктона, исчезают ценные виды рыб (в частности, лососевые и сиговые) и ухудшаются условия для рекреационного использования водоемов [Россолимо, 1977; Решетников, 1980; Антропогенное..., 1982; Нежиховский, 1990; Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Алимов, 2000; Полякова, 2000; Экология..., 2001; Кучко, Савосин, 2020].

Органическое загрязнение воды, возникающее при эвтрофировании водоемов, провоцирует бактериальные заболевания рыб [Ихтиопатология..., 2003; Паршуков, 2011], что может вызвать высокую гибель форели в садках, особенно молоди.

Общепризнанно, что решающая роль в эвтрофировании водоемов принадлежит фосфору [Оуэнс, 1977; Россолимо, 1977; Гусаков, 1987; Beveridge, 1996; Современное..., 1998; Кондратьев и др., 2005; Китаев, 2007 и др.]. В водоемах фосфор находится в разных формах, переходящих из одной в другую при жизнедеятельности организмов, поэтому оценку состояния водоема следует проводить по об-

щему фосфору. При концентрации общего фосфора 0,010 мг/л и более возникают потенциальные условия для цветения водорослей [Алекин, 1948; Кузнецов, 1970; Элементы..., 1987; Лозовик, Ефременко, 2017].

Большое практическое значение имеет определение критической концентрации общего фосфора, превышение которой создает реальные угрозы эвтрофирования водоемов, и она используется в расчетах мощности форелевых хозяйств [Beveridge, 1996].

Критическая концентрация общего фосфора в настоящее время не регламентируется. Как следует из обзора литературы в монографии С. П. Китаева [2007], большинство исследователей определяют минимальную концентрацию общего фосфора в эвтрофированных водоемах в пределах 0,020–0,035 мг/л, и при таких концентрациях озера могут уже переходить из статуса мезотрофных в эвтрофные [Россолимо, 1977; Гусаков, 1987; Кондратьев и др., 2005; Петрова, Сусарева, 2011]. По М. Бэвэриджу, допустимая концентрация общего фосфора в холодноводных водоемах рыбохозяйственного значения равна 0,021 мг/л [Beveridge, 1996].

При выборе критической концентрации общего фосфора, учитывая значимость показателя, следует руководствоваться принципом выбора наиболее жестких значений параметров при наименее благоприятных режимах [Правила..., 1991]. Исходя из этого принципа, с учетом вышеприведенных литературных данных, предлагается принять в качестве критической концентрации общего фосфора в водоемах величину, равную 0,020 мг/л.

Изложенный принцип необходимо использовать в расчетах при определении мощности форелевых хозяйств и при проведении экологических экспертиз состояния водных экосистем при выращивании товарной форели в садках.

Взвешенные вещества. Негативное воздействие на водные объекты при выращивании форели в садках оказывают взвешенные вещества, осаждающиеся на дно, состоящие из фекалий и несъеденного корма. Часть корма, подаваемого в садки, рыбой не поедается. Корм может быть вынесен из садка ветровым течением в озере, течением реки, течением, возникающим вследствие активного движения форели. Так, по нашим наблюдениям, в водоеме скорость течения воды из садков с крупной форелью в результате движения рыбы может достигать 12 см/с [Михайленко, 2010]. Часть корма мелких фракций уносится за пределы садков сильным ветром во время кормления. При кормлении мальков форели, которые постоянно

держатся у поверхности воды, некоторую долю корма мальки не успевают съесть, и он тонет. Потери корма составляют 1–15% [Beveridge, 1996]. Кроме этого, при избыточном кормлении перевариваемая часть корма не успевает усваиваться и выделяется в водоем вместе с фекалиями, что также следует отнести к потерям корма [Рядчиков, 2012]. Фекалии и остатки кормов содержат гораздо больше фосфора, азота и углерода, чем естественные донные отложения, и это стимулирует продуктивность микробов, изменяющих химический состав, структуру и жизнедеятельность донных отложений. В донных осадках возрастает потребность в кислороде, осадки становятся в большей степени анаэробными, возрастает выход фосфорных и азотистых соединений в воду, увеличивается производство метана и сероводорода. Выход в воду из донных осадков биогенных веществ (фосфора и азота) вносит негативный дополнительный вклад и в процесс эвтрофирования водоемов.

В загрязненных донных отложениях сокращается видовое разнообразие бентоса, доминируют виды, устойчивые к загрязнению, такие как олигохеты и личинки некоторых видов хирономид, менее устойчивые таксоны исчезают. Зона влияния на бентос обычно составляет 20–30 м от садков, редко до 150 м [Beveridge, 1996]. Вытяжка из донных осадков под садками с форелью оказалась высокотоксичной для водорослей и рачка артемии, по мере удаления от садков степень токсичности снижалась, но проявлялась и на расстоянии 60 м от садков [Горбачева, 2002].

Нами были взяты пробы грунта в районе садков с форелью через два месяца после их установки. На расстоянии 20 и 50 м от садков в пробах обнаружены бокоплавы, хирономиды и олигохеты, в пробах грунта, взятых под садками, отмечены только хирономиды и олигохеты, причем в значительно меньшем количестве. В пробах грунта под садками, эксплуатировавшимися несколько лет, крупных бентосных организмов не отмечено, в 30 м от садков обнаружены только олигохеты, на большем расстоянии в пробах присутствовали бокоплавы, хирономиды и олигохеты [Михайленко, 2010].

Для снижения негативного влияния взвешенных веществ на водные объекты необходимо минимизировать потери корма при кормлении и соблюдать нормы кормления. В то же время предотвратить попадание взвешенных веществ (в виде фекалий) из садков на дно водного объекта практически невозможно. При этом необходимо отметить, что фекалии составляют около 10% от количества корма. При выращивании 100 т форели на дно водного объекта попадает около 10 т взвешенных веществ. Согласно «Вод-

ному кодексу РФ» [2006], использование водных объектов не должно оказывать негативное воздействие на окружающую среду.

Водообмен. В озерах с сильно расчлененной акваторией эвтрофирование может наблюдаться в отдельных обособленных районах [Россолимо, 1977], как, например, в некоторых заливах Ладожского озера, в частности в Сортавальских шхерах [Антропогенное..., 1982; Современное..., 1998]. Это связано с тем, что водообмен в заливах из-за их большей или меньшей изоляции часто значительно ниже, чем на акваториях в открытом озере. Кроме этого, в зависимости от расположения притоков и стока водообмен на разных участках озера может значительно различаться.

Одним из основных показателей при расчетах мощности форелевых хозяйств является показатель водообмена, представляющий собой отношение среднегодового притока в водоем (или стока из него) к объему самого водоема [Григорьев, 1958]. Показатель водообмена, рассчитанный как средний для озера, не всегда отражает каждую его часть. Так, в оз. Шотозеро притоки и сток расположены таким образом, что большую площадь водоема можно отнести к зоне активного водообмена (рис. 1).

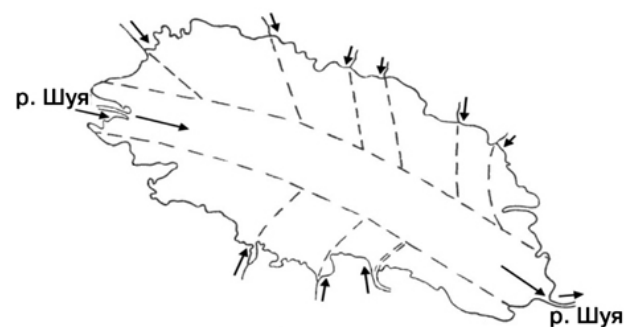


Рис. 1. Схема распределения притоков и стока в оз. Шотозеро

Fig. 1. Scheme of distribution of the tributaries and runoff in Lake Shotozero

В западной части озера Миккельское из-за расположения притока и стока водообмен ниже, чем в остальной части озера (рис. 2). Аналогичная картина наблюдается в оз. Вагатозеро (рис. 3).

В западной части озер Миккельское и Вагатозеро водообмен проходит в основном за счет ветрового перемешивания. В период ледостава (около шести месяцев в году) водообмен в указанных районах озер практически отсутствует. В период открытой воды при штиле и при скорости ветра менее 1 м/с общей продолжительнос-

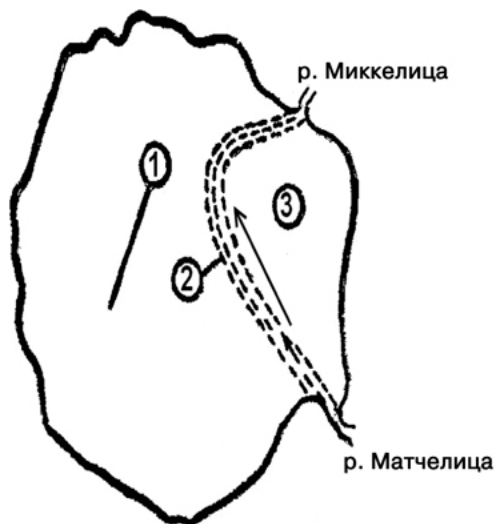


Рис. 2. Схема течений в оз. Миккельское:

1 – пассивная зона водообмена; 2 – зона при штиле, активной проточности; 3 – зона полупассивного водообмена

Fig. 2. Scheme of currents in Lake Mikkelskoe:

1 – passive water-exchange zone; 2 – zone of calm, active flow-age; 3 – zone of semi-passive water exchange

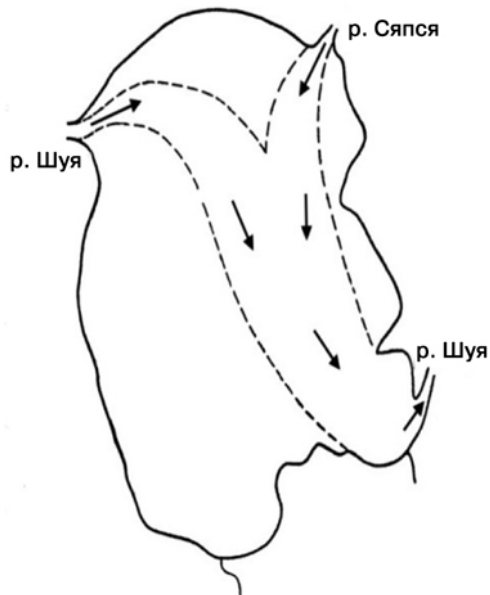


Рис. 3. Схема течений в оз. Вагатозеро

Fig. 3. Scheme of currents in Lake Vagatozero

тью около 1,5 месяца водообмен в указанных районах также незначителен. Следовательно, в течение 7,5 месяца из 12 водообмен в западной части озер очень низкий по сравнению с остальной частью и, соответственно, ниже показателя для всего озера. При размещении форелевых хозяйств в районах озер с пониженным водообменом в расчете мощности хозяйств его нельзя использовать для всего озера. Рассмотрим примеры таких хозяйств.

В оз. Сундозеро, где функционирует форелевое хозяйство, приток и сток располагаются в южной части озера (рис. 4). Следовательно, водообмен в большей части озера, в том числе и в районе размещения форелевого рыболовного хозяйства (ФРХ), ниже показателя условного водообмена, рассчитанного для всего озера.

В озере Елмозеро (Карелия) главный поток приточных вод р. Елма как бы рассекает озеро на самостоятельные части (рис. 5), каждая с собственным более низким показателем во-



Рис. 4. Бассейн оз. Сундозера

Fig. 4. Basin of Lake Sundozero

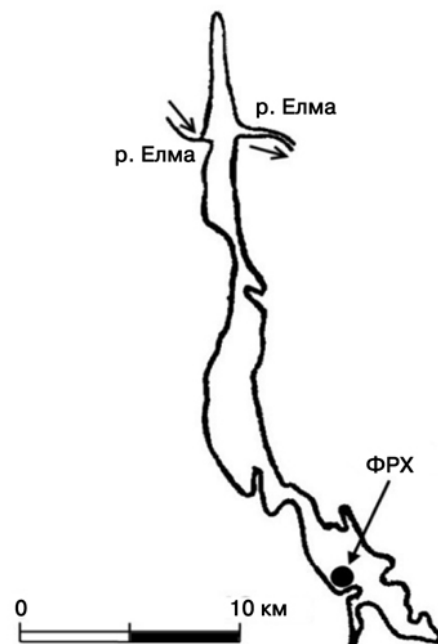


Рис. 5. Оз. Елмозеро

Fig. 5. Lake Elmozero

дообмена [Григорьев, 1958]. В южной части оз. Елмозеро располагается форелевое хозяйство. В оз. Вохтозеро форелевое хозяйство расположено в северо-восточной части озера, а все притоки и сток – в юго-восточной части (рис. 6).



Рис. 6. Бассейн оз. Вохтозера
Fig. 6. Basin of Lake Vohtozero

Фактически части озер Елмозеро и Вохтозеро, где располагаются форелевые хозяйства, представляют собой самостоятельные озера, связанные с остальной частью водоема проливами. Показатели водообмена на акватории указанных форелевых хозяйств значительно ниже, чем в целом для озер. В таких ситуациях необходимо рассчитывать показатель водообмена для части озера, где предполагается разместить форелевые садки.

Заключение

Таким образом, анализ результатов показал, что антропогенное эвтрофирование водоемов можно значительно сократить, если будут надежно контролироваться концентрации биогенных веществ (в первую очередь общего фосфора), воздействие взвешенных веществ и учитываться показатель водообмена. Результаты этих исследований помогут более точно определить объемы выращивания форели в садках в пресноводных водоемах Карелии без ущерба для водопользователей. Использование вод-

ных объектов не должно оказывать негативного воздействия на окружающую среду при соблюдении допустимых нагрузок на озера.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0081).

Литература

- Алекин О. А. Общая гидрохимия. Л.: Гидрометеодиздат, 1948. 208 с.
- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Алимов А. Ф. Еще раз об экологии. СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 62 с.
- Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. 304 с.
- Биске Г. С., Лукашов А. Д. Генетическая классификация озерных котловин Карелии // История озер. Тр. Всесоюзн. симп. Вильнюс, 1970. Т. 2. С. 258–274.
- Водный кодекс Российской Федерации. М.: Юрайт-Издат, 2006. 102 с.
- Горбачева Е. А. Токсикологический мониторинг воды и донных осадков в районе размещения форелевого хозяйства // Экология Северных территорий России. Архангельск: СевПИНРО, 2002. Т. 1. С. 529–533.
- Григорьев С. В. О некоторых определениях и показателях в озероведении // Труды Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск, 1958. Вып. 18. С. 29–45.
- Гусаков Б. Л. Критическая концентрация фосфора в озерном притоке и ее связь с трофическим уровнем водоема // Элементы круговорота фосфора в водоемах. Л.: Наука, 1987. С. 7–17.
- Ильмаст Н. В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2012. 44 с.
- Ихтиопатология. М.: Мир, 2003. 456 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Методы оценки биогенной нагрузки от форелевых ферм на водные экосистемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 40 с.
- Китаев С. П., Стерлигова О. П., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную систему р. Лижма (бассейн Онежского озера) // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 92–99.
- Комулайнен С. Ф. О реакции альгоценозов на поступление стоков с форелевой фермы // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 100–110.
- Кондратьев С. А., Расплетина Г. Ф., Игнатьева Н. В., Алябина Г. А., Лыскова У. С. Моделирование баланса фосфора в крупных озерно-речных системах (на примере водной системы Ладожского озера и Невской губы) // Экологическое состояние конти-

ментальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, 2005. С. 306–313.

Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.

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

Кучко Я. А., Савосин Е. С. Оценка состояния сообществ зоопланктона и макрозообентоса экосистемы Маслозера в зоне размещения форелевого хозяйства // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. № 5 (172). С. 10–20.

Лозовик П. А., Ефременко Н. А. Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике. СПб.: Нестор-История, 2017. 270 с.

Михайленко В. Г. Некоторые экологические аспекты выращивания лососевых рыб в садках // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб: Сб. ст. междунар. науч. конф. СПб.: ГосНИОРХ, 2010. С. 127–129.

Морозов А. К. Химический состав воды // Современное состояние водных объектов РК. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 122–124.

Науменко М. А. Эвтрофирование озер и водохранилищ. Учебное пособие. СПб.: РГГМУ, 2007. 100 с.

Нежиховский Р. А. Гидролого-экологические основы водного хозяйства. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 229 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. Т. 2. 376 с.

Оуэнс М. Биогенные элементы, их источники и роль в речных системах // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. советско-английского семинара. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 54–64.

Павловский С. А. Макрозообентос оз. Тарасмозера в первые годы эксплуатации форелевой фермы // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 135–140.

Паршуков А. Н. Микробиоценоз радужной форели в садковых хозяйствах Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 2011. 25 с.

Петрова Т. Н., Сусарева О. М. Возможность оценки степени эвтрофирования Ладожского озера по величине «Индекса трофического состояния (ITS)» // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: Любавич, 2011. С. 19–25.

Полякова Т. Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования // Онежское озеро: Экологические проблемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 211–227.

Правила охраны поверхностных вод (типовые положения). М.: Госкомприрода, 1991. 34 с.

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

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Рыжков Л. П., Кучко Т. Ю. Садковое рыбоводство. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 56 с.

Россолимо Л. Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 144 с.

Рядчиков В. Г. Основы питания и кормления сельскохозяйственных животных. Краснодар, 2012. 328 с.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В. Состояние некоторых водоемов Северной Карелии и их использование для товарного выращивания форели // Тр. Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 2012. Вып. 2. С. 39–45.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайн С. Ф., Савосин Е. С. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с.

Фруммин Г. Т., Гильдеева И. М. Эвтрофирование водоемов – глобальная экологическая проблема // Экологическая химия. 2013. Т. 22, № 4. С. 191–197.

Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х. Р. Умиряющие озера. Л.: Наука, 1990. 279 с.

Экология: Учебник для технических вузов. СПб.: Химиздат, 2001. 552 с.

Элементы круговорота фосфора в водоемах. Л.: Наука, 1987. 104 с.

Beveridge M. Cage aquaculture. London, 1996. 346 p.

Поступила в редакцию 26.10.2021

References

Alekin O. A. Obshchaya gidrokhimiya [General hydrochemistry]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1948. 208 p.

Alimov A. F. Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ekosistem [Elements of the theory of aquatic ecosystems functioning]. St. Petersburg: Nauka, 2000. 147 p.

Alimov A. F. Eshche raz ob ekologii [Once again about ecology]. St. Petersburg: KMK, 2016. 62 p.

Antropogennoe evtrofirovanie Ladozhskogo ozera [Anthropogenic eutrophication of Lake Ladoga]. Leningrad: Nauka, 1982. 304 p.

Biske G. S., Lukashov A. D. Geneticheskaya klassifikatsiya ozernykh kotlovin Karelii [Genetic classification of lake basins in Karelia]. Istoriya ozer [History of lakes]: Proceed. of the All-Union symp. Vilnius, 1970. Vol. 2. P. 258–274.

Ekologiya: Uchebnik dlya tekhnicheskikh vuzov [Ecology: A textbook for technical universities]. St. Petersburg: Khimizdat, 2001. 552 p.

Elementy krugovorota fosfora v vodoemakh [Elements of the phosphorus cycle in water bodies]. Leningrad: Nauka, 1987. 104 p.

Frumin G. T., Gil'deeva I. M. Evtrofirovaniye vodomov – global'naya ekologicheskaya problema [Eutrophication of water bodies – a global ecological problem]. *Ekol. khim.* [Ecol. Chem.]. 2013. Vol. 22, no. 4. P. 191–197.

Gorbacheva E. A. Toksikologicheskii monitoring vody i donnykh osadkov v raione razmeshcheniya forelevogo khozyaistva [Toxicological monitoring of water and bottom sediments in the area of the trout farm]. *Ekol. severnykh territorii Rossii* [Ecol. of the Northern territories of Russia]. Arkhangel'sk: SevPINRO, 2002. Vol. 1. P. 529–533.

Grigor'ev S. V. O nekotorykh opredeleniyakh i pokazatelyakh v ozerovedenii [On some definitions and indicators in lake science]. *Proceed. of the Karelian br. of the USSR Acad. of Sci.* Petrozavodsk, 1958. Iss. 18. P. 29–45.

Gusakov B. L. Kriticheskaya kontsentratsiya fosfora v ozernom pritoke i ee svyaz' s troficheskim urovnem vodoema [Critical concentration of phosphorus in the lake tributary and its relationship with the trophic level of the reservoir]. *Elementy krugovorota fosfora v vodoemakh* [Elements of the phosphorus cycle in reservoirs]. Leningrad: Nauka, 1987. P. 7–17.

Il'mast N. V. Rybnoe naselenie presnovodnykh ekosistem Karelii v usloviyakh ikh khozyaistvennogo osvoeniya [Fish population of freshwater ecosystems in Karelia in terms of their economic development]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2012. 44 p.

Ikhtopatologiya [Ichthyopathology]. Moscow: Mir, 2003. 456 p.

Khenderson-Sellers B., Marklend Kh. R. Umirayushchie ozera [Dying lakes]. Leningrad: Nauka, 1990. 279 p.

Kitaev S. P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 395 p.

Kitaev S. P., Il'mast N. V., Sterligova O. P. Metody otsenki biogennoi nagruzki ot forelevykh ferm na vodnye ekosistemy [Methods of estimating the nutrient load from trout farms on water ecosystems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 40 p.

Kitaev S. P., Sterligova O. P., Pavlovskii S. A., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A. Otsenka vliyaniya forelevoi fermy na ozerno-rechnuyu sistemu r. Lizhma (bassein Onezhskogo ozera) [Assessment of the influence of a trout farm on the lake-river system of the Lizhma River (Lake Onega basin)]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2003. No. 2. P. 92–99.

Komulainen S. F. O reaktsii al'gotsenozov na postuplenie stokov s forelevoi fermy [On the reaction of algal-cenoses to the flow of effluents from a trout farm]. *Probl. lososevykh na Evropeiskom Severe* [Probl. of salmon in the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 100–110.

Kondrat'ev S. A., Raspletina G. F., Ignat'eva N. V., Alyabina G. A., Lyskova U. S. Modelirovaniye balansa fosfora v krupnykh ozerno-rechnykh sistemakh (na primere vodnoi sistemy Ladozhskogo ozera i Nevskoi guby) [Modeling the phosphorus balance in large lake-river systems (on the example of the water system of Lake Ladoga and the Neva Bay)]. *Ekol. sostoyaniye kontinental'nykh vodoemov severnykh territorii* [Ecol.

state of continental reservoirs of the northern territories]. St. Petersburg: Nauka, 2005. P. 306–313.

Kuznetsov S. I. Mikroflora ozer i ee geokhimicheskaya deyatelnost' [Microflora of lakes and its geochemical activity]. Leningrad: Nauka, 1970. 440 p.

Kuchko Ya. A. Vliyaniye forelevogo khozyaistva na soobshchestvo zooplanktona ozerno-rechnoi sistemy [The influence of trout farming on the zooplankton community of the lake-river system]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2004. 26 p.

Kuchko Ya. A., Savosin E. S. Otsenka sostoyaniya soobshchestv zooplanktona i makrozoobentosa ekosistemy Maslozera v zone razmeshcheniya forelevogo khozyaistva [Assessment of the state of zooplankton and macrozoobenthos communities of the Maslozero Lake ecosystem in the area of the trout farm]. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaistvo* [Fish Farming and Fisheries]. 2020. No. 5 (172). P. 10–20.

Lozovik P. A., Efremenko N. A. Analiticheskie, kineticheskie i raschetnye metody v gidrokhimicheskoi praktike [Analytical, kinetic and computational methods in hydrochemical practice]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2017. 270 p.

Mikhailenko V. G. Nekotorye ekologicheskie aspekty vyrashchivaniya lososevykh ryb v sadkakh [Some ecological aspects of growing salmonids in cages]. *Vosproizvodstvo estestvennykh populyatsii tsennykh vidov ryb* [Reproduction of natural populations of valuable fish species]. St. Petersburg: GosNIORKH, 2010. P. 127–129.

Morozov A. K. Khimicheskii sostav vody [Chemical composition of water]. *Sovr. sostoyaniye vodnykh ob'ektov RK* [Modern state of water bodies in the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 122–124.

Naumenko M. A. Evtrofirovaniye ozer i vodokhranilishch. Uchebnoe posobie [Eutrophication of lakes and reservoirs. A study guide]. St. Petersburg: RGGMU, 2007. 100 p.

Nezhikhovskii R. A. Gidrologo-ekologicheskie osnovy vodnogo khozyaistva [Hydrological-ecological foundations of water management]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1990. 229 p.

Odum Yu. Ekologiya [Ecology]. Moscow: Mir, 1975. Vol. 2. 376 p.

Ouens M. Biogennye elementy, ikh istochniki i rol' v rechnykh sistemakh [Biogenic elements, their sources and role in river systems]. *Nauch. osnovy kontrolya kachestva poverkhnostnykh vod po gidrobiol. pokazatelyam* [Sci. bases for controlling the quality of surface water in hydrobiol. indicator]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977. P. 54–64.

Pavlovskii S. A. Makrozoobentos ozera Tarasmozera v pervye gody ekspluatatsii forelevoi fermy [Macrozoobenthos of Lake Tarasmozero in the first years of operation of a trout farm]. *Probl. lososevykh na Evropeiskom Severe* [Probl. of salmon in the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 135–140.

Parshukov A. N. Mikrobiotsenoz raduzhnoi foreli v sadkovykh khozyaistvakh Karelii [Microbiocenosis of rainbow trout in cage farms in Karelia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2011. 25 p.

Petrova T. N., Susareva O. M. Vozmozhnost' otsenki stepeni evtrofirovaniya Ladozhskogo ozera po velichine «Indeksa troficheskogo sostoyaniya (ITS)» [Possibility of

assessing the degree of eutrophication of Lake Ladoga by the value of the "Index of trophic state (ITS)". *Bioindikatsiya v monitoringe presnovod. ekosistem* [Bioindication in monitoring freshwater ecosystems]. St. Petersburg: Lyubavich, 2011. P. 19–25.

Polyakova T. N. Donnye tsenozy v usloviyakh antropogennogo evtrofirovaniya [Bottom cenoses in conditions of anthropogenic eutrophication]. *Onezhskoe ozero: Ekol. probl.* [Lake Onega: Environ. probl.]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. P. 211–227.

Pravila okhrany poverkhnostnykh vod (tipovye polozeniya) [Surface water protection rules (standard provisions)]. Moscow: Goskompriroda, 1991. 34 p.

Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and systematics of whitefish]. Moscow: Nauka, 1980. 300 p.

Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P., Titova V. F., Bushman L. G., Ieshko E. P., Markarova N. P., Malakhova R. P., Pomazovskaya I. V., Smirnov Yu. A. Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofirovannogo vodoema [Changes in the structure of the fish population of the eutrophied reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. 248 p.

Ryzhkov L. P., Kuchko T. Yu. Sadkovoje rybovodstvo [Cage fish farming]. Petrozavodsk: PSU, 2008. 56 p.

Rossolimo L. L. Izmenenie limnicheskikh ekosistem pod vozdeistviem antropogennogo faktora [Changes in

limnic ecosystems under the influence of anthropogenic factors]. Moscow: Nauka, 1977. 144 p.

Ryadchikov V. G. Osnovy pitaniya i kormleniya sel'sko-khozyaistvennykh zivotnykh [Fundamentals of nutrition and feeding of farm animals]. Krasnodar, 2012. 328 p.

Sovremennoe sostoyanie vodnykh ob"ektov Respubliki Kareliya [The current state of water bodies in the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. 188 p.

Sterligova O. P., Kitaev S. P., Il'mast N. V. Sostoyanie nekotorykh vodoemov Severnoi Karelii i ikh ispol'zovanie dlya tovarnogo vyrashchivaniya foreli [The state of some water bodies in North Karelia and their use for commercial trout cultivation]. *Proceed. of the Kola Sci. Center of the RAS. Appl. Ecol. of the North.* Apatity: KRC RAS, 2012. Iss. 2. P. 39–45.

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S. Sostoyanie presnovodnykh vodoemov Karelii s tovarnym vyrashchivaniem raduzhnoi foreli v sadkakh [State of freshwater reservoirs in Karelia with commercial cultivation of rainbow trout in cages]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2018. 127 p.

Vodnyi kodeks Rossiiskoi Federatsii [Water Code of the Russian Federation]. Moscow: Yurait-Izdat, 2006. 102 p.

Beveridge M. Cage aquaculture. London, 1996. 346 p.

Received October 26, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Михайленко Владимир Герасимович

научный сотрудник, к. б. н.
эл. почта: volodya921@gmail.com

Стерлигова Ольга Павловна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: o.sterligova@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Michailenko, Vladimir

e-mail: volodya921@gmail.com

Sterligova, Olga

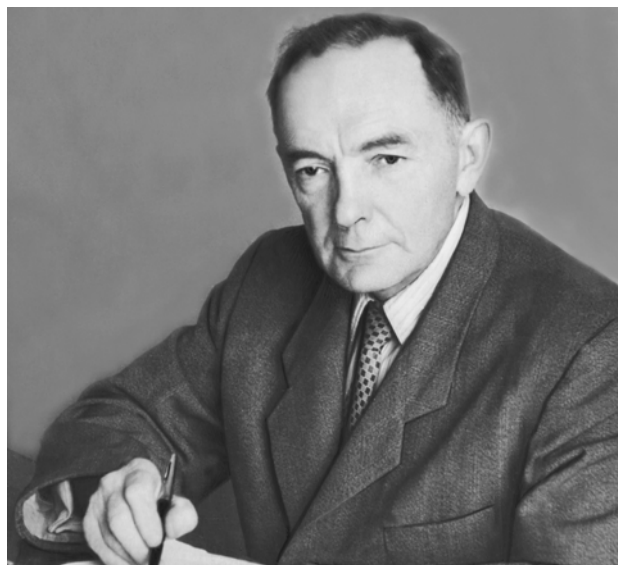
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Russia
e-mail: o.sterligova@yandex.ru

ИСТОРИЯ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН: ЛЮДИ И СОБЫТИЯ

ВЫДАЮЩИЙСЯ УЧЕНЫЙ И ОРГАНИЗАТОР НАУКИ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ ПЬЯВЧЕНКО (1902–1984)

Николай Иванович Пьявченко – доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент АН СССР, заслуженный деятель науки РСФСР, почетный член Лесного общества Финляндии, выдающийся ученый-болотовед, биогеоценолог, палеогеограф и почвовед, родился 1 декабря 1902 года в г. Курске в семье народного учителя. В 1921–1924 гг. служил добровольцем в Красной армии. Свою трудовую деятельность начал в 1924 году в Курском губернском земельном отделе, в 1926 году окончил торфмейстерские курсы и до 1929 года работал на Дреняевском торфяном опытно-показательном пункте. Уже в 1928 году в журнале «Торфяное дело» появились три первые статьи молодого торфмейстера, посвященные вопросам добычи торфа в Курской области.

В начале 30-х годов Н. И. Пьявченко работал в различных органах землеуправления, Сельхозторфа, с 1934 по 1943 год – на Центральной торфяной опытной станции (Москва). В этот период он изучает торфяные месторождения Центрально-Черноземной области, Мордовской АССР, Ленинградской области и активно занимается вопросами мелиорации и сельскохозяйственного использования болот и торфа, рекультивации торфяных карьеров. Он разработал торфяной бур собственной конструкции, объемный метод степени разложения торфа, начал использовать спорово-пыльцевой анализ при исследовании динамики болот Центрального Черноземья. Результаты исследований тех лет опубликованы в двух монографиях и се-



рии статей в журналах «Мелиорация и торф», «Советская ботаника», «За торфяную индустрию». Под его руководством выходят кадастры торфяного фонда Мордовской АССР, Воронежской и Тамбовской областей.

В эти же годы Николай Иванович заочно учится на почвенном факультете Тимирязевской сельхозакадемии (1931–1934), а после его закрытия переводится в Ленинградский гос. университет, который оканчивает в 1938 году по специальности «геоботаника». В начале 1941 года Н. И. Пьявченко защитил кандидатскую диссертацию «Торфяные болота Черноземной зоны, их происхождение и развитие»



Участники научной экскурсии в Красноярском крае. Крайний слева – Н. И. Пьявченко. 1960-е годы

в Ленинградском университете, рукопись монографии с результатами этих исследований, находившаяся в издательстве, погибла во время войны. По частично сохранившимся материалам монография «Торфяники Русской лесостепи» была опубликована только в 1958 году. В ней Николай Иванович продемонстрировал широкую научную эрудицию и сделал глубокий анализ проблем болотообразования и палеогеографии голоцена. Книга была переведена на английский язык. Исследованные Николаем Ивановичем в 30-е годы Зоринские болота, находящиеся сейчас на территории Центрально-Черноземного заповедника, в настоящее время служат объектами мониторинга для болотоведов в связи с сильными антропогенными преобразованиями этого региона, а также изменениями климата.

В 1943 году Н. И. Пьявченко был назначен начальником отдела кадастра и картографии Главторффонда РСФСР, где работал до 1949 года. В этот период он руководил исследованиями торфяных ресурсов и разработкой вопросов их использования в регионах Крайнего Севера: Карелия, Кольский полуостров, низовья Печоры, окрестности Норильска и Игарки, а также ряда областей Центральной России. Он и сам проводил многочисленные исследования в этих регионах. В тот период

под его руководством подготовлены кадастры торфяных месторождений ряда областей Центральной и Черноземной России, а также опубликована серия научных статей в журналах «Советская ботаника», «Почвоведение», «Торфяная промышленность».

Пытливый ум Николая Ивановича привлекли своеобразные и уникальные болота Крайнего Севера. На основе проведенных исследований в 1950 году он защитил докторскую диссертацию «Происхождение, эволюция и пути практического использования торфяных болот Крайнего Севера России», в которой сформулировал и обосновал эрозионно-климатическую гипотезу образования бугристых болот Крайнего Севера. Диссертация легла в основу его классической монографии «Бугристые торфяники», опубликованной в 1955 году и удостоенной премии Президиума АН СССР. Эта работа и сегодня является настольной книгой исследователей болот Крайнего Севера, изучение которых особенно активизировалось в последние десятилетия в связи с потеплением климата, таянием вечной мерзлоты и активной деградацией бугристых болот.

В 1949 году по приглашению академика В. Н. Сукачева, основоположника биогеоценологии, Н. И. Пьявченко переходит на работу в Институт леса АН СССР в Москве, где создает



Ведущие сотрудники стационара «Киндасово». Ознакомление исполнителей планируемых исследований с одним из объектов. Слева направо: Р. П. Козлова, Е. В. Потаевич, В. М. Медведева, Н. И. Пьявченко, Г. А. Елина. 1969 г.

первую в стране лабораторию лесного болото-ведения, которую и возглавляет до 1959 года. Этой лабораторией были развернуты комплексные маршрутные и стационарные исследования болот и заболоченных лесов, процессов взаимоотношений леса и болота, начата разработка научных основ гидролесомелиорации. Исследования выполнялись в нескольких регионах, включая Архангельскую и Вологодскую области. Результаты этих комплексных исследований опубликованы Н. И. Пьявченко и его коллегами в нескольких десятках статей в «Трудах Института леса АН СССР», ряде центральных журналов, «Докладах АН СССР», а также обобщены в двух крупных монографиях: «Основы гидролесомелиорации» (1962 г., совместно с Е. Д. Сабо) и «Лесное болотоведение» (1963 г.). Эти исследования позволяют считать Н. И. Пьявченко создателем и основоположником новых научных направлений биологической науки – лесного болотоведения, биогеоценологии болот, а также разработчиком научных основ гидролесомелиорации.

В 1959 году Институт леса АН СССР был переведен в Красноярск, и Николай Иванович вместе с группой энтузиастов лесной науки согласился туда переехать. Он назначается зам. директора института по научной работе, создает новую лабораторию лесного болото-

ведения, которая под его руководством развернула комплексные биогеоценологические исследования болот и заболоченных лесов на Томском стационаре и проводила маршрутные исследования в регионе. Большое внимание Николай Иванович в этот период уделял изучению динамики растительности и палеогеографии Сибири и Дальнего Востока. Результаты этих исследований опубликованы в ряде коллективных монографий и серии статей. Его ученики продолжили начатые им исследования болот в разных регионах Сибири и Дальнего Востока. В апреле этого года я повстречался с его учениками и коллегами в Институте леса и древесины им. Сукачева СО РАН в Красноярске. Через 55 лет после его отъезда они с большой теплотой и восхищением вспоминают начало их совместных исследований, которые частично продолжают и сейчас.

В 1966 году Н. И. Пьявченко возвращается в Москву, в Лабораторию биогеоценологии АН СССР, которую создал и длительное время возглавлял академик В. Н. Сукачев и в которой Николай Иванович работал до конца 1967 года. В это время Лабораторией биогеоценологии разработана и опубликована «Программа и методика биогеоценологических исследований» (1966 г.), и программа исследований



Участники экскурсии Международного конгресса почвоведов в заповеднике «Кивач» у почвенного разреза. В центре – Н. И. Пьявченко. 1974 г.

болотных экосистем в ней написана Николаем Ивановичем.

В январе 1968 года Н. И. Пьявченко назначается Председателем Президиума Карельского филиала АН СССР (КФ АН СССР), воссозданного в 1967 году после расформирования в 1963-м по непонятной прихоти Н. С. Хрущева. Николай Иванович Пьявченко возглавлял КФ АН СССР до 1976 года. В этот период в полной мере проявился его большой организаторский талант – в КФ создавались новые отделы и лаборатории, кадровый состав вырос на несколько сотен человек, в лаборатории пришли более сотни молодых выпускников вузов, активно велась подготовка научных кадров, укреплялась материальная база. Возрос научный авторитет КФ и в стране, и за рубежом. Так, в середине 70-х годов в Карелии были проведены научные экскурсии для участников Ботанического и Почвенного международных конгрессов, проходивших в Ленинграде. В возглавляемый известным ученым филиал Академии наук стали приезжать для ознакомления с проводимыми исследованиями и установления контактов ученые – болотоведы, лесоведы, палеогеографы, геологи и другие специалисты из Финляндии, Великобритании, Швеции, США и ряда социалистических стран. Николай Иванович всегда сочетал организаторскую работу с научной. Вскоре после его приезда в Институте

биологии была воссоздана лаборатория болотоведения, существовавшая под разными названиями (сектор болотоведения и мелиорации) с 1950 года, которую он возглавил, а затем через несколько лет передал заведование Г. А. Елиной. В 1969 году было принято решение об организации и проведении комплексных биогеоценологических исследований болот и заболоченных лесов Карелии силами нескольких научных институтов и отделов КФ АН СССР на базе созданного Киндасовского научного стационара в Пряжинском районе. Эти исследования начались в 1970 году и включали изучение широкого спектра гидрологических, биологических, лесоводственных и почвенных вопросов и проблем, а также разработку теории, технологий и техники для гидроресомелиоративных работ. При этом большое внимание уделялось рациональному природопользованию, включая вопросы охраны болотных экосистем. Эти работы частично продолжают до настоящего времени. Биогеоценологические исследования проходили под эгидой Международной биологической программы, поэтому они были включены в Программу сотрудничества со странами СЭВ, в рамках которой в Петрозаводске проведен целый ряд международных встреч и симпозиумов по направлению изучения болотных экосистем в странах СЭВ. В рамках работы Совета по биогеоценологии

АН СССР проводились ежегодные полевые семинары секции болотоведения в разных регионах страны, в которых Николай Иванович всегда активно участвовал и выступал с прекрасными докладами, сочетавшими высокий научный уровень и практическое использование научных разработок. Результаты многоплановых исследований на стационаре «Киндасово» опубликованы в большом числе работ их исполнителей, в том числе в коллективной монографии Н. И. Пьявченко совместно с Л. С. Козловской и В. М. Медведевой (1978 г.). В 1976–1979 годах Николай Иванович создал и возглавил лабораторию лесосушительной мелиорации в Институте леса КФ АН СССР, где продолжались комплексные исследования проблем лесосушения и их последствий. За годы работы в Петрозаводске Николай Иванович часто выезжал на Киндасовский и другие стационары, созданные за время его руководства филиалом, а также в районы полевых работ отрядов болотоведов и других лабораторий. Н. И. Пьявченко продолжил свои палеогеографические исследования Европейского Севера и выезжал на сбор материалов для них на болота в Мурманской и Архангельской областях, которые он исследовал ранее, в 30–40-е годы, я сопровождал его в этих поездках.

В 1979 году Н. И. Пьявченко переехал в Москву, где до своей кончины в 1984 году заведовал лабораторией проблем рационального использования и охраны экосистем в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. Северцова АН СССР. Создав эту новую

лабораторию, Николай Иванович вновь участвовал в экспедициях на Кольский полуостров и в Карелию, организуя исследования по экологическому мониторингу и динамике экосистем Севера. В последние годы жизни Николай Иванович написал интересную обзорную монографию «Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение», которая вышла из печати в 1985 году, после его кончины.

Авторитет Н. И. Пьявченко как крупного ученого и организатора науки был и остается очень высоким в России и за рубежом. Им опубликовано более 200 научных работ, среди которых 11 монографий и книг, многочисленные статьи в центральных журналах. Н. И. Пьявченко является автором целого ряда изобретений и патентов. В 1963 году ему присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки РСФСР», в 1970-е годы он избран членом-корреспондентом АН СССР. За заслуги перед страной Н. И. Пьявченко награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени, Дружбы народов, «Знак Почета», многими медалями. Он был прекрасным учителем и очень добрым, отзывчивым человеком. Под его руководством подготовлены и защищены более 10 кандидатских и несколько докторских диссертаций. Его многочисленные ученики и последователи в разных регионах страны продолжают начатые исследования в созданных им лабораториях в Петрозаводске, Красноярске, Москве, это является лучшей памятью о нем. Я был аспирантом Николая Ивановича и в 1981 году успешно защитил под его руководством кандидатскую



Отбор образцов торфа на болоте в р-не Костомукши. Слева направо: В. А. Коломыцев, О. Л. Кузнецов, Н. И. Пьявченко. 1973 г.



На стационаре «Киндасово» перед выездом на болото. 1973 г.



Николай Иванович Пьявченко (в нижнем ряду в центре) с сотрудниками лаборатории лесосушительной мелиорации Института леса Карельского филиала АН СССР. 1978 г.

диссертацию. Бывал с ним во многих полевых выездах, на научных экскурсиях и конференциях и всегда видел глубокое уважение к нему со стороны всех коллег и специалистов. Затем я 30 лет возглавлял лабораторию болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН (до 2018 года), в которой традиции комплексного подхода к изучению природы болот и к их рациональному использованию сохраняются

и развиваются. На доме в Петрозаводске, где жил Николай Иванович в 1970–1979 годах, открыта мемориальная доска, его портрет находится в Галерее ведущих ученых Карельского научного центра РАН. Статьи о нем опубликованы в ряде тематических энциклопедий, а также в энциклопедии «Карелия», специальных изданиях об ученых Карелии.

О. Л. Кузнецов

ВАЖНЕЙШИЕ НАУЧНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ Н. И. ПЬЯВЧЕНКО

1936. Добыча торфа резным способом. Курск: Курская правда. 49 с. (1937 г. – 2-е изд.)

1937. Основы сельскохозяйственного освоения выработанных торфяных карьеров. Курск: Курское обл. изд-во. 102 с.

1941. Былые леса и климат центрально-черноземных областей европейской части СССР по данным пыльцевого анализа торфа // Советская ботаника. № 3. С. 12–20.

1945. Болото и торфяник // Советская ботаника. № 1. С. 60–66.

1949. О генезисе бугристого рельефа торфяников в северо-восточной части Европейской России // Почвоведение. № 5. С. 276–284.

1952. О перемещении растительных зон на севере Восточной Европы и Западной Сибири в послеледниковое время // Доклады АН СССР. Т. 84, № 1. С. 127–130.

1953. Задачи лесного болотоведения // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 13. С. 5–9.

Зоринские болота Курской области // Там же. С. 158–175.

1954. О природе нижнего максимума пыльцы ели в торфяниках // Доклады АН СССР. Т. 95, № 5. С. 94.

1955. Бугристые торфяники. М.: Изд-во АН СССР. 279 с.

Типы заболачивания лесов и пути использования заболоченных земель в сельском и лесном хозяйстве // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 31. С. 7–19.

1957. Условия произрастания древесной растительности на ее северном пределе // Там же. Т. 36. С. 109–164.

1958. Торфяники Русской лесостепи. М.: Изд-во АН СССР. 190 с. (переведена на англ. язык).

1959. О роли атмосферной пыли в питании болот // Доклады АН СССР. Т. 124, № 2. С. 414–417. (Совместно с З. А. Сибиревой.)

Выбор объектов и определение эффективности лесосушения // Лесное хозяйство. № 5. С. 13–15.

Лесное болотоведение и лесосушительная мелиорация в Финляндии // Вестник сельскохозяйственной науки. № 4. С. 120–125.

1960. Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах // Почвоведение. № 6. С. 21–32.

1962. Основы гидролесомелиорации. М.: Гослесбумиздат. 381 с. (Совместно с Е. Д. Сабо.)

Некоторые результаты стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в подзоне средней тайги // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 53. С. 174–203. (Совместно с З. А. Сибиревой.)

1963. Лесное болотоведение. М.: Изд-во АН СССР. 192 с.

Степень разложения торфа и методы ее определения. Красноярск: Красноярское кн. изд-во. 55 с.

1964. О генезисе бугристых болот бассейна Подкаменной Тунгуски // Известия Сибирского отделения АН СССР. № 12. С. 37–43. (Совместно с С. П. Ефремовым.)

1965. Исследование болот и заболоченных лесов при лесостроительстве // Лесное хозяйство. № 11. С. 23–29.

1966. Изучение болотных биогеоценозов // В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. С. 288–298.

1967. Некоторые итоги стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в Западной Сибири // В кн.: Взаимоотношения леса и болота (по данным стационарных исследований). М.: Наука. С. 7–42.

О биогеоценологическом изучении болот // Лесоведение. № 2. С. 37–45.

1968. Отражение современного состава лесов в поверхностных пыльцевых спектрах // Бот. журн. Т. 53, № 2. С. 174–189.

1969. Послеледниковая история лесов в бассейне Подкаменной Тунгуски по данным палинологического анализа // Лесоведение. № 1. С. 53–62. (Совместно с Л. С. Толейко.)

1972. О типах болот и торфа в болотоведении // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука. С. 35–43.

1974. О научных основах классификации болотных биогеоценозов // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука. С. 35–43.

1976. Основные этапы истории растительности и торфонакопления на востоке Балтийского щита в голоцене // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 45. С. 3–24. (Совместно с Г. А. Елиной, В. Н. Чачиани.)

1978. Динамика органического вещества в процессе торфонакопления. Л.: Наука. 176 с. (Совместно с Л. С. Козловской, В. М. Медведевой.)

1980. Влияние лесосушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука. С. 52–77. (Совместно с В. А. Коломыцевым.)

О современном заболачивании северных лесов // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. С. 144–163.

1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука. 152 с.

УТРАТЫ

ТАПИО ЛИНДХОЛЬМ (1953–2021)



22 ноября 2021 года после непродолжительной болезни скончался Тапио Линдхольм – доктор биологии, эколог широкого профиля, ведущий эксперт Института (Центра) окружающей среды Финляндии, сопредседатель российско-финляндской рабочей группы по охране окружающей среды.

Тапио Линдхольм родился 5 января 1953 года в г. Тампере, на юге Финляндии. Позднее его семья переехала в Раахе, затем в 1969 году в Лапуа, на западе Финляндии, где в 1972 году Тапио окончил среднюю школу. Осенью 1972 г. он приступил к учебе в Универ-

ситете г. Хельсинки по специальности «Биология и география», где в 1979 г. получил степени магистра и лицензиата по экологической ботанике. В университете он изучал также ландшафтное планирование, зоологию, проблемы окружающей среды, генетику и статистику. В 1980–1984 гг. Тапио Линдхольм преподавал экологическую ботанику в Университете Хельсинки. Еще до этого вел полевые и лабораторные практики в университетах Хельсинки и Йюэнсуу. С 1985 по 1988 гг. Тапио – главный редактор ежемесячного научно-популярного журнала «Suomen Luonto» (Природа Финляндии). За эти годы качество журнала серьезно улучшилось, а его тираж вырос с 10 тысяч до более 100 тысяч экземпляров, что сделало его одним из крупнейших журналов в Финляндии.

Весной 1990 г. Т. Линдхольм защитил докторскую диссертацию по теме «Экологические факторы, влияющие на рост *Sphagnum fuscum* и кустарничков на верховом болоте Лаавиосуо, Южная Финляндия». В 1991 г. ему присвоено звание доцента кафедры ботаники Университета Хельсинки. Начиная 1989 г. и до своей кончины Тапио Линдхольм занимал должность ведущего эксперта Центра окружающей среды Финляндии (Finnish Environment Institute, SYKE). Вместе с Рауно Вайсяненем он начинал разработку и осуществление национальных природоохранных программ и исследований по линии ряда министерств и ведомств этой страны. Тапио Линдхольм являлся ключевой фигурой в сохранении старовозрастных лесов Финляндии – он разрабатывал критерии их охраны и координировал работы

по инвентаризации. Результатом этой деятельности за последние 20 лет стали более 300 тысяч гектаров новых особо охраняемых территорий со старовозрастными лесами, главным образом в Восточной и Северной Финляндии. Он особенно активно занимался вопросами охраны болот, которым в 1970–80-е годы в Финляндии уделялось огромное внимание. Начиная с 2002 г. он входит в Руководящий комитет Международной группы по охране болот (IMCG). Он также играл ведущую роль в вопросах восстановления осушенных болот, исследования и практические работы по этим программам успешно ведутся с 1989 года. В настоящее время в Финляндии восстановлено несколько десятков тысяч гектаров болот.

Тапио Линдхольм, будучи студентом, впервые побывал в Карелии в 1977 году, после чего опубликовал в журнале «Nuorten Luonto» статью о своей встрече с карельской природой. Осенью 1983 года он вновь приехал в Петрозаводск вместе с Харри Васандером (Университет Хельсинки), и с этого момента начались его научные связи с учеными Карельского научного центра РАН, в первую очередь с болотоведами. Ключевой фигурой этого сотрудничества с карельской стороны стал Олег Кузнецов. После той поездки они написали большую обзорную статью об экологических исследованиях и использовании болот в Карельской АССР, которая была напечатана в журнале финского торфяного общества «Suo» (Болото).

С началом работы Тапио Линдхольма в Центре окружающей среды Финляндии в 1989 году стало активно расти его тесное научное сотрудничество и научно-организационная работа с российской стороной. На первом этапе это была совместная деятельность российско-финляндского парка «Дружба», организация в нем научных исследований. Он многое сделал для создания и развития научно-исследовательского центра этого парка на финской стороне, в г. Кухмо. Затем на протяжении 30 лет Тапио Линдхольм был координатором и участником множества совместных проектов и программ сотрудничества, таких как проект ТАСИС «Развитие ООПТ в приграничной полосе Республики Карелия», Программа по охране природы на Северо-Западе России, проект «ГЭП-анализ сети ООПТ Европейского Севера России», «Сеть ООПТ Баренцева региона». Организовав международное сотрудничество Финляндии с Карелией, Тапио Линдхольм активно подключал к нему организации и специалистов из других российских регионов – Ленинградской, Мурманской, Архангельской и Вологодской областей, Республики Коми.

Наряду с этим он являлся активным участником международного сотрудничества Северных стран в области охраны природы, работал в Комиссии Баренцева Евро-Арктического региона, а также участвовал в совместных проектах с государствами Балтии. С 1990 года Тапио Линдхольм был членом Российско-финляндской рабочей группы по охране природы, а с 2002 года он сопредседатель этой группы с финляндской стороны, совместно с Аймо Саано из Службы природного наследия Лесной службы Финляндии (Metsähalitus). Выступая в этой роли, они представляют Министерство окружающей среды Финляндии.

Выполняя огромную организаторскую работу по научному и природоохранному сотрудничеству Финляндии и северных регионов России, Тапио Линдхольм прежде всего был широко эрудированным исследователем по широкому кругу вопросов ботаники, болотоведения, лесоведения, общей экологии и охраны биоразнообразия, являясь учеником и продолжателем научных традиций своего учителя – профессора Рауно Руухиярви. Им опубликовано более 100 статей в научных журналах и материалах конференций и симпозиумов. Кроме того, он автор многочисленных отчетов по различным проектам и документов в государственные органы Финляндии, а также организатор множества конференций, симпозиумов и научных экскурсий.

Тапио Линдхольм – прекрасный популяризатор проблем рационального природопользования и охраны природы, им опубликовано более 300 популярных статей, из которых около 200 – в крупнейшей газете Финляндии «Helsingin Sanomat». Он также постоянный участник различных передач и интервью на телевидении и радио Финляндии.

Около 40 лет Тапио Линдхольм занимался редакторской работой: в 1983–1984 гг. он главный редактор журнала «Nuorten Luonto», в 1985–1988 гг. – главный редактор научно-популярного журнала «Suomen Luonto», в течение ряда лет – главный редактор журнала «Suo» и член его редколлегии. В течение всего периода работы в Центре окружающей среды Финляндии он является редактором многочисленных изданий по вопросам биоразнообразия, а также членом редколлегии серии «Биогеография» «Трудов Карельского научного центра РАН».

Наряду со своей непосредственной работой, Тапио Линдхольм являлся значимым лицом в неправительственных природоохранных организациях, а также членом многих научных обществ Финляндии, более десяти лет он возглавлял Финское дендрологическое общество.

Тапио Линдхольм был прекрасным доброжелательным человеком, открытым для дискуссий и обсуждения различных вопросов и задач, как сугубо научных, так и международного сотрудничества. Он находил решения по многим проблемам с работниками директивных органов северных регионов России и Финляндии, с сотрудниками научных и природоохранных организаций. Карельский научный центр РАН Тапио считал своим «вторым домом», где на протяжении 30 лет он бывал ежегодно по несколько раз. Для сотен сотрудников центра и его многочисленных друзей он

останется в памяти как энтузиаст науки и охраны природы, опытный организатор международной интеграции ученых. Все мы скорбим вместе с его прекрасной семьей и многочисленными коллегами по всему миру в связи с его преждевременным уходом из жизни. Лучшим памятником Тапио Линдхольму будет сохранение и дальнейшее развитие сотрудничества России и Финляндии по проблемам рационального природопользования и охраны окружающей среды.

Коллектив Карельского научного центра РАН

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 завершённых 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 учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия 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 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 высылаются 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 опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём 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. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru или представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

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 – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, 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; 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** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); двуязычные таблицы (на русском и английском языках); рисунки; подписи к рисункам на русском и английском языках.

Сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (с указанием почтового индекса) на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен 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 во вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» 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) либо начальным словом библиографического описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. На полях бумажного экземпляра 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, поясняются 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 при первичной подаче материала в редакцию вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в формате TIF (* .TIF) или JPG. 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. Иллюстрация объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, элек-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

тронного 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 приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в 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 groenlandicis* (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.

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.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические описания русскоязычных работ даются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать ее. Описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатных онлайн-сервисов транслитерации, вариант BSI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

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

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °C) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(a) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

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.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 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.

References:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

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., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

References:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsia i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. [Biol. Bull. Reviews]. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

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.

References:

Mar'inskikh D. M. Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Patent RF № 2000130511/28. 04. 12. 2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 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.

References:

Grebenshchikov Ya. P. K nebol'shому kursu po bibliografii: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 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 онлайн-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: 25.12.2015).

Демография. Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. *Elektron. b-ki [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Demografija. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

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.

References:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

No. 12, 2021

ECOLOGICAL STUDIES

TABLE OF CONTENTS

S. V. LEVIN. APPROACHES TO DEVELOPING THE MIXTURE PATTERNS FOR MANAGED FORESTS WITH CRIMEAN PINE IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF EUROPEAN RUSSIA (VORONEZH OBLAST)	5
N. S. Rak, S. V. Litvinova. THE EFFICIENCY OF <i>APHIDIUS ROSAE</i> HALIDAY (HYMENOPTERA: APHIDIIDAE) IN REGULATING THE NUMBERS OF <i>MACROSIPHUM ROSAE</i> (L.) (HEMIPTERA, APHIDIIDAE) ON PLANTS OF THE GENUS <i>ROSA</i> L.	20
Yu. V. Karpechko. ENVIRONMENTAL EFFECTS ON FOLIAGE FORMATION IN A TREE STAND AND METHODS FOR CALCULATING ITS MASS	26
A. N. Gromtsev, M. S. Levina, Yu. V. Presnuhin. FOREST FIRES IN KARELIA: CURRENT SITUATION IN THE CONTEXT OF THE NATURAL CONDITIONS IN VARIOUS GEOGRAPHIC LANDSCAPES	36
F. V. Fyodorov. SPATIAL DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF BEAVERS IN THE KIZHI ARCHIPELAGO	46
A. P. Stolyarov. SOME FEATURES OF THE SPECIES, SPATIAL AND TROPHIC STRUCTURE OF SUB-LITTORAL AND LOWER LITTORAL MACROBENTHOS COMMUNITIES IN COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY, WHITE SEA)	57
O. P. Sterligova, N. V. Ilmast. RESULTS OF THE INTRODUCTION OF THE EUROPEAN VENDACE <i>COREGONUS ALBULA</i> IN KARELIA	72
V. G. Michailenko, O. P. Sterligova. SOME ECOLOGICAL ASPECTS OF RAINBOW TROUT CAGE REARING	82
HISTORY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE RAS: PEOPLE AND EVENTS	
O. L. Kuznetsov. Outstanding scholar and science administrator Nikolai I. P'yavchenko (1902–1984)	91
BEREAVEMENTS	
Tapio Lindholm (1953–2021)	98
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	101

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 12, 2021

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка М. И. Федорова

Подписано в печать 23.12.2021. Дата выхода 30.12.2021. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,0. Усл. печ. л. 12,6.
Тираж 100 экз. Заказ 695. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50