

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 3, 2022

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2022

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. ХЁЛЬТЯ, 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.; 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», 2022
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2022
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2022
© Институт леса КарНЦ РАН, 2022

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 3, 2022

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2022

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.); A. E. VESELOV, DSc (Biol.), Prof.; V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.

Published since January 2009

8 issues a year

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, 2022
© Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2022
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2022
© Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2022

УДК 630*232.311.3

ОБОСНОВАНИЕ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ТЕХНОЛОГИИ СОЗДАНИЯ ПРИВИВОЧНЫХ ЛЕСОСЕМЕННЫХ ПЛАНТАЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

С. В. Левин

*Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции
и биотехнологии (ул. Ломоносова, 105, Воронеж, Россия, 394087)*

Создание лесосеменных плантаций (ЛСП) хвойных пород путем прививки черенков с плюсовых деревьев является перспективным направлением в организации лесного семеноводства. Для увеличения объемов заготовки семян лесных растений с улучшенными наследственными свойствами и получения из них высококачественного посадочного материала необходимо изменить подходы к ведению лесного семеноводства в соответствии со «Стратегией развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года». С целью совершенствования технологии создания прививочной ЛСП из сосны обыкновенной 1-го порядка с использованием метода групповой посадки были получены данные, которые позволяют сделать определенные выводы. Наилучшие условия для перекрестного опыления достигаются при размещении в одном посадочном месте плантации трех саженцев, привитых черенками разных клонов. Их размещение в посадочном месте поддерживается на расстоянии до 0,5 м друг от друга. Обрезка верхушечной части, не дающая заметной прибавки урожая, как затратный технологический прием исключается из технологической карты, с заменой ее прореживанием, когда высота дерева превышает 8 метров. Сбор шишек проводится после выборочной рубки деревьев с регулированием количества деревьев в месте посадки, соответствующего необходимому объему сбора семян. Это увеличивает срок службы насаждения до 35 лет и более вместо запланированных 25 лет с получением деловой древесины в процессе использования от ЛСП. Использование трех саженцев на одном месте посадки обеспечивает более высокую сохранность ЛСП в случае ее повреждения крупными копытными (лосем). Также использование рядов непривитых саженцев, выращенных из семян селекционного материала, при посадке их в опушечном положении плантации способствует ее сохранению.

Ключевые слова: лесосеменная плантация хвойных пород; размещение групповое и одиночное; привитые деревья; таксационные показатели; урожайность; шишки; семена

Для цитирования: Левин С. В. Обоснование совершенствования технологии создания прививочных лесосеменных плантаций сосны обыкновенной // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 5–21. doi: 10.17076/eco1557

S. V. Levin. SUBSTANTIATION OF AN ENHANCED TECHNOLOGY FOR CREATING SCOTS PINE GRAFT SEED ORCHARDS

All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
(105 Lomonosov St., 394087 Voronezh, Russia)

Establishment of coniferous seed orchards using grafts from plus trees is a promising development alley for forest seed breeding. To augment the harvesting of genetically enhanced forest plant seeds and to obtain high-quality planting stock from them, it is necessary to modify the approaches to forest seed breeding in line with the "Russian Forest Sector Development Strategy 2030". The study seeking to improve the technology of creating 1st generation Scots pine graft seed orchards with group planting layout produced data leading to certain conclusions. The best conditions for cross-pollination are achieved by planting three seedlings grafted with scions of different clones in one plot. Spacing between seedlings in the plot should be up to 0.5 m. Tree topping, which does not provide a noticeable increase in the yield, is excluded from the operations chart as a costly method and replaced by thinning when the tree becomes higher than 8 meters. Cones are harvested after the plot is thinned leaving the number of trees adequate for producing the required seed harvest volume. The service life of the plantation is thereby increased to 35 years or more versus the planned 25 years, and merchantable timber can be obtained in the process of operating the orchard. Planting of three seedlings in one plot improves the orchard's survival in cases of damage by large ungulates (moose). Also, planting of rows of non-grafted seedlings grown from selected seeds in the orchard's margins contributes to its preservation.

Keywords: coniferous seed orchard; group and single-tree layouts; grafted trees; valuation indicators; yield; cones; seeds

For citation: Levin S. V. Substantiation of an enhanced technology for creating Scots pine graft seed orchards. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:5–21. doi: 10.17076/eco1557

Введение

Одним из перспективных направлений в устройстве лесосеменного хозяйства является создание лесосеменных плантаций (ЛСП) хвойных пород прививкой черенков от плюсовых деревьев. Создание таких плантаций позволяет: получить семена с ценными хозяйственно-биологическими свойствами, наследуемыми в значительной степени от плюсовых деревьев; регулярные и обильные урожаи в предельно короткие сроки, а также облегчает сбор семян (шишек) с деревьев. К настоящему времени в «Стратегии развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года», утвержденной распоряжением Правительства Российской Федерации (в редакции от 11 февраля 2021 г. № 312-р), в разделе II «Современное состояние и тенденции развития Лесного комплекса Российской Федерации» пункта 5 «Воспроизводство лесов» отмечено, что «в 76 субъектах Российской Федерации имеются объекты лесного семеноводства, в том числе лесосеменные плантации на площади 5,8 тыс. гектаров. Большинство этих объектов создавалось 50–40 лет назад, при этом срок их эксплуатации составляет около 25 лет.

Финансирование содержания имеющихся объектов лесного семеноводства осуществляется по остаточному принципу, объемы создания новых объектов недостаточны для развития качественной лесосеменной базы воспроизводства лесов» [Стратегия..., 2021].

Учитывая, что «в настоящее время не во всех субъектах Российской Федерации сформирована стабильная система лесного семеноводства, позволяющая обеспечить мероприятия по лесовосстановлению посадочным материалом», как отмечено в «Стратегии развития Лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года», «для наращивания объемов заготовки семян лесных растений с улучшенными наследственными свойствами и получения из них качественного посадочного материала необходимо изменение подходов к ведению лесного семеноводства и развитию питомнической базы. Создание технологических объектов, обеспечивающих производство семян и посадочного материала с улучшенными наследственными свойствами, является основой повышения продуктивности, качества и устойчивости лесов» [Стратегия..., 2021].

Безусловно, что ответы на выявленные проблемы кроются в пятидесятилетнем опыте

создания объектов лесного семеноводства. Прежде всего следует иметь в виду, что в лесосеменном хозяйстве основное значение имеет не урожайность отдельных деревьев, а общий урожай с единицы площади плантации и доступность его для заготовки. При этом урожайность семян в расчете на единицу площади определяется не только количеством шишек на деревьях, но также числом деревьев на 1 гектар, выходом семян из шишки и их полнозернистостью.

Взяв в качестве достигаемых целей общий урожай с единицы площади плантации и его доступность, которые определяют окупаемость затрат на создание объекта, рассмотрим аспекты роста и развития породы. Кульминация прироста сосны в благоприятных условиях наблюдается рано, в 15–20 лет. Из исследований многих авторов видно, что рост и продуктивность сосновых насаждений снижаются в направлении с севера на юг и с северо-запада на юго-восток в условиях лесостепного района и зоны степей Русской равнины [Щепотьев, Павленко, 1962]. Интенсивность роста боковых корней зависит от химического плодородия и влажности почвы. Последний фактор оказывает более сильное влияние на активность развития корней в длину, чем химическое плодородие почвы [Гордиенко и др., 1995].

Прямоугольная посадка предпочтительнее, чем квадратная. В рядах возможно несколько загущенное размещение, прореживания здесь можно проводить спустя 2–3 года после наступления смыкания в междурядьях. Оно не должно быть интенсивным, поскольку улучшение репродуктивной активности освещаемых деревьев в этом возрасте уже не компенсирует потери общего урожая с единицы площади. Согласно [Правила..., 2015] удалять следует отстающие в росте, слабоплодоносящие, механически поврежденные деревья. Должен оставаться коридор шириной около 1 м, обеспечивающий возможность применения средств механизации при агротехнических уходах и заготовке шишек, поэтому смыкание крон здесь недопустимо.

Густота не является причиной дифференциации деревьев. Наблюдения показали, что густота посадки слабо влияет на среднюю высоту деревьев. Некоторые различия между показателями разной густоты обусловлены естественной вариабельностью высоты деревьев в насаждениях. Они не превышают 10 % и не выходят за пределы точности измерений [Ефимов, 2010]. Для самых неблагоприятных условий (очень сухих и бедных почв) с целью обеспечения повышенной дифференциации и

устойчивости культур необходимо рекомендовать не редкие и сплошные посадки сосны, а кулисные и групповые [Рубцов, 1969]. В то же время ширина проекций крон в значительной степени зависит от размещения деревьев. В условиях произрастания (Воронежская область, тип лесорастительных условий В₂) смыкание крон наступило при расстояниях между деревьями: 2,5 м – на девятый год; 5 м – на четырнадцатый год; 7,5 м – в 20 лет. Спустя 3–4 года после смыкания ветви нижних ярусов крон начинают высыхать и отмирают. А в 21-летнем возрасте на секции с размещением 2,5×2,5 м у всех деревьев живая крона началась с половины высоты ствола и ветви 10 мутовков деревьев полностью усохли; при размещении 5×5 м усохли ветви 5–7 нижних мутовков; с размещением 7,5×5 м засохшие ветви в рядах охватывали 4–5 нижних мутовков. К 25-летнему возрасту в основном сомкнулись кроны и на самой редкой секции 7,5×7,5 м [Ефимов, 2010].

Исследования показали, что снижение репродуктивной активности, обусловленное загущенной посадкой, до определенного момента компенсируется большим числом деревьев на одном гектаре [Ефимов, 2010]. Чрезмерное прореживание плантации, способствующее улучшению репродуктивного развития каждого оставляемого дерева, по хозяйственным соображениям является нежелательным, так как снижает валовый урожай семян. При этом излишнее загущение делает урожай с единицы площади малодоступным для заготовки, так как шишки образуются на вершине кроны, а уменьшение урожайности каждого дерева обуславливает необходимость более частых подъемов в кроны, что увеличивает трудозатраты и отражается на себестоимости семян. Доказано, что наибольший урожай шишек с единицы площади у сосны обыкновенной формируется в возрасте 19–24 лет при густоте 400–800 деревьев на 1 гектар [Ефимов, 2010].

Обращает на себя внимание раннее, с 9 лет, наступление семеношения и довольно высокая урожайность семян на ЛСП, которая в отдельные годы превышает 20–30 кг на гектар. Отбраковка слабоурожайных клонов и замена их средними по репродуктивной способности деревьями повысила суммарный урожай на молодой плантации за десятилетний период на 29 %, что еще раз подтверждает высокую эффективность селекционного способа регулирования урожайности. За первые 3–4 года после прореживания резко, в 2,3 раза, снизилась урожайность семян с единицы площади. Но на седьмой год благодаря улучшению усло-

вий освещения и питания заметно повысилась урожайность каждого дерева [Ефимов, 2010].

Весьма важным считается применение обрезки вершин (декапитация), как приема, оказывающего влияние на урожайность деревьев. Результаты исследований показали, что все деревья с обрезанными вершинами образовали в основном две вершины из веток верхней мутовки, в которых развивается резко отрицательный геотропизм (проявляется присущая сосне хорошо выраженная полярность). Верхушечные побеги растут сильнее, чем на контроле, и за 8–9 лет догоняют контрольные деревья по росту, размерам и цвету хвои. При этом обрезка вершин боковых веток у сосны с целью увеличения и преодоления неравномерности семеношения не достигает своего назначения, так как систематическое удаление верхушечных генеративных и вегетативных побегов, обладающих более высоким насыщением ростовых веществ в виде фитогормонов, нарушает общую организацию жизнедеятельности дерева. Систематическая обрезка вершины верхушечных побегов, то есть более активной части дерева, где постоянно накапливаются химические тесты и фитогормоны, приводит к их обеднению и сокращению жизнедеятельности. Данный опыт показывает, что обрезка кроны сосны не способствует резкому или даже сколько-нибудь ощутимому повышению урожайности шишек по сравнению с урожайностью деревьев, произрастающих в таких же природных условиях прореженных древостоев.

Прореживание древостоев настолько резко повышает урожайность семян на 500–800 %, что в конечном итоге трудно уловить, влияет ли на усиление плодоношения дополнительная обрезка кроны [Гиргидов, 1976]. В то же время внезапное выставление спелых сосновых насаждений на простор в виде кулисы шириной 55 м повлекло за собой падение прироста в течение 5 лет, после чего он снова увеличивается, но уже не достигает прежней величины [Каппер, 1954].

По мере увеличения возраста и размеров деревьев густота посадки все более существенно влияет на развитие мужской и женской генеративной сферы. До 14 лет различия между секциями с различной густотой по числу мужских колосков, формирующихся на одном дереве, незначительны. По обилию женского цветения лидировали «редкие» секции. Анализ полученных данных показывает, что заметное угнетение мужского цветения наступает спустя 3–4 года после полного смыкания крон в рядах и междурядьях при достижении проективного

покрытия площади кронами около 100 % и выше [Ефимов, 2010].

Исследования показали, что между фактическими признаками энергий роста деревьев и величиной шишек и семян у сосны не существует прямой зависимости. Произрастающие рядом одного возраста и роста деревья с одинаково развитыми кронами имеют шишки и семена различной величины, а также часто отличаются по степени семеношения в один и тот же год. При наступлении массового семеношения деревьев урожай древостоев, где проводилось прореживание, в среднем повышается по сравнению с естественными непрореженными древостоями в 5 раз [Гиргидов, 1976].

Проведенные наблюдения подтверждают выводы [Гиргидов, 1976; Ефимов, 2010], что чем гуще посадка, тем выше общий ожидаемый урожай семян с единицы площади за весь период. При этом особый акцент ставится на прореживание как метод повышения урожайности, а не на обрезку вершин. Но прореживания на ЛСП в условиях Центральной лесостепи не предусмотрены при разработанных требованиях с размещением посадочного материала на территории 8×5–6 м и соответствующей густотой посадки 200–250 деревьев на 1 га [Правила..., 2015].

Положения, обосновывающие применение группового метода при создании плантаций, впервые нашли свое отражение в работе «О рублении, поправлении и заведении лесов» А. Т. Болотова, опубликованной еще в 1766 г. [Болотов, 1952]: «Далее везде находил я, что не мешало им, когда они стояли и небольшими кучками, и деревья по три, по четыре, по пяти и более, выросшие отчасти из одного корня, отчасти от разных, но близко друг подле друга, и они были столь же хороши, как поодиночке и на просторе стоящие, однако в таком только случае, когда вся кучка отделялась от других деревьев нарочитым расстоянием и вокруг себя имела для ветвей своих простора довольно. Из всего того, равно как вообще из расположения и сего прекрасного и хорошо убереженного леса, мог я, наконец, ясно усмотреть, что, буде хотеть, чтоб деревья были хороши, то всем им частыми быть никоим образом не можно, а надобно каждому иметь довольно простора и дереву от дерева или по крайней мере кучки от кучки не ближе бы как сажень на пять, на шесть или десять, ибо чем выше и больше деревья, тем более занимают они верхними своими сучьями и место».

На преимущества группового размещения деревьев указывает в своей работе последователь известных лесоводов М. К. Турского и

Н. С. Нестерова Г. Р. Эйтинген [1962]: «самоизреживание происходит преимущественно группами смежных деревьев, благодаря чему и остающиеся живые деревья образуют группы. В близком, непосредственном соседстве друг с другом деревья живут многие десятилетия; деревья же, сравнительно далеко отстоящие от других, обладают меньшей выживаемостью... Отмирание деревьев в сомкнутых группах менее значительно, чем деревьев, растущих отдельно. Благодаря этому естественное самоизреживание посадки сосны приводит к групповому расположению деревьев».

Кроме группового размещения основополагающим в рекомендуемой технологии следует считать то, что наилучшие условия для перекрестного опыления создаются в том случае, когда прививки одного и того же дерева находятся на максимальном расстоянии друг от друга и со всех сторон окружены прививками других деревьев. Также следует иметь в виду, что для сосны характерно избирательное оплодотворение, когда чужая пыльца воспринимается лучше, чем своя собственная. Из этого следует, что в насаждении на одном посадочном месте можно допустить размещение нескольких привитых деревьев различных клонов, это в значительной степени ускорит семеношение плантации.

В редком насаждении (ЛСП) отдельные деревья покрывают дефицит по урожаю шишек у других деревьев, а в другие годы не плодоносившие ранее деревья начинают плодоносить. Такое поведение отдельных деревьев указывает, что степень семеношения каждого из них зависит не только от влияния внешней среды, но также от внутренних, биологических, наследственных факторов, свойственных им, которые вызывают нарушение общего ритма каждого дерева в идентичных лесорастительных условиях. Ранее проведенные исследования на территории Кузоватовского лесничества Ульяновской области показали, что привитые клоны плюсовых деревьев сосны существенно различаются между собой по основным показателям генеративной сферы: срокам наступления цветения (на 4–5 дней); динамике сезонного развития генеративных органов; обилию и соотношению мужских и женских стробиллов и типу сексуализации; размерам мужских колосков (в 3 раза); продукции пыльцы (десятки раз); фертильности семян (более чем в 2 раза); среднему урожаю шишек (в 20–25 раз); выходу полнотелых семян из шишки (в 8–20 раз); общей семенной продуктивности (в 50 раз). На 16–17-летних семейственных ЛСП урожайность в

1,7–3 раза ниже, чем на клонах ЛСП того же возраста. Клоны и семьи одних и тех же плюсовых деревьев практически не коррелируют между собой по среднему урожаю и выходу полнотелых семян. Это является следствием значительного расщепления в семенном потомстве показателей генеративной сферы материнских деревьев [Кублик, 1999].

Также следует учитывать, что формируется урожай на большой высоте, и это делает его малодоступным для заготовки при имеющихся в лесном хозяйстве средствах подъема в кроны деревьев. Ведение хозяйства при эксплуатации ЛСП до возраста 25 лет осуществляется в режиме, когда проводится поздняя обрезка вершин, исключая получение деловой древесины. В этом случае окупаемость затрат может быть получена лишь за счет объема и качества семян с практическим исключением из списка доходов сумм реализации деловой древесины.

Учитывая намеченные направления и вышеизложенные проблемы получения семян с улучшенными наследственными свойствами на ЛСП, разработка обоснованных предложений по совершенствованию технологии создания объектов лесного семеноводства (сосны обыкновенной) из вегетативного материала с применением группового метода посадки направлена на обеспечение повышения качества и количества урожая объектов, а также необходимое и доступное количество вегетативного материала.

Объекты и методы исследований

На территории Кузоватовского лесничества Ульяновской области обследовался участок ЛСП сосны обыкновенной, созданный вегетативным материалом – прививкой черенков плюсовых деревьев в расщеп верхушечной почки (рис. 1). Тип лесорастительных условий В₂. Размещение на площади посадочных мест 5×8 м.

На пробной площади участка кроме привитых деревьев одиночного и группового стояния сохранились опушечные ряды непривитых деревьев такого же стояния (рис. 2) и одинакового возраста – 36 лет.

На пробной площади проводилась таксация стволов методом замеров: длины окружности ствола на высоте 1,3 м мерной лентой с последующим переводом в диаметр, а также высоты высотомером. При этом осуществлялось картирование с нанесением на планшеты из миллиметровой бумаги точек мест стояния деревьев разных пород с проекциями крон и их номеров с целью установления по породам



Рис. 1. Размещение ЛСП на территории Кузоватовского лесничества Ульяновской области
 Fig. 1. Location of the forest seed orchard on the territory of the Kuzovatovsky forestry in the Ulyanovsk Region

расстояний между деревьями в ряду (li) и от таксируемого дерева до 3-го соседнего (Li). Использование показателя от таксируемого дерева до 3-го соседнего напрямую связано с площадью роста дерева [Нагимов, 1999]. Кроме этого произведен анализ хода роста в высоту модельного дерева. На пробной площади

в соответствии с Правилами лесовосстановления (п. 55) [Приказ..., 2019] таксации подвергались не менее четырех рядов главной лесной древесной породы. Статистическую обработку материалов осуществляли с помощью пакета «Анализ данных Microsoft Excel 2010».



а



б

Рис. 2. Размещение на пробе: а – групповое (непривитые три дерева); б – одиночное (привитые)

Fig. 2. Placement on samples: а – group (3 ungrafted trees); б – single (grafted trees)

Результаты и обсуждение

В результате исследований установлено, что в среднем на пробной площади диаметр на высоте груди составил 27,5 см, а высота – 17 м, соответствуя I-му бонитету насаждений.

На графике (рис. 3) кривая полиномиальной зависимости со средней степенью аппроксимации (0,698) показывает нахождение основного количества деревьев в диапазонах: по высоте – 14–19 м и по диаметру на высоте груди – 18–38 см. Отставшие в развитии деревья – это 4-й ствол в группах непривитых деревьев на одно посадочное место.

При анализе ряда распределения числа стволов по ступеням толщины в исследуемых культурах на плантации в сравнении с естественными древостоями сосны обыкновенной при среднем табличном диаметре 28 см [Третьяков, 1952] мы наблюдаем нарушение в ряду с заметным и неравномерным смещением в сторону увеличения числа стволов больших диаметров и снижением их количества в сторону уменьшения величин диаметров (рис. 4).

Данное наблюдение подчеркивает связь выявленных изменений с происхождением культур – прививкой посадочного материала и дальнейшим его развитием.

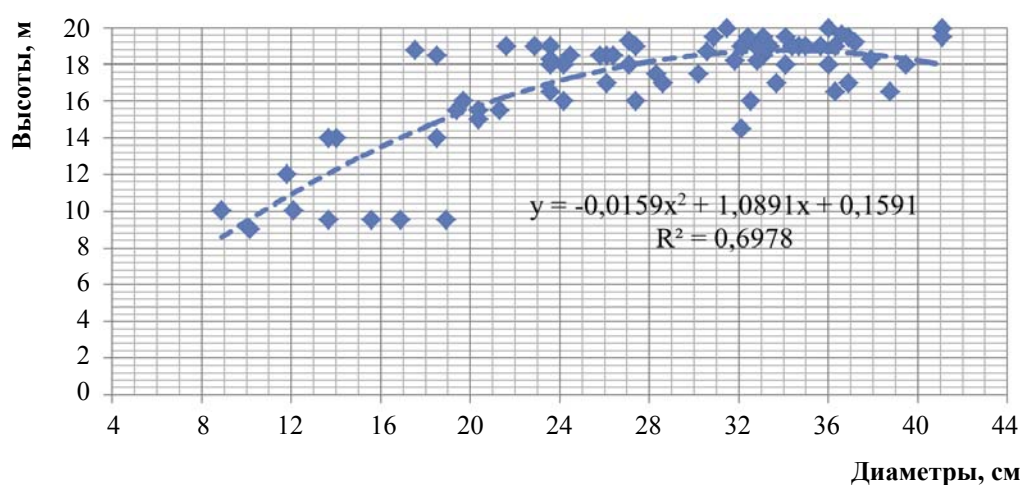


Рис. 3. Соотношение показателей высота и диаметр на высоте груди на ЛСП

Fig. 3. Ratio of heights and diameters at breast height in the forest seed orchard

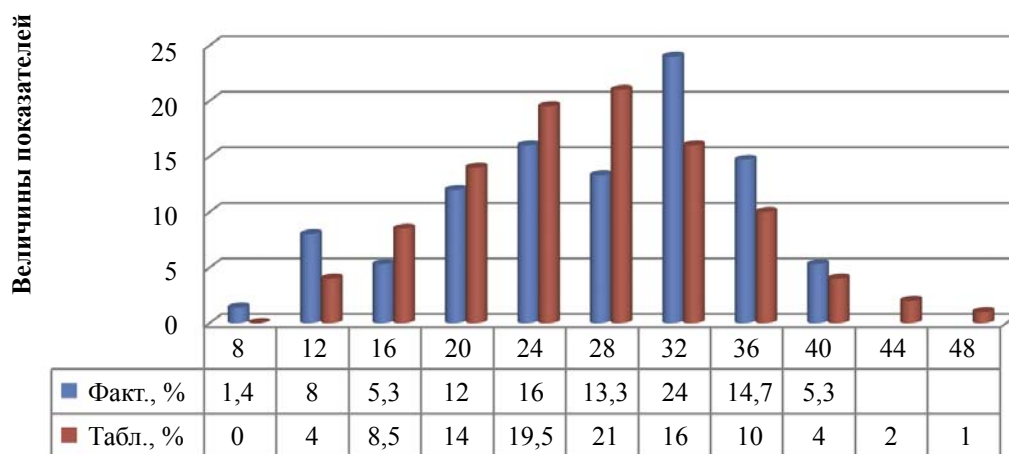


Рис. 4. Распределение числа стволов по ступеням толщины в исследуемых культурах на плантации в сравнении с естественными древостоями сосны обыкновенной при среднем табличном диаметре 28 см [табличные данные из: Третьяков и др., 1952]

Fig. 4. Distribution of the trunks number by thickness stages in the studied orchard crops compared to the natural stands of the Scots pine with an average tabulated diameter of 28 cm [the tabular data after: Tretyakov et al., 1952]

При рассмотрении показателей в отношении привитых и непривитых деревьев на пробе с учетом их различного размещения (группового и одиночного) выявлено, что:

– у непривитых деревьев по соотношению проекций площадей кроны (Sk , m^2) и роста (Sp , m^2) в целом наблюдается незначительное превышение площади роста (11,6 %), отличаясь лишь величинами с учетом размещения деревьев. Так, в среднем площадь роста у деревьев при одиночном расположении превышает такую у деревьев группового стояния в 3,09 раза, а площадь проекции кроны – в 2,9 раза (рис. 5);

– у привитых деревьев средняя площадь проекции кроны на 37,6 % больше, чем их средняя площадь роста. Что касается соотношения площадей проекции кроны роста в зависимости от размещения, то у одиночных деревьев этот показатель в 1,2 раза выше, чем у деревьев группового стояния, а площадь ро-

ста в 1,8 раза больше у одиночных деревьев (рис. 5).

Привитые деревья в своей основе (корневой системе) базируются на подвойном материале, поэтому нельзя сбрасывать со счетов и тот момент, что в самом начале развития прививки происходит ограничение развития подвоя и в целом развитие его корневой системы напрямую связано с совмещением с ассимиляционным аппаратом привоя и качеством срастания прививки. Поэтому определенным привитым деревьям может быть свойственно ограничение развития корневой системы, как видно на рис. 6. В данном случае площадь проекции кроны превышает площадь роста, что подтверждают полученные данные.

Привитые деревья как по диаметру на высоте груди, так и по самой высоте превышают непривитые в среднем на 21,7 и 16,3 % соответственно (табл. 1).

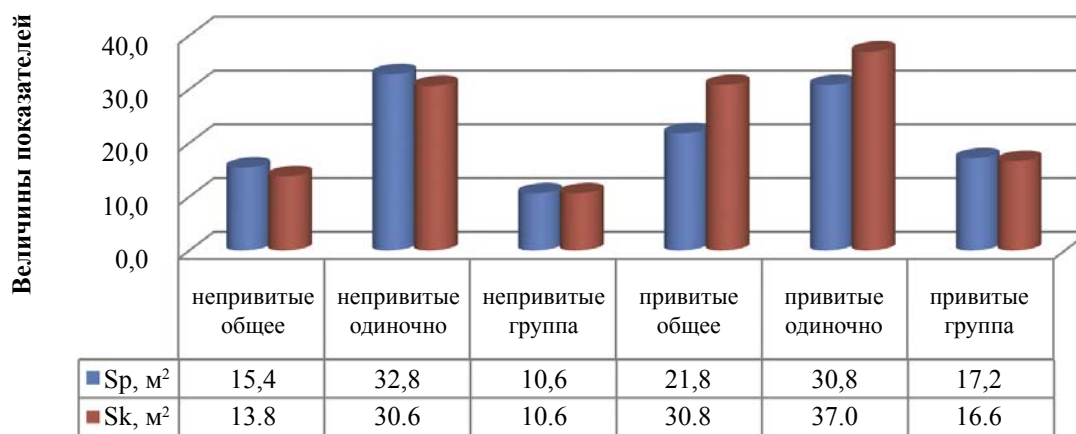


Рис. 5. Соотношение проекций площадей кроны и роста деревьев

Fig. 5. Ratio of crown projection areas and tree growth

Таблица 1. Статистические показатели таксационных и расчетных параметров роста и развития деревьев

Table 1. Statistical indicators of taxation and calculated parameters of tree growth and development

Статистические показатели Statistical indicators	Таксационные и расчетные параметры роста и развития деревьев Taxation and calculated parameters of tree growth and development									
	$D_{1,3}$, см $D_{1,3}$, cm	H, м H, m	hж.в., м hv.v., m	Дкр., м Dkr, m	li, м li, m	Li, м Li, m	Sp , m^2 Sp , m^2	Sk , m^2 Sk , m^2	qi , m^2 qi , m^2	V , m^3 V , m^3
общие general										
Среднее Average	27,5	17,0	7,6	4,6	3,5	5,0	17,5	19,5	0,0648	0,564
Стандартное отклонение Average deviation	8,35	3,07	1,73	1,82	2,51	2,09	12,34	14,67	0,0337	0,3235
Коэффициент вариации, % Variation coefficient, %	30,3	18,1	22,7	39,2	70,9	42,0	70,3	74,9	51,9	57,3
Уровень надежности (95,0 %) Reliability (95.0 %)	1,9	0,7	0,4	0,4	0,6	0,5	2,8	3,4	0,008	0,1

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

Статистические показатели Statistical indicators	Таксационные и расчетные параметры роста и развития деревьев Taxation and calculated parameters of tree growth and development									
	Д _{1,3} , см D _{1,3} , cm	Н, м H, m	hj.v., м hv.v., m	Дкр., м Dkr., m	li, м li, m	Li, м Li, m	Sp, м ² Sp, m ²	Sk, м ² Sk, m ²	qi, м ² qi, m ²	V, м ³ V, m ³
для привитых for grafted										
Среднее Average	31,3	18,6	7,9	6,0	5,2	6,8	21,8	30,8	0,0793	0,711
Стандартное отклонение Average deviation	5,83	1,29	1,93	1,71	2,51	1,28	8,97	16,51	0,0268	0,2556
Коэффициент вариации, % Variation coefficient, %	18,6	6,9	24,4	28,3	48,6	18,9	41,1	53,5	33,9	36,0
Уровень надежности (95,0 %) Reliability (95.0 %)	2,4	0,5	0,8	0,7	1,0	0,5	3,7	6,8	0,011	0,11
для непривитых for ungrafted										
Среднее Average	25,7	16,1	7,5	3,9	2,7	4,1	15,4	13,8	0,0576	0,491
Стандартное отклонение Average deviation	8,83	3,36	1,63	1,45	2,10	1,81	13,29	9,62	0,0347	0,3312
Коэффициент вариации, % Variation coefficient, %	34,4	20,8	21,8	36,8	76,8	44,6	86,2	69,7	60,2	67,4
Уровень надежности (95,0 %) Reliability (95.0 %)	2,5	1,0	0,5	0,4	0,6	0,5	3,8	2,7	0,010	0,09

Примечание. Д_{1,3}, см – диаметр на высоте груди; Н, м – высота; hj.v., м – высота крепления живой ветви; Дкр., м – диаметр кроны; li, м – расстояние в ряду; Li, м – расстояние до третьего соседнего дерева; Sp, м² – площадь роста; Sk, м² – площадь проекции кроны; qi, м² – площадь поперечного сечения ствола; V, м³ – объем ствола.

Note. D_{1,3}, cm – diameter at breast height; H, m – height; hv.v., m – height of live branch attachment; Dkr., m – crown diameter; li, m – distance in a row; Li, m – distance to the third adjacent tree; Sp, m² – growth area; Sk, m² – crown projection area; qi, m² – trunk cross-section area; V, m³ – trunk volume.



а



б

Рис. 6. Пример соотношения площадей проекции кроны и роста привитого дерева на ЛСП (а); плохая совместимость подвоя и привоя (б)

Fig. 6. An example of ratio of the crown projection area and growth areas of a grafted tree in the forest seed orchard (a); poor compatibility of rootstock and scion (b)

При этом величины коэффициентов вариации таких показателей привитых деревьев, как диаметр на высоте груди ($D_{1,3}$, см), высота дерева (Н, м), высота живой ветви (hж.в., м), диаметр кроны (Дкр., м), показывают среднюю степень изменчивости по отношению к средним показателям в отличие от непривитых растений.

Эти превышения свидетельствуют об относительно высокой общей комбинационной способности многих деревьев. Из источников известно, что средняя высота привитых клонов не зависит от высоты плюсовых деревьев и не

коррелирует между собой, поэтому нельзя прогнозировать величину селекционного эффекта при отборе по фенотипу материнских деревьев и показателям роста их вегетативных потомств [Кублик, 1999].

Среди непривитых деревьев заметны расхождения по показателям внутри категорий по их размещению. Так, по среднему диаметру одиночно расположенные деревья превышают групповые на 51,9 %, а по высоте – на 15,5 %. Следует подчеркнуть, что высота крепления живой ветви в среднем составила у непривитых деревьев 7,5 м; у привитых – 8 м (рис. 7).

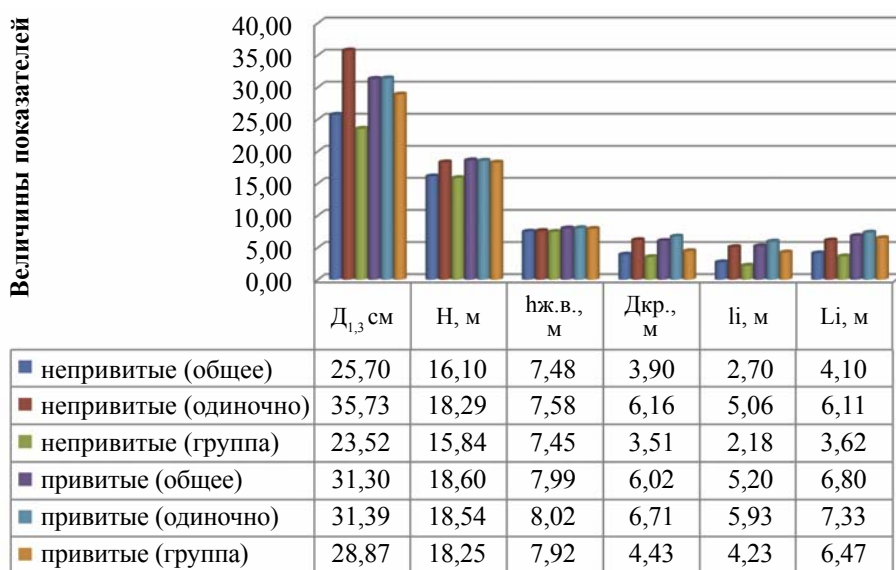


Рис. 7. Показатели роста и развития породы с учетом прививки и стояния деревьев на пробной площади

Fig. 7. Indicators of growth and development of the species, taking into account grafting and standing of trees in the sample area

Это показывает, что за счет размещения деревьев 5×8 м на 1 гектаре площади на их развитие не повлияли существенно ни сама прививка, ни расположение деревьев. В то же время диаметры крон деревьев при одиночном стоянии в обеих категориях превысили соответствующий параметр у деревьев группового стояния на 75,5 % у непривитых и на 51,5 % у привитых (рис. 7). При этом превышение диаметров крон привитых деревьев над непривитыми на 53,8 % есть результат проявления разницы в этапах онтогенеза деревьев по происхождению – семенного и привитого материала.

В данных условиях произрастания смыкание крон наступило лишь в рядах, вызвав усы-

хание 17 нижних мутовок. Между деревьями смыкания крон в междурядьях в ближайшее время не ожидается (рис. 8).

По мере роста деревьев в насаждении нижние ветви оказываются все менее освещенными и попадают в условия, ухудшающие питание. В результате этого рост побегов замедляется, условия для возникновения и роста женских соцветий ухудшаются и на женских ветвях появляются и постепенно начинают преобладать мужские генеративные почки. Самые нижние ветки отмирают, и над ними оказывается зона с мужскими ветвями, то есть зона с женскими соцветиями постепенно передвигается вверх. Изменения, происходящие в строении хвои побегов с женскими и муж-

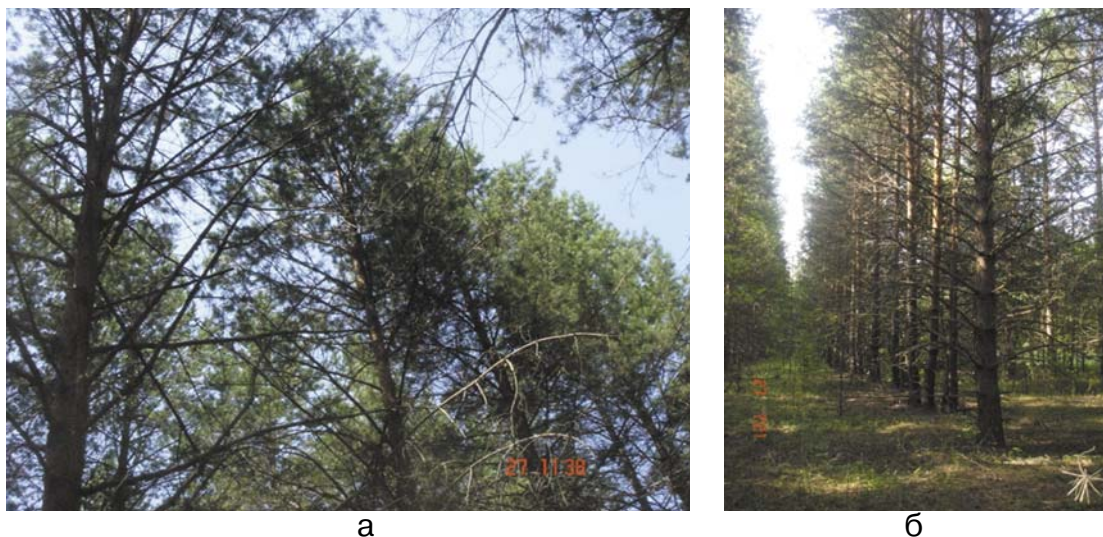


Рис. 8. Размещение крон деревьев на плантации: а – в ряду; б – в междурядье
 Fig. 8. Arrangement of tree crowns on the plantation: а – in the row; б – between the rows

скими соцветиями, настолько явно выражены, что трудно допустить обратный процесс, если переход в мужской пол полностью закончен. Образование женских и мужских соцветий на побеге происходит соответственно возрастному состоянию тех тканей, на которых они закладываются. С возрастом под действием питания и обмена веществ в тканях побегов постепенно меняются анатомо-морфологические признаки и, очевидно, физиологические и биохимические процессы. Поэтому в начале вступления вегетативных тканей в период семеношения они дают женские соцветия, а в более поздний период – и мужские. Таким образом, наличие на отдельных деревьях только женских или только мужских соцветий является следствием условий среды обитания, возраста ткани побегов и дерева в целом, не являясь характерным постоянным свойством отдельных деревьев сосны. Отсюда проведение поздней обрезки кроны следует считать абсолютно недопустимым приемом.

Анализ физиологических процессов, анатомических и морфологических изменений, происходящих в растительном организме в процессе онтогенеза, свидетельствует о преемственности роста и развития организма от этапа к этапу и убеждает в невозможности перехода индивидуума в процессе онтогенеза из типа в тип [Кравченко, 1972]. Ствол, корневая система и ассимиляционный аппарат дерева органически связаны между собой. Изменение в процессе жизни соотношения продуктивности функционирования корневой системы и ассимиляционного аппарата есть биологический

закон онтогенеза сосны. Складывающееся соотношение, зависимость между функциональной деятельностью корневой системы, древесины ствола и ассимиляционного аппарата находится в скользящем равновесии, обусловленном изменениями жизненных условий, с одной стороны, и изменениями фенофаз и этапов онтогенеза, с другой. Указанная соразмерность характеризует энергию роста и биогенетическое состояние растительного организма.

Из приведенных в таблице 2 данных при рассмотрении коррелятивной зависимости показателей роста и развития непривитых деревьев следует обратить внимание на величину коэффициента корреляции между переменными от 0,6, со средней связью: высоты дерева с диаметром кроны, площадью поперечного сечения ствола; площади роста с расстоянием до третьего соседнего дерева.

Величины коэффициентов корреляции между переменными с высокой связью, от 0,7, на которые в своих интерпретациях нам стоит обратить внимание, свойственны связям между переменными диаметра на высоте груди с площадью роста; высотой дерева с объемом ствола; диаметром кроны с площадью роста, площадью поперечного сечения ствола и объемом ствола; площадью роста с площадью поперечного сечения ствола.

Очень высокая связь, более 0,9, отмечена между переменными диаметра на высоте груди с площадью поперечного сечения ствола и объемом ствола; диаметром кроны с площадью проекции кроны, как величинами, обуславливающими друг друга.

Таблица 2. Корреляционная зависимость показателей роста и развития непривитых деревьев
Table 2. Correlation dependence of growth and development indicators of the ungrafted trees

	Д _{1,3} , см D _{1,3} , cm	Н, м H, m	hj.v., м hv.v., m	Дкр., м Dkr., m	li, м li, m	Li, м Li, m	Sp, м ² Sp, m ²	Sk, м ² Sk, m ²	qi, м ² qi, m ²	V, м ³ V, m ³
Д _{1,3} , см D _{1,3} , cm	1,00									
Н, м H, m	0,74	1,00								
hj.v., м hv.v., m	0,08	0,20	1,00							
Дкр., м Dkr., m	0,87	0,60	0,10	1,00						
li, м li, m	0,41	0,35	0,08	0,43	1,00					
Li, м Li, m	0,45	0,42	-0,14	0,46	0,45	1,00				
Sp, м ² Sp, m ²	0,77	0,50	-0,04	0,82	0,45	0,68	1,00			
Sk, м ² Sk, m ²	0,81	0,52	0,13	0,98	0,46	0,46	0,84	1,00		
qi, м ² qi, m ²	0,99	0,66	0,09	0,86	0,42	0,45	0,78	0,82	1,00	
V, м ³ V, m ³	0,96	0,71	0,14	0,86	0,44	0,50	0,81	0,84	0,98	1,00

При рассмотрении коррелятивной зависимости показателей роста и развития привитых деревьев (табл. 3) необходимо отметить, что в группу величин коэффициентов корреляции между переменными со средней связью, от 0,6, попадают такие переменные, как диаметр на высоте груди с высотой дерева.

Более значительна группа величин коэффициентов корреляции между переменными со связью от 0,7: диаметр на высоте груди с диаметром кроны, площадью проекции кроны; высота дерева с объемом ствола; диаметр кроны с площадью роста, объемом ствола, площадью поперечного сечения ствола;

Таблица 3. Корреляционная зависимость показателей роста и развития привитых деревьев
Table 3. Correlation dependence of growth and development indicators of the grafted trees

	Д _{1,3} , см D _{1,3} , cm	Н, м H, m	hj.v., м hv.v., m	Дкр., м Dkr., m	li, м li, m	Li, м Li, m	Sp, м ² Sp, m ²	Sk, м ² Sk, m ²	qi, м ² qi, m ²	V, м ³ V, m ³
Д _{1,3} , см D _{1,3} , cm	1,00									
Н, м H, m	0,67	1,00								
hj.v., м hv.v., m	-0,19	-0,08	1,00							
Дкр., м Dkr., m	0,74	0,47	-0,22	1,00						
li, м li, m	0,22	-0,05	0,17	0,41	1,00					
Li, м Li, m	0,05	-0,01	-0,17	0,22	0,46	1,00				
Sp, м ² Sp, m ²	0,84	0,53	-0,25	0,71	0,42	0,56	1,00			
Sk, м ² Sk, m ²	0,72	0,42	-0,26	0,98	0,42	0,22	0,72	1,00		
qi, м ² qi, m ²	0,99	0,67	-0,20	0,76	0,23	0,07	0,86	0,74	1,00	
V, м ³ V, m ³	0,99	0,70	-0,20	0,76	0,21	0,07	0,86	0,75	1,00	1,00

площадь проекции кроны с площадью роста, объемом ствола, площадью поперечного сечения ствола. В результате расчетов очень высокая связь, более 0,9, отмечена между переменными диаметра на высоте груди и площадью поперечного сечения ствола, объемом ствола; диаметра кроны и площадью проекции кроны.

Проведенный анализ соотношения показателей проективного покрытия площадей проекций крон и роста на пробе дает возможность проследить состояние крон по рядам от опушки с учетом стояния деревьев различного происхождения материала (семенного и вегетативного) к моменту исследований (рис. 9).

При этом следует иметь в виду, что густота посадки начинает отрицательно сказываться на урожае шишек с того момента, когда проективное покрытие площади кронами достигает примерно 50–60 % [Ефимов, 2010].

Наибольшее проективное покрытие присуще ряду 1 – 81,56 % за счет полной сохранно-

сти по посадочным местам. При снижении сохранности на 8,3 % в ряду 2 площадь проекций крон снижается до 59,95 %. Это касается непривитых деревьев.

Среди привитых деревьев при снижении сохранности на 25 % в ряду 3 и на 8,3 % в ряду 4 площади проекций крон имеют практически одинаковые величины: 78,56 и 79,48 % соответственно. Аналогичная картина наблюдается и по площадям роста деревьев (рис. 9).

Отсюда можно сделать вывод, что лишь в рядах 1 и 2, которые занимают опушечное положение, наблюдается взаимное стремление отреагировать на формирующиеся микроклиматические особенности соответствующими объемами крон и их размещением в отличие от остальных рядов. Следует отметить, что, несмотря на преобладание во 2-м ряду среди непривитых деревьев особой группового стояния, его проективное покрытие по площадям проекций крон роста самое малое (53,17 %).

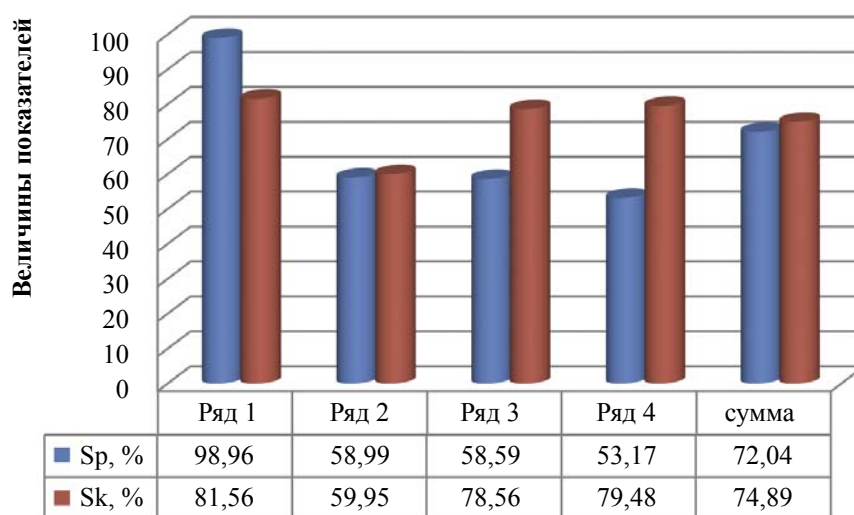


Рис. 9. Соотношения показателей проективного покрытия площадей проекций крон и роста на пробной площади

Fig. 9. Ratio of indicators of projective coverage of crown projection areas and growth in the sample area

Также сохранность посадочных мест в рядах 3 и 4 по мере подрастания деревьев не оказывает существенного влияния на величины показателей площадей. Но при этом почти по всем остальным показателям, кроме высоты крепления живой ветви, третий ряд имеет самые большие числовые значения за счет меньшего участия деревьев в ряду. Особенно это заметно по средним величинам площадей проекций крон (34,9 м²) и роста (26 м²) (рис. 10).

Сомкнутость крон всегда должна составлять от 0,5 до 0,7, где за основу берется не дерево, а их группа. Степень прореживания при проведении первых рубок устанавливают с расчетом, чтобы живая часть кроны группы деревьев хорошо освещалась солнечными лучами. Форма кроны должна быть от слабопирамидальной до конусовидной, чтобы даже нижние ветви получали достаточно света и оставались живыми.

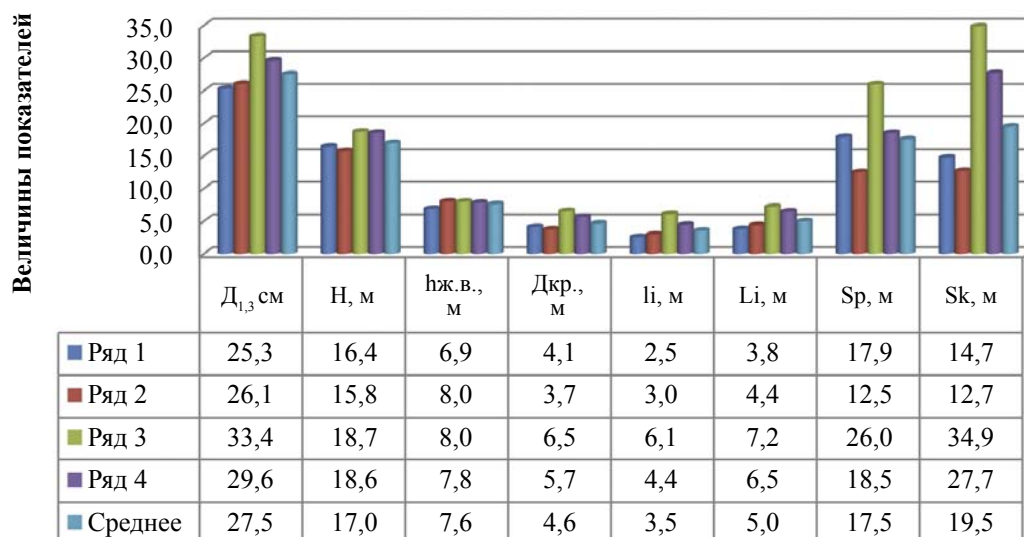


Рис. 10. Средние показатели роста и развития породы по рядам на пробной площади
Fig. 10. Average growth and development of the breed in rows in the sample area

Кривая полиномиальной зависимости прироста в высоту и возраста с величиной достоверности аппроксимации $R^2 = 0,267$ показывает, что после возраста 20 лет прирост в высоту идет на спад (рис. 11).

При этом развитие дерева крайне неравномерное по времени. Так, ему свойственны пики прироста более 0,7 м в начальный промежуток времени (12, 14, 17, 20 лет), чередующиеся со спадом до 0,4–0,5 м (13, 19 лет), которые после 26 лет проявляются гораздо чаще.

Учитывая опыт заготовки семян сосны обыкновенной, следует обратить внимание, что высота деревьев, с которых можно осуществлять

заготовку шишек, не применяя специальной техники и услуг древолазов, составляет < 8 м. Доступная схема заготовки шишек – это использование тракторного прицепа с учетом времени сбора (наличие снежного покрова) и установки в его кузове лестницы с применением в качестве накопителя шишек самого кузова прицепа. В соответствии с приведенными данными графика высоты (рис. 12), отметки 8–9 м приходятся на возраст 19–20 лет.

Таким образом, после сбора шишек вышеуказанным способом начиная с 18-летнего возраста можно осуществлять заготовку шишек методом выборочной валки деревьев,

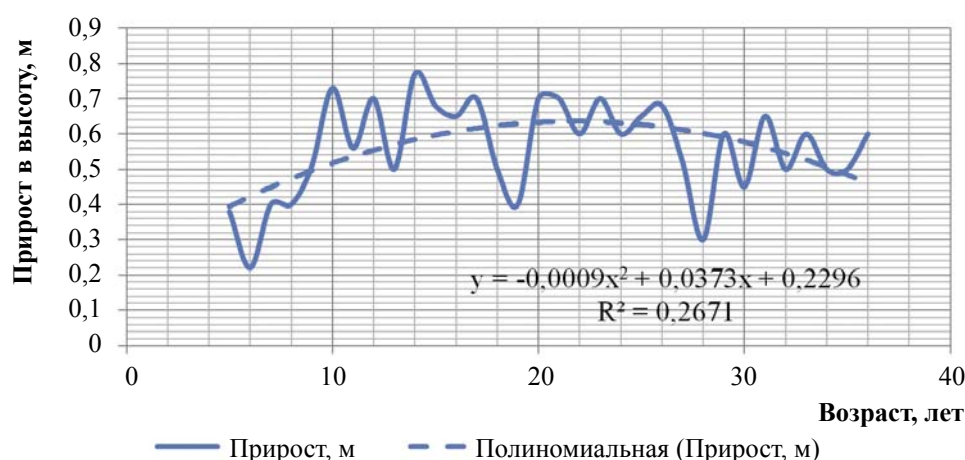


Рис. 11. График прироста в высоту модельного дерева в зависимости от возраста
Fig. 11. Graph of height growth of the model tree depending on age

соответствующих необходимому объему заготовки семян, при повышении срока службы плантации до 35 лет вместо запланированного в 25 лет с получением на протяжении использования ЛСП деловой древесины. По полученным данным, к возрасту 36 лет средний диаметр ствола в обследованной ЛСП составил 27,5 см, при котором на основании расчета товарных таблиц для древостоев сосны (по Анучину) [Третьяков и др., 1952] при среднем диаметре 26 см наблюдаем следующий выход сортиментов в процентах: высокосортной древесины – 2, пиловочника – 48, стройлеса – 19, шпальника – 10, рудстойки – 20 и жердей – 1.

По полученным данным (табл. 4) наблюдаем, что запас древесины на пробной площади с учетом специфики размещения соответствующей категории деревьев по рядам в пересчете на 1 га составил от 178,8 (3 ряд) до 256,1 (1 ряд) м³. При пересчете полученных объемов ствола при куртинном размещении с учетом специфики рядов и планируемом количестве деревьев 3 шт. на одно посадочное место получим запас древесины на 1 га, м³: 1 ряд – 275,3; 2 ряд – 304,5; 3 ряд – 561; 4 ряд – 261.

По данным Союзгипролесхоза, условный срок окупаемости ЛСП не превышает 2–3 лет после вступления привитых деревьев в пору семеношения при среднем урожае семян сосны

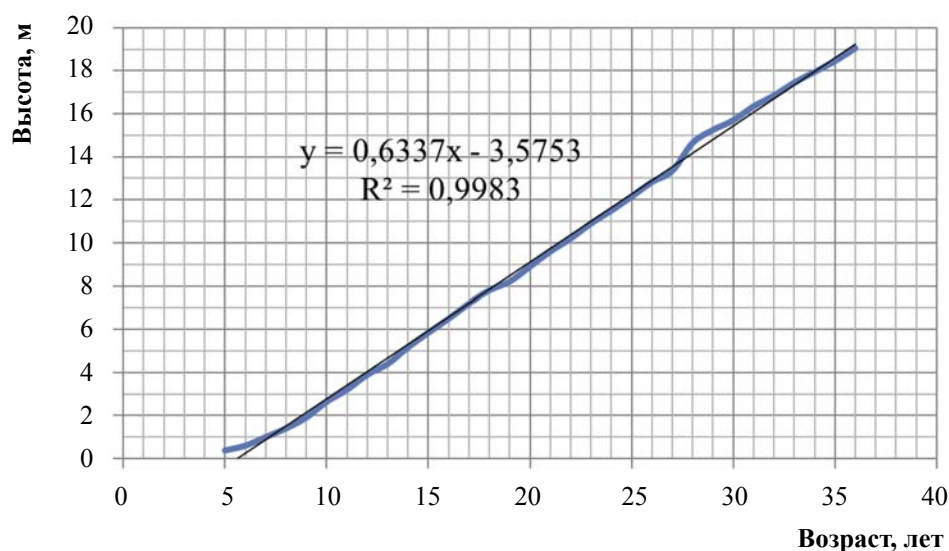


Рис. 12. График высоты модельного дерева в зависимости от возраста

Fig. 12. Graph of the height of the model tree depending on age

Таблица 4. Полученные и расчетные данные по запасу древесины

Table 4. Received and calculated data on the stock of wood

Категория Category	Ряд 1 (непривитые) Row 1 (ungrafted)		Ряд 2 (непривитые) Row 2 (ungrafted)		Ряд 3 (привитые) Row 3 (grafted)		Ряд 4 (привитые) Row 4 (grafted)	
	V, м ³ V, m ³	M, м ³ /га M, m ³ /ha	V, м ³ V, m ³	M, м ³ /га M, m ³ /ha	V, м ³ V, m ³	M, м ³ /га M, m ³ /ha	V, м ³ V, m ³	M, м ³ /га M, m ³ /ha
общее general	0,463	256,13	0,524	247,27	0,793	178,81	0,646	185,2
одиночное single	0,886	221,5	0,792	198	0,819	204,8	0,869	217,3
куртинное group	0,367	275,3	0,406	304,5	0,748	561	0,348	261

Примечание. V, м³ – объем ствола; M, м³/га – запас древесины на 1 га.

Note. V, m³ – trunk volume; M, m³/ha – stock of wood per 1 ha.

более 10 кг/га, где расходы (зарплата рабочим и стоимость материалов без учета затрат на подготовку территории и почвы, уход и ограждения) вполне окупаются только за счет повышения производительности труда при сборе шишек в первые же годы вступления плантации в фазу массового семеношения [Гиргидов, 1976]. Ниже приведен расчет экономической эффективности, вычисленной по формуле:

$$\Xi = [(C1 - C2) - E (K1 - K2)]A,$$

где C1 – себестоимость заготовки 1 кг семян сосны в естественных насаждениях, руб.; C2 – себестоимость заготовки 1 кг семян на лесосеменных плантациях сосны, руб.; E – нормативный отраслевой коэффициент экономической эффективности (E = 0,14); (K1 – K2) – удельные капитальные затраты на 1 кг; A – годовой объем заготовки семян, кг.

На ЛСП урожайность семян увеличивается в среднем в 5–6 раз по сравнению с урожаем древостоев. Следовательно, в два-три раза повышается производительность труда сборщиков шишек [Гиргидов, 1976]. Если дополнительно учесть наличие деловой древесины, кроме высоких наследственных качеств семян, полученных на плантациях, и их более высокой цены, то экономическая и биологическая эффективность создания специальных ЛСП вегетативного происхождения с применением группового метода посадки становится еще более очевидной.

Также весьма важным аспектом следует считать защиту ЛСП от повреждений лосем. Ограждение площади в пределах 10 га – затратная статья расходов, не всегда обеспечивающая надежную защиту в процессе эксплуатации. Поэтому использование на одном посадочном месте трех саженцев обеспечивает более высокую сохранность ЛСП в случае ее повреждения лосем даже без ограждения.

Заключение

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы, связанные со способом создания лесосеменной плантации I-го порядка с применением группового метода посадки:

- необходимо относиться как к единому организму к группе деревьев, приходящихся на одно посадочное место на ЛСП, в количестве 3 шт., с расстоянием их друг от друга до 0,5 м. При этом размещение посадочных мест: в ряду – 5 м, в междурядье – 8 м. Количество посадочного материала на 1 га при условии наличия 250 посадочных мест составит 750 саженцев;

- в рекомендуемой технологии следует учитывать то, что наилучшие условия для перекрестного опыления создаются в том случае, когда прививки одного и того же дерева находятся на максимальном расстоянии друг от друга и со всех сторон окружены прививками других деревьев. Это достигается размещением на одно посадочное место трех саженцев, привитых черенками различных клонов;

- опушечное положение рядов 1 и 2 с вытекающими из этого величинами показателей необходимо использовать при создании ЛСП комбинированного способа под посадку непривитыми саженцами, выращенными из семян селекционного материала. Данное размещение обеспечит ЛСП необходимым количеством пыльцы и будет соответствующей защитой от проникновения пыльцы извне, создавая для привитого материала условия их равномерного и пропорционального развития;

- из технологической карты исключается обрезка вершинной части, как весьма затратный технологический прием, не обеспечивающий заметного повышения урожая по сравнению с прореживанием. Доступная схема заготовки шишек с использованием тракторного прицепа, с установкой в его кузове лестницы и с применением в качестве накопителя шишек самого кузова прицепа, обеспечивает заготовку шишек без специальной техники и услуг древолазов при высоте деревьев < 8 м. Начиная с 18-летнего возраста можно осуществлять заготовку шишек методом выборочной валки деревьев с регулированием количества деревьев в посадочном месте, соответствующего необходимому объему заготовки семян. Таким образом, повышается срок службы плантации до 35 лет вместо запланированных 25 лет с получением на протяжении использования ЛСП деловой древесины;

- использование на одном посадочном месте трех саженцев обеспечивает более высокую сохранность ЛСП в случае ее повреждения лосем.

Литература

- Болотов А. Т. Избранные сочинения по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике / Ред. А. Бордышева. М.: Изд-во МОИП, 1952. 523 с.
- Гиргидов Д. Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М.: Лесн. пром-ть, 1976. 63 с.
- Гордиенко М. И., Шаблий И. В., Шлапак В. К. Сосна обыкновенная: ее особенности, создание культур, производительность. К.: Либидь, 1995. 224 с.
- Ефимов Ю. П. Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Истоки, 2010. 253 с.

Каппер О. Г. Хвойные породы (лесоводственная характеристика). М.-Л.: Гослесбумиздат, 1954. 303 с.

Кравченко Г. Л. Закономерности роста сосны. Л.: Лесн. пром-ть, 1972. 168 с.

Кублик В. А. Селекционно-генетические основы создания постоянной лесосеменной базы сосны обыкновенной в Ульяновской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 1999. 25 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.

Правила создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов) (утв. приказом Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 20 октября 2015 г. N 438) [Электронный ресурс]. URL: <https://base.garant.ru/71332128/> (дата обращения: 11.03.2022).

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).

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

Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года, утв. распоряжением Правительства Российской Федерации (в редакции 11 февраля 2021 г. № 312-р) [Электронный ресурс]. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/400235155/> (дата обращения: 11.03.2022).

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

Щепотьев Ф. Л., Павленко Ф. А. Быстрорастущие древесные породы. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1962. 373 с.

Эйтинген Г. Р. Избранные труды. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1962. 500 с.

References

Bolotov A. T. Selected works on agronomy, horticulture, forestry, and botany. Moscow: MOIP; 1952. 523 p. (In Russ.)

Efimov Yu. P. Seed plantations in the selection and seed production of the Scots pine. Voronezh: Istoki; 2010. 253 p. (In Russ.)

Eitingen G. R. Selected works. Moscow: Izd-vo sel'skokhozyaistvennoi literatury, zhurnalov i plakatov; 1962. 500 p. (In Russ.)

Girgidov D. Ya. Seed production of pine trees on a breeding basis. Moscow: Lesn. prom-t'; 1976. 63 p. (In Russ.)

Gordienko M. I., Shablil I. V., Shlapak V. K. The Scots pine: its peculiarities, cultivar development, and productivity. Kiev: Libid'; 1995. 224 p. (In Russ.)

Kapper O. G. Conifers (silvicultural description). Moscow: Goslesbumizdat; 1954. 303 p. (In Russ.)

Kravchenko G. L. Pine growth patterns. Moscow: Lesn. prom-t'; 1972. 168 p. (In Russ.)

Kublik V. A. Selection and genetic basis for the creation of a permanent forest seed base of the Scots pine in the Ulyanovsk Region: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Yoshkar-Ola; 1999. 25 p. (In Russ.)

Nagimov Z. Ya. 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;19:82–98. (In Russ.)

Order No. 188 of the Ministry of Natural Resources of the Russian Federation dated March 26, 2019 *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). (In Russ.)

Rubtsov V. I. Cultivation of pine trees in the forest-steppe. Moscow: Lesn. prom-t'; 1969. 288 p. (In Russ.)

Rules for the creation and allocation of forest seed production facilities (forest seed plantations, permanent forest seed plots and similar facilities) (approved by Order No. 438 of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation dated October 20, 2015). URL: <https://base.garant.ru/71332128/> (accessed: 11.03.2022). (In Russ.)

Shchepot'ev F. L., Pavlenko F. A. Fast-growing tree species. Moscow: Izd-vo sel'skokhozyaistvennoi literatury, zhurnalov i plakatov; 1962. 373 p. (In Russ.)

Strategy for the development of the forest sector of the Russian Federation until 2030, approved by decree of the Government of the Russian Federation as amended on February 11, 2021, No. 312-r. URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/400235155> (accessed: 11.03.2022) (In Russ.)

Tret'yakov N. V., Gorskii P. V., Samoilovich G. G. Timber cruising handbook (tables for forest inventory). Moscow: Goslesbumizdat; 1952. 853 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 11.03.2022; принята к публикации / accepted: 29.04.2022.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Левин Сергей Валерьевич

научный сотрудник отдела опытных испытаний

e-mail: leslesovik63@yandex.ru

CONTRIBUTOR:

Levin, Sergey

Researcher, Experimental Trials Department

УДК 630*232.1:582.475(470.22)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОБЪЕКТОВ ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННОГО КОМПЛЕКСА ХВОЙНЫХ ВИДОВ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

В. М. Прокопюк^{1*}, Б. В. Раевский²

¹ Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*viktorija_pro@krc.karelia.ru

² Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Проанализировано современное состояние всего селекционно-генетического комплекса хвойных видов Карелии. Рассмотрена динамика основных категорий объектов постоянной лесосеменной базы региона. Представлены перспективы создания новых объектов селекционно-генетического комплекса. Показано, что с момента своего возникновения и до настоящего времени весь лесной селекционно-генетический комплекс Карелии имеет несбалансированную структуру. Такие важные с точки зрения селекционного процесса компоненты, как испытательные культуры и архивы клонов, представлены недостаточно. Динамика базовых категорий объектов лесного селекционно-генетического комплекса Карелии за последние десятилетия определена как депрессивная. Сделан вывод о необходимости принятия срочных мер по развитию лесного селекционного семеноводства в Карелии, являющегося важнейшим элементом всей системы искусственного лесовосстановления.

Ключевые слова: плюсовые насаждения; плюсовые деревья; лесосеменные плантации; испытательные культуры; генетико-селекционный комплекс

Для цитирования: Прокопюк В. М., Раевский Б. В. Современное состояние объектов генетико-селекционного комплекса хвойных видов Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 22–27. doi: 10.17076/eco1506

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

V. M. Prokopyuk^{1*}, B. V. Raevsky². THE CURRENT STATE OF THE CONIFER SPECIES SELECTIVE BREEDING NETWORK IN THE REPUBLIC OF KARELIA

¹ Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*viktorija_pro@krc.karelia.ru

² Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The current state of the network for selective breeding of conifers in Karelia was analyzed. The dynamics of the main categories of breeding objects is depicted. The prospects for the creation of new items in the conifer species breeding network are presented. We show that since its foundation and until present, the structure of the conifer species breeding network of Karelia is unbalanced. There is a shortage of important components such as progeny tests and clone archives. The dynamics of the main categories in the breeding network during the last decades has been found to be negative. It is concluded that urgent measures are to be taken to develop conifer species selective breeding in Karelia.

Keywords: plus stand; plus tree; seed orchards; progeny test; network for selective breeding

For citation: Prokopyuk V. M., Raevsky B. V. The current state of the conifer species selective breeding network in the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:22–27. doi: 10.17076/eco1506

Funding. The studies were funded from federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (DMSR KarRC RAS).

Введение

На территории бывшего СССР термин «постоянная лесосеменная база» входит в употребление примерно с начала 70-х годов XX столетия [Указания..., 1971]. К объектам постоянной лесосеменной базы (ПЛСБ) были отнесены: плюсовые насаждения (ПН), постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ) и лесосеменные плантации (ЛСП), а также плюсовые деревья (ПД). В процессе реализации системы плюсовой селекции создается еще ряд категорий селекционных объектов, например: архивы клонов ПД, маточные плантации, испытательные, географические, популяционно-экологические культуры. С целью сохранения всего объема внутривидового разнообразия того или иного вида *in situ* (в природной среде) выделяются лесные генетические резерваты (ЛГР). Для смыслового объединения всех объектов, направленных на сохранение и использование лесных генетических ресурсов [Указания..., 2000], появляется новый термин – единый генетико-селекционный комплекс (ЕГСК). В настоящей статье обсуждается современная структура ЕГСК Карелии, динамика его основных компонентов с момента начала формирования, а также перспективы, намеченные до 2028 г. Лесным планом по Республике Карелия. Анализируемые в статье данные по текущему состоянию объектов ЕГСК в Республике Карелия и в исторической ретроспективе его развития были предоставлены Министерством природопользования и экологии РК.

Результаты и обсуждение

На территории Республики Карелия создание и выделение объектов ЕГСК ведется

с 1971 года [Проказин, Чеботарев, 1972]. Основными породами, вовлекаемыми в систему селекционного семеноводства, являлись аборигенные сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L., 1753) и ель финская (*Picea × fennica* Regel. Kom., 1934). В значительно меньших масштабах селекционная работа проводилась по таким интродуцированным видам, как сосна скрученная (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon, 1838), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb., 1833) и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb., 1833) [Раевский, 2015].

Одним из самых эффективных способов сохранения природного разнообразия генофондов лесных древесных видов считается создание лесных генетических резерватов. Активная деятельность по созданию ЛГР в Карелии приходится на 80–90-е годы XX века [Лаур, 2011]. Все объекты выделялись на основании «Положения о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР». Согласно данному документу, некоторые резерваты могли иметь достаточно большую площадь (до 700 га), при этом в пределах субъекта административного деления их количество не ограничивалось. К 1995 году в Карелии общая площадь участков лесного фонда, отобранных под ЛГР, составила 9780,9 га [Раевский, Щурова, 2012]. До вступления в силу Лесного кодекса РФ 2006 года лесным генетическим резерватам присваивался статус особо охраняемой природной территории (ООПТ) регионального значения. Начиная с 2006 г. они были исключены из списка типов региональных ООПТ и в течение некоторого периода не относились ни к одной из категорий защитных лесов, особо защитных участков (ОЗУ) и объектов лесного семеноводства, которые приравнивались к ОЗУ.

В настоящее время в соответствии с дополнениями к редакции Лесного кодекса от 03.08.2018 ЛГР могут быть отнесены к категории «ценные леса», а также выделены в качестве особо защитного участка (ОЗУ) с аналогичным названием [Лесной кодекс..., 2006]. На данный момент в Карелии аттестованные ЛГР занимают 4605,6 га, что составляет всего 0,03 % от общей лесопокрытой площади республики. Все они оформлены в качестве ОЗУ. Отобранные, но не аттестованные ЛГР на площади 5175,3 га формального защитного статуса не имеют. Генетические

резерваты абсолютно доминируют (83,5 %) в структуре площадных объектов ЕГСК (рис. 1).

Доли ПН и ЛСП фактически равны и составляют 7,8 и 7,6 % соответственно. В обоих случаях преобладают объекты по сосне обыкновенной (табл.). Преимущество сосны в структуре ЕГСК оправданно, так как она является преобладающей лесообразующей породой и ее хозяйственная ценность хорошо известна. Ель также имеет высокое хозяйственное значение для лесного сектора, однако количество селекционных объектов по ели весьма мало.

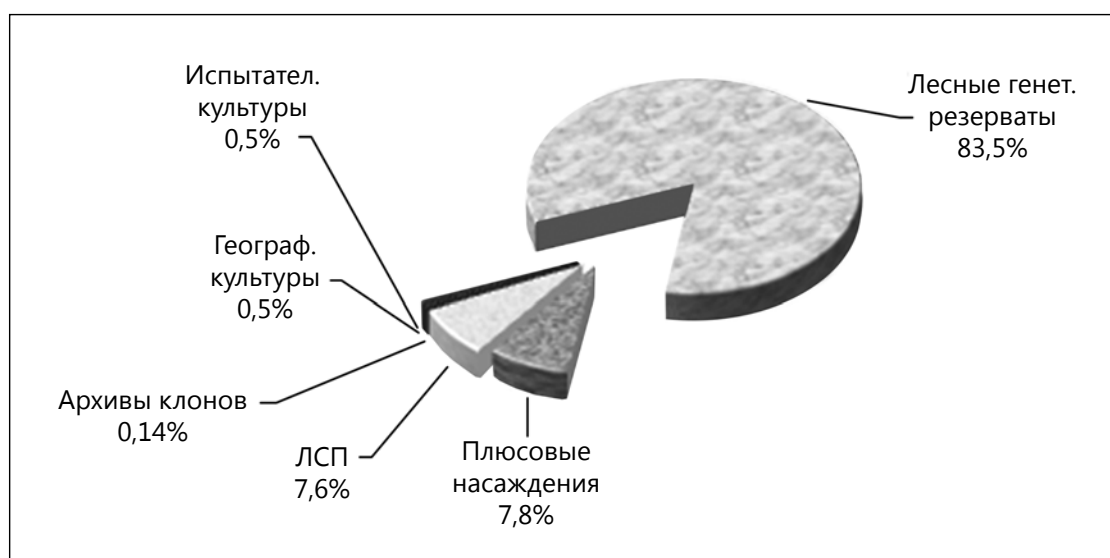


Рис. 1. Структура площадных объектов генетико-селекционного комплекса Карелии на 01.01.2021

Fig. 1. The structure of areal objects of the selective breeding network in Karelia as of 01.01.2021

Структура объектов генетико-селекционного комплекса хвойных видов в Республике Карелия на 01.01.2021

The structure of the network for selective breeding of conifers in the Republic of Karelia as of 01.01.2021

Породы Species	ПН, га Plus stand, ha	ПД, шт. Plus tree, pcs	ЛСП, га Seed orchards, ha	Архивы клонов, га Clone bank, ha	Испытательные культуры, га Progeny test, ha	Географические культуры, га Provenance trial, ha	Лесные генетические резерваты, га Forest genetic reserves, ha
Сосна обыкновенная <i>Pinus sylvestris</i>	290,9	1130	356,2	5,5	16,1	15,2	3687,6
Сосна скрученная <i>Pinus contorta</i>	–	13	6,4	–	13,3	–	–
Ель финская <i>Picea × fennica</i>	135,8	336	54,6	2,1	–	11,7	918
Лиственница сибирская <i>Larix sibirica</i>	2,9	27	–	–	–	–	–
Пихта сибирская <i>Abies sibirica</i>	0,1	–	–	–	–	–	–
Суммарное количество: Total number:	429,6	1506	417,2	7,6	29,4	26,9	4605,6

Прочие компоненты ЕГСК, такие как архивы клонов, испытательные и географические культуры, суммарно занимают площадь равную 63,9 га. Площадь географических культур не менялась с 70-х годов прошлого века [Раевский, 2011]. В породной структуре испытательных посадок доля культур сосны обыкновенной, где представлено

полусибсовое потомство 228 ПД, составляет 55 %.

На рис. 2 представлена динамика некоторых категорий объектов постоянной лесосеменной базы. К настоящему моменту постоянные лесосеменные участки исчезли как часть структуры ПЛСБ. Остальные категории имеют отрицательную динамику.

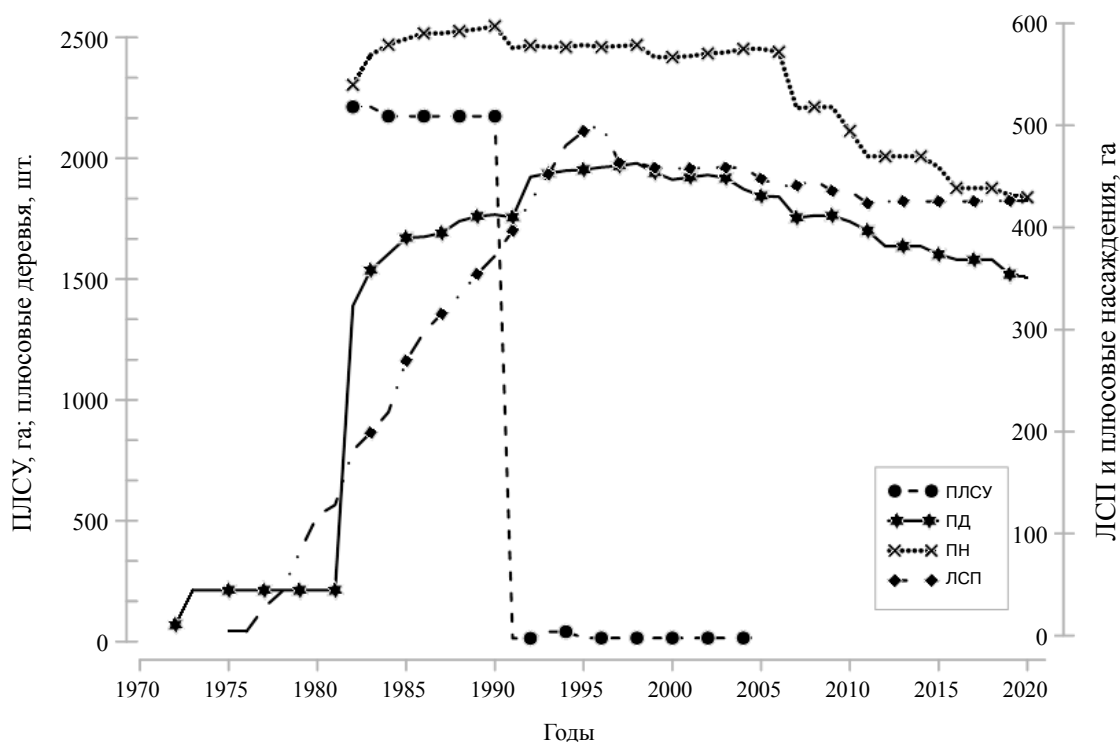


Рис. 2. Динамика компонентов постоянной лесосеменной базы Карелии

Fig. 2. The dynamics of permanent forest seed establishment components in Karelia

Основная часть ПД отобрана в период с 1980 по 2000 год. С 2006 года отбор плюсовых деревьев (ПД) в Карелии прекратился, а количество деревьев сократилось с 1841 до 1506, то есть за 14 лет численность ПД уменьшилась на 18 %.

Действующим Лесным планом по Республике Карелия выделение новых лесных генетических резерватов не планируется. Лесным планом в предстоящее десятилетие планируется отобрать около 200 ПД сосны обыкновенной и 300 деревьев ели финской [Лесной план..., 2018]. Как ранее было сказано, основное количество ПД было отобрано до 2000 года. С течением времени происходит утрата деревьев по разным причинам, поэтому вопрос отбора новых ПД становится все более

и более актуальным. Несмотря на значительную истощенность лесного фонда, в Карелии есть резервы для поиска и отбора новых ПД. Особенность ситуации заключается в том, что хотя в республике немало покрытых лесом земель, отнесенных к различным категориям ООПТ (5,9 % от площади Карелии), отбор плюсовых деревьев и насаждений в них никогда не проводился [Государственный..., 2020].

Лесным планом предполагается создание 20 га архивов клонов. Принимая во внимание то, что на данный момент их площадь составляет всего 7,6 га, в целом рост данного показателя можно считать значительным.

До 2028 года планируется закладка 40 га испытательных культур, такой площади хватит на проверку по потомству не более 570 клонов

[Раевский и др., 2020]. Известно, что примерно 20–30 % от исходного числа семенных потомств, проходящих проверку в испытательных культурах, показывают статистически достоверные преимущества перед контролем [Раевский, Щурова, 2016]. Таким образом, при закладке 40 га ИК можно будет отобрать не более 170 клонов для их дальнейшего размещения на ЛСП II порядка. На данный момент площади ИК сосны обыкновенной незначительны. В них испытываются только 14 % ПД от числа имеющихся в составе генетико-селекционного комплекса. Также существует небольшое количество клонов (9 %), прошедших генетико-селекционную оценку на ЛСП I порядка [Раевский и др., 2018].

Все ЛСП Карелии были заложены генетически не проверенным материалом и являются плантациями I порядка. Основной породой, представленной на этих ЛСП, является сосна обыкновенная. Основная часть ЛСП созданы в 70–90-х годах прошлого века, за исключением участка площадью 4 га, посаженного в 2012 году [Раевский, 2013]. Средний возраст плантаций приближается к 40-летнему рубежу, при том что общий период эксплуатации ЛСП составляет около 50 лет. В связи с этим остро встает необходимость создания новых ЛСП более высокого генетического уровня, которые и должны в будущем стать источником генетически улучшенных семян местного (карельского) происхождения. Согласно Лесному плану, до 2028 года предусматривается создание 20 га ЛСП повышенной генетической ценности (ЛСП-1,5) [Лесной план..., 2018]. К настоящему времени государственным унитарным предприятием «Кареллесхоз» выращено 2007 шт. привитого посадочного материала. Существующего количества прививок достаточно для создания в ближайшей перспективе участка ЛСП площадью 7 га.

Заключение

При анализе ЕГСК выявлено, что он имеет непропорциональную и несбалансированную структуру. Недостаточно представлены такие компоненты, как испытательные культуры и архивы клонов. Основная доля объектов ЕГСК созданы (отобраны) в 70–90-х годах прошлого столетия. В последние десятилетия динамика количественных показателей ключевых категорий объектов лесного генетико-селекционного комплекса имеет выраженный депрессивный характер. Все существующие ЛСП на территории республики являются плантациями I порядка. Абсолютно назрела необходимость

перехода к лесосеменным плантациям более высокого генетического уровня. Проведенный анализ свидетельствует о необходимости принятия срочных мер по развитию селекционного семеноводства в Республике Карелия. В противном случае проблемы, накапливающиеся в данной области, станут серьезным сдерживающим фактором развития лесопитомнического хозяйства и всего искусственного лесовосстановления в Республике Карелия.

Литература

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

Лаур Н. В. Единый генетико-селекционный комплекс. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 130 с.

Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 22.12.2020) // КонсультантПлюс [Электронный ресурс]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299 (дата обращения: 25.12.2020).

Лесной план Республики Карелия: утв. Главой Республики Карелия от 24 декабря 2018 г. № 731-р. 233 с.

Проказин Е. П., Чеботарев И. Н. Создание лесосеменных плантаций в странах – членах СЭВ. М.: Гослесхоз СССР, 1972. 39 с.

Раевский Б. В. Современное состояние и перспективы развития единого генетико-селекционного комплекса Карелии // Лесной журнал. 2013. № 5. С. 88–95.

Раевский Б. В. Ход роста географических культур сосны обыкновенной в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 6(119). С. 65–69.

Раевский Б. В. Селекция и семеноводство сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) на северо-западе таежной зоны России: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Петрозаводск, 2015. 43 с.

Раевский Б. В., Куклина К. К., Щурова М. Л. Селекционно-генетическая оценка лесовых деревьев сосны обыкновенной в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 3. С. 45–59. doi: 10.17076/eb1163

Раевский Б. В., Щурова М. Л. Методика селекционно-генетической оценки клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 91–98. doi: 10.15372/SJFS20160509

Раевский Б. В., Щурова М. Л. Сохранение и использование лесных генетических ресурсов хвойных лесобразующих видов в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2012. № 8(129). Т. 1. С. 61–64.

Раевский Б. В., Щурова М. Л., Чепик Ф. А. Некоторые результаты селекционно-генетической оценки плюсовых деревьев сосны обыкновенной в испытательных культурах Карелии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. № 224. С. 6–20.

Указания о порядке отбора и учета плюсовых деревьев и насаждений, постоянных лесосеменных участков и плантаций в лесном хозяйстве. М., 1971. 75 с.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 197 с.

References

Forestry Code of the Russian Federation dated 04.12.2006 No. 200-FZ (rev. dated 22.12.2020). *ConsultantPlus*. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (accessed: 25.12.2020). (In Russ.)

Forest plan of the Republic of Karelia: approved by the Head of the Republic of Karelia on December 24, 2018. No. 731-r. 233 p. (In Russ.)

Guide to the selection and registration of plus trees and plantations, permanent forest seed plots and plantations in forestry. Moscow; 1971. 75 p. (In Russ.)

Guidelines for forest seed production in the Russian Federation. Moscow: VNIITslesresurs; 2000. 197 p. (In Russ.)

Gromtsev A. N., Kuznetsov O. L., Shkiperova G. T. (eds.) State report on the state of the environment of the Republic of Karelia in 2019. Ministry of Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia. Petrozavodsk; 2020. 248 p. (In Russ.)

Laur N. V. Unified genetic breeding pool. Petrozavodsk: PetrGU; 2011. 130 p. (In Russ.)

Prokazin E. P., Chebotarev I. N. Creation of forest seed plantations in the CMEA member countries. Moscow: Gosleskhoz; 1972. 39 p. (In Russ.)

Raevsky B. V. Current state and development prospects of the unified genetic-breeding complex of Karelia. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2013;5: 88–95. (In Russ.)

Raevsky B. V. Development of geographical cultures of Scots pine in Karelia. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2011;6(119):65–69. (In Russ.)

Raevsky B. V. Breeding and seed production of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and twisted pine (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) in the North-West of the taiga zone of Russia: Summary of PhD (Dr. of Agric.) thesis. Petrozavodsk; 2015. 43 p. (In Russ.)

Raevsky B. V., Kuklina K. K., Shchurova M. L. Selection and genetic assessment of Scots pine trees in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre of RAS*. 2020;3:45–59. doi: 10.17076/eb1163 (In Russ.)

Raevsky B. V., Shchurova M. L. The method of selection genetic evaluation of Scots pine clones on forest seed plantations. *Sibirskii Lesnoi Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2016;5:91–98. doi: 10.15372/SJFS20160509 (In Russ.)

Raevsky B. V., Shchurova M. L. Conservation and use of forest genetic resources of coniferous forest-forming species of Karelia. *Proceedings of Petrozavodsk State University. Ser. Natural and Technical Sciences*. 2012;8-1(129):61–64. (In Russ.)

Raevsky B. V., Shurova M. L., Chepik F. A. Some results of Scots pine plus trees breeding assessment in progeny trial in Karelia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoi Lesotekhnicheskoi Akademii = Transactions of St. Petersburg Forest Technical Academy*. 2018;224:6–20. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.11.2021; принята к публикации / accepted: 21.03.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Прокопюк Виктория Михайловна
аспирант

e-mail: viktoria_pro@krc.karelia.ru

Раевский Борис Владимирович

д-р с.-х. наук, старший научный сотрудник,
руководитель лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: borisraevsky@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Prokopiuk, Viktoria
PhD Student

Raevsky, Boris

Dr. Sci. (Agr.), Senior Researcher, Head of Laboratory
for Forest Biotechnology

УДК 574

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У САЖЕНЦЕВ *PICEA ABIES* (L.) H. KARST. ПРИ ПОСАДКЕ ПОД ПОЛОГОМ ДРЕВОСТОЯ В РАЗНЫХ ВАРИАНТАХ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ В ЕЛЬНИКЕ ЧЕРНИЧНОМ ВЛАЖНОМ

А. В. Кикеева*, Е. В. Новичонок, В. А. Харитонов, А. М. Крышень

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*avkikeeva@mail.ru

Проанализированы параметры корневых систем у культур *Picea abies*, высаженных в разных вариантах обработки почвы (необработанная почва, микроповышения и удаление лесной подстилки). Обработка почвы не оказала влияния на общую биомассу корней. Для корневых систем *P. abies* на участках микроповышений отмечены механизмы как экстенсивного, так и интенсивного путей использования почвенных ресурсов (увеличение длины проводящих корней и средней длины корня последнего порядка, площади поверхности корней последнего порядка за счет увеличения диаметра эктэндомикоризы (ЭЭМ) и ее доли среди корней последнего порядка). На участках с необработанной почвой и участках с удаленной лесной подстилкой отмечены сходные значения многих параметров (длина проводящих корней, средняя длина корня последнего порядка, площадь поверхности одной эктомикоризы (ЭМ), общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП), процентное соотношение ЭМ, ЭЭМ и корней с нарушенной структурой среди корней последнего порядка, соотношение площадей поглощения ЭМ и ЭЭМ в ПП). Отличия корневых систем у культур *P. abies* на участках с удаленной лесной подстилкой от таковых на участках с необработанной почвой проявляются механизмами интенсификации использования почвенных ресурсов (увеличение диаметра ЭЭМ и плотности корней последнего порядка). Обработка почвы не оказала влияния на формирование ЭМ. При разной интенсивности микоризации ЭМ среди корней последнего порядка на участках с необработанной почвой, микроповышениями и удаленной подстилкой площадь поверхности ЭМ корней не изменяется. Наиболее подверженными изменениям параметрами являются диаметр и интенсивность микоризации ЭЭМ. Все рассмотренные срезы корней последнего порядка имеют признаки эндотрофности.

Ключевые слова: саженцы *Picea abies*; эктомикориза; эктэндомикориза; микроповышение; удаленная лесная подстилка; площадь поверхности; площадь поверхности детерминированных корней

Для цитирования: Кикеева А. В., Новичонок Е. В., Харитонов В. А., Крышень А. М. Особенности развития корневой системы у саженцев *Picea abies* (L.) H. Karst. при посадке под пологом древостоя в разных вариантах обработки почвы в ельнике черничном влажном // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 28–41. doi: 10.17076/eco1491

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00485А и за счет средств на выполнение государственного задания Института леса КарНЦ РАН.

A. V. Kikeeva*, E. V. Novichonok, V. A. Kharitonov, A. M. Kryshen'.
FEATURES OF THE ROOT SYSTEM DEVELOPMENT IN *PICEA ABIES* (L.)
H. KARST. SEEDLINGS PLANTED UNDER SHELTERWOOD IN A MOIST
BILBERRY SPRUCE FOREST DEPENDING ON SOIL PREPARATION METHODS

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *avkikeeva@mail.ru

The effect of soil preparation (no soil preparation (control), mounding, and removal of the humus layer) on the parameters of root systems of *Picea abies* seedlings was analyzed. The soil preparation methods have not influenced the total root biomass. Seedlings growing on mounds demonstrated both extensive and intensive mechanisms of utilizing soil resources (increasing the length of conducting roots and the average length of last-order roots, enlarging the surface area of last-order roots by increasing the diameter of ectendomycorrhiza (EEM) and its share among last-order roots). Many parameters had similar values in the control plots and in the plots with the removed humus layer (length of conducting roots, average length of last-order roots, surface area of one ectomycorrhiza (EM), total surface area of tips (TSA), percentages of EM, EEM, and roots with disturbed structure among last-order roots, the ratio of EM and EEM surface areas in the TSA). The differences between the root systems of *P. abies* seedlings in the plots with removed humus and those in the control are manifest in the intensification of the use of soil resources (by increasing the EEM diameter and the density of last-order roots). The soil preparation methods have not influenced the formation of EM. The surface area of EM in plots with mounding and humus removed did not change versus the control, but the intensity of EM mycorrhization among last-order roots was different. The diameter and the intensity of mycorrhization of EEM were the parameters the most significantly altered by soil preparation. All the examined cross-sections of last-order roots had endotrophic features.

Keywords: *Picea abies* seedlings; ectomycorrhiza; ectendomycorrhiza; mixed mounding; removal of the humus layer; root surface area; total tip surface area

For citation: Kikeeva A. V., Novichonok E. V., Kharitonov V. A., Kryshen' A. M. Features of the root system development in *Picea abies* (L.) H. Karst. seedlings planted under shelterwood in a moist bilberry spruce forest depending on soil preparation methods. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:28–41. doi: 10.17076/eco1491

Funding. The study was supported by RFBR under project #20-04-00485А and funded under state assignment to the Forest Research Institute KarRC RAS.

Введение

Ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) являются основными лесообразующими породами в таежной зоне Европы [Caudullo et al., 2016]. Успешное естественное возобновление *P. abies* ограничено сложными условиями прорастания и высокой уязвимостью семян на ранних этапах онтогенеза [Granhuis et al., 2008]. С целью улучшения условий естественной регенерации и при посадке саженцев *P. abies* проводят обработку почвы различными

методами, которые в том числе включают создание микроповышений и удаление подстилки [Соколов, 2006; Granhuis et al., 2008; Nilsson et al., 2010]. Обработка почвы увеличивает приживаемость и рост саженцев в первые годы после посадки как на вырубках, так и под пологом древостоя [Petersson, Örländer, 2003; Соколов, 2006; Nilsson et al., 2010, 2019; Celma et al., 2019; Novichonok et al., 2020].

Рост растений в бореальных лесах часто ограничен доступностью азота и фосфора [Vitousek, Howarth, 1991; Giesler et al., 2002;

Федорец и др., 2003]. Удаление подстилки снижает содержание доступных для растений питательных веществ в почве, что отрицательно сказывается на росте молодых растений *P. abies* [Шубин, 1973; Nordborg et al., 2003; Nilsson et al., 2019]. Приживаемость растений во многом определяется формированием новых корней, так как контакт корни-почва необходим для поглощения воды и питательных веществ, а водный стресс при пересадке является одной из основных причин гибели саженцев хвойных в первые годы при проведении лесовосстановительных работ на вырубках [Burdett, 1990; Grossnickle, 2005]. Известно, что деревья на всех стадиях развития активно ассоциируются с эктомикоризными грибами для более активного поглощения питательных веществ из почвы [Marschner, Dell, 1994; Brunner, Brodbeck, 2001]. Формирование мутуалистических взаимодействий позволяет древесным растениям занимать доминирующие позиции в лесных экосистемах. Для основных лесобразующих хвойных пород бореальных лесов описано три основных типа микоризованных корней: эктотрофные микоризы, эктоэндотрофные микоризы и псевдомикоризы [Воронина, 2006]. Считается, что при благоприятных естественных условиях формируется эктомикоризный симбиоз (ЭМ). Псевдомикоризы встречаются редко, при нарушении взаимоотношений между растительным и грибным компонентом симбиоза, и могут выступать свидетельством перехода гриба к паразитизму [Адамович, 2018]. Эктоэндомикориза (ЭЭМ) считается возрастной стадией ЭМ или ее видоизменением при неблагоприятных условиях [Селиванов, 1973; Brundrett, 2004]. ЭЭМ-структуры описаны у родов *Pinus* и *Larix* в условиях хозяйственных питомников и в биотопах с нарушенными условиями обитания [Воронина, 2006]. В исследовании [Колмаков, Антонова, 2017] установлен факт проникновения гифов гриба в осевой цилиндр корневых окончаний и обоснован эктэндотрофный характер микоризных ассоциаций *P. abies*. Кроме того, отмечено значение эктэндотрофности в качестве адаптивного механизма [Колмаков, Антонова, 2021].

Исследования по влиянию обработки почвы на развитие корневой системы единичны, и все они были проведены на вырубках. В работе шведских исследователей [Nordborg et al., 2003] отмечается, что темпы роста корня более важны для поглощения элементов минерального питания, в частности азота, чем минерализация почвы и конкуренция с

растительностью. Исследования латвийских коллег [Celma et al., 2019] показали, что у саженцев *P. abies* при посадке на микроповышения формируется более глубокая корневая система. В то же время комплекс абиотических (качество и количество света, температура и влажность воздуха и почвы) и биотических (конкуренция, взаимодействия) факторов под пологом древостоя существенно другой по сравнению со сплошной вырубкой. Также до настоящего времени остается неясным вопрос о том, каким образом различные формы микрорельефа влияют на формирование тонких корней и развитие микоризы. Отсутствие таких данных не позволяет в полной мере использовать имеющиеся результаты для интерпретации причин положительного влияния микрорельефа на восстановление и рост саженцев ели.

Целью наших исследований была оценка влияния обработки почвы (микроповышения и удаленной лесной подстилки) на развитие корневой системы и формирование микоризы у саженцев *P. abies* под пологом древостоя в условиях спелого ельника черничного влажного.

Материалы и методы

Исследование проведено в подзоне средней тайги в европейской части России (61°51' с. ш. 33°54' в. д.). Климат в районе исследования относится к атлантико-арктической зоне умеренного пояса. Среднегодовая температура воздуха в районе исследования составляет около 3 °С, среднегодовая сумма осадков – около 600 мм [Климат..., 2004; Назарова, 2014].

Опытный участок был заложен в смешанном елово-лиственном насаждении в условиях ельника черничного. Размер экспериментального участка составил 42×50 м. Древостой представлен двумя поколениями ели европейской (*P. abies*) (120 и 80 лет), сосной обыкновенной (*P. sylvestris*) (120 лет), осинкой (*Populus tremula* L.) (80 лет) и березой (*Betula* sp.) (80 лет).

Обработка почвы на опытном участке включала:

- 1) создание микроповышений высотой 10–15 см из перемешанных лесной подстилки (A0), гумусового (A1) и минерального (B1) горизонтов. Почва была смешана в соотношении 1 (A0 и A1) : 3 (B1). Минеральная почва взята в пределах исследуемого биогеоценоза;
- 2) удаление лесной подстилки и гумусового горизонта до горизонта B1;
- 3) контроль (без обработки почвы).

Обработка почвы велась площадками шириной 0,5 м и длиной 1 м. На каждую площадку весной (май) высаживалось по три сеянца ели. В качестве посадочного материала использовали выращенные в открытом грунте 3-летние сеянцы *P. abies* с открытой корневой системой.

Измерение параметров корневой системы

Измерения проводились по окончании четвертого вегетационного периода после посадки. В конце октября от каждого варианта обработки почвы выкапывали по 5 саженцев. Корневую систему промывали водой и разделяли на фракции (главный корень, проводящие и тонкие корни). Поскольку боковые корни саженца (ветвящиеся на следующие порядки проводящие корни, несущие на себе неветвящиеся окончания) в диаметре были меньше или равны 2 мм, то тонкими считали корни, имеющие детерминированные ответвления, вне зависимости от диаметра.

Для определения биомассы корни высушивали при 70 °С до абсолютно сухой массы и взвешивали. Часть тонких корней фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1:1:1.

С помощью программы ImageJ для каждого образца измеряли длину главного корня, боковых корней, а также количество и длину корней последнего порядка.

Для изучения морфолого-анатомических параметров корней последнего порядка готовили их поперечные срезы и исследовали под микроскопом. От каждого варианта опыта проанализировано более 100 корней, каждый из которых представлен 3–5 срезами. Всего просмотрено 350 корней (примерно 1500 срезов). Определяли наличие и тип микоризной инфекции (ЭМ, ЭЭМ), при наличии грибного чехла – его толщину, также измеряли диаметр корневого окончания. Таким образом, значение любого измеренного параметра одной ЭМ/ЭЭМ – это среднее значение, полученное измерением 3–5 ее срезов. На основе полученных данных рассчитывали плотность корней последнего порядка (количество неветвящихся – детерминированных корней на 1 см длины корневой системы) и интенсивность микоризации (Аэм, Аээм, %) (процент ЭМ/ЭЭМ корней от общего количества корней последнего порядка). Для ЭМ рассчитывали долю грибного чехла в объеме эктомикоризного окончания [Веселкин, 2004]. Также для детерминированных корней рассчитывали площадь

боковой поверхности – интегрирующий длину и толщину показатель, численно характеризующий поверхность соприкосновения с почвой. Для расчета площади поверхности одного корня последнего порядка использовали формулу боковой поверхности цилиндра:

$$S_{1ЭМ/ЭЭМ} = 2\pi rh,$$

где r – средний радиус ЭМ/ЭЭМ, см; h – средняя длина корня последнего порядка, см.

Для расчета площади поверхности ЭМ и ЭЭМ корней определяли их количество среди корней последнего порядка ($N_{ЭМ/ЭЭМ}$):

$$N_{ЭМ/ЭЭМ} = \frac{N_{\text{КПП}} \times A_{ЭМ/ЭЭМ} \%}{100 \%},$$

где $N_{\text{КПП}}$ – суммарное количество корней последнего порядка у саженца; $A_{ЭМ/ЭЭМ} \%$ – интенсивность микоризации ЭМ/ЭЭМ.

На основании полученных значений рассчитывали площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ корней:

$$S_{ЭМ/ЭЭМ} = S_{1ЭМ/ЭЭМ} \times N_{ЭМ/ЭЭМ},$$

где $S_{1ЭМ/ЭЭМ}$ – площадь поверхности одного корня последнего порядка (ЭМ/ЭЭМ), см²; $N_{ЭМ/ЭЭМ}$ – общее количество ЭМ/ЭЭМ среди всех корней последнего порядка у саженца.

Далее определяли общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП):

$$ПП = S_{ЭМ} + S_{ЭЭМ},$$

где $S_{ЭМ}$ – площадь поверхности ЭМ корней, см²; $S_{ЭЭМ}$ – площадь поверхности ЭЭМ корней, см².

Статистическая обработка результатов проведена с использованием непараметрического анализа Краскела – Уоллиса (H) в пакете Statistica. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. В трех группах (контроль, микроповышение, удаленная лесная подстилка) изучали различия следующих параметров: биомасса и длина корней, плотность и средняя длина корней последнего порядка, площади поверхности корней и ПП ($H_{(2;15)}$), диаметр ЭМ и ее остальные параметры (радиус корня, толщина и доля грибного чехла) ($H_{(2;161)}$), диаметр ЭЭМ ($H_{(2;156)}$). В двух группах (ЭМ и ЭЭМ) исследовали параметры корней последнего порядка внутри одного варианта обработки почвы: диаметр на контроле ($H_{(1;99)}$), на микроповышениях на удаленной подстилке ($H_{(1;111)}$), площади поверхности корней последнего порядка ($H_{(1;10)}$).

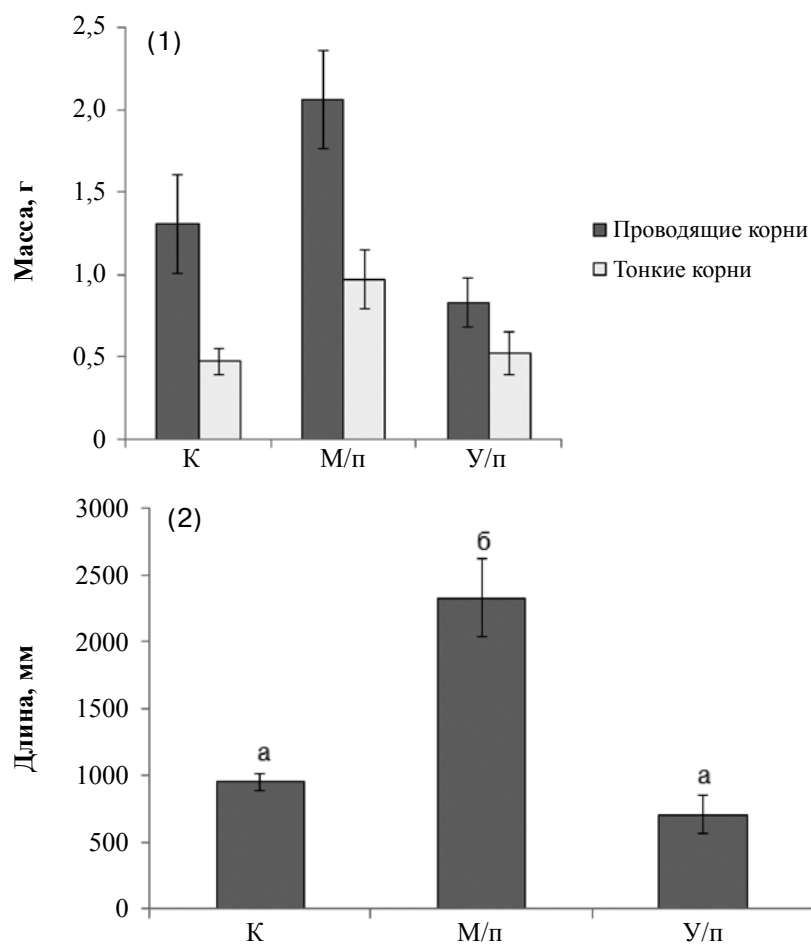


Рис. 1. Биомасса (1) и суммарная длина проводящих корней (2) саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы.

Здесь и на рис. 2, 4–6: К – контроль (необработанная почва), М/п – микроповышение, У/п – удаленная лесная подстилка; разными буквами отмечены статистически значимые различия ($p \leq 0.05$)

Fig. 1. Biomass (1) and the total length of conducting roots (2) of *P. abies* seedlings after soil treatment.

Here and in Fig. 2, 4–6: К – control (without treatment), М/п – mound, У/п – removed humus layer; different letters indicate statistically significant differences ($p \leq 0.05$)

Результаты и обсуждение

Масса и длина корневой системы

Обработка почвы не оказала статистически достоверного влияния на общую биомассу корней. Однако наблюдалась тенденция к увеличению биомассы тонких и проводящих корней у саженцев, растущих на микроповышениях (рис. 1, 1). На микроповышениях отмечаются более благоприятные абиотические условия для роста корней (повышение температуры и снижение плотности почвы, улучшение аэрации) [Соколов, 2006; Nilsson et al., 2010; Celma et al., 2019]. Ранее нами было высказано предположение, что отсутствие положительного

влияния микроповышений на биомассу корней может быть связано с изменением длины корневой системы и параметров тонких корней [Novichonok et al., 2020]. Суммарная длина проводящих корней у саженцев, растущих на микроповышениях, была выше по сравнению с саженцами, растущими на участках с удаленной подстилкой и на контрольных участках (рис. 1, 2). Сходный результат получен в опыте по созданию микросайтов путем формирования дисковых траншей [Celma et al., 2019]. Отмечалось формирование более глубокой корневой системы у саженцев *P. abies*, посаженных на микроповышениях. Формирование большей длины проводящих корней на микроповышениях, по сравнению с участками

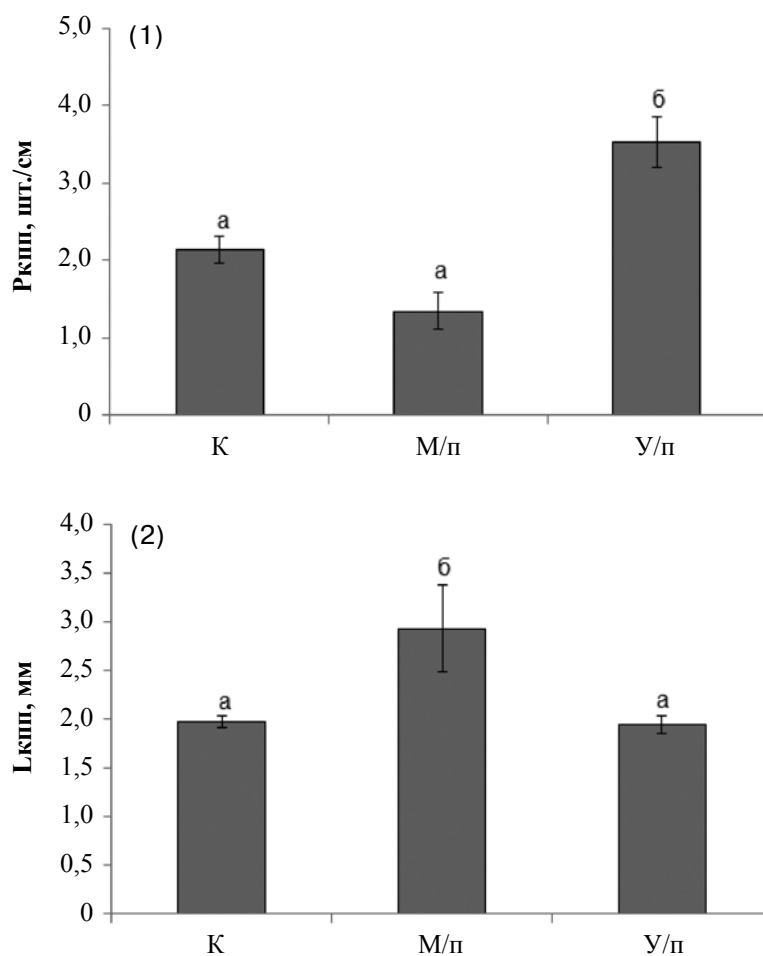


Рис. 2. Плотность (Ркпп, шт./см) (1) и средняя длина (Лкпп, мм) (2) корней последнего порядка у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 2. The density (Ркпп, pcs./cm) (1) and the average length (Лкпп, mm) (2) of the last-order roots in *P. abies* seedlings after soil treatment

с удаленной подстилкой и необработанной почвой, свидетельствует об использовании корнями большего объема грунта. Более выраженный захват пространства корнями на участках микроповышений становится возможным благодаря изменению абиотических факторов и, вероятно, отсутствию корневой конкуренции с эдификатором, а также снижению конкуренции с травянистыми растениями.

Параметры тонких корней

Тонкие корни последнего порядка играют первостепенную роль в поглощении почвенных ресурсов. Увеличение поглощения почвенных ресурсов возможно за счет ассоциации с эктомикоризными грибами, которые также способствуют поддержанию гидравлической проводимости (путем поддержания контакта между

почвой и корнями) [van der Veen et al., 1992; Bogeat-Triboulot et al., 2004; Guo et al., 2008; Ouimette et al., 2013]. Считается, что в общей биомассе корней важна доля тонких поглощающих корней [Guo et al., 2008]. Однако нами не было отмечено изменение этого показателя при разных способах обработки почвы (рис. 1, 1).

Плотность и длина. Обработка почвы оказала влияние на плотность корней последнего порядка. Самые высокие значения этого параметра отмечались у саженцев, растущих на участках с удаленной подстилкой (рис. 2, 1). Изменялась также средняя длина корней последнего порядка. На микроповышениях отмечалось увеличение этого показателя (рис. 2, 2).

Эктомикориза и эктэндомикориза. В целом все просмотренные срезы корней последнего порядка имели признаки грибной инфекции (рис. 3). На поперечных срезах всех

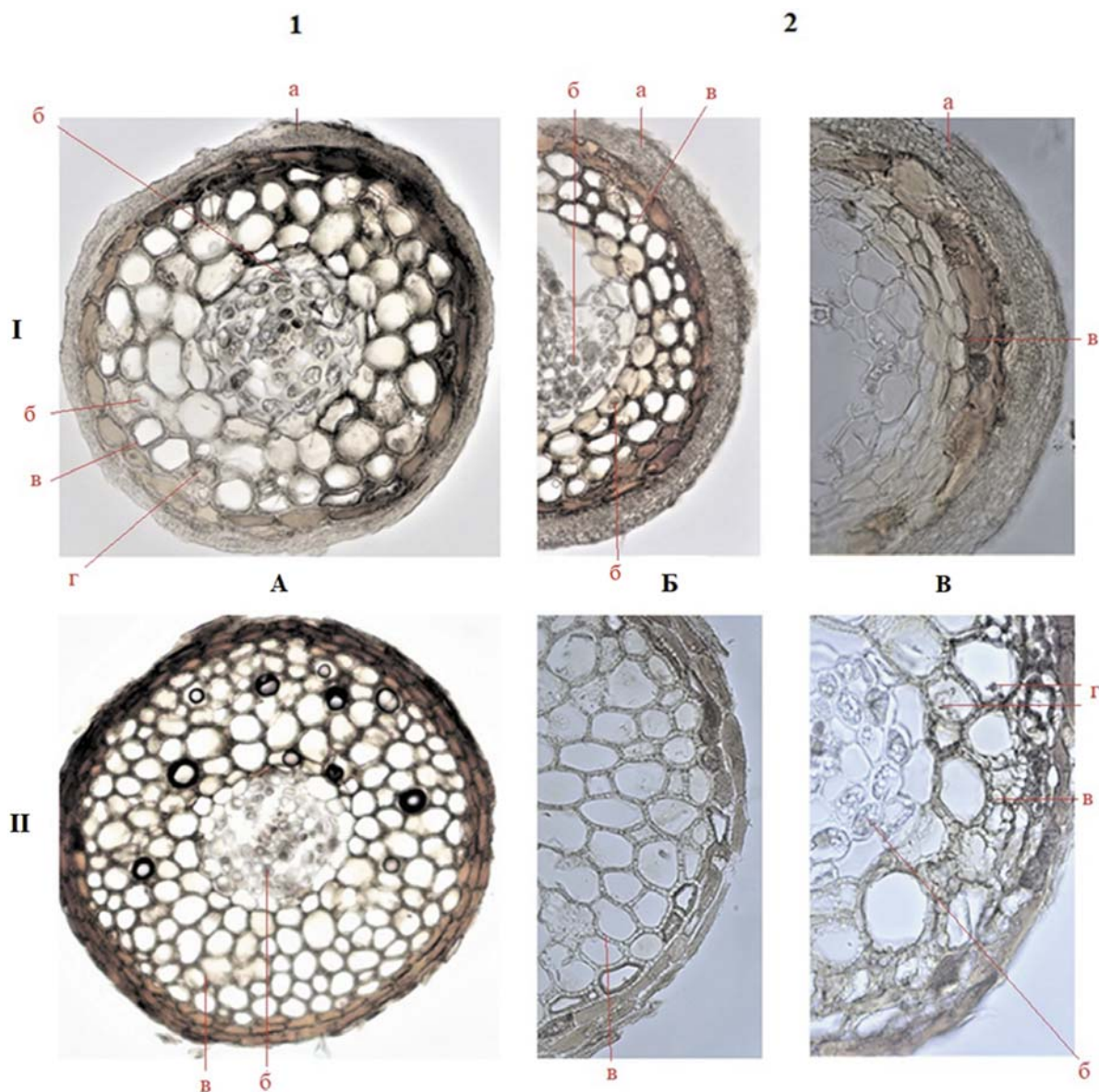


Рис. 3. Поперечные срезы корней последнего порядка: I – ЭМ, II – ЭЭМ; 1 – целый срез, 2 – фрагменты края среза; А – контроль (необработанная почва), Б – микроповышение, В – удаленная лесная подстилка; а – грибной чехол; б – везикула с мицелием; в – сеть Гартига; г – лизированная масса мицелия

Fig. 3. Cross sections of last-order roots: I – EM, II – EEM; 1 – a whole section, 2 – fragments of the cross section edge; А – control (without treatment), Б – mound (seedling 4 C), В – removed humus layer; а – fungal cover; б – vesicle with mycelium; в – Hartig network; г – lysed mycelium mass

корней отмечены признаки эндотрофности: наличие сети Гартига (рис. 3, в), распространяющейся до центрального цилиндра, проникновение гифов гриба в центральный цилиндр, присутствие многочисленных везикул с мицелием в клетках корня и цилиндра (рис. 3, б), а также лизированных масс мицелия в клетках корня (рис. 3, г). Критерием разделения эктомикоризных (ЭМ) и эктэндомикоризных (ЭЭМ) структур считали наличие грибного чехла (рис. 3, а). Для ЭЭМ характерно отсутствие

четко оформленного грибного чехла (гифы только оплетают корень), физически уменьшающее объемную долю гриба в корневом окончании.

На участках с необработанной почвой и участках с удаленной лесной подстилкой больше половины корней последнего порядка (64 и 51 % соответственно) представлено ЭМ (рис. 4). У культур *P. abies*, посаженных на микроповышениях, уменьшается количество ЭМ (21 %) и увеличивается количество ЭЭМ (53 %) среди корней последнего порядка.

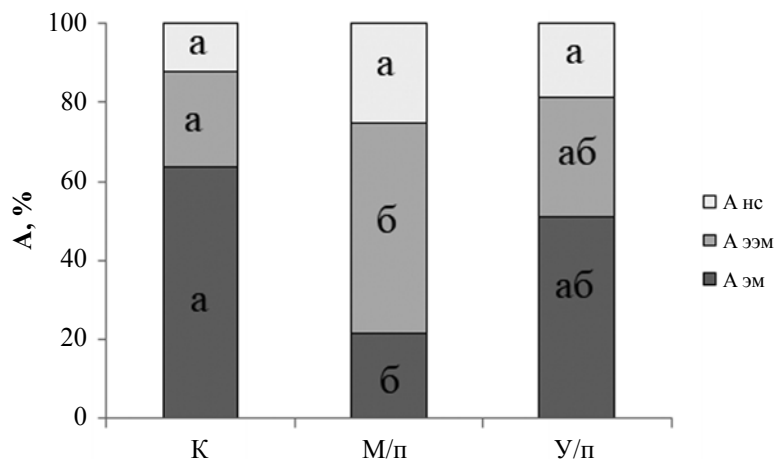


Рис. 4. Изменение интенсивности микоризации (А, %) ЭМ (Аэм), ЭЭМ (Аээм) и корней с нарушенной структурой (Анс) у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 4. Change in the intensity of mycorrhization (A, %) of EM (Аэм), EEM (Аээм) and roots with a disturbed structure (Анс) in *P. abies* seedlings after soil treatment

Создание микроповышений и удаление лесной подстилки снизили активность микоризообразующих грибов, которые характеризуются медленным ростом, низкой конкурентной способностью в сравнении с почвенными микромицетами [Шубин, 1983]. У растений, растущих на микроповышениях и на участках с удаленной подстилкой, отмечалось увеличение доли бесструктурных окончаний (25 и 19 % соответственно). Корнями с нарушенной структурой считали корни, чьи поперечные срезы демонстрировали потерю формы из-за утраты тургора или заполнения танниновыми клетками. Такие корни функционально неактивны или их активность снижена в значительной степени.

Диаметр. Обработка почвы по-разному повлияла на толщину детерминированных корней у саженцев *P. abies*. Значения диаметра ЭМ подвержены флуктуации, но статистически значимо не изменяются (рис. 5, 1). Не отмечено влияния и на параметры ЭМ. Среднее значение радиуса корня в ЭМ, толщины и доли грибного чехла в разных вариантах опыта также не различаются и в среднем составляют $173,3 \pm 2,6$ мкм, $17,8 \pm 0,5$ мкм и $9,5 \pm 0,3$ % соответственно. Отсутствие значимых различий в указанных параметрах свидетельствует об однотипности развития ЭМ во всех трех вариантах опыта. Толщина ЭЭМ корней отличалась при разных способах обработки почвы. У саженцев, растущих на микроповышениях, отмечалось увеличение диаметра ЭЭМ по сравнению с контролем и удаленной подстилкой.

На контрольном участке для ЭМ отмечено большее среднее значение диаметра по сравнению с ЭЭМ. Внутри одного участка с обработкой почвы (микроповышения и удаленная подстилка) диаметры ЭМ и ЭЭМ не различаются.

Площадь поверхности одного детерминированного корня. Площадь боковой поверхности одного корня последнего порядка представляет собой площадь поглощения водно-минеральных почвенных ресурсов без учета отходящих гифов и зависит от его длины и диаметра. Отмечено изменение площади поглощения ЭМ и ЭЭМ в зависимости от обработки почвы (рис. 5, 2).

На участках контроля отмечено различие площади поверхности ЭМ ($0,022$ см²) и ЭЭМ. Значение параметра для ЭЭМ самое низкое ($0,011$ см²) среди всех вариантов обработки почвы. Изменение объясняется различием в толщине корней – диаметр ЭЭМ ниже по сравнению с ЭМ, что находит отражение в величине площади поверхности. На участках микроповышения отмечено увеличение параметра ($0,035$ см²). Площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ увеличивается за счет увеличения средней длины корня последнего порядка. Площадь поверхности ЭЭМ увеличивается в том числе за счет увеличения диаметра ЭЭМ (по сравнению с контролем). Увеличение размеров корня физически увеличивает поверхность его поглощения. Увеличение всасывающей поверхности корневой системы в конечном счете способствует росту и развитию саженцев [Чураков,

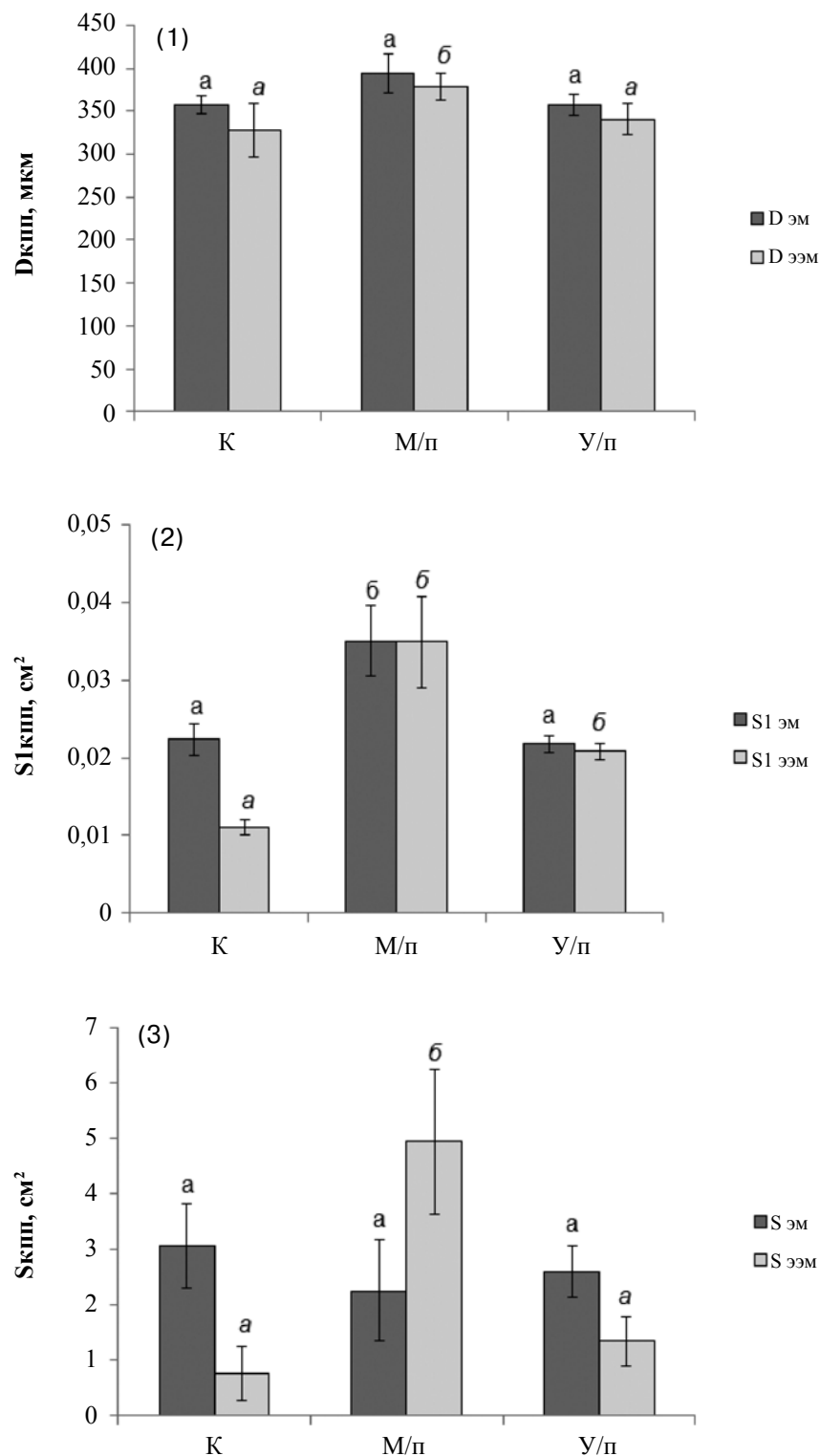


Рис. 5. Изменение параметров корней последнего порядка (кпп): 1 – диаметра ЭМ (Dэм, мкм) и ЭЭМ (Dээм, мкм), 2 – площади поверхности одной ЭМ (S1эм, см²) и одной ЭЭМ (S1ээм, см²), 3 – площади поверхности ЭМ (Sэм, см²) и ЭЭМ (Sээм, см²) корней у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 5. Change in the parameters of last-order roots (кпп): 1 – diameter of the EM (Dэм, μm) and EEM (Dээм, μm), 2 – surface area of one EM (S1эм, cm²) and one EEM (S1ээм, cm²), 3 – surface areas of EM (Sэм, cm²) and EEM (Sээм, cm²) in *P. abies* seedlings after different soil treatments

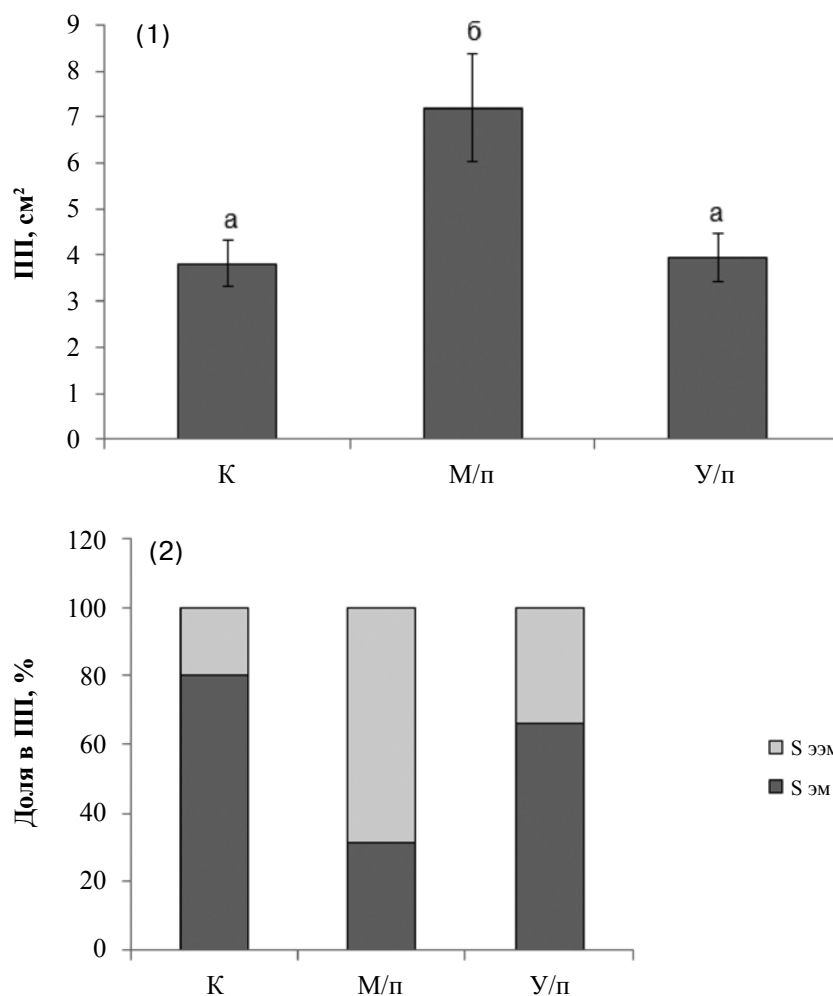


Рис. 6. Изменение ПП (1) и соотношения площадей поверхности ЭМ (Sэм, %) и ЭЭМ (Sээм, %) корней в ПП (2) у саженцев *P. abies* при разных вариантах обработки почвы

Fig. 6. Change in the total surface area of tips (TSA) (1) and the ratio of EM (Sэм, %) and EEM (Sээм, %) surface areas in the TSA (2) in *P. abies* seedlings after different soil treatments

Лисов, 2006; Бойко, 2007]. На участках с удаленной лесной подстилкой площади поглощения ЭМ и ЭЭМ не различаются (0,022 см²).

Площади поверхности микоризованных корней. Площади поверхности ЭМ/ЭЭМ корней определяются интенсивностью микоризации ЭМ/ЭЭМ среди всех корней последнего порядка. Суммарная площадь поверхности ЭМ и ЭЭМ (без учета корней с нарушенной структурой) представляет собой общую площадь поверхности детерминированных корней (ПП), которая непосредственно осуществляет поглощение минеральных элементов и воды из почвы и численно характеризует площадь питания (без учета мицелиальных гифов) корней последнего порядка.

Площадь поверхности ЭМ корней значимо не изменяется при разных методах обра-

ботки почвы и в среднем составляет 2,6 см² (рис. 5, 3). Площадь поверхности ЭЭМ корней подвержена изменениям. Самые высокие значения отмечены у саженцев *P. abies*, растущих на микроповышениях, площадь поверхности ЭЭМ корней составляет 4,9 см². На участках контроля и удаленной подстилки статистически значимых различий не отмечено (0,8 и 1,4 см² соответственно).

В конечном итоге обработка почвы оказала влияние на величину ПП (рис. 6, 1). У культур *P. abies*, растущих на участках микроповышений, отмечается максимальное значение этого параметра среди всех вариантов обработки почвы (7,2 см²). Увеличение ПП становится возможным из-за увеличения средней длины корня последнего порядка, увеличения диаметра ЭЭМ и доли ЭЭМ среди корней последнего

порядка (по сравнению с контролем и участками с удаленной лесной подстилкой). На контроле и участках с удаленной подстилкой ПП не изменяется и составляет 3,9 см². Одинаковые значения ПП достигаются разными путями. Для культур *P. abies*, высаженных на участках с удаленной лесной подстилкой, отмечено увеличение диаметра ЭМ и плотности корней последнего порядка (по сравнению с контролем), что свидетельствует об интенсификации использования почвенных ресурсов для достижения значения ПП на контроле. Низкое содержание элементов минерального питания в почве, вызванное удалением подстилки, и невысокое значение ПП приводят к отмеченному ранее в литературе низкому содержанию питательных веществ в растениях, что отрицательно сказывается на росте [Hébert et al., 2006; Nilsson et al., 2019; Novichonok et al., 2020].

Соотношения площадей поверхности ЭМ и ЭМ корней в ПП однотипны для участков с необработанной почвой и удаленной подстилкой (рис. 6, 2). На контроле доля площади поверхности ЭМ корней составляет 80 %, доля площади поверхности ЭМ корней – всего 20 %. На участках с удаленной лесной подстилкой (при одинаковом с контрольными участками значении ПП) доля площади поверхности ЭМ корней составляет 66 %. На участках микроповышений почти двукратное увеличение ПП (по сравнению с контролем и участками с удаленной подстилкой) происходит за счет формирования ЭМ. При равном с контролем и участками с удаленной подстилкой среднем значении площади поверхности ЭМ корней (2,6 см²) ее доля в ПП составляет всего 31 %, в то время как доля площади поверхности ЭМ корней возрастает до 69 %. Формирование ЭМ и увеличение доли площади поверхности ЭМ корней в ПП представляют собой пул дополнительных адаптационных возможностей для растения.

Заключение

По прошествии четырех вегетационных сезонов с момента посадки саженцев *P. abies* в ельнике черничном отмечены особенности развития корневых систем в разных вариантах обработки почвы. Если принять за максимально близкие к естественным условия на участках с необработанной почвой, то можно говорить о том, что создание микроповышений формирует лучшие, чем на контроле, условия развития корневой системы, при которых наблюдается лучшее развитие проводящих корней и

увеличение ПП. Удаление лесной подстилки формирует худшие, по сравнению с контролем, условия. Для достижения ПП, сравнимой с контролем, используются механизмы интенсификации эксплуатации почвенных ресурсов.

Обработка почвы не оказала влияния на формирование ЭМ у культур *P. abies*. Формирование ЭМ происходит однотипно и на контрольных участках, и при обработке почвы. Важно отметить, что при разной интенсивности микоризации ЭМ на всех участках опыта площадь поверхности ЭМ корней не изменяется. В большей степени подвержены изменениям обработки почвы параметры ЭМ.

Литература

- Адамович И. Ю. Анатомо-морфологические особенности микотрофности *Pinus sylvestris* L. в насаждениях, поврежденных *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. // Успехи современного естествознания. 2018. № 7. С. 26–31.
- Бойко Т. А. Микоризообразование сеянцев ели в лесных питомниках Пермского края // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2007. № 19. С. 11–15.
- Веселкин Д. В. Анатомическое строение эктомикориз *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в условиях загрязнения лесных экосистем выбросами медеплавильного комбината // Экология. 2004. № 2. С. 90–98.
- Воронина Е. Ю. Микоризы и их роль в формировании сообществ // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2006. № 4. С. 17–26.
- Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2004. 224 с.
- Колмаков П. Ю., Антонова Е. В. Проникновение грибного компонента в корневые окончания *Picea abies* (L.) Karst // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2017. № 4(97). С. 40–47.
- Колмаков П. Ю., Антонова Е. В. Формирование и развитие эндоассоциаций // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2021. № 4. С. 45–52.
- Назарова Л. Е. Климат Республики Карелия (Россия): температура воздуха, изменчивость и изменения // Геополитика и экогеодинамика регионов. 2014. Т. 10, № 1. С. 746–749.
- Селиванов И. А. Вопросы терминологии и классификации микориз и микоризоподобных образований // Ученые записки Пермского гос. педагогического института. 1973. Т. 112. С. 3–44.
- Соколов А. И. Лесовосстановление на вырубках Северо-Запада России. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2006. 215 с.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Солодовников А. Н. Лесные почвы Карелии и оценка их продуктивности // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. Вып. 5. С. 108–120.

Чураков Б. П., Лисов Е. С. Влияние плотности микориз на самосев дуба черешчатого в дубравах Ульяновской области // Лесной журнал. 2006. № 4. С. 15–20.

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

Bogeat-Triboulot M. B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings // Plant and Soil. 2004. No. 267(1). P. 213–223. doi: 10.1007/s11104-005-5349-7

Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations // Biological Reviews. 2004. No. 79. P. 473–495. doi: 10.1017/s1464793103006316

Brunner I., Brodbeck S. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources // Environmental Pollution. 2001. No. 114. P. 223–233. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00219-0

Burdett A. N. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock // Can. J. For. Res. 1990. No. 20. P. 415–427. doi: 10.1139/x90-059

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats // J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. Houston Durrant, A. Mauri. European Atlas of forest tree species. Luxembourg: Publication Office of the European Union, 2016. P. 114–116. doi: 10.7892/BORIS.80794

Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands // New For. 2019. No. 50. P. 283–290. doi: 10.1007/s11056-018-9654-4

Giesler R., Petersson T., Högborg P. Phosphorus limitation in boreal forests: Effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer // Ecosystems. 2002. No. 5. P. 300–314. doi: 10.1007/s10021-001-0073-5

Granhus A., Hanssen K. H., de Chantal M. Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods // New For. 2008. No. 35. P. 75–87. doi: 10.1007/s11056-007-9061-8

Grossnickle S. C. Importance of root growth in overcoming planting stress // New For. 2005. No. 30. P. 273–294.

Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species // New Phytol. 2008. No. 180. P. 673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x

Hébert S. S., Serneels L., Tolia A., Craessaerts K., Derks C., Filippov M. A., Müller U., De Strooper B. Regulated intramembrane proteolysis of amyloid precursor protein and regulation of expression of putative target genes // EMBO Rep. 2006. Vol. 7, no. 7. P. 739–745. doi: 10.1038/sj.embor.7400704

Marschner H., Dell B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis // Plant and Soil. 1994. Vol. 159, no. 1. P. 89–102. doi: 10.1007/BF00000098

Nilsson O., Hjelm K., Nilsson U. Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden // Scand. J. For. Res. 2019. No. 34. P. 678–688. doi: 10.1080/02827581.2019.1659398

Nilsson U., Luoranen J., Kolström T., Örlander G., Puttonen P. Reforestation with planting in Northern Europe // Scand. J. For. Res. 2010. No. 25. P. 283–294. doi: 10.1080/02827581.2010.498384

Nordborg F., Nilsson U., Örlander G. Effects of different soil treatments on growth and net nitrogen uptake of newly planted *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. // Forest Ecol. Manag. 2003. No. 180. P. 571–582. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00650-3

Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings // Scand. J. For. Res. 2020. Vol. 35, iss. 8. P. 523–531. doi: 10.1080/02827581.2020.1825789

Quimette A., Guo D., Hobbie E., Gu J. Insights into root growth, function, and mycorrhizal abundance from chemical and isotopic data across root orders // Plant and Soil. 2013. No. 367. P. 313–326. doi: 10.1007/s11104-012-1464-4

Petersson M., Örlander G. Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage // Can. J. Forest Res. 2003. No. 33. P. 64–73. doi: 10.1139/x02-156

van der Veen R., Heimovaara-Dijkstra S., Wang M. Cytosolic alkalization mediated by abscisic acid is necessary, but not sufficient, for abscisic acid-induced gene expression in barley aleurone protoplasts // Plant Physiology. 1992. No. 100. P. 699–705. doi: 10.1104/pp.100.2.699

Vitousek P., Howarth R. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? // Biogeochemistry. 1991. No. 13(2). P. 87–115. doi: 10.1007/BF00002772

References

Adamovich I. Yu. Anatomic-morphological features of the *Pinus sylvestris* L. mycotrophy in the plantations damaged by the *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. *Advances in Current Natural Sciences*. 2018;7:26–31. (In Russ.)

Bogeat-Triboulot M. B., Bartoli F., Garbaye J., Marmeisse R., Tagu D. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. *Plant and Soil*. 2004;267(1):213–223. doi: 10.1007/s11104-005-5349-7

Boiko T. A. Mycorrhiza of *Picea* seedlings in forest nursery of the Perm Region. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa = Topical Issues of the Forest Complex*. 2007;19:11–15. (In Russ.)

Brundrett M. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*. 2004;79:473–495. doi: 10.1017/s1464793103006316

Brunner I., Brodbeck S. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. *Environmental Pollution*. 2001;114:223–233. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00219-0

- Burdett A. N. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 1990;20:415–427. doi: 10.1139/x90-059
- Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. H. Durrant, A. Mauri. European Atlas of forest tree species.* Luxembourg: Publication Office of the European Union; 2016. P. 114–116. doi: 10.7892/BORIS.80794
- Celma S., Blate K., Lazdiņa D., Dūmiņš K., Neimane S., Štāls T. A., Štikāne K. Effect of soil preparation method on root development of *P. sylvestris* and *P. abies* saplings in commercial forest stands. *New For.* 2019;50:283–290. doi: 10.1007/s11056-018-9654-4
- Churakov B. P., Lisov E. S. Influence of mycorrhizas' density on English oak self-seed in oak forests of Ulyanovsk Region. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2006;4:15–20. (In Russ.)
- Fedorets N. G., Morozova R. M., Solodovnikov A. N. The forest soils in Karelia and evaluation of their capacity. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre of RAS.* 2003;5:108–120. (In Russ.)
- Filatov N. N. (ed.). Climate of Karelia: variability and influence on water objects and catchment. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2004. 224 p. (In Russ.)
- Giesler R., Petersson T., Högborg P. Phosphorus limitation in boreal forests: Effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer. *Ecosystems.* 2002. No. 5. P. 300–314. doi: 10.1007/s10021-001-0073-5
- Granhus A., Hanssen K. H., de Chantal M. Emergence and seasonal mortality of naturally regenerated *Picea abies* seedlings: impact of overstory density and two site preparation methods. *New For.* 2008;35:75–87. doi: 10.1007/s11056-007-9061-8
- Grossnickle S. C. Importance of root growth in overcoming planting stress. *New For.* 2005;30:273–294.
- Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytol.* 2008;180:673–683. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x
- Hébert S. S., Serneels L., Tolia A., Craessaerts K., Derks C., Filippov M. A., Müller U., De Strooper B. Regulated intramembrane proteolysis of amyloid precursor protein and regulation of expression of putative target genes. *EMBO Rep.* 2006;7(7):739–745. doi: 10.1038/sj.embor.7400704
- Kolmakov P. Yu., Antonova E. V. Fungal penetration into *Picea abies* (L.) Karst. root endings. *Vestnik of Vitebsk State University.* 2017;4(97):40–47. (In Russ.)
- Kolmakov P. Yu., Antonova E. V. Shaping and development of endoassociations. *Vestnik of Vitebsk State University.* 2021;4:45–52. (In Russ.)
- Marschner H., Dell B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil.* 1994;159(1):89–102. doi: 10.1007/BF00000098
- Nazarova L. E. Climate of the Republic of Karelia (Russia): air temperature, variability, and changes. *Geopolitics and Ecogeodynamics of Regions.* 2014;10(1):746–749. (In Russ.)
- Nilsson O., Hjelm K., Nilsson U. Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden. *Scand. J. For. Res.* 2019;34:678–688. doi: 10.1080/02827581.2019.1659398
- Nilsson U., Luoranen J., Kolström T., Örlander G., Puttonen P. Reforestation with planting in Northern Europe. *Scand. J. For. Res.* 2010;25:283–294. doi: 10.1080/02827581.2010.498384
- Nordborg F., Nilsson U., Örlander G. Effects of different soil treatments on growth and net nitrogen uptake of newly planted *Picea abies* (L.) Karst. seedlings. *Forest Ecol. Manag.* 2003;180:571–582. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00650-3
- Novichonok E. V., Galibina N. A., Kharitonov V. A., Kikeeva A. V., Nikerova K. M., Sofronova I. N., Rumyantsev A. S. Effect of site preparation under shelterwood on Norway spruce seedlings. *Scand. J. For. Res.* 2020;35(8):523–531. doi: 10.1080/02827581.2020.1825789
- Ouimette A., Guo D., Hobbie E., Gu J. Insights into root growth, function, and mycorrhizal abundance from chemical and isotopic data across root orders. *Plant and Soil.* 2013;367:313–326. doi: 10.1007/s11104-012-1464-4
- Petersson M., Örlander G. Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage. *Can. J. Forest Res.* 2003;33:64–73. doi: 10.1139/x02-156
- Selivanov I. A. Issues of terminology and classification of mycorrhizae and mycorrhizal-like formations. *Uchenye zapiski Permskogo gos. pedagogicheskogo instituta = Bulletin of Perm University.* 1973;112:3–44. (In Russ.)
- Shubin V. I. Mycotrophy of tree species, its significance in the cultivation of forests in the taiga zone. Leningrad: Nauka; 1973. 263 p. (In Russ.)
- Sokolov A. I. Reforestation in the cuttings of the North-West of Russia. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 215 p. (In Russ.)
- van der Veen R., Heimovaara-Dijkstra S., Wang M. Cytosolic alkalization mediated by abscisic acid is necessary, but not sufficient, for abscisic acid-induced gene expression in barley aleurone protoplasts. *Plant Physiology.* 1992;100:699–705. doi: 10.1104/pp.100.2.699
- Veselkin D. V. Anatomical structure of ectomycorrhiza in *Abies sibirica* Ledeb. and *Picea obovata* Ledeb. under conditions of forest ecosystems polluted with emissions from copper-smelting works. *Russian Journal of Ecology.* 2004;2:90–98. (In Russ.)
- Vitousek P., Howarth R. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry.* 1991;13(2):87–115. doi: 10.1007/BF00002772
- Voronina E. Yu. Mycorrhizas and their roles in forming coenoses. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16: Biologiya.* 2006;4:17–26. (In Russ.)

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кикеева Анастасия Вячеславовна

научный сотрудник лаборатории динамики
и продуктивности таежных лесов

e-mail: avkikeeva@mail.ru

Новичонок Елена Валентиновна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории
физиологии и цитологии древесных растений

e-mail: enovichonok@inbox.ru

Харитонов Владимир Александрович

научный сотрудник лаборатории динамики
и продуктивности таежных лесов

Крышень Александр Михайлович

д-р биол. наук, старший научный сотрудник, директор
ИЛ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник лаборатории
динамики и продуктивности таежных лесов

e-mail: kryshen@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kikeeva, Anastasiya

Researcher, Laboratory for Boreal Forest Dynamics
and Productivity

Novichonok, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory
for Physiology and Cytology of Woody Plants

Kharitonov, Vladimir

Researcher, Laboratory for Boreal Forest Dynamics
and Productivity

Kryshen', Alexander

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Director, Forest Research
Institute KarRC RAS, Chief Researcher, Laboratory for Boreal
Forest Dynamics and Productivity

УДК 631.46 : 622.33

ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЭМБРИОЗЕМОВ В ПРИКРОНОВОЙ ЗОНЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ОТВАЛАХ УГОЛЬНЫХ РАЗРЕЗОВ

Н. А. Макеева^{1*}, О. А. Неверова²

¹ Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения РАН
(просп. Советский, 18, Кемерово, Россия, 650000), *natykor@bk.ru

² Кемеровский государственный университет (ул. Красная, 6, Кемерово, Россия, 650000)

Исследования проводились на породном отвале разреза «Кедровский» Кузнецкого угольного бассейна (Кемеровская область – Кузбасс) в 25 км севернее города Кемерово (подзона северной лесостепи). Заложены площадки наблюдения – опытная и контрольная, которые представляют собой смешанный сосново-березовый древостой естественного происхождения. Опытная площадка находится на железнодорожном внешнем отвале «Южный» на участке без нанесения потенциально плодородного слоя. Сосново-березовый древостой располагается вдоль подножия северного склона отвала «Южный». Контрольная площадка заложена в естественном лесном массиве на расстоянии 5 км от разреза «Кедровский» в северо-западном направлении. Древесная растительность в основном представлена березой повислой, сосной обыкновенной и осинкой обыкновенной. Травянистые растения образуют злаково-разнотравные луговые сообщества. Почвы контрольного участка являются черноземом оподзоленным Grey-Luvic PHAEOZEMS / Luvic CHERNOZEMS (WRB). В статье представлены результаты анализа сезонной динамики основных эколого-трофических групп микроорганизмов (микроорганизмы, утилизирующие органические формы азота; микроорганизмы, утилизирующие минеральные формы азота; микроскопические грибы) и активности почвенных ферментов (протеазы и фосфатазы). Проведенные исследования показали, что численный состав почвенных микроорганизмов как на отвале, так и в контроле существенно меняется в течение года и в значительной мере зависит от степени увлажненности и температуры почвы, при этом нами выявлены отдельные тенденции их изменения. В течение вегетации отмечены достоверные отличия численности микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, утилизирующих минеральный азот, от контроля в эмбриоземах прикромовой зоны сосны и березы. Количество микроскопических грибов в основном находится на одном уровне, однако установлены достоверные отличия между почвами контроля и отвала под сосной (при $p < 0,05$). Выявлены отдельные тенденции зависимости между количеством микроорганизмов и активностью ферментов: для эмбриоземов под сосной установлена достоверная отрицательная корреляция между численностью микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота, и активностью фосфатазы ($r = 0,48$, при $p < 0,05$); установлены положительные достоверные корреляции в контроле прикромовой зоны сосны между содержанием протеазы и фосфатазы ($r = 0,48$, при $p < 0,05$) и в контроле прикромовой зоны березы между численностью микроскопических грибов и активностью протеазы ($r = 0,54$, при $p < 0,05$).

Ключевые слова: нарушенные земли; эмбриозем; почвенные микроорганизмы; ферментативная активность; фосфатаза; протеаза

Для цитирования: Макеева Н. А., Неверова О. А. Динамика биологической активности эмбриоземов в прикромовой зоне древесных растений на отвалах угольных разрезов // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 42–52. doi: 10.17076/eco1516

Финансирование. Работа выполнена по государственному заданию (проект 0286-2022-0010).

N. A. Makeeva^{1*}, O. A. Neverova². THE DYNAMICS OF BIOLOGICAL ACTIVITY IN TECHNOSOLS AROUND CROWN PERIMETERS OF WOODY PLANTS ON COAL MINE WASTE PILES

¹ Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (18 Sovetskii Ave., 650000 Kemerovo, Russia),
*natykor@bk.ru

² Kemerovo State University (6 Krasnaya St., 650000 Kemerovo, Russia)

The research was carried out on the waste rock dump of the Kedrovsky pit of the Kuznetsk coal basin (Kemerovo Region – Kuzbass) 25 km north of the city of Kemerovo (northern forest-steppe subzone). Monitoring sites, experimental and control, were established in a mixed pine-birch stand of natural origin. The experimental site is located on the rail-transported outer dump Yuzhny where no potentially fertile layer was placed. The pine-birch stand grows along the foot of the northern slope of the Yuzhny dump. The control site is situated in a natural forest area 5 km north-west of the Kedrovsky pit. The woody vegetation is mainly by silver birch, Scots pine, and common aspen. Herbaceous plants form grassforms meadow communities. Soils in the control site are Grey-Luvic PHAEZOZEMS / Luvic CHERNOZEMS (WRB). The article presents the results of an analysis of seasonal variations of the main ecological and trophic groups of microorganisms (microorganisms that utilize organic forms of nitrogen, microorganisms that utilize mineral forms of nitrogen, microscopic fungi) and the activity of soil enzymes (proteases and phosphatases). The studies have shown that the numerical composition of soil microorganisms, both in the dump and in the control, varies significantly during a year and depends largely on the soil moisture content and temperature. We have also identified some patterns in this variation. During the growing season, the numbers of microorganisms that utilize organic nitrogen and microorganisms that utilize mineral nitrogen in Technosols around pine and birch crown periphery differed significantly from those in the control. The numbers of microscopic fungi were mostly at the same level, but significant differences were established between soils in the control site and in the dump under pine (at $p < 0.05$). Some correlations were revealed between the number of microorganisms and enzymatic activity: a reliable negative correlation was found in Technosols under pine between the number of microorganisms utilizing organic nitrogen and phosphatase activity ($r = 0.48$, at $p < 0.05$); reliable positive correlations were found around pine crown perimeters in the control site between the content of protease and phosphatase ($r = 0.48$, at $p < 0.05$) and around birch crown perimeters in the control site between the number of microscopic fungi and protease activity ($r = 0.54$, at $p < 0.05$).

Keywords: disturbed land; Technosol; soil microorganisms; enzymatic activity; phosphatase; protease

For citation: Makeeva N. A., Neverova O. A. The dynamics of biological activity in Technosols around crown perimeters of woody plants on coal mine waste piles. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:42–52. doi: 10.17076/eco1516

Funding. The study was carried out under state assignment (project 0286-2022-0010).

Введение

Добыча полезных ископаемых неизменно оказывает негативное воздействие на приле-

гающие территории. В местах добычи каменного угля происходит полное разрушение природных комплексов, на месте которых образуются отвалы и карьерные выемки. В Кузбассе

площадь нарушенных территорий составляет 102 тыс. га земель, из них 98 % образовано в результате разработки месторождений каменного угля [Стратегия...]. Таким образом, Кемеровская область занимает третье место в России по количеству нарушенных земель.

В результате неселективного отвалообразования в отвал попадают не только вмещающие породы, но и вскрышные потенциально плодородные породы (тяжелые суглинки и покровные глины), а также плодородный слой почвы. При естественном восстановлении таких земель формируется специфический почвенный покров – эмбриозем [Курачев, Андроханов, 2002]. В зависимости от качества рельефа и почвообразующих пород к 40-летнему возрасту ландшафта при благоприятных условиях происходит образование гумусово-аккумулятивных эмбриоземов, на которых вырастают самосевные кустарники и деревья [Двуреченский, 2013].

Исследование биологической активности почв является составной частью экологического мониторинга техногенных ландшафтов, т. к. добыча полезных ископаемых прежде всего затрагивает земельные ресурсы и может привести к полному уничтожению либо деградации почв. Для антропогенно нарушенных территорий хорошо изучены такие биологические показатели, как накопление гумуса [Шугалей, Горбунова, 2006; Костенков, Пуртова, 2009; Misz-Kennan, Fabiańska, 2010], активность и численность почвенных микроорганизмов [Напрасникова, 2008; Shekhovtsova, 2011; Таипова, Семенова, 2012; Уфимцев, Беланов, 2015; Экологический..., 2017], ферментативная активность [Baldrian, 2009; Трефилова и др., 2014; Utobo, Tewari, 2015]. При этом микробиологическая диагностика эмбриоземов тесно связана с вопросами рекультивации отвалов угольных шахт и разрезов [Кулебакин, 1979; Середина и др., 2008; Макеева, Неверова, 2015].

Считается, что биохимический гомеостаз почвы поддерживается ферментами, поэтому, если почва содержит достаточное количество микроорганизмов, обладает высокой ферментативной активностью и буферностью, нарушенное в результате какого-либо внешнего воздействия равновесие восстанавливается в кратчайшие сроки [Albiach et al., 2001]. Как правило, выделение ферментов в почву микроорганизмами и корнями растений является ответной реакцией на присутствие или отсутствие субстрата для действия фермента или продукта реакции. Особенно четко данный процесс проявляется с фосфатазами: их активность тем выше, чем меньше в почве подвижных форм фосфора [Казеев и др., 2003]. Протеолитиче-

ская активность также увеличивается при поступлении в почву богатых азотом органических веществ, которые являются субстратом для протеазы [Хазиев, 2018]. Таким образом, активность почвенных ферментов является показателем интенсивности разложения органического вещества. А поскольку почвы, сформировавшиеся в результате добычи полезных ископаемых, обычно бедны питательными веществами, увеличение данного показателя говорит об интенсификации процессов их восстановления [Курачев, Андроханов, 2002].

Несмотря на то что биологическая активность нарушенных земель изучена хорошо, данных о динамике и особенностях этого показателя в прикромовой зоне древесных растений недостаточно, что определило значимость проведенных исследований. Целью настоящей работы является изучение динамики биологической активности эмбриоземов на отвале угольного разреза «Кедровский» в березовых и сосновых древостоях. В связи с поставленной целью решались следующие задачи: 1) провести анализ сезонной динамики основных эколого-трофических групп: микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота; микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота; микроскопических грибов; 2) изучить особенности активности почвенных ферментов – протеазы и фосфатазы.

Объекты и методы исследования

Исследования проводились на породном отвале разреза «Кедровский» Кузнецкого угольного бассейна в 25 км севернее города Кемерово. Географические координаты угольного разреза – 56°32'52" с. ш. 86°05'54" в. д. [Проект..., 1996]. Рельеф поверхности представлен увалистой лесостепной равниной, расчлененной глубокорезанными долинами рек, логов и оврагов с широкими, почти плоскими водоразделами и увалами. Абсолютные отметки колеблются от +165 до +271 м. Крутизна склонов колеблется от 3 до 20°. Согласно эколого-географическому районированию Кедровский угольный разрез располагается в районе северной лесостепи Кузнецкой котловины [Доклад..., 2021]. Лесистость района неравномерна, изменяется в пределах от 15 до 40 %, с преобладанием березовых колков. Горными работами затронуты как лесные формации, так и бывшие сельскохозяйственные земли. С северо-востока в 10–15 км от отвалов Кедровского разреза расположена полоса осиново-пихтовых лесов, представляющая собой узкий перешеек между южнотаежной зоной Западной Сибири и черневой тайгой Куз-

нецкого Алатау [Куминова, 1950]. Этот фактор также оказывает влияние на процессы естественного зарастания отвалов.

Для изучения биологической активности почв были заложены площадки наблюдения – опытная и контрольная, которые представляют собой смешанный сосново-березовый древостой естественного происхождения. Опытная площадка находится на железнодорожном внешнем отвале «Южный» на участке без нанесения потенциально плодородного слоя (рис. 1). Отвалы угольного разреза «Кедровский» представляют собой хаотически расположенные элементы рельефа различных форм и размеров высотой 10–40 м над уровнем дневной поверхности. Породы отвала «Южный» представлены песчаником (60 %), алевролитами (20 %), аргиллитами (15 %), суглинками и глинами (5 %). Преобладающей фракцией являются крупные агрегаты (3–10 мм), содержание мелких частиц снижено. Отработанные породы в составе отвалов, как правило, имеют высокую каменистость и состоят из щебнисто-каменистых фракций, что не дает возможности создавать значительные запасы продуктивной влаги и определяет крайне неблагоприятный водный режим [Почвообразование..., 1979; Водолеев, Черданцева, 2013]. В то же время поверхность отвалов,

лишенная растительности, сильно нагревается летом и значительно промерзает зимой вследствие полного сдувания снежного покрова [Шереметов, 2009; Манаков, Уфимцев, 2010].

Эмбриоземы отвала характеризуются щелочной реакцией (pH 7,8), низкой обеспеченностью подвижными формами фосфора и азота, содержание обменного калия чуть ниже нормы. Содержание тяжелых металлов не превышает ПДК [Уфимцев, Беланов, 2015; Makeeva, Neverova, 2021]. Сосново-березовый древостой располагается вдоль подножия северного склона отвала «Южный».

Контрольная площадка заложена в естественном лесном массиве на расстоянии 5 км от разреза «Кедровский», в северо-западном направлении. Древесная растительность в основном представлена березой повислой, сосной обыкновенной и осиной обыкновенной. Травянистые растения образуют злаково-разнотравные луговые сообщества. Согласно почвенно-географическому районированию Кемеровской области по С. С. Трофимову [1975] почвы контрольного участка являются черноземом оподзоленным Grey-Luvic PHAEOZEMS / Luvic CHERNOZEMS (WRB).

Почвенные образцы брали на глубине 0–5 см в течение двух вегетационных периодов с

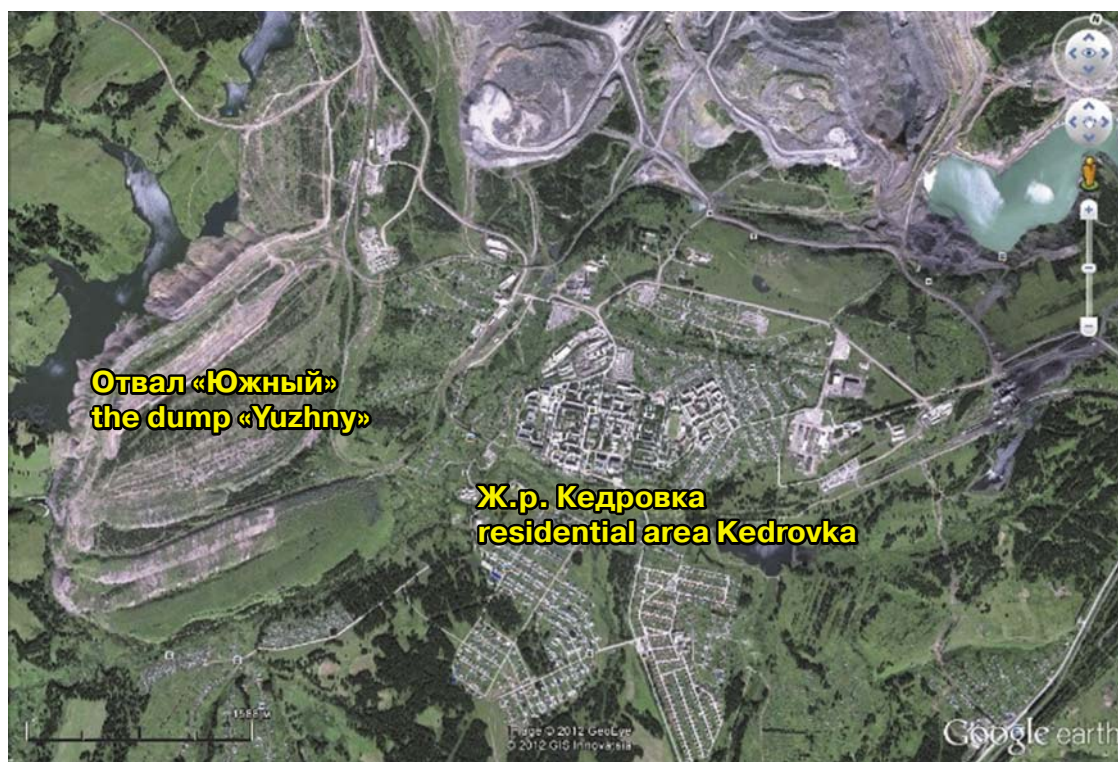


Рис. 1. Расположение отвала «Южный» Кедровского угольного разреза

Fig. 1. Location of the Yuzhny dump of the Kedrovsky coal mine

интервалом 10 дней в прикромовой зоне березы и сосны 10–15-летнего возраста на периферии лесного массива.

Учет численности микроорганизмов основных эколого-трофических групп проводили методом посева почвенной суспензии на агаризованные среды в трехкратной повторности. Для определения микроорганизмов, использующих органический азот, применяли мясо-пептонный агар (МПА); для определения микроорганизмов, использующих минеральный азот, – крахмало-аммиачный агар (КАА); для определения микроскопических грибов – среду Сабуро. По числу колоний рассчитывали наиболее вероятное количество микроорганизмов в 1 г сухой почвы при уровне достоверности 95 % (P0,95) [Нетрусов, Котова, 2005].

Почвенные ферменты выделяли общепринятыми методами из смешанной пробы в трехкратной повторности. Определение протеазной активности проводили по Галстяну и Арутюнян [Титова, Козлов, 2012], общую фосфатазную активность определяли на фенолфталейнфосфатном субстрате [Минеев, 2001]. Для оценки биологической активности почв использовали общепринятые шкалы биохимической активности [Титова, Козлов, 2012].

Математическую и статистическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием стандартного пакета MS Excel [Бараз, Пегашкин, 2014].

Результаты и обсуждение

Результаты проведенных исследований показали, что численный состав почвенных микроорганизмов как на отвале, так и в контроле существенно меняется в течение года и в значительной мере зависит от степени увлажнения и температуры почвы (при этом нами выявлены отдельные тенденции их изменения). Преобладающей группой на всех площадках наблюдения являются микроорганизмы, использующие минеральные формы азота (табл.). Высокая численность данных микроорганизмов свидетельствует о повышении содержания в почве азота, а значит, и об интенсивном протекании процессов минерализации. Стоит отметить, что наименьшее количество микроорганизмов, утилизирующих органические и минеральные соединения азота, в течение вегетации наблюдается под березой, произрастающей на отвале, что может быть вызвано более высокой освещенностью по сравнению с остальными площадками и, как следствие, пониженной влажностью почвы. Существенных различий в количестве данных групп микроорганизмов в почве под сосной на отвале и в контроле в период с июня по июль не выявлено, тогда как в августе отмечается увеличение численности микроорганизмов в грунте, взятом на отвале. В течение вегетации отмечены достоверные отличия от контроля для эмбриоземов в прикромовой зоне сосны и березы.

Сезонная динамика численности почвенных микроорганизмов в эмбриоземах отвала и контроле (средние данные), тыс. КОЕ / г абс. сух. почвы

Seasonal dynamics of the number of soil microorganisms in the embryozems of the dump and control (average data), thousand CFU / g abs. dry soil

Площадка Area	Дата наблюдения Date of observation								
	5.06	15.06	25.06	5.07	15.07	25.07	4.08	14.08	24.08
<i>Микроорганизмы, использующие органический азот</i> <i>Microorganisms using organic nitrogen</i>									
1	6998	13067	2771	6610	1705	4177	3938	15349	7142
2	8894	14988	4182	6672	4300	3934	2044	6747	3135
3	929	751	682	734	858	721	1562	562	8483
4	13266	7313	5124	4506	8748	2581	1250	7433	6650
<i>Микроорганизмы, использующие минеральный азот</i> <i>Microorganisms using mineral nitrogen</i>									
1	7332	11968	4586	8667	4830	7461	8245	17946	16472
2	5075	11702	7302	17529	3321	6368	2948	9438	5539
3	2396	1826	669	1759	1097	601	1495	2082	10886
4	17813	9321	11551	10327	4039	4157	10438	15670	15107
<i>Микроскопические грибы</i> <i>Microscopic fungi</i>									
1	293	240	235	598	141	855	593	519	169
2	570	286	237	253	275	820	548	478	389
3	282	325	481	709	275	432	706	689	125
4	323	469	447	1734	257	595	721	613	202

Примечание. Здесь и далее: 1 – сосна отвал, 2 – сосна контроль, 3 – береза отвал, 4 – береза контроль.

Note. Here and hereafter: 1 – pine dump, 2 – pine control, 3 – birch dump, 4 – birch control.

Численность и активность микроскопических грибов, как гетеротрофов, определяется наличием органического вещества, поскольку они разлагают растительные и животные остатки в почве, то есть выполняют функцию минерализации органических веществ [Domsh et al., 2007]. Установлено, что на начальных стадиях заселения отвалов грибы преобладают по численности над бактериями [Клевенская и др., 1985]. Поскольку возраст исследуемых отвалов составляет более 30 лет, микроскопические грибы являются наименее численной группой почвенных микроорганизмов. Данная тенденция наблюдается и на других породных отвалах [Кулебакин, 1979; Макеева, Неверова, 2015]. В течение периода вегетации количество микроскопических грибов обычно находится на одном уровне, однако установлены достоверные отличия между почвами контроля и отвала под сосной (при $p < 0,05$). Несмотря на то что на микромицеты, как и другие микроорганизмы, большое влияние оказывает гидротермический режим почвы, их мицеллярное строение позволяет переносить кратковременные изменения влажности и температуры без сильных колебаний численности.

В эмбриоземах, взятых под сосной и березой, а также в прикромовой зоне березы контроля установлена положительная достоверная корреляция ($r = 0,47$; $0,93$ и $0,42$ соответственно при $p < 0,05$) между численностью микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота; для эмбриоземов под сосной – между численностью микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота, и микроскопическими грибами ($r = 0,46$ при $p < 0,05$).

Для вскрышных пород отвалов характерны незначительное содержание микрофлоры, неблагоприятный химический состав, слабо выраженные биохимические процессы, что и определяет их низкую биогенность [Красавин и др., 1979]. Присутствие основных эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов свидетельствует о потенциальной способности отвальных пород к почвообразовательным процессам и принципиальной возможности их биологического восстановления. Изменение биогенных свойств эмбриоземов породных отвалов может служить показателем посттехногенного развития молодых почв [Курачев, Андроханов, 2002].

Особенности количественного состава и жизнедеятельности почвенной микрофлоры отражаются на ходе биохимических процессов в почве, поэтому наряду с изучением

численности микроорганизмов определение активности основных ферментов, играющих важную роль в трансформации органических веществ и мобилизации питательных элементов в почве, дает более полное представление о ее биологическом состоянии [Абросимова и др., 2012; Moghimian et al., 2017]. Использование ряда ферментативных показателей при оценке общей биологической активности и плодородия почвы является в настоящее время общепринятым, поскольку ферментативная активность почвы определяет направленность и интенсивность биохимических процессов в ней [Галстян, 1974; Utobo, Tewari, 2015; Хазиев, 2018; Li et al., 2018].

Важную роль в обеспечении растений элементами минерального питания играет фосфатаза – фермент, отвечающий за минерализацию органического фосфора. Источником фосфатаз в почве являются микроорганизмы. Фосфатазы гидролизуют разнообразные фосфомоноэфиры, осуществляют мобилизацию закрепленного в органическом веществе фосфора. Уровень активности фосфатазы обусловлен гранулометрическими и физико-химическими свойствами почвы, содержанием гумуса и кислотностью почв [Казеев, 2003; Хазиев, 2018].

В ходе проведенных исследований установлено, что на протяжении двух лет активность фосфатазы в эмбриоземе ниже (при $p < 0,05$), чем в контрольных образцах (рис. 2), – в прикромовой зоне сосны на отвале наблюдалась минимальная активность данного фермента ($11,97\text{--}30,54$ мг P_2O_5 / 100 г почвы), максимальная – на контрольных участках под березой ($20,26\text{--}77,01$ мг P_2O_5 / 100 г почвы). При этом для всех участков характерна более низкая фосфатазная активность в начале и конце периода вегетации и возрастание в период с 5 июля по 4 августа, что в первую очередь связано с повышением температуры воздуха и влажности почвы.

Протеазная активность отражает интенсивность иммобилизации азота в почве, который в доступной для высших растений форме выделяется при последовательном расщеплении белковых веществ [Биологический..., 2008]. Для протеазы, так же как и для фосфатазы, установлены прямые связи с содержанием и динамикой неспецифических органических соединений в составе гумуса, в частности, с азоторганическими соединениями [Хазиев, 2018].

На всех исследуемых площадках слабая активность протеазы, как и фосфатазы, зафиксирована в конце периода вегетации, очень

высокая – в середине (рис. 3). При этом количество данного фермента на отвале несколько ниже по сравнению с контролем, а максимальные значения отмечаются под березой (6,77–17,22 мг глицина / 100 г почвы за 24 ч.). Согласно

но шкале сравнительной оценки биохимической активности почвы [Минеев, 2001], степень активности фосфатазы и протеазы в исследуемых образцах изменяется в пределах от слабой до очень высокой.

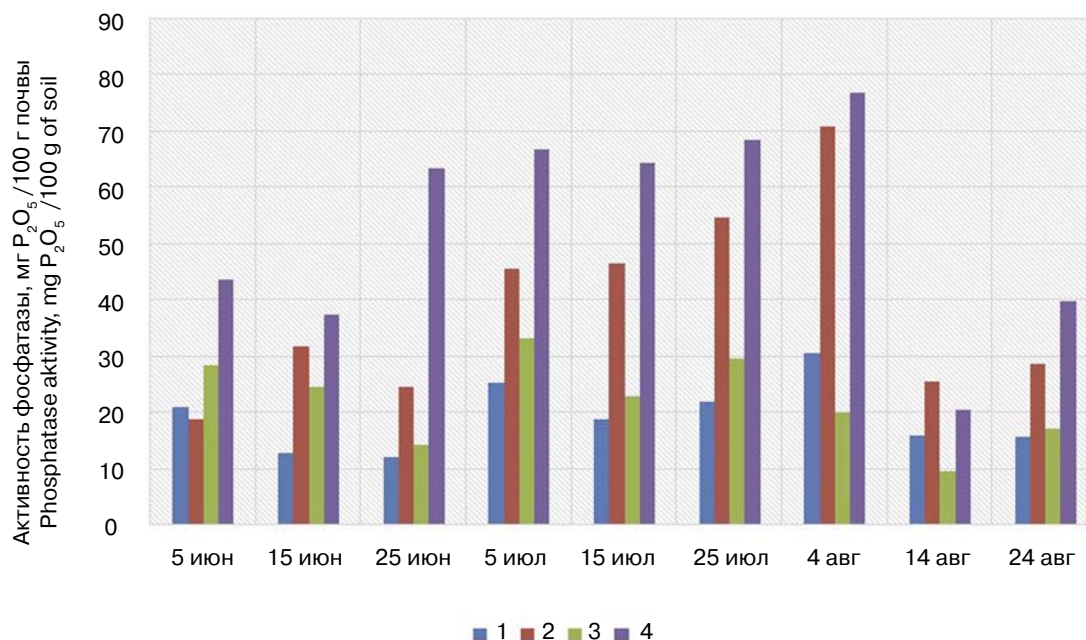


Рис. 2. Динамика активности фосфатазы

Fig. 2. Dynamics of phosphatase activity

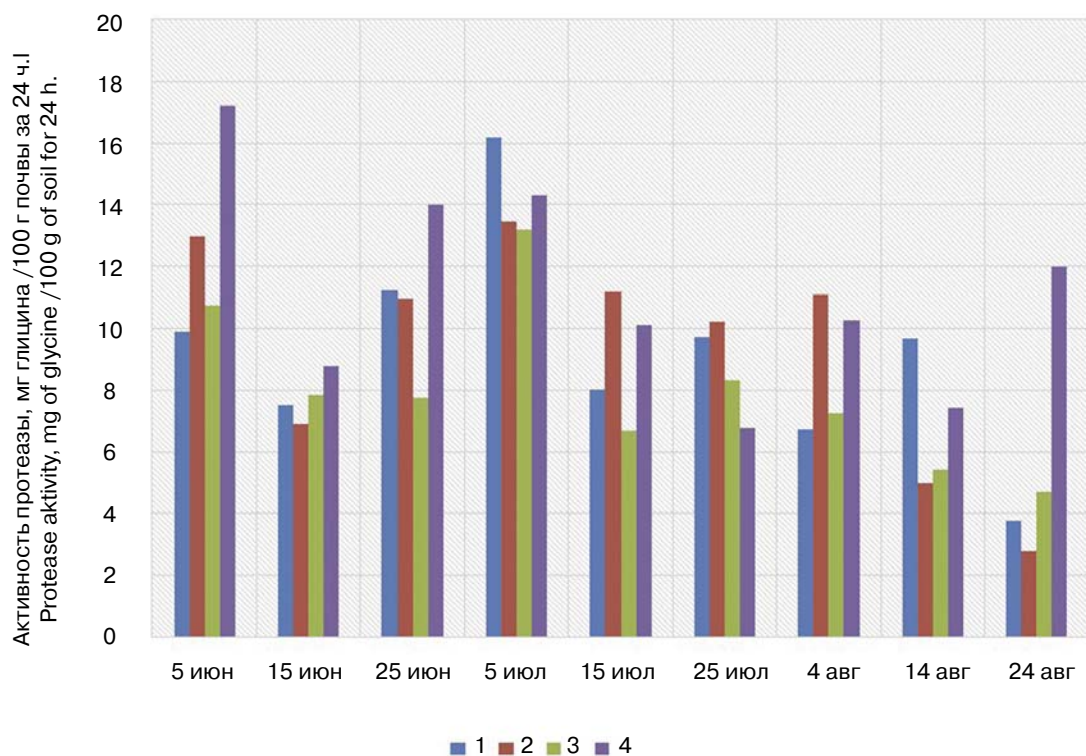


Рис. 3. Динамика активности протеазы

Fig. 3. Dynamics of protease activity

Выводы

1. Для биологической активности как эмбриоземов, так и контрольных почв характерны сезонные колебания, связанные с изменением гидротермического режима почвы. Наибольшая численность микроорганизмов наблюдается в начале и в конце периода вегетации и существенно уменьшается в середине при одновременном повышении температуры воздуха и снижении количества атмосферных осадков. Слабая ферментативная активность зафиксирована в конце периода вегетации, очень высокая – в середине.

2. В течение периода вегетации количество микроскопических грибов в основном находится на одном уровне, однако установлены достоверные отличия между почвами контроля и отвала под сосной (при $p < 0,05$). В течение вегетации отмечены достоверные отличия от контроля для эмбриоземов в прикромовой зоне сосны и березы. Наименьшее количество микроорганизмов, утилизирующих органические и минеральные соединения азота, в течение вегетации наблюдается под березой, произрастающей на отвале, что может быть вызвано более высокой освещенностью по сравнению с остальными площадками и, как следствие, пониженной влажностью почвы. В то же время более высокая ферментативная активность характерна для почвы под березой.

3. Установлена положительная достоверная корреляция между численностью микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота, в прикромовой зоне сосны на отвале ($r = 0,47$ при $p < 0,05$), березы на отвале ($r = 0,93$ при $p < 0,05$) и березы в контроле ($r = 0,42$ при $p < 0,05$), между численностью микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота, и микроскопических грибов в прикромовой зоне сосны в контроле ($r = 0,46$ при $p < 0,05$).

4. Выявлены отдельные тенденции зависимости между количеством микроорганизмов и активностью ферментов: для эмбриоземов под сосной установлена достоверная отрицательная корреляция между численностью микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота, и активностью фосфатазы ($r = 0,48$ при $p < 0,05$); установлены положительные достоверные корреляции в контроле прикромовой зоны сосны между содержанием протеазы и фосфатазы ($r = 0,48$ при $p < 0,05$) и в контроле прикромовой зоны березы между численностью микроскопических грибов и активностью протеазы ($r = 0,54$ при $p < 0,05$).

Литература

- Абросимова О. В., Трояновская Е. С., Меркулова М. Ю., Тихомирова Е. И. Оценка экологического состояния почвенного покрова г. Саратова // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 376–384.
- Бараз В. Р., Пегашкин В. Ф. Использование MS Excel для анализа статистических данных: учеб. пособие. Нижний Тагил: НТИ (филиал) УрФУ, 2014. 181 с.
- Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование / Ред. О. П. Мелехова, Е. И. Сарапульцева. М.: Академия, 2010. 288 с.
- Водолеев А. С., Черданцева Е. С. Биологическая активность техноземов на техногенных территориях // Природно-техногенные комплексы: рекультивация и устойчивое функционирование: Сб. материалов междунар. науч. конф. (10–15 июня 2013 г.) / Отв. ред. В. А. Андроханов. Новосибирск: Окарина, 2013. С. 74–77.
- Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айстен, 1974. 257 с.
- Двуреченский В. Г. Особенности почвообразования в антропогенных ландшафтах юго-восточных районов Кузбасса // Почвоведение и агрохимия. 2013. № 1. С. 5–13.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Кемеровской области – Кузбасса в 2020 году / Администрация правительства Кузбасса. Министерство природных ресурсов и экологии Кузбасса. Кемерово, 2021. 239 с.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследования. Ростов н/Д, 2003. 204 с.
- Клевенская И. Л., Трофимов С. С., Таранов С. А., Кандрашин Е. Р. Сукцессии и функционирование микробных сообществ в молодых почвах техногенных экосистем Кузбасса // Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск: Наука, 1985. С. 3–21.
- Костенков Н. М., Пуртова Л. Н. Общие закономерности формирования почв на отвальных породах и их гумусовое состояние // Вестн. КрасГАУ. 2009. Вып. 6. С. 17–22.
- Красавин А. П., Хорошавин А. Н., Катаева И. В. Оценка биологической активности пород отвалов угольных шахт и разрезов при их рекультивации // Растения и промышленная среда. 1979. № 6. С. 127–132.
- Кулебакин В. Г. Микроорганизмы рекультивируемых отвалов Байдаевского углеразреза в Кузбассе и их окислительная активность // Почвообразование в техногенных ландшафтах. Новосибирск: Наука, 1979. С. 179–185.
- Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 170 с.
- Курачев В. М., Андроханов В. А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. № 3. С. 255–261.
- Макеева Н. А., Неверова О. А. Биогенность породного отвала при внесении почвенных микроорганизмов // Современные проблемы науки и образо-

вания. 2015. № 6. URL: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=23216> (дата обращения: 06.12.2020).

Манаков Ю. А., Уфимцев В. И. Применение черенков ивы для биологической рекультивации склонов отвалов // Вестник НГАУ. 2010. № 4(16). С. 22–27.

Минеев В. Г. Практикум по агрохимии: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. 689 с.

Напрасникова Е. В. Биологические свойства почв на угольном отвале // Почвоведение. 2008. № 12. С. 1487–1493.

Нетрусов А. И., Котова И. Б. Микробиология: учебник. М.: Академия, 2005. 352 с.

Почвообразование в техногенных ландшафтах / Отв. ред. С. С. Трофимов. Новосибирск: Наука, 1979. С. 203–212.

Проект корректировки горнотранспортной части АООТ «Разрез Кедровский» АООТ «Кузбассразрез-уголь». Т. 1. Кн. 1. Кемерово, 1996. С. 17–53.

Середина В. П., Андроханов В. А., Алексеева Т. П., Сысоева Л. Н., Бурмистрова Т. И., Трунова Н. М. Экологические аспекты биологической рекультивации почв техногенных экосистем Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2(3). С. 61–72.

Стратегия социально-экономического развития Кемеровской области до 2035 года // Администрация Правительства Кузбасса [Электронный ресурс]. URL: <https://ako.ru/deyatelnost/strategicheskoe-planirovanie-keмеровskoy-oblasti-.php> (дата обращения: 11.11.2021).

Таипова О. А., Семенова И. Н. Использование микробиологических показателей для оценки экологического состояния почв в зоне влияния Сибайского карьера (Республика Башкортостан) // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 2. С. 343.

Титова В. И., Козлов А. В. Методы оценки функционирования микробиоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: научно-методическое пособие / Нижегородская гос. с.-х. акад. Нижний Новгород, 2012. 64 с.

Трефилова О. В., Гродницкая И. Д., Ефимов Д. Ю. Динамика эколого-функциональных параметров реплантоземов на отвалах угольных разрезов Центральной Сибири // Почвоведение. 2014. № 1. С. 109. doi: 10.7868/S0032180X14010134

Трофимов С. С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск: Наука, 1975. 299 с.

Уфимцев В. И., Беланов И. П. Динамика целлюлозоразрушающей активности эмбриоземов в фитогенном поле сосны обыкновенной на отвалах угольной промышленности // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. [Электронный ресурс]. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=23335> (дата обращения: 11.11.2021).

Хазиев Ф. Х. Экологические связи ферментативной активности почв // Экобиотех. 2018. Т. 1, № 2. С. 80–92.

Шереметов Р. Т. Особенности снежного покрова в период максимума снегонакопления 2006 г. на отвалах Кедровского разреза // Рекультивация нарушенных земель в Сибири. Кемерово, 2009. Вып. 4. С. 35–39.

Шугалей Л. С., Горбунова Ю. В. Формирование гумусовой системы инициальных почв техногенных ландшафтов под культурами сосны // Вестн. КрасГАУ. 2006. № 5. С. 79–86.

Экологический мониторинг в районах угледобычи / Отв. ред. А. Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2017. 208 с.

Albiach R., Canet R., Pomares F., Ingelmo F. Organic matter components, aggregate stability and biological activity in a horticultural soil fertilized with different rates of two sewage sludges during ten years // Bioresource Technology. 2001. Vol. 77, no. 2. P. 109–114. doi: 10.1016/S0960-8524(00)00166-8

Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis // Plant Soil Environment. 2009. No. 55(9). P. 370–378. doi: 10.17221/134/2009-PSE

Domsh K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag Eching, 2007. 672 p.

Li J., Tang X., Awasthi M. K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He Ch. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation // Ecological Engineering. 2018. Vol. 111. P. 22–30. doi: 10.1016/j.ecoleng.2017.11.006

Makeeva N., Neverova O. The influence of soil microorganisms on heavy metal content in the substrate of waste rock dumps // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 31. doi: 10.1051/bioconf/20213100017

Misz-Kennan M., Fabiańska M. J. Thermal transformation of organic matter in coal waste from Rymer Cones (Upper Silesian Coal Basin, Poland) // International J. of Coal Geology. 2010. Vol. 81. P. 343–358. doi: 10.1016/j.coal.2009.08.009

Moghimian N., Hosseini S.M., Kooch Ya., Darki B. Z. Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities // Catena. 2017. Vol. 157. P. 407–414. doi: 10.1016/j.catena.2017.06.003

Shekhovtsova O. G. Biological activity of the urbanized soils of Mariupol // Gruntoznavstvo. 2011. Vol. 12, no. 1–2. P. 88–91.

Utobo E. B., Tewari L. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status // Appl. Ecol. Env. Res. 2015. Vol. 13(1). P. 147–169. doi: 10.15666/aer/1301_147169

References

Abrosimova O. V., Troyanovskaya E. S., Merkulova M. Yu., Tikhomirova E. I. Ecological status evaluation of soils in Saratov City]. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2012;4:376–384. (In Russ.)

Albiach R., Canet R., Pomares F., Ingelmo F. Organic matter components, aggregate stability and biological activity in a horticultural soil fertilized with different rates of two sewage sludges during ten years. *Bioresource Technology*. 2001;77(2):109–114. doi: 10.1016/S0960-8524(00)00166-8

Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant Soil Environment*. 2009;55(9):370–378. doi: 10.17221/134/2009-PSE

Baraz V. R., Pegashkin V. F. Using MS Excel for statistical data analysis: A tutorial. Nizhnii Tagil: NTI UrFU; 2014. 181 p. (In Russ.)

- Domsh K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag Eching; 2007. 672 p.
- Dvurechenskii V. G. Features of soil formation in anthropogenic landscapes of the south-eastern regions of Kuzbass. *Pochvovedenie i agrokhimiya = Soil Science and Agrochemistry*. 2013;1:5–13. (In Russ.)
- Galstyan A. Sh. Enzymatic activity of Armenian soils. Erevan: Ajsten; 1974. 257 p. (In Russ.)
- Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I., Val'kov V. F. Biological diagnostics and indication of soils: Methodology and research methods. Rostov-on-Don; 2003. 204 p. (In Russ.)
- Khaziev F. X. Ecological connections of the enzymatic activity of soils. *Ecobiotech Journal*. 2018;1(2):80–92. (In Russ.)
- Klevenskaya I. L., Trofimov S. S., Taranov S. A., Kandrashin E. R. Succession and functioning of microbocenoses in young soils of technogenic ecosystems of Kuzbass. *Mikrobotsenozy pochv pri antropogennom vozdeistvii = Soil microbiocenoses under man-induced impact*. Novosibirsk: Nauka; 1985. P. 3–21. (In Russ.)
- Kostenkov N. M., Purtova L. N. General patterns of soil formation on dump rocks and their humus state. *The Bulletin of KrasGAU*. 2009;6:17–22. (In Russ.)
- Krasavin A. P., Khoroshavin A. N., Kataeva I. V. Assessment of biological activity of coal mine dump rocks and sections during their reclamation. *Rasteniya i promyshlennaya sreda = Plants and Industrial Environment*. 1979;6:127–132. (In Russ.)
- Kulebakin V. G. Microorganisms of recultivated dumps of the Baydaevsky coal mine in Kuzbass and their oxidative activity. *Pochvoobrazovanie v tekhnogennykh landshaftakh = Soil formation in technogenic landscapes*. Novosibirsk: Nauka; 1979. P. 179–185. (In Russ.)
- Kuminova A. V. Vegetation of the Kemerovo Region. Novosibirsk; 1950. 170 p. (In Russ.)
- Kupriyanov A. N. (ed.). Environmental monitoring in coal mining areas. Novosibirsk: Geo; 2017. 208 p. (In Russ.)
- Kurachev V. M., Androkhanov V. A. Classification of soils of technogenic landscapes. *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;3:255–261. (In Russ.)
- Li J., Tang X., Awasthi M. K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He Ch. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation. *Ecological Engineering*. 2018;111:22–30. doi: 10.1016/j.ecoleng.2017.11.006
- Makeeva N., Neverova O. The influence of soil microorganisms on heavy metal content in the substrate of waste rock dumps. *BIO Web of Conferences*. 2021;31:00017. doi: 10.1051/bioconf/20213100017
- Makeeva N. A., Neverova O. A. Biogenicity of the rock dump during the introduction of soil microorganisms. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2015;6. URL: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=23216> (accessed: 06.12.2020). (In Russ.)
- Manakov Yu. A., Ufimtsev V. I. Application of willow cuttings for biological reclamation of landfill slopes. *Bulletin of NSAU*. 2010;4(16):22–27. (In Russ.)
- Melekhova O. P., Sarapul'tseva E. I. (eds.). Biological control of the environment: bioindication and biotesting. Moscow; 2008. 288 p. (In Russ.)
- Mineev V. G. Workshop on agrochemistry. A textbook. Moscow: Mosk. un-t; 2001. 689 p. (In Russ.)
- Misz-Kennan M., Fabiańska M. J. Thermal transformation of organic matter in coal waste from Rymer Cones (Upper Silesian Coal Basin, Poland). *International J. of Coal Geology*. 2010;81:343–358. doi: 10.1016/j.coal.2009.08.009
- Moghimian N., Hosseini S. M., Kooch Ya., Darki B. Z. Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities. *Catena*. 2017;157:407–414. doi: 10.1016/j.catena.2017.06.003
- Naprasnikova E. V. Biological properties of soils on a coal dump. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 2008;12:1487–1493. (In Russ.)
- Netrusov A. I., Kotova I. B. Microbiology. A textbook. Moscow: Akademiya; 2005. 352 p. (In Russ.)
- Project of adjustment of the mining and transport part of the OJSC “Kedrovsky section” OJSC “Kuzbassrazrezugol”. Vol. 1. Book. 1. Kemerovo; 1996. P. 17–53. (In Russ.)
- Report on the state and environmental protection of the Kemerovo region - Kuzbass in 2020]. Administration of the government of Kuzbass. Ministry of Natural Resources and Ecology of Kuzbass. Kemerovo, 2021. 239 p. (In Russ.)
- Seredina V. P., Androkhanov V. A., Alekseeva T. P., Syssoeva L. N., Burmistrova T. I., Trunova N. M. Ecological aspects of biological soil reclamation of technogenic ecosystems of Kuzbass. *Vestnik Tomskogo gos. universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2008;2(3):61–72. (In Russ.)
- Shekhovtsova O. G. Biological activity of the urbanized soils of Mariupol. *Gruntoznaystvo*. 2011;12(1–2):88–91.
- Sheremetov R. T. Features of snow cover during the period of maximum snow accumulation in 2006 on the dumps of the Kedrovsky section. *Rekul'tivatsiya narushennykh zemel' v Sibiri = Reclamation of Disturbed Lands in Siberia*. Kemerovo; 2009. Iss. 4. P. 35–39. (In Russ.)
- Shugalei L. S., Gorbunova Yu. V. Formation of the humus system of initial soils of technogenic landscapes under pine crops. *The Bulletin of KrasGAU*. 2006;5: 79–86. (In Russ.)
- Strategy of socio-economic development of the Kemerovo region until 2035. *Sait Administratsii Pravitel'stva Kuzbassa = Administration of the Government of Kuzbass*. URL: <https://ako.ru/deyatelnost/strategicheskoe-planirovaniekemerovskoy-oblasti-.php> (accessed: 11.11.2021). (In Russ.)
- Taipova O. A., Semenova I. N. The use of microbiological indicators to assess the ecological state of soils in the zone of influence of the Sibaysky quarry (Republic of Bashkortostan). *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2012;2:343. (In Russ.)
- Titova V. I., Kozlov A. V. Methods for assessing the functioning of soil microbiocenosis involved in the transformation of organic matter: a scientific and methodological guide. Nizhny Novgorod State

Agricultural Academy. Nizhnii Novgorod; 2012. 64 p. (In Russ.)

Trefilova O. V., Grodnitskaya I. D., Efimov D. Yu. Dynamics of ecological and functional parameters of replantozems on the dumps of coal mines in Central Siberia. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 2014;1:109. doi: 10.7868/S0032180X14010134 (In Russ.)

Trofimov S. S. (ed.). Soil formation in technogenic landscapes. Novosibirsk: Nauka; 1979. P. 203–212. (In Russ.)

Trofimov S. S. Soil ecology and soil resources of the Kemerovo region. Novosibirsk: Nauka; 1975. 299 p. (In Russ.)

Ufimtsev V. I., Belanov I. P. Dynamics of cellulose-destroying activity of embryozems in the phytogenic field of scots pine on coal industry dumps. *Sovremennye*

problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education. 2015;6. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=23335> (accessed: 11.11.2021). (In Russ.)

Utobo E. B., Tewari L. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status. *Appl. Ecol. Env. Res.* 2015;13(1):147–169. doi: 10.15666/aeer/1301_147169

Vodoleev A. S., Cherdantseva E. S. Biological activity of technozems in technogenic territories. V. A. Androkhanov (ed.). *Prirodno-tekhnogennye komplekсы: rekul'tivatsiya i ustoichivoe funktsionirovaniye: sbornik materialov mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (10–15 iyunya 2013 g.) = Natural-technogenic complexes: reclamation and sustainable functioning. Proceed. of the int. sci. conf. (June 10–15, 2013)*. Novosibirsk: Okarina; 2013. P. 74–77. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.11.2021; принята к публикации / accepted: 21.03.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Макеева Наталья Александровна

канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории рекультивации и биомониторинга

e-mail: natykor@bk.ru

Неверова Ольга Александровна

д-р биол. наук, профессор, директор Института биологии, экологии и природных ресурсов

e-mail: neverova@kemsu.ru

CONTRIBUTORS:

Makeeva, Nataliya

Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory for Remediation and Biomonitoring

Neverova, Olga

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Director, Institute of Biology, Ecology and Natural Resources

УДК 504.61 : 502.521 : 546.3 (1–21)

АККУМУЛЯЦИЯ И МИГРАЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ПОЧВАХ И РАСТЕНИЯХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ

А. С. Петухов*, Г. А. Кремлева, Г. А. Петухова, Н. А. Хритохин

Тюменский государственный университет (ул. Володарского, 6, Тюмень, Россия, 625003),
* revo251@mail.ru

Изучено содержание подвижной и кислоторастворимой формы тяжелых металлов (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) в почвах, а также их содержание в мать-и-мачехе (*Tussilago farfara* L.) вблизи различных промышленных предприятий г. Тюмени. Пробы почв и растений (по 6 проб) были отобраны на условно чистом участке, а также с участков вблизи металлургического, моторостроительного, нефтеперерабатывающего и аккумуляторного завода и автотрассы. Участие металлов в воздушно-пылевой миграции оценивали по их содержанию в мать-и-мачехе. Образцы листьев мать-и-мачехи отбирали на вышеуказанных участках и анализировали на содержание тяжелых металлов в двух вариантах: тщательно отмытые дистиллированной водой и без отмывания. Пробы анализировали методом атомно-абсорбционной спектрометрии. В изученных пробах почв г. Тюмени обнаружено превышение контрольных значений Cu, Zn, Fe, Mn и Pb до 6 раз. Содержание Pb в почве вблизи аккумуляторного завода превышало ПДК в 5,8 раза. Подвижность тяжелых металлов в почве убывала в следующем ряду: Mn > Zn > Cu > Fe. Наиболее высокие концентрации всех тяжелых металлов в почве и растениях выявлены в районе аккумуляторного и металлургического заводов. Аккумуляция изученных тяжелых металлов растениями убывала в ряду Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Cd. Значение фактора биоконцентрации тяжелых металлов в отмытой мать-и-мачехе убывало в ряду: Cu > Zn > Cd > Pb > Mn > Fe, а актуальная биогеохимическая подвижность – в ряду Fe > Cu > Zn > Pb > Cd > Mn. Вклад воздушно-пылевой миграции в общее накопление Cu, Zn, Fe, Mn растениями, оцененный по разности содержания металлов в растениях до и после обработки дистиллированной водой, составил от 10 до 73 %. В наибольшей степени атмосферная миграция была характерна для автотрассы и металлургического предприятия. Среди изученных тяжелых металлов Fe оказался наиболее связанным с аэротехногенной аккумуляцией растениями. Данные результаты указывают на важность растительного покрова как атмосферного фильтра и недопустимость применения растений из урбосреды в медицинских или сельскохозяйственных целях. Аэротехногенное накопление тяжелых металлов растениями свидетельствует о возможности дополнительного токсического действия загрязнителей в условиях городской среды, а также подчеркивает необходимость предварительной обработки растительных образцов в экологических исследованиях.

Ключевые слова: формы тяжелых металлов; воздушный перенос; *Tussilago farfara* L.; фактор биоконцентрации; аккумуляция; городская среда

Для цитирования: Петухов А. С., Кремлева Т. А., Петухова Г. А., Хритохин Н. А. Аккумуляция и миграция тяжелых металлов в почвах и растениях в условиях антропогенного загрязнения городской среды // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 53–66. doi: 10.17076/eco1342

Финансирование. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ и Тюменской области № 20-45 720011.

A. S. Petukhov*, T. A. Kremleva, G. A. Petukhova, N. A. Khritokhin. HEAVY METAL ACCUMULATION AND MIGRATION IN SOILS AND PLANTS UNDER CONTAMINATION IN URBAN ENVIRONMENTS

*Tyumen State University (6 Volodarskogo St., 625003 Tyumen, Russia),
revo251@mail.ru

The concentrations of heavy metals (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) in labile and acid-soluble form in soils and their content in coltsfoot (*Tussilago farfara* L.) were studied in the surroundings of various industrial enterprises in Tyumen. Soil and plant samples (n=6 each) were collected in a control site and near a highway, an engine plant, an oil refinery, a battery factory, and a steel mill. The involvement of the metals in air-borne migration was estimated by their content in coltsfoot. Heavy metal content in coltsfoot leaves was analyzed in two variants: with and without washing with distilled water. Samples were analyzed by atomic absorption spectroscopy. Cu, Zn, Fe, Mn, and Pb content in soil samples exceeded the control up to 6-fold. Pb content in soils at the battery factory exceeded the MPC 5.8-fold. Heavy metal lability in soils decreased in the following order: Mn > Zn > Cu > Fe. The concentrations of all the metals both in soils and plants were the highest at the battery factory and the steel mill. Metal accumulation by plants decreased in the following order: Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Cd. The bioconcentration factor in washed coltsfoot leaves declined in the Cu > Zn > Cd > Pb > Mn > Fe sequence, while the actual biogeochemical mobility decreased in the Fe > Cu > Zn > Pb > Cd > Mn sequence. The contribution of Cu, Zn, Fe, and Mn air-borne transfer to their accumulation in plants, which was estimated by the difference of metal concentrations before and after washing, ranged from 10 to 73 %. Air-borne migration was the most pronounced at the highway and the steel mill. Iron accumulation in plants showed the greatest connection to air-borne industrial pollution as compared to other metals studied. These results indicate the importance of the air-filtering role of plants and prove that plants from urban habitats must not be used for medicinal or agricultural purposes. Accumulation of heavy metals from air-borne industrial pollution by plants is evidence of additional toxic effect of pollutants in the urban environment and suggests that plant samples for ecological research have to be pre-treated.

Keywords: forms of heavy metals; air-borne transfer; *Tussilago farfara* L., bioconcentration factor; accumulation; urban environment

For citation: Petukhov A. S., Kremleva T. A., Petukhova G. A., Khritokhin N. A. Heavy metal accumulation and migration in soils and plants under contamination in urban environments. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:53–66. doi: 10.17076/eco1342

Funding. The study was supported by a grant from RFBR and the Tyumen Region #20-45 720011.

Введение

Развитие промышленного производства привело к стремительному росту количества поллютантов в окружающей среде. Тяжелые металлы (ТМ) являются распространенными загрязнителями и токсичны для всех живых организмов, включая растения, животных и человека [Rai et al., 2019].

Выбросы металлургических предприятий, неочищенные промышленные сточные воды, пестициды, удобрения – главные источники загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами [Zwolak et al., 2019]. Природные выбросы ТМ в атмосферу (извержение вулканов, лесные пожары) уступают антропогенным выбросам на несколько порядков [Wuana, Okiemen, 2011]. В результате накопления ТМ

в почве снижается ее плодородие, урожайность, микробиологическая активность. Высокая степень загрязнения ТМ характерна для 11 % почв на территории России [Barsova et al., 2019].

Растения поглощают ТМ из загрязненных почв и аккумулируют их [Rai et al., 2019]. Тяжелые металлы обладают кумулятивным эффектом и вызывают деградацию растительных сообществ, что ограничивает применение территорий для сельскохозяйственных целей. ТМ способны мигрировать из растений по пищевым цепочкам к животным и человеку, и это создает дополнительную опасность [Титов и др., 2014].

Одни тяжелые металлы в растениях, например, Cu, Zn, Fe, Mn, могут быть жизненно важными, регулировать различные аспекты метаболизма [Andresen et al., 2018]. В то же время другие (Pb, Cd, Hg) имеют высокую токсичность и не обладают установленными биохимическими функциями [Kupper, Andresen, 2016]. Все ТМ могут быть токсичными в определенной дозе, так как они способны замещать другие микроэлементы, связываться с биомолекулами и вызывать окислительные процессы [Edelstein, Ben-Hur, 2018]. Действие ТМ усиливается длительным периодом выведения из организмов и экосистем.

Кроме корневого поглощения, ТМ могут поступать в растения через листья (фолиарный транспорт) с аэротехногенной пылью. Фолиарное поглощение состоит из неметаболической стадии проникновения металлов через кутикулу и метаболических процессов накопления, протекающих против градиента концентрации [Shahid et al., 2016]. Часть микроэлементов, захваченных листьями, может быть смыта дождевой водой. Однако еще часть ТМ проникают глубже в листья растений через устьица, чечевички и разрывы в кутикуле. Установлено, что Pb легко смывается водой с поверхности листьев, в то время как Cu, Zn и Cd смываются в гораздо меньшей степени, и это говорит об их более глубоком проникновении в листья [Oliva, Raitio, 2003]. Поглощение ТМ листьями растений также зависит от факторов структуры листьев: угла наклона листьев, площади их поверхности и плотности устьиц. Высокая влажность воздуха и атмосферные осадки способствуют проникновению ТМ из атмосферы в листья растений [Shahid et al., 2016]. Однако в целом проблема аэротехногенной аккумуляции ТМ растениями остается малоизученной, и многие исследователи считают вклад этого переноса пренебрежимо малым [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989].

Содержание ТМ в почвах г. Тюмени и Тюменского района ранее определено в некоторых работах [Берсенева, 2015; Шигабаева, 2015], однако не было учтено загрязнение вблизи металлургического и нефтеперерабатывающего заводов. Кроме того, не найдено работ, исследующих содержание тяжелых металлов в растениях г. Тюмени. Ранее было определено содержание ТМ (V, Mn, Ni, Cu, Zn, Pb) в антропогенных отложениях ряда городов Уральского региона, включая Тюмень [Seleznev, Rudakov, 2019]. Наиболее полная геохимическая характеристика почв г. Тюмени приведена в исследовании [Konstantinova et al., 2019]. Состав уличной пыли г. Тюмени определен в работе [Konstantinova et al., 2020], однако ее влияние на растительный покров не изучено.

Целью настоящей работы стало изучение распределения подвижной и кислоторастворимой форм тяжелых металлов в системе «почва – растение», а также оценка возможности воздушно-пылевой миграции металлов на территории г. Тюмени.

Материалы и методы

Материал для исследования (с учетом розы ветров) был отобран в конце июля 2019 года в районе города Тюмени на следующих участках (рис. 1):

- 1) контроль – участок на удалении 5 километров от антропогенного загрязнения;
- 2) автотрасса Тюмень – Омск – 30 км от г. Тюмени, удаление от автотрассы не более 30 метров;
- 3) предприятие «Тюменские моторостроители» – г. Тюмень, участок на удалении 200 метров от предприятия;
- 4) Антипинский нефтеперерабатывающий завод (НПЗ) – г. Тюмень, участок на удалении 200 метров от предприятия;
- 5) район аккумуляторного завода – г. Тюмень, участок на удалении 200 метров от предприятия;
- 6) УГМК (Уральская горно-металлургическая компания) – г. Тюмень, участок на удалении 200 метров к югу от предприятия вблизи автотрассы.

Площадь участков составляла не менее 100 м². Пробы почвы отбирали методом конверта на глубину 10 см, масса пробы не менее 2 кг [ГОСТ 17.4.4.02-2017]. После этого воздушно-сухую массу почвы перетирали, просеивали через сито 1 мм, затем усредняли квартованием до отдельных навесок массой 5 г (анализ подвижных форм) и 2 г (анализ кислоторастворимых форм). Подвижные формы металлов (Cu,

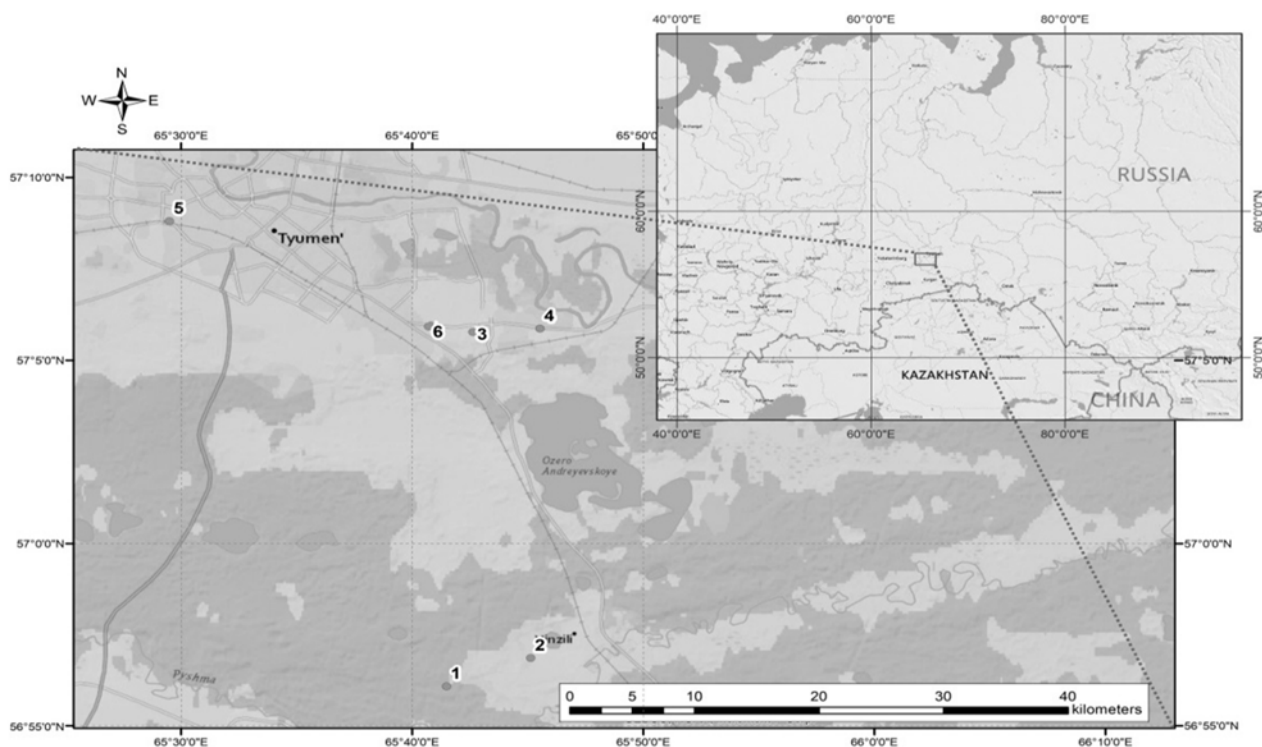


Рис. 1. Карта отбора проб в районе исследования

Fig. 1. Sampling map

Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) анализировали с использованием вытяжек из почв ацетатно-аммонийным буферным раствором (pH = 4,8; определение подвижных форм металлов) [М-МВИ-80-2008]. Кислоторастворимые формы металлов (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) извлекали с помощью 5M HNO₃ [РД 52.18.191-89]. Измерения проводили на оборудовании Центра коллективного пользования ТюмГУ «Рациональное природопользование и физико-химические исследования» методом пламенной атомно-абсорбционной спектрометрии (прибор ContrAA 700, Analytic Jena, Германия).

На всех участках была отобрана надземная часть мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L., 1753). Выбор растений обусловлен широким распространением этого вида в районах исследования. Визуально значительного пылевого загрязнения на растениях не наблюдалось. Мать-и-мачеху анализировали с использованием двух вариантов пробоподготовки: одну часть отобранных растений тщательно промывали дистиллированной водой и высушивали, вторую – высушивали до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре без обработки дистиллированной водой. Затем вне зависимости от предварительной подготовки растения растирали в ступке и озоляли при 500 °C в течение 3 часов. Анализ содержания металлов

(Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) проводили извлечением 5 M HNO₃ из золы растений [Методические..., 1992]. Содержание ТМ в золе растений пересчитывали на сухую массу растений, используя зольность.

Для контроля качества результатов использовали измерения стандартных растворов металлов с известной концентрацией. Результаты измерений находились в диапазоне от 85 до 110 % относительно аттестованного значения. Пробоподготовка почв и растений проводилась в двух параллелях, измерения выполняли в трех повторностях. Погрешность определения содержания подвижной и кислоторастворимой форм ТМ в почвах оценивали согласно методикам анализа [М-МВИ-80-2008; РД 52.18.191-89]. По результатам измерений содержания ТМ в растениях к среднему арифметическому результату рассчитан доверительный интервал (P = 0,95; n = 6).

Для оценки способности растений аккумулировать ТМ был рассчитан фактор биоконцентрации (ФБК) как отношение содержания металла в сухой массе растения (Сраст) к содержанию его кислоторастворимой формы в почве (Спочвы кисл.) [Liu et al., 2009]:

$$\text{ФБК} = \frac{\text{Сраст}}{\text{Спочвы кисл.}}.$$

Кроме этого, рассчитали актуальную биогеохимическую подвижность элементов (B_x) как отношение содержания металла в сухой массе растения (Сраст) к содержанию его подвижной формы в почве (Спочвы подв.) [Минкина и др., 2017]:

$$B_x = \frac{\text{Сраст}}{\text{Спочвы подв.}}$$

Для исключения возможного вклада аэро-техногенной аккумуляции ТМ расчет ФБК и B_x проводили только для мать-и-мачехи, отмытой дистиллированной водой.

Полученные результаты были подвергнуты стандартной статистической обработке в программе Statistica 10 при уровне значимости $p \leq 0,05$. Проведен анализ попарных корреляций между изученными показателями, при этом статистически значимыми считали корреляции со значением коэффициента $R > 0,53$ ($p \leq 0,05$).

Результаты исследования

Характеристика содержания металлов в почвах

Подвижная форма ТМ в почве считается наиболее доступной для поглощения растениями. Содержание подвижной формы Cd во всех проанализированных пробах находилось в пределах от 0,08 до 0,16 мг/кг (табл. 1). Содержание кислоторастворимой формы Cd во всех изученных районах было на уровне 0,27–0,33 мг/кг (табл. 1). В исследовании

2013 года показано, что содержание Cd в промышленной зоне Тюменского аккумуляторного завода и завода пластмасс составляет 0,01–0,20 мг/кг [Берсенева, 2015].

Содержание подвижной формы Cu во всех исследованных почвах находилось в диапазоне от 0,50 до 0,72 мг/кг, отличий от контроля на исследованных участках не было (табл. 1). Концентрация кислоторастворимой формы Cu изменялась от 3,7 до 16,6 мг/кг (табл. 1). На всех участках, за исключением автотрассы, было зарегистрировано обогащение почвы кислоторастворимой формой Cu на 12–80 % по сравнению с контрольным участком (табл. 1). В другом исследовании почв г. Тюмени содержание Cu изменялось в диапазоне от 11 до 28 мг/кг [Шигабаева, 2015], что близко к полученным нами результатам. Близкое содержание Cu в почвах зарегистрировано в Йошкар-Оле [Воскресенская и др., 2013]. Среднее содержание Cu в почвах и антропогенных отложениях г. Тюмени ранее оценивали в 30 и 40 мг/кг соответственно [Konstantinova et al., 2019; Seleznev, Rudakov, 2019].

Доля подвижной формы Cu от кислоторастворимой формы находилась в диапазоне от 3 до 15 %. Это указывает на низкую подвижность Cu в почве, вероятно за счет адсорбции на глинистых минералах, комплексообразования с гуминовыми кислотами или адсорбции на гидроксидах Fe и Mn [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989].

Содержание подвижной формы Fe в исследованных почвах г. Тюмени изменялось от 49 до 207 мг/кг (табл. 1). Максимальная концентрация Fe обнаружена в почве с контрольного участка.

Таблица 1. Содержание (среднее значение $\pm$ погрешность определения) тяжелых металлов (мг/кг) в почвах г. Тюмени в 2019 году

Table 1. Heavy metals content (mg·kg⁻¹) in soils of Tyumen in 2019

	Cd	Cu	Fe	Mn	Pb	Zn
Контроль Control	0,08 $\pm$ 0,02 0,27 $\pm$ 0,09	0,58 $\pm$ 0,17 5,93 $\pm$ 1,42	207 $\pm$ 62 28500 $\pm$ 5700	60 $\pm$ 18 171 $\pm$ 41	4,30 $\pm$ 1,29 7,34 $\pm$ 1,61	1,16 $\pm$ 0,35 16,5 $\pm$ 4,12
Автотрасса Highway	0,13 $\pm$ 0,04 0,33 $\pm$ 0,11	0,55 $\pm$ 0,20 3,69 $\pm$ 0,88	172 $\pm$ 52 25700 $\pm$ 5140	71 $\pm$ 21 390 $\pm$ 94	4,35 $\pm$ 1,30 7,23 $\pm$ 1,59	3,62 $\pm$ 1,09 15,6 $\pm$ 3,90
Мотор. завод Engine-building plant	0,16 $\pm$ 0,05 0,30 $\pm$ 0,10	0,50 $\pm$ 0,15 9,77 $\pm$ 2,34	68 $\pm$ 20 44000 $\pm$ 8800	105 $\pm$ 45 276 $\pm$ 66	5,19 $\pm$ 1,56 8,14 $\pm$ 1,79	4,48 $\pm$ 1,34 28,0 $\pm$ 7,00
НПЗ Oil refinery	0,13 $\pm$ 0,04 0,28 $\pm$ 0,09	0,72 $\pm$ 0,22 6,67 $\pm$ 1,60	102 $\pm$ 31 43700 $\pm$ 8740	68 $\pm$ 20 282 $\pm$ 68	1,51 $\pm$ 0,45 7,29 $\pm$ 1,60	2,44 $\pm$ 0,73 19,2 $\pm$ 4,80
Аккумуляторный завод Battery manufacturing plant	0,13 $\pm$ 0,04 0,35 $\pm$ 0,11	0,50 $\pm$ 0,15 16,6 $\pm$ 3,98	49 $\pm$ 15 95000 $\pm$ 19000	96 $\pm$ 19 448 $\pm$ 108	34,9 $\pm$ 10,5 54,6 $\pm$ 12,0	3,20 $\pm$ 0,96 45,5 $\pm$ 11,4
УГМК UMMC	0,14 $\pm$ 0,04 0,31 $\pm$ 0,10	0,61 $\pm$ 0,18 10,8 $\pm$ 2,59	180 $\pm$ 54 53500 $\pm$ 10700	110 $\pm$ 33 435 $\pm$ 104	4,89 $\pm$ 1,47 7,61 $\pm$ 1,67	7,28 $\pm$ 2,18 36,7 $\pm$ 9,18

Примечание. Верхняя строка – подвижные формы, нижняя строка – кислоторастворимые формы.

Note. The top line refers to labile forms, the bottom line refers to acid soluble forms.

Концентрация кислоторастворимой формы Fe была в диапазоне от 25 700 до 95 000 мг/кг, или 2,6–9,5 % в составе исследованных почв (табл. 1). Содержание Fe в почвах оценивают в 3–5 % [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989], с кларком в 3,8 % [Rudnick, Gao, 2003]. В почвах Забайкальского края оно составляет 2,8–5,4 % [Копылова, Лескова, 2016], в почвах из района контроля, автотрассы, моторостроительного завода и НПЗ – 2,6–4,4 %. В районе аккумуляторного завода и УГМК содержание Fe составляло 9,5 и 5,3 % соответственно, превышая контроль в 1,8 и 3,3 раза. Возможно, это связано с пылевыми выбросами металлургического предприятия в процессе выплавки стали, а также со сточными водами аккумуляторного завода при производстве железо-никелевых и свинцово-кислотных аккумуляторов. Однако данные о составе выбросов исследуемых предприятий в литературе отсутствуют.

Доля подвижной формы Fe от кислоторастворимой во всех пробах была крайне низкой (от 0,05 до 0,72 %). Железо в почве находится преимущественно в виде малорастворимых оксидов и гидроксидов [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. Однако отходы металлургического и аккумуляторного завода содержат кислотные компоненты, что может увеличить подвижность Fe в почве за счет повышения ее кислотности.

Содержание подвижной формы Mn в исследованных пробах изменялось от 60 до 110 мг/кг (табл. 1) и было повышенным во всех районах по сравнению с контролем. При этом наиболее высокие концентрации найдены вблизи УГМК и аккумуляторного завода – превышение контроля на 75–80 %. Содержание кислоторастворимой формы Mn изменялось от 171 до 450 мг/кг (табл. 1). На всех исследованных участках обнаружено превышение контроля. Вероятно, это может быть связано с использованием карбонильных соединений Mn в качестве присадок для автомобильного топлива. Наиболее высокое содержание Mn было в почвах из района аккумуляторного и металлургического заводов (430–450 мг/кг). Это может быть обусловлено применением Mn при легировании стали и его воздушным переносом. Другое исследование почв г. Тюмени выявило варьирование концентрации Mn от 400 до 930 мг/кг [Шигабаева, 2015]. В антропогенных отложениях Тюмени содержание Mn изменялось от 170 до 770 мг/кг [Seleznev, Rudakov, 2019].

Доля подвижной формы Mn во всех исследованных пробах была высокой и составила от 18 до 35 %. Марганец образует стабильные аквакомплексы и различные водорастворимые соли [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989], что

может объяснять высокий процент подвижных форм Mn в почве.

Концентрация подвижной формы Pb изменялась в пределах от 1,5 до 35 мг/кг (табл. 1). На большинстве участков содержание Pb в почве было на уровне контроля (1,5–5 мг/кг). Содержание Pb в почве вблизи аккумуляторного завода (35 мг/кг) превышало контроль в 8 раз и ПДК подвижной формы Pb (6 мг/кг) [СанПиН 1.2.3685-21]. Вероятно, полученный результат объясняется производством свинцово-кислотных аккумуляторов.

Концентрация кислоторастворимой формы Pb на большинстве исследуемых участков находилась на уровне контроля (табл. 1). Содержание Pb в районе аккумуляторного завода составило 55 мг/кг, что коррелирует с высоким содержанием подвижной формы. В исследовании 2015 года содержание Pb в почве из района аккумуляторного завода составило 158 мг/кг [Шигабаева, 2015], а в другом исследовании содержание Pb в почве вблизи этого предприятия изменялось в пределах от 70 до 1000 мг/кг [Берсенева, 2015]. Медианное содержание Pb в почвах г. Тюмени ранее оценивали в 20 мг/кг [Konstantinova et al., 2019], а в антропогенных отложениях – 46 мг/кг [Seleznev, Rudakov, 2015]. Доля подвижной формы Pb в районе аккумуляторного завода составила 64 %, что может создать опасность для поглощения свинца растениями.

Содержание подвижной формы Zn в исследованных пробах находилось в пределах от 1,2 до 7,3 мг/кг и превышало контроль на всех участках как минимум в 2 раза (табл. 1). В районе металлургического завода обнаружено наиболее высокое содержание Zn с превышением контроля в 6 раз. Концентрация кислоторастворимой формы Zn в почвах г. Тюмени изменялась в диапазоне от 15 до 45 мг/кг (табл. 1). Аналогичное содержание Zn в почвах описано ранее в г. Тюмени [Шигабаева, 2015], а также в районе Среднеуральского медеплавильного завода [Трубина, Воробейчик, 2013]. Среднее содержание Zn в почвах и антропогенных отложениях г. Тюмени ранее оценивали в 80 и 120 мг/кг соответственно [Konstantinova et al., 2019; Seleznev, Rudakov, 2019]. Содержание Zn в почве превышало контроль вблизи всех изученных промышленных предприятий в 1,2–2,7 раза. Содержание Zn в почве из района НПЗ оказалось близким к ранее опубликованным [Боев и др., 2019]. Доля подвижных форм Zn в почве составила от 7 до 23 %, что согласуется с данными о низком сродстве Zn к гумусовым кислотам по сравнению с другими ТМ [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989].

Содержание различных ТМ в почвах положительно коррелировало друг с другом: Cu-Fe – $r=0,96$, Cu-Zn – $r=0,97$, Mn-Fe – $r=0,61$, Mn-Zn – $r=0,68$, Fe-Zn – $r=0,92$. Данные взаимосвязи свидетельствуют о комплексном характере загрязнения почв тяжелыми металлами.

Таким образом, техногенное воздействие предприятий г. Тюмени привело к увеличению по сравнению с контролем содержания Cu (до 2,8 раза), Fe (до 3,3 раза), Mn (до 2,6 раза), Zn (до 2,8 раза), Pb (до 7,4 раза). Среди изученных районов основным фактором повышения содержания ТМ в почвах стала близость к аккумуляторному и металлургическому заводам. Наименьший вклад вносит воздействие автотранспорта, изолированное от влияния промышленной зоны. Накопление ТМ почвами г. Тюмени относительно контрольного участка убывало в ряду: $Mn > Fe > Zn > Cu > Pb > Cd$. По доле подвижных форм в почвах исследуемые металлы можно расположить в следующий ряд: $Fe < Cu < Zn < Mn$. Содержание ТМ в почвах г. Тюмени соответствует полученным

нами результатам в 2017–2018 годах [Петухов и др., 2020].

Характеристика содержания металлов в мать-и-мачехе

Содержание Cu в мать-и-мачехе в 2019 году находилось в диапазоне от 7 до 13 мг/кг (рис. 2, а). Аккумуляция Cu (в 1,5 раза относительно контроля) была зафиксирована только в районе металлургического завода, на остальных исследованных участках содержание Cu оставалось на контрольном уровне. Анализ мать-и-мачехи, предварительно отмытой дистиллированной водой, выявил более низкое (до 35 %) содержание Cu в растениях в районе автотрассы, НПЗ и металлургического завода по сравнению с контролем. Вероятно, снижение содержания Cu в отмытых растениях вызвано оседанием коллоидных частиц медьсодержащих аэрозолей на поверхности листьев мать-и-мачехи в промышленной среде.

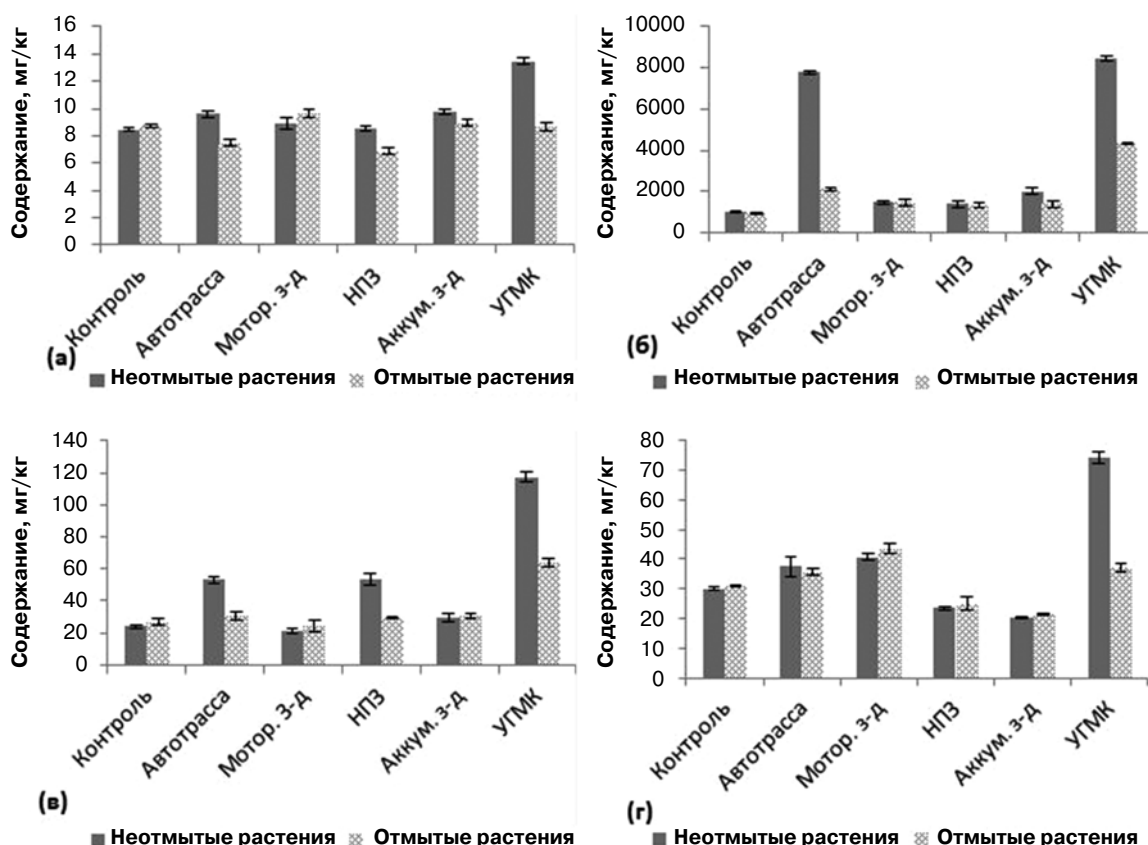


Рис. 2. Содержание (мг/кг) Cu (а), Fe (б), Mn (в), Zn (г) в мать-и-мачехе из районов исследования (среднее значение $\pm$ доверительный интервал; $p = 0,95$; $n = 6$)

Fig. 2. Concentration (mg/kg) of Cu (а), Fe (б), Mn (в), Zn (г) in coltsfoot from the study area (mean value $\pm$ confidence interval; $p = 0,95$; $n = 6$)

Содержание Cu в отмытой мать-и-мачехе вблизи металлургического завода оказалось на уровне условно чистого участка. Это может указывать на преимущественно атмосферный путь аккумуляции Cu на поверхности растений, а не на поглощение из почвы. Ранее в другом исследовании обнаружено снижение содержания Cu в хвое ели и сосны на 30–60 % после обработки хлороформом [Oliva, Raitio, 2003]. Содержание Cu в мать-и-мачехе остается на уровне 2017–2018 годов [Petukhov et al., 2020].

Близкое содержание Cu получено при анализе растений вблизи Новочеркасской ГРЭС [Chaplygin et al., 2018]. Содержание Cu в растениях оказалось сравнимым с содержанием этого элемента в лекарственных растениях на расстоянии 7 км от Среднеуральского медеплавильного завода [Трубина, Воробейчик, 2013]. В целом близкие концентрации Cu ранее найдены в травах в районе бывших рудников в Словении [Glavac et al., 2017].

Содержание Fe в мать-и-мачехе находилось в диапазоне от 1013 до 8489 мг/кг (рис. 2, б). Сравнение с содержанием ТМ в мать-и-мачехе в 2017–2018 году указывает на тенденцию к увеличению содержания Fe в растениях [Petukhov et al., 2020]. Близкое содержание Fe в травах ранее зарегистрировано в Египте [Galal, Shehata, 2015] и Малайзии [Sulaiman, Hamzah, 2018]. Наибольшее содержание Fe было на участке УГМК – отличие от контроля более чем в 8 раз. Высокое содержание Fe обнаружено в растениях вблизи автотрассы. Это может быть обусловлено применением ферроцена и других Fe-содержащих антидетонационных присадок к бензину и дизельному топливу [Фурсов, Панкратов, 1996].

Накопление Fe мать-и-мачехой в районе автотрассы и металлургического завода осуществлялось, по всей вероятности, преимущественно аэрозольным путем, поскольку содержание Fe в отмытых растениях оказалось соответственно в 3,6 и 2 раза ниже по сравнению с неотмытыми. Анализ уличной пыли г. Тюмени выявил высокое содержание Fe [Konstantinova et al., 2020]. Однако даже с учетом аэрозольного оседания Fe на поверхности растений содержание Fe в мать-и-мачехе вблизи автотрассы и УГМК было самым высоким среди всех изученных участков. Содержание Fe в отмытой мать-и-мачехе вблизи аккумуляторного завода оказалось на 45 % ниже, чем в неотмытой, в то время как для контроля, НПЗ и моторостроительного завода такого отличия не выявлено. Вероятно, это указывает на преимущественное поступление Fe в растения на этих участках из почвы. Аккумуляция Fe свыше 1000 мг/кг ранее

описана в растениях из техногенных районов Забайкальского края [Копылова, 2010]. Аккумуляция в 6000 мг/кг зарегистрирована в загрязненном ТМ районе Ирана [Nouri et al., 2009]. Снижение содержания Fe на 40–50 % после обработки хлороформом было обнаружено в хвое сосны и ели [Oliva, Raitio, 2003].

Содержание Mn в мать-и-мачехе в 2019 году находилось в диапазоне от 21 до 117 мг/кг (рис. 2, в). Ранее в 2017–2018 годах содержание Mn в мать-и-мачехе изменялось от 17 до 156 мг/кг [Petukhov et al., 2020]. Повышенное относительно контроля содержание Mn в растениях обнаружено в районе автотрассы, НПЗ и УГМК (в 2,2; 2,2 и 4,8 раза соответственно). Как и содержание Cu, содержание Mn в отмытых растениях в районе автотрассы, НПЗ и УГМК оказалось ниже по сравнению с неотмытыми на 40–45 %. Как и для Cu, этот эффект был наиболее выражен в районе металлургического предприятия. Содержание Mn в отмытых растениях вблизи автотрассы и НПЗ оказалось на уровне контроля, а в районе металлургического завода – выше в 2,6 раза. Это указывает на воздушный перенос и оседание Mn на поверхности растений. Однако даже в отмытых растениях вблизи металлургического предприятия содержание Mn оказалось повышенным, что свидетельствует и о пути поглощения Mn из почвы. Близкое содержание Mn ранее обнаружено в растениях в Новочеркасске [Chaplygin et al., 2018], а также в Египте [Galal, Shehata, 2015].

Содержание Pb в мать-и-мачехе в 2019 году находилось на уровне 5 мг/кг, и статистически значимых отличий не было выявлено. Близкое содержание Pb в растениях обнаружено в районе автотрассы в Египте [Galal, Shehata, 2015], а также в Малайзии [Sulaiman, Hamzah, 2018].

В 2019 году содержание Cd в мать-и-мачехе находилось на уровне 0,14 мг/кг, статистических отличий не выявлено. Близкие значения содержания Cd в растениях получены в Новочеркасске [Chaplygin et al., 2018] и Малайзии [Sulaiman, Hamzah, 2018]. Результаты определения Pb и Cd в 2019 году подтверждаются и ранее проведенным исследованием 2017–2018 года [Petukhov et al., 2020].

Содержание Zn в мать-и-мачехе в 2019 году находилось в пределах от 20 до 74 мг/кг (рис. 2, г). Аналогичные концентрации Zn регистрировались в большей части растений на территории бывшей шахты в Словении [Glavac et al., 2017]. Кроме того, содержание Zn в растениях было аналогично результатам предыдущих лет (17–72 мг/кг) [Petukhov et al., 2020]. Повышенное содержание Zn относительно контрольного участка обнаружено вблизи

автотрассы и моторостроительного завода (на 25 и 33 % соответственно). Особенно высокое содержание Zn отмечено в районе металлургического завода – превышение контроля почти в 2,5 раза. Однако после обработки мать-и-мачехи дистиллированной водой содержание его в растениях оказалось в 2 раза ниже и отличие от контроля составило только 20 %. Вероятно, вблизи металлургического предприятия наблюдается распространение Zn-содержащих аэрозолей. Для остальных исследованных районов содержание Zn в отмытых и неотмытых растениях различалось несущественно. Таким образом, аккумуляция ТМ растениями из различных районов г. Тюмени убывала в ряду $Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Cd$.

Корреляционный анализ выявил положительные корреляции между содержанием в неотмытой мать-и-мачехе Cu и Zn ($r = 0,87$), Cu и Fe ($r = 0,78$), Cu и Mn ($r = 0,90$). Аналогичные корреляции получены для пар Mn-Fe ($r = 0,79$),

Mn-Zn ($r = 0,82$) и Fe-Zn ($r = 0,74$). В то же время для мать-и-мачехи, обработанной дистиллированной водой, такие корреляции были нехарактерны, статистически значимая взаимосвязь обнаружена только между содержанием Fe и Mn ($r = 0,96$). Вероятно, данные корреляции указывают на комплексное поступление ТМ из окружающей среды в растения воздушным переносом.

Содержание Zn в неотмытых растениях положительно коррелировало с подвижной формой Zn в почве ($r = 0,88$). Содержание Mn в отмытых растениях коррелировало с подвижной формой Mn в почве ($r = 0,70$).

Фактор биоконцентрации тяжелых металлов в растениях

Результаты расчета фактора биоконцентрации (ФБК) и актуальной биогеохимической подвижности (B_x) представлены в таблице 2.

Таблица 2. Фактор биоконцентрации тяжелых металлов в отмытой мать-и-мачехе

Table 2. Heavy metals bioconcentration factor in the washed coltsfoot

	Cu		Mn		Fe		Pb		Cd		Zn	
	ФБК BCF	B_x	ФБК BCF	B_x	ФБК BCF	B_x	ФБК BCF	B_x	ФБК BCF	B_x	ФБК BCF	B_x
Контроль Control	1,48	15,0	0,16	0,45	0,033	4,56	0,78	1,33	0,42	1,66	1,88	26,8
Автотрасса Highway	2,03	13,6	0,08	0,43	0,083	12,4	0,79	1,31	0,42	1,06	2,28	9,83
Мотор. завод Engine-building plant	0,99	19,1	0,09	0,23	0,033	21,6	1,21	1,90	0,42	0,89	1,56	9,72
НПЗ Oil refinery	1,03	9,49	0,10	0,43	0,031	13,2	1,13	5,42	0,42	1,09	1,30	10,2
Аккумулятор. завод Battery manufacturing plant	0,54	18,1	0,07	0,32	0,015	28,3	0,17	0,27	0,41	1,07	0,47	6,64
УГМК UMMC	0,80	14,3	0,15	0,58	0,081	24,1	1,28	1,99	0,42	0,96	1,01	5,11

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения ФБК и $B_x > 1$.

Note. BCF values and $B_x > 1$ are given in bold.

Тяжелые металлы можно расположить в следующий ряд по биодоступности (снижению среднего значения ФБК): $Zn > Cu > Pb > Cd > Mn > Fe$. Несмотря на высокое содержание Fe в почвах и растениях, лишь небольшая доля переходит из почвы в растения, что обуславливает низкое значение ФБК для Fe. Это не полностью соответствует ряду по убыванию доли подвижных форм ТМ в почве: $Mn > Zn > Cu > Fe$ и, вероятно, указывает, что

содержание подвижных форм ТМ в почве не является решающим фактором, влияющим на накопление в растениях. Например, растения способны поглощать необходимые для жизнедеятельности ТМ из почвы белками-переносчиками по активному механизму, против градиента электрохимического потенциала [Титов и др., 2014]. Ранее в другом исследовании также выявлено высокое значение ФБК для Cu [Bose, Bhattacharyya, 2008; Sulaiman, Hamzah, 2018].

При расчете актуальной биогеохимической подвижности получен ряд $Fe > Cu > Zn > Pb > Cd > Mn$, который в целом аналогичен ряду изменения ФБК, за исключением Fe, в связи с низким содержанием его подвижных форм в почве относительно содержания в растениях. Этот результат более адекватно отображает полученную картину по аккумуляции металлов растениями. Анализ актуальной биогеохимической подвижности (B_x) выявил, что все изученные металлы, за исключением марганца, характеризуются существенным накоплением ($B_x > 1$) [Минкина и др., 2017]. Высокая биогеохимическая подвижность Cu и Zn отмечена при анализе трав и почв г. Архангельска [Корельская, Попова, 2012]. Наиболее низкая биогеохимическая подвижность марганца среди изученных металлов получена при анализе амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.), полыни австрийской (*Artemisia austriaca* Pall ex. Wild), тысячелистника благородного (*Achillea nobilis* L.), цикория обыкновенного (*Cichorium intybus* L.) и пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.) в период 2000–2013 годов в районе Новочеркасской ГРЭС [Минкина и др., 2017].

Значение фактора биоконцентрации и актуальная биогеохимическая подвижность Cu, Mn, Zn и Cd в растениях из городской среды в большинстве случаев было на уровне или ниже контроля. Это указывает на то, что содержание ТМ в растениях изменялось не пропорционально содержанию в почве, а, напротив, с некоторым «запозданием», несмотря на относительное увеличение содержания металлов по сравнению с контролем в растениях и почвах в большинстве случаев. Вероятно, растения в условиях промышленного загрязнения вырабатывают механизмы устойчивости к накоплению ТМ и способны к исключению их поглощения. Однако значение ФБК Cu и Zn в районе автотрассы оказалось выше контрольного уровня. Содержание Cu и Zn в почве вблизи автотрассы является наименьшим среди изученных участков. Таким образом, можно предположить, что в условиях дефицита Cu и Zn в окружающей среде мать-и-мачеха активирует механизмы активного накопления этих жизненно важных микроэлементов.

Значение ФБК Fe в районе автотрассы и УГМК было выше, чем на контрольном участке, что коррелирует с высокими темпами аккумуляции Fe растениями. Наиболее явно эта картина получена при анализе актуальной биогеохимической подвижности Fe, которая оказалась выше контрольного значения на всех участках. Ранее в другом исследовании по

расчетам ФБК обнаружена наибольшая среди всех ТМ биодоступность Fe для растений [Bose, Bhattacharyya, 2008]. Аналогичная ситуация получена по ФБК и биогеохимической подвижности Pb. В силу своей высокой токсичности свинец даже в небольших концентрациях способен преодолевать барьеры защитных систем растений и накапливаться в них.

Выводы

В изученных пробах почв г. Тюмени выявлено превышение контрольных значений по содержанию Fe, Cu, Mn и Zn на всех изученных участках, а также Pb в районе аккумуляторного завода. Накопление ТМ почвами г. Тюмени убывало в ряду: $Mn > Fe > Zn > Cu > Pb > Cd$. Доля подвижных форм тяжелых металлов в почве убывала в следующем ряду: $Mn > Zn > Cu > Fe$. Наиболее высокие концентрации всех тяжелых металлов в почве и растениях зафиксированы в районе аккумуляторного и металлургического заводов.

Аккумуляция изученных тяжелых металлов растениями из различных районов г. Тюмени убывала в ряду $Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Cd$. Между содержанием подвижной формы Zn и Mn в почвах и растениях зарегистрированы положительные корреляции. Значение фактора биоконцентрации тяжелых металлов в отмытой мать-и-мачехе убывало в ряду: $Cu > Zn > Cd > Pb > Mn > Fe$, а актуальная биогеохимическая подвижность – в ряду: $Fe > Cu > Zn > Pb > Cd > Mn$. Анализ полученных значений фактора биоконцентрации выявил склонность мать-и-мачехи к исключению тяжелых металлов.

Вклад атмосферной миграции Cu, Zn, Fe и Mn в общее содержание металлов (наряду с поглощением из почвы) в растениях составляет от 10 до 73 %. В наибольшей степени такая миграция была характерна для Fe. Эффект воздушно-пылевого накопления в большей степени зависел не от свойств металла, а от района исследования. Наиболее явно этот эффект проявлялся в районе автотрассы и металлургического завода.

Литература

Берсенева А. Г. Содержание тяжелых металлов в почвах на территориях промышленных предприятий города Тюмени // Вестник КрасГАУ. 2015. № 6. С. 41–44.

Боев В. В., Барановская Н. В., Боев В. А., Джамбаев М. Т., Шахова Т. С., Жорняк Л. В. Изменение элементного состава верхнего горизонта почв под

воздействием предприятий нефтегазопереработки // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг природных ресурсов. 2019. № 330. С. 179–189. doi: 10.18799/24131830/2019/11/2364

Воскресенская О. Л., Воскресенский В. С., Алябышева Е. А. Накопление тяжелых металлов почвой и растениями в местах сбора и временного хранения твердых бытовых отходов // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 2. С. 40–46.

ГОСТ 17.4.4.02-2017. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.

Копылова Л. В. Аккумуляция железа и марганца в листьях древесных растений в техногенных районах Забайкальского края // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12, № 1. С. 709–712.

Копылова Л. В., Лескова О. А. Содержание железа в некоторых природных объектах в условиях антропогенной нагрузки (Забайкальский край) // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6. С. 1–8.

Корельская Т. А., Попова Л. Ф. Тяжелые металлы в почвенно-растительном покрове селитебного ландшафта города Архангельска // Арктика и Север. 2012. № 7. С. 1–17.

М-МВИ-80-2008. Методика выполнения измерений массовой доли элементов в пробах почв, грунтов и донных отложениях методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектроскопии. СПб., 2008.

Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельскохозяйственной и продукционной растительности / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Центральный институт агрохимического обслуживания сельского хозяйства. М., 1992.

Минкина Т. М., Манджиева С. С., Чаплыгин В. А., Мотузова Г. В., Бурачевская М. В., Бауэр Т. В., Сушкова С. Н., Невидомская Д. Г. Влияние аэротехногенных выбросов на содержание тяжелых металлов в травянистых растениях Нижнего Дона // Почвоведение. 2017. № 6. С. 759–768. doi: 10.7868/S0032180X17060077

Петухов А. С., Кремлева Т. А., Христов Н. А., Петухова Г. А., Кайдунова П. И. Содержание тяжелых металлов (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) в почвах г. Тюмени // Вестник НВГУ. 2020. № 1. С. 127–135. doi: 10.36906/2311-4444/20-1/19

РД 52.18.191-2018. Массовая доля кислоторастворимых форм металлов в пробах почв, грунтов и донных отложений. Методика измерений методом атомно-абсорбционной спектроскопии. Обнинск, 2019.

СанПиН 1.2.3685-21 «Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания» (Зарегистрировано в Минюсте России 29.01.2021 № 62296).

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.

Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л. Содержание тяжелых металлов в лекарственных растениях в зоне аэротехногенного воздействия Среднеуральского медеплавильного завода // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49, № 2. С. 203–222.

Фурсов В. М., Панкратов Е. А. Топливная композиция // Патент России № RU 2064966 С1. 1996.

Шигабаева Г. Н. Тяжелые металлы в почвах некоторых районов г. Тюмени // Вестник ТюмГУ. Экология и природопользование. 2015. Т. 2, № 2. С. 92–102.

Andresen E., Peiter E., Kupper H. Trace metal metabolism in plants // J. Exp. Bot. 2018. Vol. 69, no. 5. P. 909–954. doi: 10.1093/jxb/erx465

Barsova N., Yakimenko O., Tolpeshta I., Motuzova G. Current state and dynamics of heavy metal soil pollution in Russian Federation – a review // Environmental Pollution. 2019. No. 249. P. 200–207. doi: 10.1016/j.envpol.2019.03.020

Bose S., Bhattacharyya A. K. Heavy metal accumulation in wheat plant grown in soil amended with industrial sludge // Chemosphere. 2008. No. 70. P. 1264–1274. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.07.062

Chaplygin V., Minkina T., Mandzhieva S., Burachevskaya M., Sushkova S., Antonenko E., Poluektov E., Kumacheva V. The effect of technogenic emissions on the heavy metals accumulation by herbaceous plants // Environ. Monit. Assess. 2018. No. 190. P. 124. doi: 10.1007/s10661-018-6489-6

Edelstein M., Ben-Hur M. Heavy metals and metalloids: sources, risks and strategies to reduce their accumulation in horticultural crops // Scientia Horticulturae. 2018. No. 234. P. 431–444. doi: 10.1016/j.scienta.2017.12.039

Galal T. M., Shehata H. S. Bioaccumulation and translocation of heavy metals by *Plantago major* L. grown in contaminated soils under the effect of traffic pollution // Ecological Indicators. 2015. No. 48. P. 244–251. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.08.013

Glavac N. K., Djogo S., Razis S., Kreft S., Veber M. Accumulation of heavy metals from soils in medicinal plants // Arh Hig Rada Toksikol. 2017. No. 68. P. 236–244. doi: 10.1515/aiht-2017-68-2990

Konstantinova E., Minkina T., Konstantinov A., Sushkova S., Antonenko E., Kurasova A., Loiko S. Pollution status and human health risk assessment of potentially toxic elements and polycyclic aromatic hydrocarbons in urban street dust of Tyumen city, Russia // Environ. Geochem. Health. 2020. No. 44. P. 409–432. doi: 10.1007/s10653-020-00692-2

Konstantinova E., Minkina T., Sushkova S., Konstantinov A., Rajput V. D., Sherstnev A. Urban soil geochemistry of an intensively developing Siberian city: a case study of Tyumen, Russia // J. Environ. Manag. 2019. No. 239. P. 366–376. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.03.095

Kupper H., Andresen E. Mechanisms of metal toxicity in plants // Metallomics. 2016. No. 8. P. 269–285. doi: 10.1039/C5MT00244C

Liu W. X., Liu J. W., Wu M. Z., Li Y., Zhao Y., Li S. R. Accumulation and translocation of toxic heavy metals in

winter wheat (*Triticum aestivum* L.) growing in agricultural soil of Zhengzhou, China // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2009. No. 82(3). P. 343–350. doi: 10.1007/s00128-008-9575-6

Nouri J., Khorasani N., Lorestani B., Karami M., Hasani A. H., Yosefi N. Accumulation of heavy metals in soil and uptake by plant species with phytoremediation potential // *Environ. Earth Sci.* 2009. No. 59. P. 315–323. doi: 10.1007/s12665-009-0028-2

Oliva S. R., Raitio H. Review of cleaning techniques and their effects on the chemical composition of foliar samples // *Boreal Environ. Res.* 2003. No. 8. P. 263–270.

Petukhov A. S., Kremleva T. A., Petukhova G. A., Khrutokhin N. A. Translocation of heavy metals in herbs under urban anthropogenic pollution conditions // *Environmental Processes*. 2020. No. 7. P. 1173–1184. doi: 10.1007/s40710-020-00470-3

Rai P. K., Lee S. S., Zhang M., Tsang Y. F., Kim K. Heavy metals in food crops: health risks, fate, mechanisms and management // *Environ. Int.* 2019. No. 125. P. 365–385. doi: 10.1016/j.envint.2019.01.067

Rudnick R. L., Gao S. Composition of the continental crust // *Treatise of Geochemistry*. 2003. No. 3. P. 1–64. doi: 10.1016/B0-08-043751-6/03016-4

Seleznev A., Rudakov M. Some geochemical characteristics of puddle sediments from cities located in various geological, geographic, climatic and industrial zones // *Carpathian J. Earth Environ. Sci.* 2019. No. 14. P. 95–104. doi: 10.26471/cjees/2019/014/062

Shahid M., Dumat C., Khalid S., Shreck E., Xiong T., Niazi N. K. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: A comparison of foliar and root metal uptake // *J. Hazardous Mater.* 2016. No. 365. P. 36–58. doi: 10.1016/j.jhazmat.2016.11.063

Sulaiman F. R., Hamzah H. A. Heavy metals accumulation in suburban roadside plants of a tropical area (Jengka, Malaysia) // *Ecological Processes*. 2018. No. 7. P. 28. doi: 10.1186/s13717-018-0139-3

Wuana R. A., Okieimen F. E. Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation // *ISRN Ecology*. 2011. doi: 10.5402/2011/402647

Zwolak A., Sarzynska M., Szpyrka E., Stawarczyk K. Sources of soil pollution by heavy metals and their accumulation in vegetables: a review // *Water Air Soil Pollut.* 2019. No. 230. P. 164. doi: 10.1007/s11270-019-4221-y

References

Andresen E., Peiter E., Kupper H. Trace metal metabolism in plants. *J. Exp. Bot.* 2018;69(5):909–954. doi: 10.1093/jxb/erx465

Barsova N., Yakimenko O., Tolpeshta I., Motuzova G. Current state and dynamics of heavy metal soil pollution in Russian Federation – a review. *Environmental Pollution*. 2019;249:200–207. doi: 10.1016/j.envpol.2019.03.020

Berseneva A. G. The content of heavy metals in soils on the territory of the industrial enterprises in Tyumen.

Vestnik KrasGAU = The Bulletin of KrasGAU. 2015;6:41–44. (In Russ.)

Boev V. V., Baranovskaya N. V., Boev V. A., Dzhambaev M. T., Shakhova T. S., Zhornyak L. V. Change of elemental composition of soil upper horizon under the influence of oil and gas refining enterprises. *Izvestiya Tomskogo politekh. universiteta. Inzhiniring georesursov = Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*. 2019;330:179–189. doi: 10.18799/24131830/2019/11/2364 (In Russ.)

Bose S., Bhattacharyya A. K. Heavy metal accumulation in wheat plant grown in soil amended with industrial sludge. *Chemosphere*. 2008;70:1264–1274. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.07.062

Chaplygin V., Minkina T., Mandzhieva S., Burachevskaya M., Sushkova S., Antonenko E., Poluektov E., Kumacheva V. The effect of technogenic emissions on the heavy metals accumulation by herbaceous plants. *Environ. Monit. Assess.* 2018;190:124. doi: 10.1007/s10661-018-6489-6

Edelstein M., Ben-Hur M. Heavy metals and metalloids: sources, risks and strategies to reduce their accumulation in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*. 2018;234:431–444. doi: 10.1016/j.scienta.2017.12.039

Fursov V. M., Pankratov E. A. Fuel composition. Russian patent No. RU 2064966 C1. 1996. (In Russ.)

Galal T. M., Shehata H. S. Bioaccumulation and translocation of heavy metals by *Plantago major* L. grown in contaminated soils under the effect of traffic pollution. *Ecological Indicators*. 2015;48:244–251. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.08.013

Glavac N.K., Djogo S., Razis S., Kreft S., Veber M. Accumulation of heavy metals from soils in medicinal plants. *Arh Hig Rada Toksikol.* 2017;68:236–244. doi: 10.1515/aht-2017-68-2990

GOST 17.4.4.02-2017. Environmental protection. Soils. Methods of sampling and samples treatment for chemical, bacteriological, helminthological analysis. (In Russ.)

Kabata-Pendias A., Pendias H. Trace elements in soils and plants. Moscow: Mir; 1989. 440 p. (In Russ.)

Konstantinova E., Minkina T., Konstantinov A., Sushkova S., Antonenko E., Kurasova A., Loiko S. Pollution status and human health risk assessment of potentially toxic elements and polycyclic aromatic hydrocarbons in urban street dust of Tyumen city, Russia. *Environ. Geochem. Health*. 2020;44:409–432. doi: 10.1007/s10653-020-00692-2

Konstantinova E., Minkina T., Sushkova S., Konstantinov A., Rajput V. D., Sherstnev A. Urban soil geochemistry of an intensively developing Siberian city: a case study of Tyumen, Russia. *J. Environ. Manag.* 2019;239:366–376. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.03.095

Kopylova L. V. Accumulation of iron and manganese in leaves of woody plants in technogenic areas of the Zabaykalsky Krai (Trans-Baikal Territory). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2010;12(1):709–712. (In Russ.)

Kopylova L. V., Leskova O. A. Iron content in some natural objects in the conditions of anthropogenic load (Trans-Baikal Territory). *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2016;6:1–8. (In Russ.)

- Korel'skaya T. A., Popova L. F. Heavy metals in the soil-vegetation cover of the residential landscape of the city of Arkhangelsk. *Arktika i Sever = Arctic and North*. 2012;7:1–17 (In Russ.)
- Kupper H., Andresen E. Mechanisms of metal toxicity in plants. *Metallomics*. 2016;8:269–285. doi: 10.1039/C5MT00244C
- Liu W. X., Liu J. W., Wu M. Z., Li Y., Zhao Y., Li S. R. Accumulation and translocation of toxic heavy metals in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) growing in agricultural soil of Zhengzhou, China. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2009;82(3):343–350. doi: 10.1007/s00128-008-9575-6
- M-MVI-80-2008. Methodology for the measurement of elements concentration in samples of soils and bottom sediments by atomic emission and atomic absorption spectroscopy. St. Petersburg; 2008. (In Russ.)
- Methodology for the heavy metal determination in the agricultural soils and plants. Central Research Institute of Agrochemical Services for Agriculture. Moscow; 1992. (In Russ.)
- Minkina T. M., Mandzhieva S. S., Chaplygin V. A., Motuzova G. V., Burachevskaya M. V., Bauer T. V., Sushkova S. N., Nevidomskaya D. G. Effect of aerotechnogenic emissions on the content of heavy metals in herbaceous plants of the Lower Don Region. *Pochvo-vedenie = Eurasian Soil Science*. 2017;6:759–768. doi: 10.7868/S0032180X17060077 (In Russ.)
- Nouri J., Khorasani N., Lorestani B., Karami M., Hassani A. H., Yosefi N. Accumulation of heavy metals in soil and uptake by plant species with phytoremediation potential. *Environ Earth Sci*. 2009;59:315–323. doi: 10.1007/s12665-009-0028-2
- Oliva S. R., Raitio H. Review of cleaning techniques and their effects on the chemical composition of foliar samples. *Boreal Environment Research*. 2003;8:263–270
- Petukhov A. S., Kremleva T. A., Khritokhin N. A., Petukhova G. A., Kaidunova P. I. Heavy metal (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd) concentration in soils of Tyumen. *Vestnik NVGU = Bulletin of Nizhnevartovsk State University*. 2020;1:127–135. doi: 10.36906/2311-4444/20-1/19 (In Russ.)
- Petukhov A. S., Kremleva T. A., Petukhova G. A., Khritokhin N. A. Translocation of heavy metals in herbs under urban anthropogenic pollution conditions. *Environmental Processes*. 2020;7:1173–1184. doi: 10.1007/s40710-020-00470-3
- Rai P. K., Lee S. S., Zhang M., Tsang Y. F., Kim K. Heavy metals in food crops: health risks, fate, mechanisms and management. *Environment International*. 2019;125:365–385. doi: 10.1016/j.envint.2019.01.067
- RD 52.18.191-2018. Mass percentage of acid-soluble form metals in soils and bottom sediments. Procedure for determination by atomic absorption spectroscopy. Obninsk; 2019. (In Russ.)
- Rudnick R. L., Gao S. Composition of the continental crust. *Treatise of Geochemistry*, 2003. No. 3. P. 1–64. doi: 10.1016/B0-08-043751-6/03016-4
- Sanitary Rules and Regulations 1.2.3685-21. Hygienic standards and requirements for ensuring safety and (or) harmlessness of environmental factors to people (Registered in the Ministry of Justice of Russia on January 29, 2021 No. 62296) (In Russ.)
- Seleznev A., Rudakov M. Some geochemical characteristics of puddle sediments from cities located in various geological, geographic, climatic and industrial zones. *Carpathian J. Earth Environ. Sci.* 2019;14:95–104. doi: 10.26471/cjees/2019/014/062
- Shahid M., Dumat C., Khalid S., Shreck E., Xiong T., Niazi N. K. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: A comparison of foliar and root metal uptake. *J. Hazardous Materials*. 2016;365:36–58. doi: 10.1016/j.jhazmat.2016.11.063
- Shigabaeva G. N. Heavy metals in soils of several districts of Tyumen. *Vestnik TyumGU. Ekologiya i prirodopol'zovanie = Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology*. 2015;2(2):92–102. (In Russ.)
- Sulaiman F. R., Hamzah H. A. Heavy metals accumulation in suburban roadside plants of a tropical area (Jengka, Malaysia). *Ecological Processes*. 2018;7:28. doi: 10.1186/s13717-018-0139-3
- Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Heavy metals and plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2014. 194 p. (In Russ.)
- Trubina M. R., Vorobeichik E. L. Content of heavy metals in medicinal plants in the area under aerotechnogenic impact of the middle Urals copper smelter. *Rastitel'nye resursy = Plant Resources*. 2013;49(2):203–222. (In Russ.)
- Voskresenskaya O. L., Voskresensky V. S., Alyabysheva E. A. Accumulation of heavy metals in soils and plants in location of gathering and temporary storage of solid waste. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2013;2:40–46. (In Russ.)
- Wuana R. A., Okieimen F. E. Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. *ISRN Ecology*. 2011. doi: 10.5402/2011/402647
- Zwolak A., Sarzynska M., Szpyrka E., Stawarczyk K. Sources of soil pollution by heavy metals and their accumulation in vegetables: a review. *Water Air Soil Pollut.* 2019;230:164. doi: 10.1007/s11270-019-4221-y

Поступила в редакцию / received: 30.11.2021; принята к публикации / accepted: 04.05.2022.
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Петухов Александр Сергеевич

ассистент кафедры органической и экологической химии, аспирант

e-mail: revo251@mail.ru

Кремлева Татьяна Анатольевна

д-р хим. наук, директор Института химии

e-mail: kreml-ta@yandex.ru

Петухова Галина Александровна

д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры экологии и генетики

e-mail: gpetuhova1@mail.ru

Хритохин Николай Александрович

канд. хим. наук, доцент, профессор кафедры неорганической и физической химии

e-mail: kna@utmn.ru

CONTRIBUTORS:

Petukhov, Alexander

Research Assistant, Organic and Ecological Chemistry Department, Postgraduate Student

Kremleva, Tatyana

Dr. Sci. (Chem.), Director, Institute of Chemistry Department, Postgraduate Student

Petukhova, Galina

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Professor of Ecology and Genetics

Khritokhin, Nikolai

Cand. Sci. (Chem.), Associate Professor, Professor of Inorganic and Physical Chemistry

УДК 591.478

СТРОЕНИЕ, ТЕПЛОЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА И ЛИНЬКА ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА ЕВРОПЕЙСКОГО КРОТА (*TALPA EUROPAEA* L.)

Э. В. Ивантер^{1,2*}, Е. А. Моисеева¹

¹ Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *ivanter@petrsu.ru

² Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

На основе исследования, выполненного на 68 шкурках европейского крота, установлен характерный для него слабовыраженный относительно низкий, ровный и густой волосяной покров без выраженного ворса и однородный (эквальный) тип опушения с общей выровненностью его по отдельным частям тела. Вместе с напоминающим пружину сегментным строением волосяного стержня такая своеобразная структура меха позволяет зверьку свободно двигаться в узких ходах нор и одновременно обеспечивает ему необходимое сохранение теплового баланса. Весьма характерна общая выровненность волосяного покрова по отдельным частям тела и сближение волос разных категорий по линейным размерам. Специфичное для волос крота относительно слабое развитие сердцевинного слоя волоса (и соответственно, более сильное – коры) способствует улучшению механических и теплоизоляционных свойств всего меха. Стержень волос всех типов состоит из трех слоев клеток: чешуйчатого (кутикулярного), коркового и сердцевинного. Их микроструктура видоспецифична и может использоваться как для видовой диагностики, так и в таксономии. Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос и их способность сгибаться и укладываться в любом направлении, шерсть крота от постоянного соприкосновения с почвой довольно быстро вытирается. Ее восстановлению служит особая компенсационная линька – важная адаптивная особенность, характерная только для настоящих подземных млекопитающих. Осенняя и весенняя линьки носят характер полной сезонной смены волосяного покрова, и каждая протекает по своей схеме. Летняя же и зимняя линьки носят компенсаторный характер и протекают без четкой последовательности.

Ключевые слова: европейский крот; коллекционные шкурки; дифференцировка и морфометрия волос; строение стержня; топография волосяного покрова; удельная теплопроводность; линька

Для цитирования: Ивантер Э. В., Моисеева Е. А. Строение, теплозащитные свойства и линька волосяного покрова европейского крота (*Talpa europaea* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 67–81. doi: 10.17076/eco1532

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

E. V. Ivanter^{1, 2 *}, E. A. Moiseeva¹. FUR STRUCTURE, THERMAL PROTECTIVE PROPERTIES, AND MOULTING IN THE EUROPEAN MOLE (*TALPA EUROPAEA* L.)

¹ Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*ivanter@petrsu.ru

² Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

A detailed study of the structure of fur, its thermal conductivity and hair histological composition using 68 European mole pelts revealed some adaptive features of the fur associated with the burrowing lifestyle. Mole fur is relatively short, even, and thick. Segments of the hair shaft resemble a spring, allowing the mole to move freely in narrow tunnels, both forwards and backwards. Down hair is highly homogeneous (equatorial type), pelage is evenly distributed over the body, and hairs of different categories are of approximately the same size. European mole hairs are noted for the medulla which is poorly developed compared to the stronger cortex. This structure enhances the mechanical and thermal insulation properties of the animals' pelage. Mole fur is divided into four categories of hairs: guard hairs, level I and II awn hairs, and down hairs. Guard hairs are slightly curved, springy, rising above the other layers, mainly performing the tactile sensation and support functions. Awn hairs are pleated in the form of a stretched-out concertina, distinctly segmented, with a strong hair shield region, serving to forming and maintain pelage integrity. Down hairs are segmented, wavy, thin, with extremely narrow and short hair shield region. The underfur performs an important thermal insulation function. A hair shaft consists of three layers of cells: cuticle, cortex and medulla. Their microstructure is species-specific and can be used both for species diagnosis and in taxonomy. Despite affluent greasing, very high strength of the hair, and its ability to bend and recline in any direction, mole fur quickly gets worn out from constant contact with the soil. Fur recovery is achieved through special compensatory moulting – an important adaptive feature found only in true underground mammals. There are two full-scope seasonal moults in spring and autumn, each following its specific pattern. The autumn moult starts from the rump and the back, moving towards to the head and the sides, and ending on the belly and the neck underside. The spring moult, on the contrary, begins on the back and the belly, then gradually involves the head and the scruff, and ends on the rump.

Keywords: European mole; collectible pelts; hair differentiation and morphometry; hair shaft structure; pelage topography; thermal conductivity; moulting

For citation: Ivanter E. V., Moiseeva E. A. Fur structure, thermal protective properties, and moulting in the European Mole (*Talpa europaea* L.). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;3:67–81. doi: 10.17076/eco1532

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (DMSR KarRC RAS).

Введение

Из всех мелких насекомоядных млекопитающих крот (*Talpa europaea* L.) в отношении структуры меха удостоился, пожалуй, наибольшего внимания специалистов, и прежде всего благодаря былому развитию охотничьего промысла. И тем не менее к настоящему времени, в том числе и в связи с повсеместным падением интереса к заготовкам дикой пушнины, исследования структуры его волосяного покрова почти полностью прекратились. Что же касается сведений, которые были получены по этому вопросу ранее, то они и не-

многочисленны, и достаточно противоречивы. Ф. Хошкорн [Hauchecorne, 1927] выделяет у крота остевые, пуховые и переходные волосы, Тольдт [Toldt, 1928] – направляющие, остевые и пуховые, а Келлер [Keller, 1978] – направляющие и три типа остевых. Между тем Кузнецов [1952] описывает у этого вида лишь две слабо отличающиеся категории волос – остевые и пуховые, а Депарма [1951а, б] – четыре: направляющие, остевые, промежуточные и пуховые. Наконец, по данным Когтевой [1963] и Соколова [1973], близким к выводам Тольдта, волосяной покров крота, кроме вибрисс, состоит из трех типов волос, различных по раз-

мерам, форме и микроскопическому строению: направляющих, остевых (которые, по Соколову, делятся на два порядка – остевые I и остевые II) и пуховых.

Не менее дискуссионным остается и вопрос о сезонной линьке. Если одни исследователи [Башкиров, Жарков, 1934; Кузнецов, 1952; Бородулина, 1953; Stein, 1954; Строганов, 1957; Юдин, 1971] считают, что крот линяет три раза в году – весной, летом и осенью, то по мнению других [Nauchecorne, 1927; Церевитинов и др., 1948; Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963; Keller, 1978] – четыре: весной, летом, осенью и зимой. Последняя точка зрения представляется нам более справедливой.

Между тем изучение приспособительных особенностей волосяного покрова крота представляет большой научный интерес, прежде всего с позиций эволюционной морфологии, экологической физиологии и таксономии. Обитание этих животных в ходах неглубоких нор в условиях постоянных термических дефицитов, а также общее несовершенство химической терморегуляции выработало в процессе их эволюции целый комплекс экологических и морфофизиологических приспособлений, направленных на сохранение оптимального энергетического баланса организма со средой при низких и крайне неустойчивых окружающих температурах [Ивантер и др., 1985]. Отсюда важны подробные исследования таких атрибутов физической терморегуляции крота, как строение и теплозащитные свойства шерсти, микроструктура волос, географическая, сезонно-возрастная и популяционная изменчивость этих показателей, выявление особенностей строения волосяного покрова крота, связанных с обитанием в специфических температурных условиях приземного слоя воздуха и т. п. Надо учитывать и общее недостаточное освещение этих вопросов в специальной литературе, особенно применительно к ведущим подземный образ жизни насекомоядным млекопитающим, да к тому же и обитающим на северной периферии ареала. В этих обстоятельствах нам видится целесообразным представить заинтересованному читателю полученные нами данные, тем более что, по крайней мере по полноте изучения термозащитных свойств меха и адекватности используемых для этого методик, они значительно превосходят большинство предшествующих публикаций, причем как в нашей стране, так и за рубежом.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили 68 шкурок кротов, отловленных в разные се-

зоны в южных районах Карелии, где как раз и проходит северная граница распространения вида: 37 – в заповеднике «Кивач» (Кондопожский р-н), 17 – на Ладожском териологическом стационаре Института биологии КарНЦ РАН (Питкярантский р-н) и 14 – во время кратковременных остановок экспедиций в Сортавальском, Медвежьегорском и Пудожском районах Карелии.

Изучение расположения волос на шкурке, строения стержня отдельного волоса, плотности, высоты, дифференцировки и топографии волосяного покрова, а также сроков и последовательности линьки проводили по общепринятым методикам [Toldt, 1928; Кузнецов, 1932, 1952; Церевитинов, 1958; Когтева, 1963; Мамотюк, 1968; Dziurdzik, 1973; Соколов, 1973; Brunner, Coman, 1974; Соколов и др., 1986; Соколов, Чернова, 2001; Чернова, Целикова, 2004]. Микроструктуру волос исследовали под микроскопом при 1350-кратном увеличении (15 × 90, иммерсионный объектив). Отпечатки кутикулярного слоя делали на парфюмерном лаке № 1 [Хмелевская, 1965]. О термоизоляционных свойствах меха крота судили по коэффициенту теплопроводности сухих коллекционных шкурок. Для этого использовали изготовленный по нашему заказу в Киевском институте технической теплофизики специальный прибор ИТ-3, пригодный для изучения некрупных неметаллических объектов. Существенное преимущество данного прибора состоит в большой чувствительности и точности, а также в том, что все необходимые для определения коэффициента теплопроводности величины получают непосредственным измерением. В общей сложности для взятия проб на теплопроводность было использовано 25 шкурок крота.

Изучение линьки волосяного покрова крота проводили обычными, уже применявшимися в аналогичных исследованиях методами [Кузнецов, 1932; Церевитинов и др., 1948; Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963]. При этом широко применялся метод «картирования» – зарисовка на карточках с трафаретами контура шкурки, изменений окраски мездры и расположения линных пятен. Кроме того, в световом микроскопе определяли функциональное состояние наружных покровов, дифференцировали зрелые волосы от растущих, различали пигментированные и непигментированные участки закладки волоса у изученных образцов кожи и волос. Необходимость световой микроскопии была в данном случае вызвана тем, что только с ее помощью можно, например, безошибочно отличить растущий зимний волос от окончательно выросшего летнего той же длины.

Для этого достаточно рассмотреть под бинокулярным микроскопом строение волосной луковицы: у зрелых волос оно закрытого (колбовидного) типа, а у растущих – открытого (сосочкового). Кроме того, закладка волос не везде сопровождается потемнением мездры.

В дополнение к этому для установления сроков и стадий линьки в 1958–1970 гг. на заготпунктах Карелпотребсоюза было просмотрено (в том числе с помощью бинокулярного микроскопа) более 150 шкурок крота и привлечены данные о линьке зверьков, содержащиеся в 45 коллекционных карточках лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Общая характеристика волосяного покрова

Волосяной покров крота своеобразен. Как у большинства других насекомоядных, он относительно низкий, бархатистый, мягкий и очень густой. На первый взгляд шерсть однородна, но при рассмотрении под бинокулярным стереоскопическим микроскопом хорошо видна дифференциация волос на четко различающиеся четыре типа: 1) слабоизогнутые, упругие, возвышающиеся над остальными – направляющие; 2) изогнутые в виде растянутой гармошки, отчетливо сегментированные, с мощной концевой гранной – остевые I порядка; 3) сегментированные, с концевой гранной, не отличающейся по размерам от нижележащих сегментов – остевые II порядка; сегментированные, волнистые, тонкие, с очень узкой и короткой концевой гранной – пуховые (рис. 1). Расположены волосы поодиночке, почти перпендикулярно к поверхности кожи. Благодаря сегментному строению они легко укладываются в любом направлении и не мешают кроту двигаться в узких ходах нор не только головой вперед, но и пятясь назад. Ворс выражен слабо, наклон волос незначителен и потоков не образуется.

В статье используются термины «сегмент» и «перетяжка», которые требуют особого пояснения. Дело в том, что хотя под микроскопом волосы кротов и других насекомоядных выглядят сегментированными, т. е. состоящими из более широких участков – сегментов и узких – перетяжек, в действительности это только кажущийся, чисто зрительный эффект. Если при изготовлении препарата волос случайно раскручивается, то хорошо видно, что он представляет собой сплошную постепенно расширяющуюся ленту, которая в нескольких местах поворачивается



Рис. 1. Летние волосы европейского крота:

1 – направляющий;
2 – остевой I порядка;
3 – остевой II порядка;
4 – пуховой

Fig. 1. Summer hairs of the European mole:

1 – guard; 2 – level I awn; 3 – level II awn; 4 – down

вдоль оси на 180° . Число таких поворотов строго определенное для каждой категории волос и изменяется посезонно. Впечатление сегментированности создается за счет закономерно повторяющихся расширений и сужений сердцевинного канала и неравномерности распределения в нем пигмента.

Сегменты волос, как правило, хорошо выражены и представляют собой утолщенные, интенсивно пигментированные участки, расположенные под углом 130° по отношению друг к другу. Такая сегментация характерна для всех типов волос крота, кроме направляющих, которые не играют существенной роли в образовании волосяного покрова и, видимо, в какой-то степени выполняют осязательную, а отчасти также скрепляющую функцию. В целом сегментация волос, скорее всего, выполняет у крота приспособительные функции. В местах сужения волосы согнуты под прямым углом и в связи с этим приобретают эффективные амортизирующие свойства, не сминаются и, действуя по принципу рессоры, выполняют функцию пружинящего каркаса при передвижении крота в узких ходах нор.

Окрас шерсти относительно однородный, от черно-серой и темно-бурой до почти черной, с металлическим блеском. На спине, боках и верхней стороне хвоста шерстный покров насыщенного черно-бурого цвета, нижняя же сторона тела светлее верхней и, как правило, более тусклая. Из необычных цветовых вариаций чаще других встречаются экземпляры, окрашенные в светлые свинцово-серые тона, реже – рыжевато-коричневые и пегие.

Дифференциация волос

Каждый из выделенных в мехе крота четырех типов волос характеризуется четкими морфологическими отличиями, обусловленными выполняемой функцией (табл. 1 и 2). Направляющие волосы наиболее длинные и толстые, почти прямые или слегка саблевидно изогнутые. Форма стержня веретеновидная, в поперечном сечении округлая. Сегментация отсутствует, гранна растянута вдоль всего стержня и занимает более половины его длины. К вершине направляющий волос постепенно утончается и образует заостренный, узкий и почти бесцветный кончик, по направ-

лению к корню толщина стержня уменьшается. Кутикула представлена одним слоем ороговевших плоских чешуек неколецевидного типа с неровными верхними краями, неплотно прилегающими к стержню. У основания и вершины волоса они удлиненные и расположены более рыхло, но по мере расширения стержня в гранну укорачиваются и уплотняются. Корковый слой, служащий каналом для сердцевины, достигает у направляющего волоса довольно большой мощности в гранне (12,7 мкм), но к корню и вершине толщина его постепенно уменьшается (до 2–3 мкм). Построен корковый слой из плотно спаянных веретеновидных роговых «клеток» фибриллярного строения, его развитие определяет прочность волоса на разрыв [Кузнецов, 1952]. Для крота, пробирающегося по узким норам и постоянно испытывающего трение и повышенную нагрузку на поверхность меха, это особенно важно.

Сердцевинный слой представлен одним рядом вытянутых «клеток-дисков», чередующихся с воздухоносными полостями. Пигмент в волосах распространен неравномерно и просвечивает в виде темных глыбок и зерен. Диаметр сердцевинного канала направляющего

Таблица 1. Морфометрия летней шерсти европейского крота

Table 1. Morphometry of summer hairs of the European mole

Категория волос Categories of hairs	n	Число волос на 4 мм ² Number of hairs per 4 mm ²	Длина волоса, мм Hair length, mm	Толщина волоса, мкм Hair thickness, μm	Число сегментов Number of segments
Спина Back					
Направляющий Guard hairs	18	1,9 ± 0,1	8,5 ± 0,04	50,2 ± 0,5	1
Остевой I Level I awn hairs	25	198,1 ± 5,6	7,9 ± 0,02	32,4 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	23	56,6 ± 4,0	7,1 ± 0,08	28,9 ± 0,4	7
Пуховой Down hairs	29	264,4 ± 7,1	6,5 ± 0,02	10,9 ± 0,2	7
Бок Side					
Направляющий Guard hairs	16	2,3 ± 0,1	8,3 ± 0,06	50,1 ± 0,4	1
Остевой I Level I awn hairs	18	131,4 ± 5,0	7,7 ± 0,01	30,9 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	21	48,7 ± 2,0	6,9 ± 0,08	29,1 ± 0,3	7
Пуховой Down hairs	25	186,5 ± 5,0	6,4 ± 0,03	11,3 ± 0,1	7
Брюшко Belly					
Направляющий Guard hairs	25	3,0 ± 0,1	7,1 ± 0,03	50,3 ± 0,5	1
Остевой I Level I awn hairs	18	157,9 ± 4,2	6,4 ± 0,04	31,0 ± 0,3	6
Остевой II Level II awn hairs	25	52,8 ± 3,6	6,1 ± 0,02	30,0 ± 0,2	7

Таблица 2. Морфометрия зимней шерсти европейского крота

Table 2. Morphometry of winter hairs of the European mole

Категория волос Categories of hairs	<i>n</i>	Число волос на 4 мм ² Number of hairs per 4 mm ²	Длина волоса, мм Hair length, mm	Толщина волоса, мкм Hair thickness, μm	Число сегментов Number of segments
Брюшко Belly					
Пуховой Down hairs	25	244,2 ± 5,6	5,1 ± 0,01	11,6 ± 0,1	7
Спина Back					
Направляющий Guard hairs	16	2,1 ± 0,1	11,8 ± 0,07	46,9 ± 0,6	1
Остевой I Level I awn hairs	19	264,3 ± 4,2	11,2 ± 0,05	27,8 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	19	120,1 ± 4,6	10,9 ± 0,04	23,2 ± 0,3	10
Пуховой Down hairs	25	342, ± 5,1	10,1 ± 0,02	9,7 ± 0,2	10
Бок Side					
Направляющий Guard hairs	14	2,2 ± 0,1	11,2 ± 0,06	46,3 ± 0,4	1
Остевой I Level I awn hairs	18	194,3 ± 5,0	10,9 ± 0,08	28,0 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	19	57,1 ± 7,1	10,4 ± 0,03	24,1 ± 0,3	10
Пуховой Down hairs	20	284,5 ± 8,2	9,4 ± 0,01	9,2 ± 0,1	10
Брюшко Belly					
Направляющий Guard hairs	15	3,4 ± 0,1	10,9 ± 0,08	47,0 ± 0,7	1
Остевой I Level I awn hairs	19	131,9 ± 5,3	10,0 ± 0,06	27,9 ± 0,5	9
Остевой II Level II awn hairs	18	120,1 ± 6,1	9,7 ± 0,05	25,0 ± 0,6	10
Пуховой Down hairs	25	316,6 ± 6,4	8,9 ± 0,02	9,0 ± 0,2	10

волоса закономерно меняется от основания к вершине (табл. 3).

Направляющие волосы распределяются по телу крота относительно равномерно (обращает на себя внимание лишь некоторое увеличение их количества на брюшке (табл. 1 и 2), но доля их в волосяном покрове ничтожна (0,5–0,8 %), так что вряд ли они могут выполнять какую-либо иную функцию, кроме поддерживающей и осязательной.

Остевые волосы крота делятся на два типа (остевые I и II порядков), отличающиеся линейными размерами, количеством сегментов и степенью развития концевой гранны. По длине и толщине стержня волоса остевые I порядка превосходят остевые II порядка (толщина и длина составляют в среднем 29,6 и 9,0 мкм и 26,7 и 8,5 мкм соответственно, а число сегментов, напротив, у остевых II порядка на один больше (табл. 1 и 2). Кроме того, у остевых волос I порядка гранна относительно длиннее, чем у II. По остальным признакам, и прежде всего по отчетливой сегментности с характерными продольными поворотами в области пе-

ретьяжек (отсюда типичная для волос этой категории волнообразная изогнутость стержня), а также по резкой выраженности концевой гранны, составляющей 15–22 % общей длины волоса, остевые обоих порядков очень близки и легко отличимы от волос других категорий.

Хорошо развитая расширенная и уплощенная концевая (апикальная) гранна острого волоса имеет глубокие боковые бороздки, которые в месте продольного поворота стержня и ближе к кончику волоса замыкаются. Утолщенные концевые сегменты остевых волос выполняют у крота важную адаптивную функцию. Отгибаясь и прикрывая подпушь, они образуют мощный теплозащитный воздухоносный слой, обеспечивающий зверьку важную для не впадающего в зимнюю спячку животного более совершенную в холодный сезон терморегуляцию.

Кутикула остевых волос построена из одного слоя чешуек колецвидного типа с волнистым свободным краем, обращенным к вершине волоса. В местах продольных поворотов и у корня волоса чешуйки уменьшаются

Таблица 3. Толщина сердцевинного слоя волос европейского крота

Table 3. Thickness of the core layer of the European mole hairs

Категория волос Categories of hairs	Летняя шерсть Summer hairs			Зимняя шерсть Winter hairs		
	<i>n</i>	толщина сердцевины, мкм core layer thickness, μm	% от общей толщины волоса % of total hair thickness	<i>n</i>	толщина сердцевины, мкм core layer thickness, μm	% от общей толщины волоса % of total hair thickness
Спина Back						
Направляющий Guard hairs	18	$24,8 \pm 0,7$	49,6	16	$30,1 \pm 0,7$	64,3
Остевой I Level I awn hairs	25	$16,5 \pm 0,5$	50,9	17	$18,3 \pm 0,5$	66,1
Остевой II Level II awn hairs	23	$15,0 \pm 0,2$	52,1	19	$15,9 \pm 0,3$	68,9
Пуховой Down hairs	19	$5,9 \pm 0,2$	54,2	25	$6,7 \pm 0,2$	70,1
Бок Side						
Направляющий Guard hairs	16	$25,2 \pm 0,7$	50,3	14	$28,1 \pm 0,6$	60,9
Остевой I Level I awn hairs	18	$15,8 \pm 0,4$	54,6	18	$18,4 \pm 0,4$	65,9
Остевой II Level II awn hairs	21	$15,4 \pm 0,4$	53,0	17	$16,7 \pm 0,4$	69,3
Пуховой Down hairs	25	$6,2 \pm 0,1$	55,0	20	$6,5 \pm 0,1$	71,2
Брюшко Belly						
Направляющий Guard hairs	15	$25,2 \pm 0,6$	50,1	15	$31,0 \pm 0,5$	66,0
Остевой I Level I awn hairs	18	$16,2 \pm 0,6$	52,0	19	$19,5 \pm 0,4$	70,0
Остевой II Level II awn hairs	25	$16,8 \pm 0,3$	56,0	18	$18,0 \pm 0,3$	72,1
Пуховой Down hairs	25	$6,7 \pm 0,1$	58,2	25	$6,0 \pm 0,2$	72,4

в размерах, удлиняются, края их более сглажены и не так плотно охватывают стержень. Ороговевшие бесцветные чешуйки кутикулы на протяжении стержня закономерно меняются по форме и размерам. В прикорневой части волосы покрыты удлиненными чешуйками с ровным округлым краем, но по мере расширения волоса в гранну клетки кутикулы становятся короче, в месте сужения они опять сильно вытягиваются, а затем сменяются совсем короткими и широкими, с зазубренными краями на концевой части волоса. Чем шире гранна, тем шире и короче чешуйки и ярче выражены зазубренные края. Клетки кутикулы располагаются черепицеобразно, налегая одна на другую так, что их свободные края обращены к кончику волоса (рис. 2). Как считает Кузнецов [1952], такое положение клеток чешуйчатого слоя (раструбом к концу волоса) и наличие зазубрин на их верхнем крае затрудняет скатывание капелек воды, попавших на волосистой покров, к коже. Кроме того, черепицеобразное расположение чешуек на корне волоса обеспечивает прочное прикрепление его к стенке

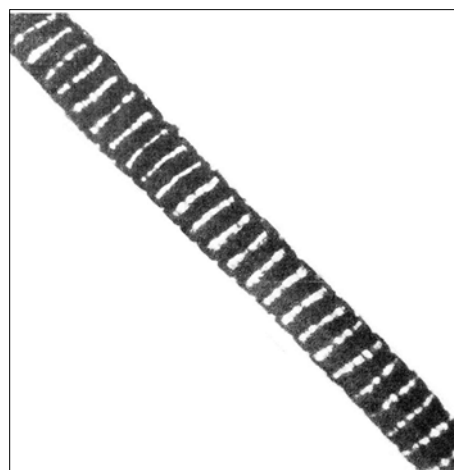


Рис. 2. Микроструктура стержня волоса европейского крота (просвечивающие сквозь кутикулу пигментированные диски сердцевины). Микрофото. Ув. $\times 600$

Fig. 2. Microstructure of the hair shaft of the European mole (pigmented discs of the core showing through the cuticle). Microphoto with $\times 600$ magnification

волосяного влагалища, которое выстлано такими же по форме и размерам чешуйками, но края их направлены в противоположную сторону. К этому следует добавить, что такое расположение кутикулярных чешуй способствует правильной укладке волос, препятствует их свойлачиванию и мешает закрепляться эктопаразитам.

Корковый слой остевых волос развит слабее, чем у направляющих, причем толщина его изменяется асинхронно изменениям диаметра сердцевинного канала (табл. 3). Наибольшей мощности достигает корковый слой в межсегментных участках. Этим обеспечивается так нужная передвигающемуся в тесных норových ходах кроту прочность волоса на разрыв и предохранение его от переломов. Сердцевинный канал просматривается на протяжении всего стержня, за исключением кончика и прикорневой части волоса. В расширении концевой грани диски сердцевинны располагаются в два ряда, а в остальных сегментах – в один. В перетяжках клеточное строение сердцевинны не обнаружено, она имеет вид трубки с редко разбросанными в ней зернами пигмента. Распределение пигмента по длине волоса неравномерное. В концевой грани сконцентрирован темно-коричневый пигмент, в нижележащих сегментах – черный, а местами он вообще отсутствует. При этом, в отличие от наблюдавшегося нами у других насекомоядных (землероек-бурозубок, например), у крота пигмент имеется не только в сердцевине ости, но и в корковом слое, где он распределен диффузно в виде отдельных мелких включений.

Однако особенно велико адаптивное значение специфической сегментной структуры остевых волос крота, действующих в качестве пружин, поддерживающих постоянный объем волосяного покрова, препятствующих его сжатию и придающих упругость. Это должно способствовать и повышению теплоизоляционных свойств меха, причем даже в большей степени, чем наличие полостей в волосе. Наконец, изогнутая структура остевых волос препятствует их излому и придает им необходимую прочность. Благодаря такому строению остевые волосы могут свободно сгибаться в разные стороны либо отклоняться от касающихся твердых предметов. Вероятно, снижению ломкости волос способствует и специфичное для крота относительно слабое развитие сердцевинного (и более сильное коркового) слоя волос, также улучшающее их механические свойства. При этом увеличение прочности ведет и к увеличению теплоизоляционных свойств самого волосяного покрова.

Вероятно, именно поэтому упругость меха, создаваемая за счет поддержки его объема остевыми волосами, особенно важна для поддержания теплового баланса.

Строение остевых волос изменяется по сезонам. Летом они более толстые и короткие и состоят из шести (ости I порядка) или семи (II порядка) сегментов, а зимой становятся тоньше и длиннее и число сегментов увеличивается на три (табл. 1 и 2). Заметно меняется по сезонам и соотношение коркового и сердцевинного слоев. У летних волос относительно более развит корковый слой, а у зимних – сердцевина (табл. 3). Последнее имеет важное адаптивное значение, поскольку известно, что утолщение сердцевинного канала способствует увеличению теплозащитных свойств зимней шерсти [Кузнецов, 1952].

Пуховые волосы расположены равномерно по всей шкурке и составляют наиболее многочисленную группу волос. Как и остевые, они волнообразно изогнуты, отчетливо сегментированы, но в отличие от них имеют очень короткий и тонкий апикальный сегмент, значительно уступающий по этим показателям нижележащей грани, да и сами волосы тоньше и короче. По строению кутикулы пуховые волосы почти не отличаются от остевых, но соотношение коркового и сердцевинного слоев в них несколько иное: первый развит у пуховых слабее, а второй – сильнее, чем у остевых. Зато характер распределения пигмента точно такой же, как у остевых волос. Расположен он в корковом и сердцевинном слоях и в небольшом количестве сконцентрирован в утолщенных частях стержня, в перетяжках пигмента почти нет. Вообще же пигмент в волосах распределен неравномерно. Наиболее интенсивно окрашены расширенные части стержня волоса, а переходы между сегментами более светлые.

На брюшке апикальные грани остевых волос пигмента не содержат, поэтому в их окрасе нет бурых тонов и низ тела выглядит серым. При этом клетки сердцевинны волос брюшка из-за большей ее толщины в большей степени, чем на спине и боках, заполнены воздухом (табл. 3), что существенно компенсирует относительно невысокие сами по себе теплозащитные свойства редкого и короткого здесь волосяного покрова. Апикальные же кончики волос брюшка бесцветны. Они не содержат пигмента и выглядят прозрачными, придавая брюшку характерный серебристый блеск. Кстати, верхушки волос крота первыми снашиваются, обламываются, секутся, волосы иначе отражают свет, поэтому «ношенная» шкурка старых кротов

сверху выглядит тусклой, а у только что перелинявших молодых – блестящей и яркой.

Плотность волосяного покрова

Несмотря на кажущееся однообразие и равномерность распределения волос по телу зверька, густота их на различных участках шкурки неодинакова (табл. 1 и 2). В частности, на спине и брюшке волосы обычно расположены гуще, чем на боках. Но особенно хорошо заметны сезонные различия: зимняя шерсть примерно в 1,4 раза гуще летней, причем происходит это исключительно за счет остевых и особенно пуховых волос, тогда как число направляющих остается постоянным. И все же наибольшей густоты шерсть крота достигает в период линьки, когда еще не выпавшие старые волосы соседствуют с пробивающимися молодыми. Зависит плотность меха и от возраста животных. Так, наибольшая густота волос отмечается на шкурке кротов-сеголетков перед ювенильной линькой, их шерсть превосходит по данному показателю даже зимнюю шерсть взрослых животных. Это особенно важно для сохранения внутреннего тепла у молодых зверьков, которые и в силу меньших размеров (закон Рубнера), и в связи с несовершенством находящихся в стадии становления механизмов терморегуляции испытывают с этим серьезные трудности [Ивантер и др., 1985].

Толщина волос

Этот показатель изменяется у крота по сезонам. Зимние волосы примерно в 1,2–1,3 раза тоньше летних, что в равной мере касается волос всех категорий и в одинаковой степени наблюдается на разных участках тела (табл. 1 и 2). В соответствии с этим меняется и так называемый «коэффициент мягкости» (отношение толщины волоса к длине в тысячных долях). Если летом он составляет для остевых волос спины в среднем 4,5, то зимой – 2,3, на боках эти показатели соответственно равны 4,1 и 2,5, а на брюшке – 4,9 и 2,7. Иначе говоря, у крота наибольшей мягкостью отличаются зимние волосы всех категорий, причем по всей шкурке.

Из отдельных категорий волос наибольшей толщиной у крота обладают направляющие волосы, за ними в порядке убывания следуют остевые I и II типа и пуховые. В то же время диаметр сердцевинного канала изменяется в обратном порядке: наибольшей относительной величины он достигает у пуховых, средней – у остевых, минимальной – у направляющих

волос (табл. 3). Таким образом, чем тоньше волос, тем относительно большую долю занимает в нем сердцевинный слой и меньшую – корковый. Эта закономерность проявляется и при сопоставлении летних и зимних волос одноименных категорий. Так, если в летней шерсти толщина сердцевинки направляющих волос на разных участках шкурки составила в среднем 50 % от общей толщины волос, то в зимней – 63,7. Для остевых I порядка сравниваемые величины равны 52,5 и 67,3 %, остевых II – 53,7 и 70,1 %. В результате от лета к зиме параллельно общему утончению волос наблюдается соответствующее увеличение относительной толщины сердцевинного канала. Зимой же, если брать его абсолютные и относительные размеры (см. табл. 3), он лучше развит, чем летом, что и способствует значительному улучшению теплозащитных свойств зимней шерсти.

По данным Когтевой [1963], у кротов Ленинградской и Новгородской областей толщина летних остевых и пуховых волос спины составляет в среднем 41,4 и 12,9 мкм, зимних – 35,1 и 10,5 мкм, относительная толщина сердцевинного канала у остевых и пуховых летом составляет соответственно 48 и 60 %. Таким образом, остевые волосы у этих кротов летом на 10,8, а зимой на 9,6 мкм толще, чем у карельских. Существенно различаются кроты сравниваемых популяций и по толщине пуховых волос: в летнем мехе на 2,0, в зимнем – на 0,8 мкм.

Длина волос

Сезонная изменчивость волосяного покрова крота затрагивает не только густоту и толщину волос, но и их длину, что хорошо заметно даже при простом осмотре шкурки, без каких-либо специальных измерений. Летний мех значительно короче зимнего (табл. 1 и 2), причем и зимой, и летом его высота различна на разных участках шкурки. В частности, наблюдается постепенное укорочение волос всех категорий по направлению к вентральной стороне туловища. Наиболее длинные волосы растут на спине, ближе к хвосту, а наиболее короткие – на брюшке. Что же касается длины волос разных категорий, то по данному признаку они составляют тот же ряд, что и толщина волос. Самые длинные – направляющие волосы (летом – 7,1–8,5, зимой – 10,9–11,8 мм), далее следуют остевые I, затем II порядка и замыкают этот список пуховые волосы, характеризующиеся наименьшей длиной стержня (летом – 5,1–6,5, зимой – 8,9–10,1 мм).

По высоте меха на шкурке крота можно установить четыре зоны (рис. 3). Первая, с максимальной длиной волос, расположена на крестце, вторая занимает большую часть спины, третья – бока, четвертая (здесь растут самые короткие волосы) – брюшко. Однако разница в длине волос соседних зон не превышает обычно 0,5–0,9 мм. Это позволяет отнести крота к млекопитающим с эквальным (равномерным) типом топографии волосяного покрова, характерным для подземных млекопитающих [Церевитинов, 1958].

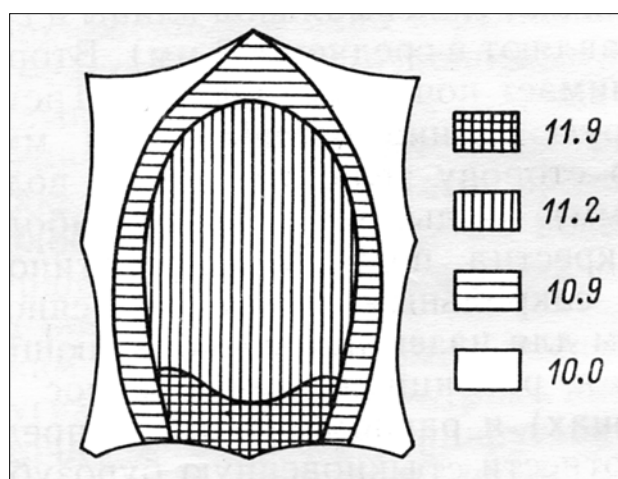


Рис. 3. Топография высоты волосяного покрова европейского крота, мм

Fig. 3. Topography of the pelage height of the European mole, mm

Сезонная изменчивость длины волос крота, как и у землероек, связана с увеличением числа сегментов от лета к зиме, но длина сегмента при этом уменьшается. Длина шестисегментного остевого волоса летом составляет на спине 7,9 мм; зимой эти волосы становятся девятисегментными и средняя длина их достигает 11,2 мм. То же наблюдается у пуховых: летние – семисегментные со средней длиной

6,5 мм – заменяются после осенней линьки десятисегментными длиной 10,1 мм. Длина зимних направляющих также увеличивается по сравнению с летними на 3,3 мм (прирост такой же, как и у волос других категорий), хотя у них отсутствует сегментация. В среднем прирост волос от лета к зиме составляет по длине около 28–30 %.

Интересно отметить, что, судя по нашим данным, волосяной покров у карельских кротов выше, чем у животных из более южных областей Северо-Запада России (Ленинградская и Новгородская области), у которых летом длина волос не превышает в среднем 6,6 мм, а зимой 9,5 [Когтева, 1963].

Таким образом, зимой волосы крота истончаются, но становятся длиннее за счет увеличения числа сегментов стержня. Это, наряду с более развитой, чем летом, сердцевинной, еще более улучшает их теплозащитные свойства.

Теплоизоляционные свойства покровов

О теплозащитных свойствах волосяного покрова крота мы судили по коэффициенту теплопроводности сухих коллекционных шкурок (табл. 4). При этом известно, что термоизоляционные способности меха млекопитающих зависят главным образом от слоя неподвижного (инертного) воздуха, находящегося между отдельными волосками. Количество и распределение этого воздуха определяется их густотой, толщиной и длиной, а также структурой («распушенностью») меха. Чем больше такая распушенность (несминаемость и пышность) и чем тоньше и длиннее волосы, тем больше воздушная прослойка между волосками и, следовательно, лучше сохраняется тепло. Теплозащита зависит и от воздуха, находящегося в полостях сердцевин волос (она тем выше, чем сильнее развита сердцевина) и в порах кожной ткани, а значит, от толщины и плотности кожи.

При этом коэффициент теплопроводности, как и другие показатели, характеризующие

Таблица 4. Коэффициент теплопроводности (10^3 Вт/м $^{\circ}$ К) сухих шкурок крота

Table 4. Thermal conductivity coefficient of dry mole fur (10^3 W/mK)

Сезон Season	<i>n</i>	Пределы Limits	<i>M</i> ± <i>m</i>
Лето Summer	9	24,2–30,0	26,7 ± 0,3
Зима Winter	8	19,0–22,4	20,5 ± 0,3
Осень Autumn	8	18,9–21,0	19,1 ± 0,3

волосной покров крота, демонстрируют достаточно отчетливую сезонную изменчивость, несмотря на относительную стабильность температурного режима в его подземных жилищах в течение всего года. Из всех исследованных нами мелких млекопитающих [Ивантер и др., 1985] крот обладает наиболее толстой кожей, густым и сравнительно высоким волосным покровом. Взаимосвязь теплозащитных свойств меха с определенными морфологическими характеристиками и общим состоянием наружных покровов подтверждается и нашими исследованиями теплопроводности сухих коллекционных шкурок зверьков, относящихся к трем периодам: лету, зиме и стадиям осенней линьки (табл. 4). Обнаруженные различия в коэффициентах теплопроводности шкурок мы объясняем выявленными выше особенностями волосного покрова. Чем длиннее, тоньше и гуще волосы, больше относительная толщина сердцевинного канала и чем толще кожа, тем ниже коэффициент теплопроводности и, следовательно, выше теплозащитные свойства.

Результаты измерений показали, что шкурки животных в период линьки удерживают тепло не только не хуже, но даже лучше шкурок зверьков в период между линьками в состоянии покоя. Именно линные шкурки характеризуются наименьшим коэффициентом теплопроводности, на втором месте – зимние шкурки, на третьем – летние. Более высокие термоизоляционные качества шкурок линяющих зверьков объясняются несколькими причинами: (1) кожа у них приблизительно в 5 раз толще во время линьки, чем в период покоя; (2) плотность шерсти на линной шкурке возрастает за счет совмещения не выпавших еще старых волос с пробивающимися новыми; (3) к объему термоизолирующего воздуха, складывающегося из неподвижного воздуха, находящегося между волосами, и инертного – в сердцевине старых и новых волос, прибавляется инертный воздух в сердцевине растущих волос, еще не пробившихся и находящихся в толще расслаивающейся линной кожи. Таким образом, во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не теряют значения, а напротив, служат важным звеном в поддержании оптимального температурного гомеостаза животных и снижают непроизводительные траты энергии и потери тепла в сложные для их жизни переходные периоды. Как видно из табл. 4, наилучшими с точки зрения сохранения тепла являются шкурки крота в разгар линьки. Почти не уступают им в этом отношении зимние шкурки, летние же удерживают тепло слабее.

Линька

Анализ коллекционных карточек, непосредственный, в том числе с помощью бинокля, осмотр шкурок (состояния волосного покрова и мездры) и микроскопическое изучение срезов кожи позволяют сделать вывод о наличии у крота четырех линек в течение года (с момента рождения): ювильной, осенней, весенней и летней (компенсационной). Зимняя компенсационная линька, о которой пишут отдельные авторы [Депарма, 1951а, б; Когтева, 1963], на нашем материале, относящемся в основном к бесснежному периоду, естественно, не прослеживается. Однако о ее существовании вполне может свидетельствовать обнаружение у нескольких пойманных в ноябре-декабре зверьков небольших по размеру темных пятен, в беспорядке разбросанных по всей мездре, правда, это могут быть и случаи позднего окончания затянувшейся осенней линьки.

Рождение кротов в Карелии происходит в самом конце мая – начале июня [Ивантер, 1968], во второй декаде июля молодые особи начинают попадаться в кротовки, но все они имеют еще детскую шерсть. По высоте и плотности она заметно превосходит таковую у взрослых особей (средняя длина остевых на спине 8,5 мм против 7,9 у взрослых, число волос на 4 мм² – 746 и 520 соответственно), но сами волосы более тонкие (25,2 мкм против 27,8 у взрослых). У прибылых, отловленных в первой половине июля, линные пятна на мездре отсутствуют, а состояние волосных луковиц свидетельствует об окончании роста детской шерсти.

С третьей декады июля, но особенно часто в августе, стали попадаться молодые зверьки с линными пятнами на мездре – детская шерсть меняется у них на более грубую шерсть летнего типа взрослых кротов. Это ювильная линька, характеризующаяся у большинства зверьков неполной сменой волосного покрова (обычно не вылинивают огузок и нижняя часть боков) и весьма причудливым, неопределенным ее рисунком. Приблизительно в это же время (в конце июля – августе) происходит летняя компенсационная (восстановительная) линька у взрослых кротов. Как и у молодых, она заключается в полной или частичной смене летней шерсти на такую же летнюю, но новую, очень растянута и различается по срокам и рисунку у самцов и самок. Взрослые самцы линяют одновременно с молодыми кротами и по аналогичной с ними схеме неполной линьки. Сначала появляются небольшие линные пятна, разбросанные по всей шкурке, затем, сливаясь, они захватывают область крестца,

постепенно распространяются на хребет, идут к голове и на брюшко. В той же последовательности, т. е. с крестца на брюшко, происходит подрост нового волоса и выпадение старого.

Летняя линька взрослых самок начинается обычно на несколько дней раньше, чем у самцов и прибылых, и в большинстве случаев со-

провождается полной сменой шерсти. Отличается она и по направлению: сначала линные пятна появляются на брюшке (обычно в виде темных пятен в области сосков), далее переходят на спину и постепенно захватывают всю шкурку, задерживаясь на нижней стороне тела (рис. 4).

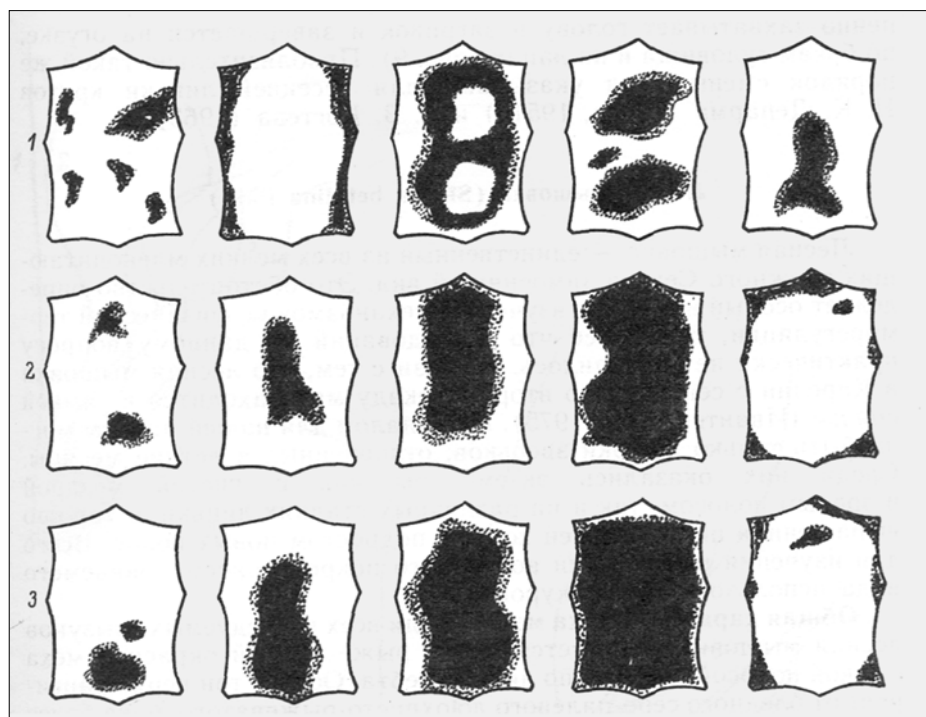


Рис. 4. Последовательность появления линных пятен на мездре у европейского крота:

1 – ювенильная линька; 2 – весенняя; 3 – осенняя

Fig. 4. The sequence of molting spots appearance on the inner side of hide of the European mole:

1 – juvenile molting; 2 – spring; 3 – autumn

К концу лета молодые кроты достигают обычно размеров взрослых и по внешнему виду почти не отличаются от них. Волосы у тех и других были растущими, и лишь не успевшие выпасть «ювенильные» позволяли, не прибегая к специальным методам, дифференцировать шкурки прибылых зверьков.

Сразу же после окончательного формирования летней шерсти, во второй декаде сентября, стали попадаться зверьки с явными признаками новой линьки. В условиях нашего региона осенняя линька проходит с середины сентября по ноябрь в одни и те же сроки и одинаково у всех возрастных и половых групп. Она носит характер полной смены волосяного покрова и протекает по единой схеме: в пер-

вую очередь линька завершается на крестце и в области хребта, затем на голове и боках, и последними вылинивают волосы на брюшке и нижней части шеи. Приблизительно в том же порядке происходит подрост новых волос и постепенное посветление мездры. Причем к тому времени, когда линное пятно еще покрывает вентральную сторону тела, на спине нередко уже видны частично пробившиеся наружу зимние волосы.

Судя по тому, что взрослые самки, отловленные в первых числах июня, были уже в летнем мехе лишь с остатками зимних волос, можно предположить, что весенняя линька у них произошла в мае. На шкурках взрослых самцов, пойманных в это время, имелись линные

пятна, кожа была утолщена, при ее микроскопировании просматривались сформированные концевые сегменты закладывающихся летних волос. Лишь в конце июня, т. е. почти на месяц позже самок, стали попадаться самцы в полном летнем мехе. Последовательность весенней линьки у крота установить затруднительно, так как у самцов не выявляется определенного порядка появления линных пятен, а отловленные самки оказались уже с чистой мездрой, причем рост волос на брюшке и спине был закончен, а на боках волосы еще росли. Из этого можно заключить, что весенняя линька кротов идет в несколько ином направлении, чем осенью: начинается на хребте и брюшке, постепенно захватывает голову и загривок и завершается на огузке, по бокам туловища и на лапах (рис. 4). Приблизительно такой же порядок смены меха указывают для весенней линьки кротов Депарма [1951а, б] и Когтева [1963].

Заключение

Настоящее исследование, посвященное европейскому кроту – типичному представителю группы подземных млекопитающих, позволило выявить в строении его волосного покрова ряд специфических адаптивных черт, связанных с подземным образом жизни, а также с обитанием близ северных границ распространения. Как и у других типичных представителей данного адаптивного типа, шерсть у крота относительно низкая, ровная и густая, со слабовыраженным ворсом и почти без наклона к хвосту. Вместе с напоминающим по функции пружину сегментным строением волосного стержня такая своеобразная структура шерсти позволяет зверьку свободно двигаться в узких ходах нор как головой вперед, так и пятясь назад. Весьма характерна относительная выравненность волосного покрова, проявляющаяся в однообразии опушения отдельных частей тела (эквальный тип топографии по высоте и густоте шерсти) и в сближении волос разных категорий по линейным размерам. Явные признаки адаптивности несут на себе и некоторые особенности микроструктуры волос. Специфичное для крота относительно слабое развитие сердцевинного (и соответственно, более сильное коркового) слоя волос способствует улучшению их механических свойств. Если же учесть, что шкурка крота обладает к тому же и более густым и высоким волосным покровом и кожа у него толще, чем у близких в систематическом и экологическом отношении наземных животных (например, землероек-бурозубок), то не приходится удивляться более

совершенным теплозащитным свойствам его наружных покровов.

Несмотря на обильную жировую смазку, повышенную прочность волос крота и их способность сгибаться и укладываться в любом направлении, мех его от постоянного соприкосновения с грунтом довольно быстро вытирается. Восстанавливается он у крота в процессе особой компенсационной линьки – важной адаптивной особенности, характерной только для настоящих подземных млекопитающих.

Литература

- Башкиров И. С., Жарков И. В. Биология и промысел крота в Татарии // Ученые записки Казанского государственного университета имени В. И. Ульянова-Ленина. 1934. Т. 94, вып. 3. С. 18–31.
- Бородулина Т. Л. К биологии алтайского крота // Труды Института морфологии животных. Вып. 9. М.: АН СССР, 1953. С. 250–280.
- Депарма Н. К. Линька кротов, ее последовательность и сроки // Труды ВНИО. Вып. 10. М., 1951а. С. 93–127.
- Депарма Н. К. Крот. М.: Заготиздат, 1951б. 48 с.
- Ивантер Э. В. Материалы к изучению крота в Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 1968. Т. 16, вып. 3. С. 42–46.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Когтева Е. З. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР. Л., 1963. С. 213–271.
- Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М.: Заготиздат, 1952. 508 с.
- Кузнецов Б. А. Товароведение пушно-мехового сырья СССР. М.: Сов. Азия, 1932. 464 с.
- Мамотюк М. Л. Методика исследований волос животных. Киев: НИИ суд. экспертизы, 1968. 41 с.
- Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 487 с.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora, Talpidae) // Доклады РАН. 1998. Т. 360, № 5. С. 717–720.
- Соколов В. Е., Чернова О. Ф. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС, 2001. 648 с.
- Соколов В. Е., Скурат Л. Н., Степанова Л. В., Сумина С. А., Шабадаш С. А. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука, 1988. 279 с.
- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: АН СССР, 1957. 267 с.
- Хмелевская Н. В. Строение кутикулы волос грызунов, ее изменчивость и значение для систематики // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 1064–1074.

Церевитинов Б. Ф. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Труды ВНИИЖП. Вып. 17. М., 1958. С. 356–307.

Церевитинов Б. Ф., Кирсанов И. К., Бигман В. В. Товароведение животного сырья. М.: Центросоюз, 1948. 248 с.

Чернова О. Ф., Целикова Т. Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 429 с.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. 170 с.

Brunner H., Coman B. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inlata Press, 1974. 196 p.

Dziurdzik B. Key to the identification of hairs of mammals from Poland // Acta Zool. Cracoviensia. 1973. Vol. 18, no. 4. P. 73–92.

Hauchecorne F. Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurf (*Talpa europaea*) // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1927. Bd. 9. S. 216–220.

Keller A. Determination des mammifères de la Suisse par leur pelage: I. Talpidae et Soricidae // Revue Suisse Zool. 1978. Vol. 85, Fasc. 4. P. 758–761.

Stein G. H. W. Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1954. Bd. 30. S. 12–34.

Toldt K. Über die Zeithaare und den Autban des Haarkleides von *Talpa europaea* L. // Z. Morphol. Ökol. Tiere. 1928. Bd. 12. S. 31–44.

References

Bashkirov I. S., Zharkov I. V. On the biology and trapping of the mole in Tataria. *Uchenye zapiski Kazanskogo gos. universiteta imeni V. I. Ul'yanova-Lenina* = *Proceedings of the V. I. Ulianov-Lenin Kazan State University*. 1934;94(3):18–31. (In Russ.)

Borodulina T. L. On the biology of the Altai mole. *Trudy Instituta morfologii zhivotnykh* = *Proceedings of the Institute of Animal Morphology*. Iss. 9. Moscow: AN SSSR; 1953. P. 250–280. (In Russ.)

Brunner H., Coman B. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inlata Press; 1974. 196 p.

Chernova O. F., Tselikova T. N. Atlas of the mammal hairs. The thin structure of guard hairs and spines in a scanning electron microscope. Moscow: KMK; 2004. 429 p.

Deparma N. K. Mole molting, its sequence and timing. *Trudy VNIIO*. Iss. 10. Moscow; 1951a. P. 93–127. (In Russ.)

Deparma N. K. The mole. Moscow: Zagotizdat; 1951b. 48 p. (In Russ.)

Dziurdzik B. Key to the identification of hairs of mammals from Poland. *Acta Zool. Cracoviensia*. 1973;18(4):73–92.

Hauchecorne F. Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurf (*Talpa europaea*). *Z. Morphol. Ökol. Tiere*. 1927;9:216–220.

Ivanter E. V. Materials on the study of the European mole in Karelia. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. universiteta* = *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 1968;16(3):42–46. (In Russ.)

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals. Leningrad: Nauka; 1985. 318 p. (In Russ.)

Keller A. Determination des mammifères de la Suisse par leur pelage: I. Talpidae et Soricidae. *Revue Suisse Zool*. 1978;85(4):758–761.

Khmelevskaya N. V. The structure of the hair cuticle in rodents, its variability and significance for taxonomy. *Zool. zhurnal* = *Zoological Journal*. 1965;44(7):1064–1074. (In Russ.)

Kogteva E. Z. Seasonal variability and age-related features of the structure of the skin and hair of the mole, mountain hare, and raccoon dog. *Promyslovaya fauna i okhotnich'e khozyaistvo Severo-Zapada RSFSR* = *Commercial Fauna and Hunting Management of the North-West of the RSFSR*. Leningrad; 1963. P. 213–271. (In Russ.)

Kuznetsov B. A. Fundamentals of commodity science of fur raw materials. Moscow: Zagotizdat; 1952. 508 p. (In Russ.)

Kuznetsov B. A. Commodity research of fur raw materials of the USSR. Moscow: Sov. Aziya; 1932. 464 p. (In Russ.)

Mamotyuk M. L. A technique for studying animal hair. Kiev: NI sud. ekspertizy; 1968. 41 p. (In Russ.)

Sokolov V. E. The skin of mammals. Moscow: Nauka; 1973. 487 p. (In Russ.)

Sokolov V. E., Chernova O. F. New data on the architectonics of hair in shrews and moles. *Doklady RAN* = *Proceedings of the Academy of Sciences*. 1998;360(5):717–720. (In Russ.)

Sokolov V. E., Chernova O. F. Mammalian skin glands. Moscow: GEOS; 2001. 648 p. (In Russ.)

Sokolov V. E., Skurat L. N., Stepanova L. V., Sumina S. A., Shabadash S. A. A guide for studying mammals skin. Moscow: Nauka; 1988. 279 p. (In Russ.)

Stein G. H. W. Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*. 1954;30:12–34.

Stroganov S. U. Animals of Siberia. Insectivores. Moscow: AN SSSR; 1957. 267 p. (In Russ.)

Toldt K. Über die Zeithaare und den Autban des Haarkleides von *Talpa europaea* L. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*. 1928;12:31–44.

Tserevitinov B. F. Topographic features of the hairline of fur-bearing animals. *Trudy VNIIZhP* = *Proceedings of the All-Union Research Institute of Animal Raw Materials and Furs*. Iss. 17. Moscow; 1958. P. 356–307. (In Russ.)

Tserevitinov B. F., Kirsanov I. K., Bigman V. V. Merchandising of animal raw materials. Moscow: Tsentrosoyuz; 1948. 248 p. (In Russ.)

Yudin B. S. Insectivorous mammals of Siberia. Novosibirsk: Nauka; 1971. 170 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.12.2021; принята к публикации / accepted: 26.04.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивантер Эрнест Викторович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор,
главный научный сотрудник лаборатории
экологического мониторинга и моделирования

e-mail: ivanter@petsu.ru

Моисеева Елена Анатольевна

д-р биол. наук, доцент

e-mail: emoiseeva@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ivanter, Ernest

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief
Researcher, Laboratory for Ecological Monitoring
and Modeling

Moiseeva, Elena

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor

УДК 597.553.2 (282.247.114)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИХТИОФАУНЫ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА

А. П. Новоселов^{1*}, В. А. Лукина^{1,2}, Н. Ю. Матвеев¹, А. Д. Матвеева¹

¹ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лаврова УрО РАН (Набережная Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163069), *alexander.novoselov@rambler.ru

² Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Набережная Северной Двины, 17, Архангельск, Россия, 163002)

Северная Двина по праву считается одной из крупнейших рек Европейского Севера России и является основным промысловым бассейном на территории Архангельской области. Ее нижнее течение испытывает огромную антропогенную нагрузку от многочисленных источников загрязнения, расположенных вдоль ее русловой части, притоков и непосредственно в устьевой области. Это приводит к изменению условий обитания рыб, их видового разнообразия, а также биологических параметров, популяционной структуры, динамики численности и состояния запасов. В данной работе приведены результаты изучения рыбного населения устьевой области р. Северная Двина в 2019 году. Представлены видовой состав и таксономическое разнообразие ихтиофауны. В экологическом аспекте определена принадлежность рыб к различным фаунистическим комплексам и разным экологическим группам, различающимся особенностями питания и естественного воспроизводства (характер нерестового субстрата, способы откладки икры и периоды нереста). Рассмотрено хозяйственное значение ихтиофауны, выявлены редкие и малочисленные виды рыб – объекты региональной Красной книги. Дана биологическая характеристика (размерно-весовой состав, возрастная и половая структура) популяций основных промысловых видов рыб, рассмотрены особенности питания представителей двух наиболее важных групп: сиговых (сиг) и карповых (лещ). Установлено, что биологические показатели рыб находятся в диапазоне среднестатистических видовых особенностей. Основные промысловые рыбы – сиг и лещ – по характеру питания являются бентофагами (потенциальными трофическими конкурентами). Однако напряженность пищевых отношений между ними снижается за счет расхождения в потреблении доминантных кормовых объектов.

Ключевые слова: ихтиофауна; видовое разнообразие; экология обитания; биологические особенности; питание рыб; конкурентные отношения; хозяйственное значение

Для цитирования: Новоселов А. П., Лукина В. А., Матвеев Н. Ю., Матвеева А. Д. Биологическая характеристика ихтиофауны устьевой области реки Северная Двина // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 3. С. 82–96. doi: 10.17076/eco1570

Финансирование. Работа проведена в ходе выполнения государственного задания по теме «Изучение изменений в экосистемах бассейна р. Северная Двина

и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Архангельской области в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов», № гос. регистрации 122011800593-4.

**A. P. Novoselov^{1*}, V. A. Lukina^{1,2}, N. Yu. Matveev¹, A. D. Matveeva¹.
BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE FISH FAUNA IN THE SEVERNAYA
DVINA ESTUARINE AREA**

¹ N. Laverov Federal Center for the Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (23 Naberezhnaya Severnoi Dviny, 163069 Arkhangelsk, Russia), *alexander.novoselov@rambler.ru

² Northern (Arctic) Federal University (17 Naberezhnaya Severnoi Dviny, 163002 Arkhangelsk, Russia)

The Severnaya Dvina is rightfully considered one of the largest rivers in Russia's European North and is the main catchment for fisheries in the Arkhangelsk Region. Its lower course is under enormous pressure from numerous pollution sources located along its tributaries and in the estuary. This situation leads to changes in fish habitat conditions, their species diversity, as well as biological parameters, population structure, population dynamics, and stock. This article presents the results of a study of the fish population in the estuarine region of the Severnaya Dvina in 2019 by classical ichthyological research methods using passive (stake nets) and active (draft nets) fishing gear. The species composition and taxonomic diversity of the fish fauna are presented. We determined the affiliations of the fish with faunistic complexes and ecological groups differing in dietary and natural reproduction characteristics (spawning substrates, egg-laying methods, and spawning periods). The economic significance of the fish fauna was assessed, rare and scant fish species listed in the regional Red Data Book were identified. The biological characteristics (length-weight structure, age and sexual composition) of the populations of the main commercial fish species are described. The dietary habits of the two most important species groups, coregonids (whitefish) and cyprinids (bream), are considered. The fish species diversity in the Severnaya Dvina estuary is quite high. The list totals 36 fish species. The biological characteristics of the fish were found to be within the average range for the given species. The commercially important whitefish and bream are benthos feeders (potential competitors for food). But the tension of this competition is reduced due to their different dominant feed items.

Keywords: fish fauna; species diversity; habitat ecology; biological features; fish nutrition; competitive relationships; economic significance

For citation: Novoselov A. P., Lukina V. A., Matveev N. Yu., Matveeva A. D. Biological characteristics of the fish fauna in the Severnaya Dvina estuarine area. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022; 3:82–96. doi: 10.17076/eco1570

Funding. The work was carried out under state assignment on the topic “Study of changes in ecosystems of the Severnaya Dvina catchment area and in water bodies in protected areas (PAs) of the Arkhangelsk Region in the course of climatic successions and under human impact”, state reg. no 122011800593-4.

Введение

Северная Двина образуется при слиянии рек Сухоны и Юга и впадает в Двинскую губу Белого моря. Общая протяженность реки составляет 744 км, площадь водосбора – 357 тыс. км² [Гидрологическая..., 1972]. Устьевая область р. Северная Двина охватывает обширный участок нижнего течения реки от впадения р. Пинега до морского края дельты и юго-восточную часть Двинского залива Белого

моря [Гидрология..., 1963]. Следует отметить, что она испытывает серьезную антропогенную нагрузку от многочисленных источников загрязнения, расположенных как в среднем течении, так и непосредственно в устьевой области. В 90-х годах прошлого века, несмотря на спад производства, заметного улучшения экологической обстановки в Двинском бассейне не произошло. В этой связи назрела необходимость в организации и проведении комплексного мониторинга нижнего течения

р. Северная Двина, который и был начат в 2019 г., охватывая все основные компоненты экосистемы, а именно среду обитания, водных беспозвоночных (кормовая база рыб и биологические индикаторы состояния среды) и ихтиофауну, составляющую водные биологические ресурсы.

Цель работы – проведение комплексного исследования современного состояния ихтиофауны низовья р. Северная Двина по результатам комплексной съемки 2019 г. Задачи исследования: сбор и анализ материалов по видовому составу, таксономическому разнообразию, биологии, питанию и пищевым отношениям основных промысловых видов рыб.

Материалы и методы

Сбор полевых материалов проводился с целью уточнения видового разнообразия ихтиофауны, основных биологических показателей рыб, а также питания и трофических отношений рыб в нижнем течении р. Северная Двина. Вылов рыбы осуществлялся с помощью ставных жаберных сетей с разным размером ячеи и тяглого закидного невода. При анализе ихтиофауны оценивался видовой состав и соотношение рыб в контрольных уловах, а также их биологические показатели: линейно-весовой, возрастной и половой состав выборок – показатели, необходимые при решении как фундаментальных, так и прикладных рыбохозяйственных вопросов.

Систематический статус исследованных рыб представлен в соответствии с Атласом пресноводных рыб России [Решетников, 2003]. Сбор, а также первичная и камеральная обработка собранных материалов проводились по общепринятым методикам [Правдин, 1966] с учетом рекомендаций по сиговым рыбам [Решетников, 1980; Решетников, Попова, 2015]. У пойманных рыб измерялась длина и взвешивалась масса тела, визуально определялись пол и стадии зрелости гонад в баллах. Возраст рыб, в зависимости от их видовой принадлежности, оценивался по соответствующим регистрирующим структурам: чешуе, жаберным крышкам или отолидам. Определение возраста и измерение радиусов годовых колец по переднему краю чешуи проводилось с помощью бинокуляра МБС-9. В работе использованы методы вариационно-статистической оценки собранного и обработанного материала [Плохинский, 1971]. Сбор и фиксация проб для изучения питания и пищевых взаимоотношений, а также их камеральная обработка проводились в соответствии с современными методическими рекомендациями [Материалы..., 1970; Методическое...,

1974; Решетников, Попова, 2015]. Определялся общий вес пищевых комков, степень значимости отдельных пищевых компонентов выражалась в процентном соотношении от общей массы. Рассчитывался индекс наполнения желудочно-кишечного тракта рыб.

В целом в 2019 г. было собрано и обработано на полный биологический анализ 1925 экз. разных видов рыб, в том числе 112 экз. на определение питания рыб и пищевых взаимоотношений наиболее важных в промысловом отношении видов – леща и сига.

Результаты и обсуждение

Видовой состав и экологическое разнообразие ихтиофауны

Результаты исследования показали, что в устьевой области реки обитает 36 видов рыбообразных и рыб (табл. 1). Из них 6 (полярная и речная камбалы, навага, беломорская сельдь, ледовитоморская рогатка и бельдюга) относятся к морским, 26 входят в состав аборигенной пресноводной ихтиофауны, 1 вид является акклиматизантом (дальневосточная горбуша) и 3 – вселенцами (судак, белоглазка и жерех), проникшими в Северную Двину в результате саморасселения.

В систематическом отношении ихтиофауна представлена 5 семействами морских и 12 семействами пресноводных рыб [Новиков, 1964; Никольский, 1971; Решетников, 2003]. К первым относятся *сельдевые* (беломорская сельдь), *тресковые* (навага), *камбаловые* (полярная и речная камбалы), *бельдюговые* (бельдюга) и *керчаковые* (морской четырехрогий бычок-рогатка). Из пресноводных рыб наибольшее количество видов (13) относятся к семейству *карповых* (лещ, белоглазка, укля, жерех, густера, верховка, голавль, язь, елец, плотва, пескарь, речной голянь и золотой карась). По 2 вида включают семейства *сиговых* (сиг и нельма) и *колюшковых* (трех- и многоиглая колюшки). По 3 вида входят в семейства *лососевых* (атлантический лосось, кумжа, горбуша) и *окуневых* (окунь, ерш, судак). Семейства *миноговых*, *осетровых*, *щуковых*, *корюшковых*, *речных угрей*, *балиториевых* и *налимовых* включают по одному виду.

Всех рыб, обитающих в нижнем течении Северной Двины, по классификации Г. В. Никольского [1980] можно отнести к семи фаунистическим комплексам, среди которых два морских и пять пресноводных. В видовом отношении *арктический морской* комплекс представлен одним видом: четырехрогим бычком-рогаткой.

Таблица 1. Видовой состав и таксономическое разнообразие ихтиофауны устьевой области р. Северная Двина
Table 1. Species composition and taxonomic diversity of the ichthyofauna in the Severnaya Dvina estuarine area

Таксоны Taxa	Присутствие Availability
I. Petromyzontidae:	
1. Тихоокеанская минога – <i>Lethenteron camchaticum</i> (Tilesius, 1811)	+
II. Acipenseridae:	
2. Стерлядь – <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	+
III. Anguillidae:	
3. Речной угорь – <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	+(E)
IV. Cyprinidae:	
4. Лещ – <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+
5. Белоглазка – <i>A. sapa</i> (Pallas, 1814)	+(C)
6. Уклейка – <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+
7. Жерех – <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	+(C)
8. Густера – <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+
9. Пескарь – <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	+
10. Верховка – <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	+
11. Голавль – <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	+
12. Язь – <i>L. idus</i> (Linnaeus, 1758)	+
13. Елец – <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	+
14. Речной голец – <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	+
15. Плотва – <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+
16. Золотой карась – <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+
V. Balitoridae:	
17. Усатый голец – <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	+
VI. Esocidae:	
18. Щука – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+
VII. Osmeridae:	
19. Азиатская корюшка – <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1915)	+
VIII. Salmonidae:	
20. Горбуша – <i>Oncorhynchus gorboscha</i> (Walbaum, 1792)	+(A)
21. Атлантический лосось – <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758	+
22. Кумжа – <i>S. trutta</i> Linnaeus, 1758	+
IX. Coregonidae:	
23. Сиг-пыжьян – <i>Coregonus lavaretus pidshianoides</i> (Linnaeus, 1758)	+
24. Нельма – <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas, 1773)	+
X. Lotidae:	
25. Налим – <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	+
XI. Gasterosteidae:	
26. Трехиглая колюшка – <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	+
27. Девятииглая колюшка – <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	+
XII. Cottidae:	
28. Ледовитоморская рогатка – <i>Triglopsis quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	+
XIII. Percidae:	
29. Ёрш – <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	+
30. Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+
31. Судак – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+(C)
XIV. Clupeidae:	
32. Беломорская сельдь – <i>Clupea pallasii marisalbi</i> Berg, 1923	+
XV. Gadidae:	
33. Навага – <i>Eleginus navaga</i> (Koelreuter, 1770)	+
XVI. Zoarcidae:	
34. Бельдюга – <i>Zoarces viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	+
XVII. Pleuronectidae:	
35. Полярная камбала – <i>Liopsetta glacialis</i> (Pallas, 1776)	+
36. Речная камбала – <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	+
Общее число видов, в т. ч.: / Total number of species including:	36
аборигенные / native	32
вселенцы / invasive species	4

Примечание. (+) – вид встречается; E – вид встречается единично; A – виды-акклиматизанты; C – саморасселившиеся виды.
Note. (+) – the species occurs; E – the species occurs singly; A – acclimatizing species; C – self-dispersed species.

В *бореальный атлантический* фаунистический комплекс входят пять видов морских рыб – беломорская сельдь, навага, полярная и речная камбалы, а также бельдюга. Наибольшее число пресноводных видов (8) относятся к *бореальному равнинному* комплексу – щука, окунь, ерш, язь, плотва, елец, голавль, пескарь. Такое же количество видов включает *понтотанский пресноводный* комплекс – лещ, густера, уклей, верховку, жереха, белоглазку, трех- и девятииглую колюшек. Меньшим количеством видов (5) представлен *арктический пресноводный* комплекс – тихоокеанской миногой, сигом, нельмой, азиатской корюшкой и налимом. *Бореальный предгорный* комплекс включает 4 вида – атлантического лосося, кумжу, горбушу и усатого гольца. К *древнему верхнетретичному* комплексу относятся 3 вида – стерлядь, речной угорь и судак.

Наиболее ценные в промысловом отношении рыбы представлены тихоокеанской миногой, атлантическим лососем, горбушей, кумжей, стерлядью, азиатской корюшкой, нельмой и сигом. Из частиковых рыб наиболее массовыми являются второстепенные промысловые виды – лещ, язь, плотва, щука, окунь, ерш, судак, жерех; из морских рыб – беломорская сельдь, навага, полярная и речная камбалы. Реже встречаются налим, судак, густера и белоглазка. К непромысловым видам относятся: из морских – бельдюга; из пресноводных – уклей, елец, верховка, голавль, пескарь, усатый голец, трех- и многоиглая колюшки. Нельма [Новоселов, 2008а] и речной угорь [Новоселов, 2008б] являются видами, занесенными в Красную книгу Архангельской области.

По характеру размножения большинство рыб, обитающих в Северо-Двинском бассейне, относятся к видам, использующим для откладки икры определенный субстрат (лито-, псаммофилы и пр., фито- и пелагофилы). Наибольшим количеством видов в устьевой области р. Северная Двина представлены фитофилы, т. е. рыбы, предпочитающие откладывать икру на растительный субстрат (залитая водная растительность, корневища или отмершие растения). В основном это карповые весеннерестующие рыбы. По одному виду включают семейства щучковых (щука) и окуневых (окунь). К видам, нерестящимся на каменистых и песчаных участках дна, относятся представители двух семейств – сиговых (сиг и нельма) и карповых (только жерех). Рыбы, откладывающие донную икру независимо от типа грунта (илистопесчаные грунты в прибрежной опресненной части дельты и предустьевого взморья), представлены одним пресноводным видом – налимом. Из всех видов

рыб только судак устраивает для откладки икры гнезда разной степени сложности, проявляя элементы заботы о потомстве.

Различаются и периоды нереста изучаемой ихтиофауны. Так, пресноводный налим нерестится зимой. Весной наступает период воспроизводства семейства карповых – язя, плотвы, ельца и голавля, а также хищных рыб – щуки и окуня. Большинство двинских рыб нерестятся поздней весной и в начале лета. В основном это карповые (плотва, лещ, белоглазка, жерех). Лето является периодом воспроизводства: из карповых – уклейки, густеры, карася, из окуневых – судака. К осенне-нерестующим рыбам относятся сиговые и лососевые.

По преимущественному характеру питания все виды, обитающие в нижнем течении р. Северная Двина и приустьевом взморье, отнесены нами к шести группам: узкоспециализированное питание воздушными насекомыми и водной растительностью, зоопланктоном и зообентосом, хищничество (включая хищно-паразитическое питание миног) и эврифагия (включая смешанное питание двумя основными видами корма). Среди рыб, обитающих в бассейне Северной Двины, отсутствуют фитопланктофаги, ввиду невозможности питания фитопланктоном круглый год, и практически нет детритофагов, за исключением личинок миног и случайного захвата детрита взрослыми особями сига на участках предустьевого взморья.

Биология основных промысловых видов

Известно, что биологические параметры специфичны как для вида в целом, так и для его отдельных популяций. Они являются видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей вида и его отдельных популяций со средой, и обладают известной стабильностью. В то же время биологическая структура популяции непрерывно меняется в определенных пределах, приспособительно отвечая на изменение условий жизни. В конкретном выражении биологическая характеристика вида или отдельных его популяций в разных точках ареала представлена соотношением численности размерно-весовых и возрастных групп, характером и сроками наступления половой зрелости, а также соотношением полов [Шмальгаузен, 1940; Северцов, 1941].

Семейство Cyprinidae (карповые) объединяет рыб мелких, средних или крупных размеров с характерной ярко-серебристой или

золотистой окраской, тело которых покрыто плотно сидящей циклоидной чешуей. Боковая линия полная, хорошо выражена. Спинной и анальный плавники состоят из неветвистых (от 2 до 4) и ветвистых лучей, из которых последние два неветвистых луча часто бывают утолщены, окостеневают и превращаются в шип, иногда сзади зазубренный. Жирового плавника нет. Рот выдвижной, беззубый. Имеют немногочисленные глоточные зубы, расположенные в 1–3 ряда, есть жерновки.

Лещ – *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). В дельте р. Северная Двина средняя длина леща составила 24,8 см, изменяясь в пределах от 18,0 до 37,2 см; вес рыб колебался от 114,6 до 1300,3 г, составляя в среднем 320,4 г. Длина самцов изменялась в пределах от 17,9 до 39,9 см, при среднем значении 24,5 см, самок – от 18,3 до 32,0 см, составляя в среднем 25,1 см. Весовые параметры у самцов колебались от 112,8 до 1565,0 г, у самок – от 118,8 до 771,0 г при их средних значениях соответственно у самцов 310,6 г, у самок – 330,1 г. Возрастная структура популяции леща была представлена рядом от 6+ до 16+ с преобладанием рыб в возрасте 7+ – 11+ (68,9 %) (рис. 1). Репродуктивная часть анализируемой

популяции в период проведения исследований была представлена самцами и самками, половые продукты которых находились в III стадии зрелости. Соотношение полов характеризовалось незначительным преобладанием самцов (1,0 : 0,9). Осредненные значения биологических параметров обобщенной выборки леща представлены в таблице 2.

Язь – *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758). У язя средний весовой показатель равнялся 521,8 г, средняя длина составила 28,8 см (см. табл. 2). Средний вес самок был 476,3 г, варьируя в пределах от 312,0 до 738,0 г. Длина их тела изменялась от 24,5 до 33,2 см, в среднем составляя 28,3 см. Весовые параметры у самцов колебались от 271 до 1355 г, при среднем значении 538,9 г. Их длина изменялась в пределах от 24,3 до 41,3 см, составляя в среднем 29,0 см. Возрастная структура популяции представлена широким возрастным рядом от 7+ до 16+ с преобладанием рыб в возрасте 9+ – 14+ (81,9 %) (см. рис. 1). Средний возраст рыб составил 10,5 года. В выборке присутствовали самцы и самки во II, III и IV стадиях зрелости половых продуктов. Соотношение полов характеризовалось более чем двукратным преобладанием самцов (1,0 : 0,4).

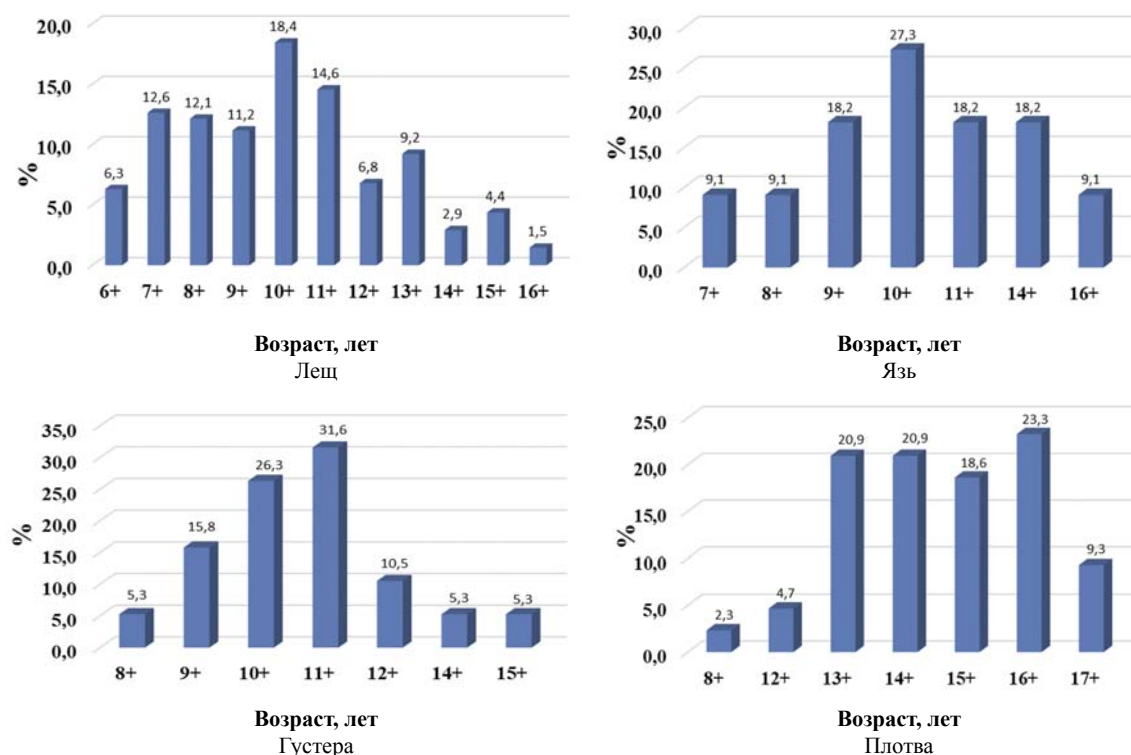


Рис. 1. Возрастная структура широко распространенных карповых рыб в низовье р. Северная Двина
Fig. 1. Age structure of widespread cyprinids in the lower reaches of the Severnaya Dvina

Густера – *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758). Средняя длина густеры составила 21,7 см при средней массе 170,8 г. Возрастная структура популяции представлена возрастным рядом от 8+ до 15+ с доминированием рыб в возрасте 10–11+, составлявших более половины (57,9 %) от всех проанализированных рыб (см. рис. 1). Средний возраст густеры в целом по объединенной выборке составил 10,7 года. Соотношение полов характеризовалось некоторым преобладанием самок (1,0 : 1,7). В ихтиологических пробах отмечены все донерестовые стадии зрелости – от II до IV.

Плотва – *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). Средняя длина плотвы составила 24,8 см, средняя масса тела 306,0 г. Возрастная структура популяции представлена возрастным рядом от 8+ до 17+ с доминированием рыб в возрасте 13+ – 16+, составлявших более двух третей (83,7 %) от всех проанализирован-

ных рыб (см. рис. 1). Средний возраст плотвы в целом по объединенной выборке составил 14,5 года. Выборка представлена самками с половыми продуктами во II, III и IV стадиях зрелости.

В последние десятилетия в результате потепления и возросшего эвтрофирования низовьев р. Северная Двина появился ряд видов, не обитавших здесь ранее. Путем саморасселения в Северную Двину проникли южные виды каспийского комплекса – белоглазка и жерех. Широко расселился голавль, встречавшийся до этого только в среднем течении реки.

Белоглазка – *Abramis sapa* (Pallas, 1814). В р. Северная Двина средняя длина белоглазки составила 20,3 см, изменяясь в пределах от 19,0 до 20,3 см; вес рыб варьировал от 114,0 до 221,0 г, составляя в среднем 139,6 г (табл. 3).

Таблица 3. Биологические параметры новых видов карповых рыб в низовье р. Северная Двина

Table 3. Biological parameters of new cyprinid species in the lower reaches of the Severnaya Dvina

Показатели Index	Возраст Age				Всего Total
	7+	8+	9+	10+	
Белоглазка – <i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1814)					
Средняя длина AD, см Average length AD, cm	19,6	20,5	21,8	-	20,3
Средняя масса, г Average weight, g	120,9	144,9	174,8	-	139,6
Количество экз., n Number of specimens, n	14	16	5	-	35
% состав % composition	40,0	45,7	14,3	-	100,0
Средний возраст, лет Average age, years	7,7				
Жерех – <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)					
Средняя длина AD, см Average length AD, cm	-	38,4	38,5	42,5	39,1
Средняя масса, г Average weight, g	-	925,0	978,0	1300,0	1014,0
Количество экз., n Number of specimens, n	-	2	3	1	6
% состав % composition	-	33,3	50,0	16,7	100,0
Средний возраст, лет Average age, years	8,8				
Голавль – <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)					
Средняя длина AD, см Average length AD, cm	-	-	24,5	28,2	26,4
Средняя масса, г Average weight, g	-	-	295,0	470,0	382,5
Количество экз., n Number of specimens, n	-	-	1	1	2
% состав % composition	-	-	50,0	50,0	100,0
Средний возраст, лет Average age, years	9,5				

Выборка представлена 35 экземплярами белоглазки в возрасте 7+ – 9+ (рис. 2). Средний возраст самцов составил 7,4 года, самок – 7,9 года, по обобщенной выборке – 7,7 года.

Репродуктивная часть популяции белоглазки в период проведения исследований была представлена самцами и самками во II стадии зрелости гонад с двукратным преобладанием самок.

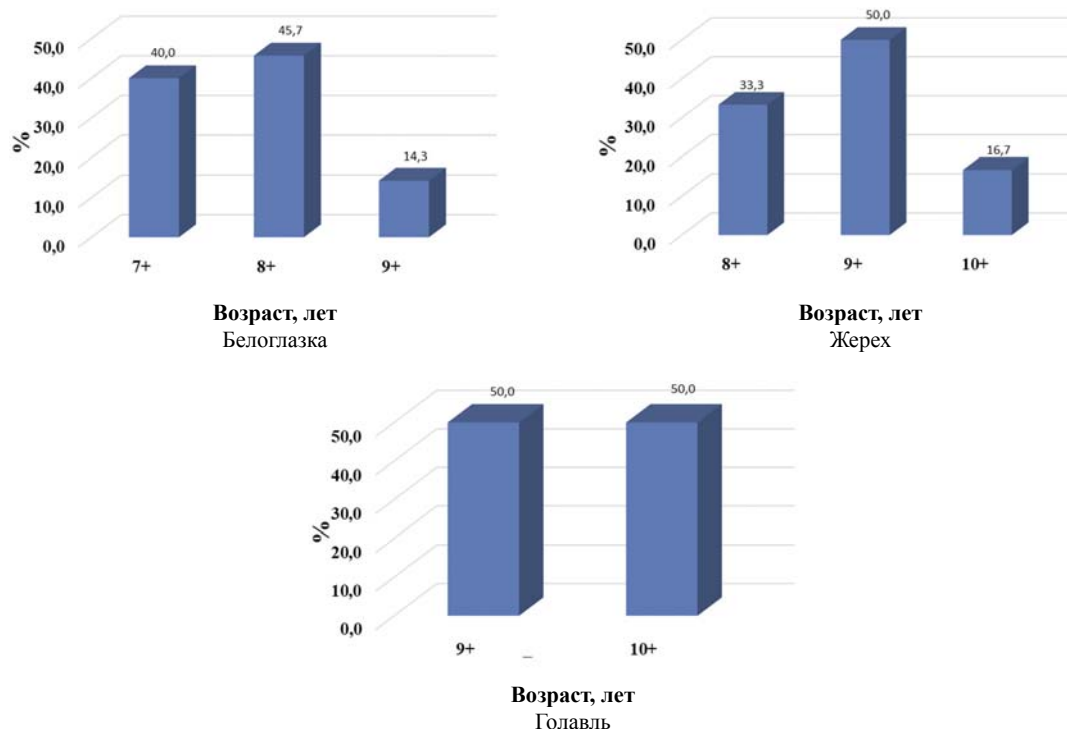


Рис. 2. Возрастная структура новых видов карповых рыб в низовье р. Северная Двина
Fig. 2. Age structure of new cyprinids species in the lower reaches of the Severnaya Dvina

Жерех – *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758). Средняя длина жереха в период исследований составила 39,1 см, вес – 1014,0 г. Длина самцов изменялась в пределах от 38,0 до 42,5 см, самок – от 36,0 до 37,0 см, при средних значениях соответственно 39,1 и 36,9 см. Весовые параметры у самцов варьировали от 980,0 до 1300,0 г (среднее значение 1106,3 г), у самок – от 804,0 до 855,0 г при их среднем весе 829,5 г. Выборка была представлена возрастным рядом от 8+ до 10+, среди которых преобладали рыбы в возрасте 8+ и 9+ (см. табл. 3). Количество самцов вдвое превышало количество самок (соотношение полов 1,0 : 0,5). Половые продукты находились во II и III стадиях зрелости.

Голавль – *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758). Средняя длина (AD) рыб составила 26,4 см при крайних значениях 24,5 и 29,8 см, средний вес – 382,5 г, изменяясь в пределах от 295,0 до 470,0 г. В выборке присутствовали только самки старших возрастов 9+ – 10+

(см. табл. 2). По состоянию зрелости половые продукты всех пойманных особей находились во II стадии зрелости.

Низовье р. Северная Двина, обладая хорошо развитой дельтой, является богатым кормовым биотопом для взрослых рыб и их молоди, что создает благоприятные трофические условия для хищных видов рыб – щуки, окуня и появившегося здесь в значительном количестве судака.

Щука – *Esox lucius* Linnaeus, 1758. Средняя длина (AD) у самок составляла 50,1 см, варьируя от 39,4 до 86,2 см; масса рыб изменялась в пределах от 467,0 до 6280,0 г, составляя в среднем 1658,9 г. У самцов средний весовой показатель составил 798,7 г, варьируя от 395,0 до 2365,0 г. Длина тела изменялась от 36,6 до 67,7 см, в среднем составляя 44,9 см. Возрастная структура популяции представлена достаточно широким возрастным рядом от 3+ до 9+ лет с пре-

обладанием рыб в возрасте 4+ – 6+ (72,2 %) (рис. 3). Средний возраст самцов составил 4,6 года, самок – 5,9 года, по обобщенной выборке – 4,9 года. Половые продукты особей находились в III, IV, V и VI стадиях зрелости. Соотношение полов характеризовалось значительным преобладанием самцов (1,0 : 0,3) (табл. 4).

Окунь – *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758. Имел среднюю длину 24,8 см и среднюю массу 284,1 г. Длина самцов изменялась в пределах от 26,1

до 32,5 см, при среднем значении 24,2 см, самок – от 21,2 до 30,5 см, составляя в среднем 25,2 см. Весовые параметры у самцов колебались от 196,0 до 334,0 г, у самок – от 158,0 до 591,0 г при их средних значениях соответственно 236,4 и 309,8 г. Выборка представлена особями средних и старших возрастных групп (см. табл. 4). Наибольшую численность составляли особи в возрасте 6+ – 7+, на долю которых пришлось 85,0 % от всей выборки (см. рис. 3).

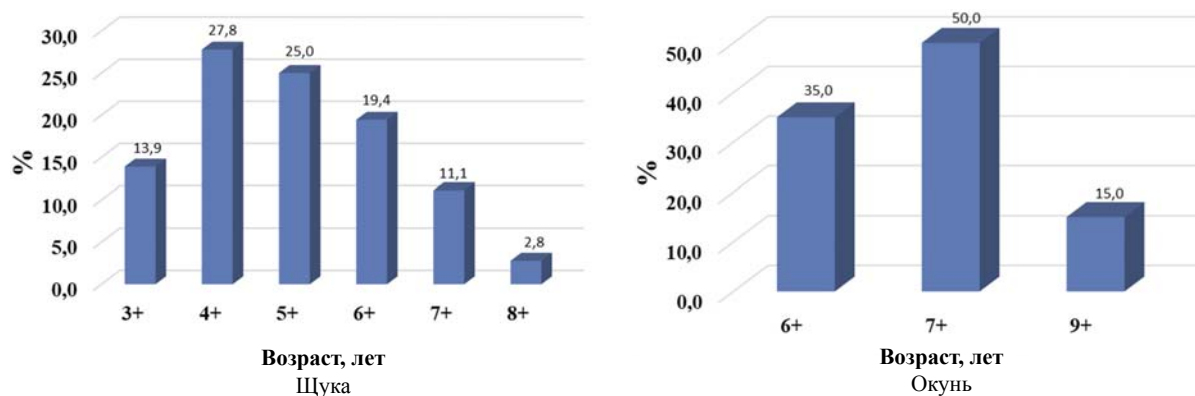


Рис. 3. Возрастная структура хищных видов рыб в низовье р. Северная Двина

Fig. 3. Age structure of predatory fish species in the lower reaches of the Severnaya Dvina

Таблица 4. Биологические параметры хищных рыб в дельте р. Северная Двина

Table 4. Biological parameters of predatory fish in the delta of the Severnaya Dvina

Показатели Index	Возраст Age							Всего Total
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Щука – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758								
Средняя длина AD, см Average length AD, cm	37,9	41,5	45,3	50,1	62,4	86,2	-	46,1
Средняя масса, г Average weight, g	459,8	600,9	741,0	1079,7	1919,8	6280,0	-	1013,7
Количество экз., n Number of specimens, n	5	10	9	7	4	1	-	36
% состав % composition	13,9	27,8	25,0	19,4	11,1	2,8	-	100,0
Средний возраст, лет Average age, years	4,9							
Окунь – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758								
Средняя длина AD, см Average length AD, cm	-	-	-	22,8	24,9	-	29,4	24,8
Средняя масса, г Average weight, g	-	-	-	201,6	283,2	-	479,7	284,1
Количество экз., n Number of specimens, n	-	-	-	7,0	10,0	-	3,0	20,0
% состав % composition	-	-	-	35,0	50,0	-	15,0	100,0
Средний возраст, лет Average age, years	7,0							

Средний возраст по всей выборке составлял 7,0 года. Репродуктивная часть анализируемой популяции в период проведения исследований была представлена самцами и самками, половые продукты которых находились с марта по июль в III, IV, V и VI стадиях зрелости. Соотношение полов в период отбора проб характеризовалось почти двукратным преобладанием самок (1,0 : 1,9).

Судак – *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Длина самцов составляла в среднем 33,6 см, изменяясь в пределах от 29,5 до 46,2 см при средней массе тела 521 г (варьировала от 281,0 до 1305,0 г). Промысловая длина самок изменялась в пределах от 26,6 до 61,0 см, со средним значением 34,5 см, масса тела варьировала от 271,1 до 3110,0 г, составляя в среднем 658,5 г. Гонады особей находились в II, III и IV стадиях зрелости. Соотношение полов характеризовалось практически трехкратным преобладанием самок (1,0 : 2,8).

Налим – *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Выборка налима представлена двумя самками во II стадии зрелости половых продуктов, выловленными из ставных сетей с размером ячеи 36 мм. Средняя длина рыб составляла 50,1 см при средней массе тела 979,5 г.

Для любого живого организма питание является одной из центральных функций, определяющих его жизнедеятельность. Пища, которая поступает в организм, служит источником и переносчиком энергии, необходимой для его роста и развития. Исследования питания рыб ведутся в разных аспектах. Оно исследуется как одно из звеньев трансформации энергии водоема, как один из факторов, определяющих экологию рыб и откладывающих отпечаток на морфологию, физиологию и поведение рыб, либо как один из критериев, учет которых помогает наиболее рациональному использованию природных ресурсов водоема [Пирожников, 1953; Павловский, 1961].

При трофологических исследованиях материал по питанию рыб собирается с целью характеристики видового и количественного состава их пищи, его изменения по мере роста рыб, сезонных и локальных особенностей состава пищи, а также интенсивности ее потребления. Большое значение имеют материалы по питанию рыб для суждения о характере и степени использования планктона, бентоса, фауны зарослей и тех или иных рыб изучаемых водоемов, в частности, они позволяют выделить компоненты, имеющие большое кормовое значение для разных рыб [Анисимова, 1991].

Питание леща. По результатам проведенных исследований лещ в р. Северная Двина имел достаточно узкий спектр питания. В качестве кормовых объектов выступали членистоногие, моллюски и водная растительность. Первые были представлены водными личинками насекомых, вторые – двустворчатыми и брюхоногими моллюсками. В количественном отношении членистоногие и моллюски использовались примерно в равном количестве, составляя соответственно 43,9 и 50,9 % от веса пищевых комков. Среди насекомых доминировали представители отряда двукрылых (сем. Chironomidae), составлявшие 34,6 % по весу. В меньшем количестве в кишечных трактах отмечены личинки веснянок (7,0 %) и ручейников (2,3 %). Из моллюсков использовались лещом в пищу примерно в равном количестве как двустворчатые (22,4 %), так и брюхоногие (28,5 %). Водная растительность занимала лишь незначительную часть (5,2 %) пищевого комка (рис. 4). Интенсивность питания леща в исследуемый период не была высокой и составляла в среднем 50,8‰.

Пищевой спектр леща в возрасте 8+ в период исследований включал преобладавших в весовом отношении личинок хирономид (53,5 %) и в несколько меньшем количестве моллюсков (42,0 %). Среди последних доминировали двустворчатые (27,9 %), в меньшем количестве в кишечных трактах были отмечены брюхоногие моллюски (14,1 %). Остатки водной растительности не играли заметной роли (4,5 %) в питании леща этой возрастной группы. Средний индекс наполнения кишечника составил 65,9‰. В возрасте 9+ соотношение основных кормовых объектов существенно не изменилось, в состав пищевого спектра в незначительном количестве (1,4 %) добавились водные личинки ручейников. Количество растительных остатков несколько увеличилось – до 7,0 % по весу. Средний индекс наполнения кишечника составил 57,4‰ (табл. 5).

Наиболее широкий спектр пищевых компонентов был представлен у леща в возрасте 10+. В рационе стали преобладать моллюски, среди которых доминирующая роль перешла к брюхоногим (31,9 %). Количество насекомых снизилось до 29,2 %, но в то же время расширился их компонентный состав за счет появления личинок веснянок (6,5 %). Количество личинок ручейников увеличилось до 3,0 % по весу. Значение водной растительности возросло до максимального для всех возрастных групп леща – 8,3 %. Средний индекс наполнения составил 65,1‰. Лещи в возрасте 11+ отдавали предпочтение моллюскам примерно

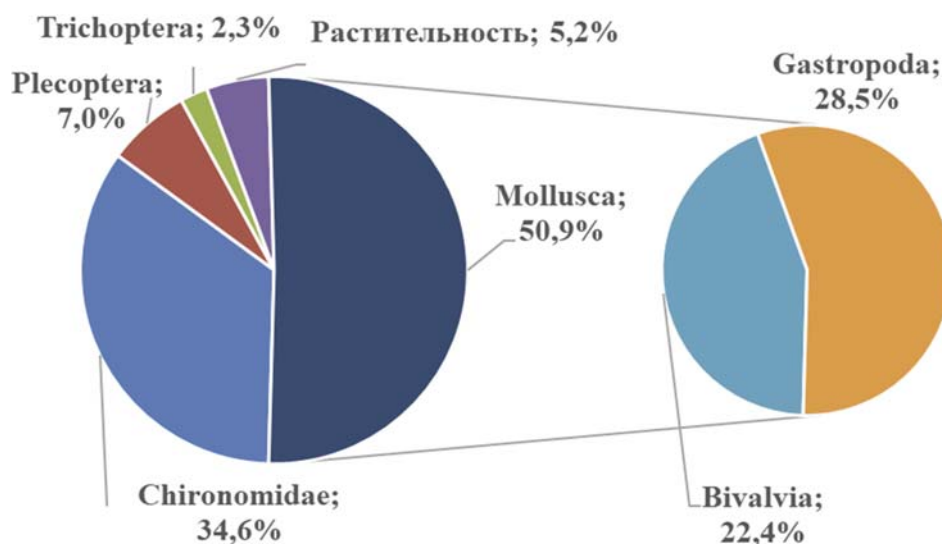


Рис. 4. Соотношение компонентов питания леща в р. Северная Двина, летне-осенний период 2019 г.

Fig. 4. The ratio of nutritional components of the bream in the Severnaya Dvina, summer-autumn period 2019

в том же соотношении (брюхоногие – 36,3 %, двустворчатые – 21,7 %). Значение водных личинок насекомых осталось на том же уровне (26,8 %), но из пищевого спектра пропали ручейники и вдвое (до 12,1 %) увеличилось количество веснянок. Потребление водной растительности упало до минимального значения

(3,1 %). Средний индекс наполнения несколько снизился – до 42,0 ‰. В возрасте 12+ лещ впервые не употреблял личинок хирономид, переключившись на веснянок (21,2 %) и ручейников (12,6 %). Доминирующей группой в питании леща этой возрастной группы стали моллюски, примерно в равной степени

Таблица 5. Возрастные изменения в питании леща в нижнем течении р. Северная Двина в 2019 г.

Table 5. Age-related changes in the diet of the bream in the lower reaches of the Severnaya Dvina in 2019

Компоненты питания Nutrition components	Возрастные группы Age groups						% от массы пищевого комка по всей выборке Percentage of the weight of the food gob for the entire sample
	8+	9+	10+	11+	12+	13+	
Тип Arthropoda – членистоногие: Phylum Arthropoda – arthropods	53,5	53,9	38,7	38,9	33,8	65,0	43,9
Сем. Chironomidae Family Chironomidae	53,5	52,5	29,2	26,8	-	65,0	34,6
Отр. Plecoptera – веснянки Order Plecoptera – stoneflies	-	-	6,5	12,1	21,2	-	7,0
Отр. Trichoptera – ручейники Order Trichoptera – caddisflies	-	1,4	3,0	-	12,6	-	2,3
Тип Mollusca – моллюски: Phylum Mollusca – mollusca	42,0	39,1	53,0	58,0	66,2	35,0	50,9
Кл. Bivalvia – двустворчатые Class Bivalvia – bivalves	27,9	11,6	21,2	21,7	37,6	35,0	22,4
Кл. Gastropoda – брюхоногие Class Gastropoda – gastropods	14,1	27,5	31,9	36,3	28,6	-	28,5
Растительность Aquatic vegetation	4,5	7,0	8,3	3,1	-	-	5,2
Средний индекс наполнения, ‰ Mean stomach fullness index, ‰	65,9	57,4	65,1	42,0	37,4	36,6	50,8

представленные как двустворчатыми (37,6 %), так и брюхоногими (28,6 %). Питание леща в возрастной группе 13+ составляли исключительно личинки хирономид (65,0 %) и двустворчатые моллюски (35,0 %). Средний индекс наполнения кишечного тракта, как и у предыдущей возрастной группы, составил наименьшее значение – 36,6‰.

Питание сига. Сиг в нижнем течении р. Северная Двина питался исключительно членистоногими. Среди них половина содержимого желудочно-кишечных трактов (49,7 %) приходилась на водных личинок хирономид, замет-

ную роль (18,2 %) играли водные личинки поденок. Почти четверть (24,8 %) приходилась на ракообразных. Незначительную долю в питании сига занимали ракушковые рачки (2,0 %) и остатки водной растительности (5,4 %). Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов был низким, составляя лишь 5,6‰ (рис. 5).

Средний индекс наполнения желудочно-кишечных трактов сига за исследуемый период изменялся в пределах от 5,1 до 6,7‰, что может свидетельствовать о неблагоприятных в осенний период условиях нагула.

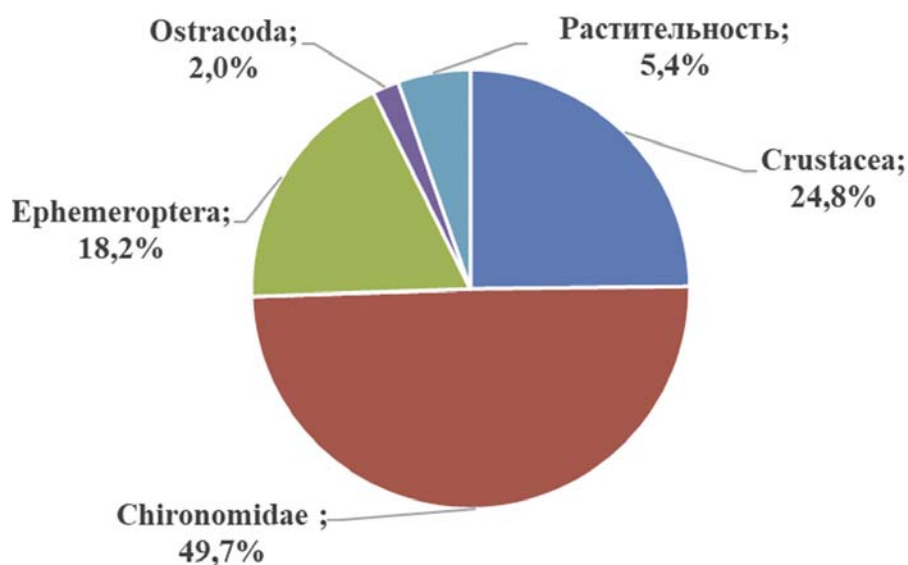


Рис. 5. Соотношение компонентов питания сига в нижнем течении р. Северная Двина в 2019 г.

Fig. 5. The ratio of nutritional components of the whitefish in the lower reaches of the Severnaya Dvina in 2019

Заключение

Установлено, что видовое разнообразие ихтиофауны устьевой области р. Северная Двина находится на достаточно высоком уровне – общий список рыбообразных и рыб включает 36 видов. Рыбное население характеризуется широким экологическим разнообразием питания и естественного воспроизводства. В результате повышения трофности в низовье р. Северная Двина появился ряд видов теплолюбивого комплекса. Установлено, что размерно-весовая, возрастная и половая структура всех исследованных рыб находится в диапазоне среднестатистических видовых особенностей. Выявлено, что основные про-

мысловые виды рыб – лещ и сиг – по характеру питания являются бентофагами, т. е. потенциальными трофическими конкурентами. В то же время напряженность пищевых отношений между ними снижается за счет расхождения в потреблении доминантных кормовых объектов. У леща это моллюски (50,9 % от веса пищевого комка), у сига – личинки хирономид (49,7 %). Возрастные изменения в питании леща характеризуются снижением использования водной растительности по мере роста особей, а также довольно стабильным потреблением личинок хирономид (от 33,8 до 65,0 %) и двустворчатых моллюсков (от 11,6 до 37,6 %), которые присутствовали во всех возрастных группах.

Литература

- Анисимова И. М. Ихтиология: учебное пособие 2-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1991. 288 с.
- Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Т. 3. Л., 1972. 663 с.
- Гидрология устьевого области Северной Двины. М.: Гидрометеиздат, 1963. 376 с.
- Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна / Гос. Ком. по рыбному хоз. при СНХ СССР. Полярный науч.-исслед. и проектный ин-т морского рыбного хоз. и океанографии им. Н.М. Книповича. Вып. 13: Работы Северного отделения ПИНРО. Мурманск: 1970. 150 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром., 1980. 183 с.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 471 с.
- Новиков П. И. Рыбы водоемов Архангельской области и их промысловое значение. Архангельск: Сев.-Зап. книж. изд-во, 1964. 143 с.
- Новоселов А. П. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1733) // Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008а. С. 242–243.
- Новоселов А. П. Речной угорь *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008б. С. 245–246.
- Павловский Е. Н. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: АН СССР, 1961. 264 с.
- Пирожников П. Л. Инструкция по сбору и обработке материала по питанию рыб. Л.: ВНИОРХ, 1953. 28 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Наука, 1971. 364 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука, 2003. 382 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю. С., Попова О. А. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов. Т. 156. М.: ВНИРО, 2015. С. 114–131.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительной эволюции животных. М.: АН СССР, 1941. 315 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1940. 360 с.

References

- Anisimova I. M. Ichthyology: A textbook. 2nd ed., revised and enlarged. Moscow: Agropromizdat; 1991. 288 p. (In Russ.)
- Hydrological state of knowledge. Surface water resources of the USSR. The Northern area. Vol. 3. Leningrad; 1972. 663 p. (In Russ.)
- Hydrology of the estuary region of the Severnaya Dvina. Moscow: Gidrometeoizdat; 1963. 376 p. (In Russ.)
- Materials of fisheries research of the Northern basin. *Raboty Severnogo otdeleniya PINRO = Proceedings of the Northern Branch of PINRO*. Iss. 13. State Committee for Fisheries at the Council of National Economy of the USSR. N.M. Knipovich Polar Research Institute of Marine Fish Industry and Oceanography. Murmansk; 1970. 150 p. (In Russ.)
- Methodological guide for studying nutrition and food relations of fish in natural conditions. Moscow: Nauka; 1974. 254 p. (In Russ.)
- Nikol'skii G. V. The structure of species and patterns of fish variability. Moscow: Pishch. prom.; 1980. 183 p. (In Russ.)
- Nikol'skii G. V. Particular ichthyology. Moscow: Vyssh. shk.; 1971. 471 p. (In Russ.)
- Novikov P. I. Fish in the Arkhangelsk Region and their commercial significance. Arhangel'sk: Sev.-Zap. knizh. izd-vo; 1964. 143 p. (In Russ.)
- Novoselov A. P. Nel'ma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1733). *Krasnaya kniga Arkhangel'skoi oblasti = The Red Data Book of the Arkhangelsk Region*. Arkhangel'sk; 2008a. P. 242–243. (In Russ.)
- Novoselov A. P. River eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). *Krasnaya kniga Arhangel'skoi oblasti = The Red Data Book of the Arkhangelsk Region*. Arhangel'sk; 2008b. P. 245–246. (In Russ.)
- Pavlovskii E. N. A guide for studying fish nutrition in natural conditions. Moscow: AN SSSR; 1961. 264 p. (In Russ.)
- Pirozhnikov P. L. A manual for collecting and processing fish nutrition material. Leningrad: VNIORH; 1953. 28 p. (In Russ.)
- Plokhinskii N. A. Biometry. Novosibirsk: Nauka, 1971. 364 p. (In Russ.)
- Pravdin I. F. A guide for studying fish. Moscow: Pishchepromizdat; 1966. 376 p. (In Russ.)
- Reshetnikov Yu. S. Atlas of freshwater fish in Russia. Vol. 1. Moscow: Nauka; 2003. 382 p. (In Russ.)
- Reshetnikov Yu. S. Ecology and systematics of whitefish. Moscow: Nauka; 1980. 301 p. (In Russ.)
- Reshetnikov Yu. S., Popova O. A. On the methods of field ichthyological research and the accuracy of the obtained results. Vol. 156. Moscow: VNIRO; 2015. P. 114–131. (In Russ.)
- Severtsov S. A. Population dynamics and adaptive evolution of animals. Moscow: AN SSSR; 1941. 315 p. (In Russ.)
- Shmal'gauzen I. I. Ways and patterns of the evolutionary process. Moscow: Nauka; 1940. 360 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 19.04.2021; принята к публикации / accepted: 26.04.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Новоселов Александр Павлович

д-р биол. наук, директор

e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Лукина Валерия Александровна

младший научный сотрудник ФИЦКИА УрО РАН,
аспирант САФУ

e-mail: lukina.valleria@yandex.ru

Матвеев Николай Юрьевич

младший научный сотрудник

e-mail: matnikkego@yandex.ru

Матвеева Анна Дмитриевна

стажер-исследователь

e-mail: matveevaann@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Novoselov, Alexander

Dr. Sci. (Biol.), Director

Lukina, Valeria

Junior Researcher, PhD Student

Matveev, Nikolai

Junior Researcher

Matveeva, Anna

Research Assistant

Инвазивные растения и животные Карелии / Ред. коллегия: О. Н. Бахмет, А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, Н. В. Михайлова, А. В. Полевой. Петрозаводск: ПИН; Марков Н. А., 2021. 223 с.: илл.

Книга посвящена чужеродным инвазивным видам растений и животных – тем видам, которые намеренно или случайно занесены человеком либо появились в Карелии в результате расширения ареала своего распространения. Природные условия региона оказались для них подходящими, эти растения и животные успешно прижились на новой для них территории, а некоторые начали негативно влиять на местную флору и фауну. Из всего многообразия чужеродных видов, которые встречаются в республике, выбраны 52 – наиболее распространенные и опасные. Для каждого приводится описание внешнего вида, биологических и экологических особенностей, характера распространения в мире, в Российской Федерации и Республике Карелия, краткая история, почему и каким образом этот вид стал расселяться по миру из своих исконных мест обитания. Особое внимание уделено «агрессивности», размеру вреда, который инвазивный вид наносит или потенциально способен нанести естественным экосистемам, здоровью человека или экономике региона. Представлены методы борьбы с различными инвазивными видами растений и животных.

Появление книги стало возможным благодаря исследованиям, проводившимся на протяжении нескольких лет в рамках Програм-



мы приграничного сотрудничества «Карелия 2014–2020».

Авторы надеются, что книга найдет своих читателей среди преподавателей биологии, студентов, школьников, всех, кто неравнодушен к природе родного края.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, утраты науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам 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 электронная версия статьи, которую авторы вычитывают и заверяют.

Журнал имеет систему электронной редакции на базе Open Journal System (OJS), позволяющую вести представление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронном формате и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Содержание выпусков Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные версии 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: 185910, 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.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

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 в систему электронной редакции на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо высылаются на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

Для публикации в выпусках серии «Математическое моделирование и информационные технологии» рукописи принимаются в формате .tex (LaTeX 2ε) с использованием стилевого файла, который находится по адресу <http://transactions.krc.karelia.ru/section.php?id=755>.

Обязательные элементы рукописи располагаются в следующем порядке:

У Д К курсивом в левом верхнем углу первой страницы; заглавие статьи на русском языке полужирным шрифтом; инициалы и фамилии авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название и полный почтовый адрес 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 аффилированным организациям; следует отметить звездочкой автора, ответственного за переписку, и указать в аффилиации его электронный адрес); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; указание источников финансирования выполненных исследований на русском языке.

Далее располагаются все вышеуказанные элементы на английском языке.

Текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности; списки литературы на языке оригинала (**Литература**) и на английском языке (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; можно указать телефон для контакта редакции с авторами статьи.

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать ее содержание и состоять из 8–10 значащих 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 (как правило, не менее пяти). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце точка не ставится.

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. На табличный и иллюстративный материал следует ссылаться так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т.д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой 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 первым словом 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. 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.

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы могут быть снабжены указанием желательного размера рисунка, пожеланиями и требованиями к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где обозначен представленный на основной карте участок.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточную 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. Названия таксонов рода и вида даются курсивом. 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 groenlandicus* (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 прочие сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. Располагаются после основного текста статьи отдельным абзацем, в котором авторы выражают признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и организациям, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи.

ИНФОРМАЦИЯ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ. При подаче статьи авторы должны раскрыть потенциальные конфликты интересов, которые могут быть восприняты как оказавшие влияние на результаты или выводы, представленные в работе. Если конфликт интересов отсутствует, следует об этом сообщить в отдельной формулировке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Источники располагаются 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 авторов ставится пробел.

REFERENCES. Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические записи источников оформляются согласно стилю Vancouver (см. примеры в ГОСТ Р 7.0.7-2021 и образцы ниже) и располагаются в алфавитном порядке. Заголовки русскоязычных работ приводятся на английском языке; для журналов и сборников, в которых размещены цитируемые работы, указывается параллельное английское наименование (при его наличии) либо русскоязычное наименование приводится в латинской транслитерации (вариант BSI) с переводом на английский язык. Прочие элементы библиографической записи приводятся на английском языке (русскоязычное название издательства транслитерируется). При наличии переводной версии источника в References желательно указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при наличии; если приводится адрес интернет-страницы источника (URL), нужно указать дату обращения к ней.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 577.125.8

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА В КРОВИ ЗДОРОВЫХ ЛЮДЕЙ И ПАЦИЕНТОВ С АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, ИМЕЮЩИХ РАЗНЫЕ АЛЛЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ ACE (RS4340) И CYP11B2 (RS1799998)

Л. В. Топчиева^{1*}, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

¹Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *topchieva@ya.ru

²Петрозаводский государственный университет (просп. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: артериальная гипертензия; оксид азота; индуцибельная синтаза оксида азота; ангиотензинпревращающий фермент; инсерционно-делеционный полиморфизм гена ACE; альдостеронсинтаза; ген CYP11B2

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0077).

L. V. Topchieva^{1*}, O. V. Balan¹, V. A. Korneva², I. E. Malysheva¹. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva@ya.ru

²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Аннотация на английском языке

Keywords: arterial hypertension; nitric oxide; inducible nitric oxide synthase; angiotensin-converting enzyme; insertion-deletion polymorphism of ACE genes; aldosterone synthase; CYP11B2 gene

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (0218-2019-0077).

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 Dulldurga:

а – 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 ССЫЛОК В СПИСКАХ ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Литература:

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.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 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. Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry. Moscow: Mir Publ.; 1970. P. 348–350. (In Russ.)

Patrushev L. I. Gene expression. Moscow: Nauka Publ.; 2000. 830 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta Publ.; 2020. 448 p. (In Russ.)

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. N. Y., San Francisco: Acad. Press; 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Литература:

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журнал общей биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

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.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia // Entomologica Fennica. 2009. Vol. 20, no. 1. P. 4–8. doi: 10.33338/ef.84453

References:

Viktorov G. A. Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera. *Biology Bulletin Reviews*. 1970;31(2):247–255. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the Solovetsky archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russ. entomol. obshchestva = Proceed. Russ. Entomol. Soc.* 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978;12(4):507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia. *Entomologica Fennica*. 2009;20(1):4–8. doi: 10.33338/ef.84453

Ссылки на материалы конференций

Литература:

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. 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. (In Russ.)

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Литература:

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. ... д-ра хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1985. 23 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. 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. (In Russ.)

Ссылки на патенты

Литература:

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат / Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optoelectronic apparatus. Russian patent No. 2122745. 1998. Bull. No. 33. (In Russ.)

Ссылки на архивные материалы

Литература:

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. Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924. *OR RNB*. F. 41. St. un. 45. L. 1–10. (In Russ.)

Ссылки на интернет-ресурсы

Литература:

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: 25.11.2006).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services. *Elektron. b-ki = Digital library*. 2003;6(1). (In Russ.) URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

TABLE OF CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES

S. V. Levin. SUBSTANTIATION OF AN ENHANCED TECHNOLOGY FOR CREATING SCOTS PINE GRAFT SEED ORCHARDS	5
V. M. Prokopyuk, B. V. Raevsky. THE CURRENT STATE OF THE CONIFER SPECIES SELECTIVE BREEDING NETWORK IN THE REPUBLIC OF KARELIA	22
A. V. Kikeeva, E. V. Novichonok, V. A. Kharitonov, A. M. Kryshen'. FEATURES OF THE ROOT SYSTEM DEVELOPMENT IN <i>PICEA ABIES</i> (L.) H.KARST. SEEDLINGS PLANTED UNDER SHELTERWOOD IN A MOIST BILBERRY SPRUCE FOREST DEPENDING ON SOIL PREPARATION METHODS	28
N. A. Makeeva, O. A. Neverova. THE DYNAMICS OF BIOLOGICAL ACTIVITY IN TECHNOSOLS AROUND CROWN PERIMETERS OF WOODY PLANTS ON COAL MINE WASTE PILES	42
A. S. Petukhov, T. A. Kremleva, G. A. Petukhova, N. A. Khritokhin. HEAVY METAL ACCUMULATION AND MIGRATION IN SOILS AND PLANTS UNDER CONTAMINATION IN URBAN ENVIRONMENTS	53
E. V. Ivanter, E. A. Moiseeva. FUR STRUCTURE, THERMAL PROTECTIVE PROPERTIES, AND MOULTING IN THE EUROPEAN MOLE (<i>TALPA EUROPAEA</i> L.)	67
A. P. Novoselov, V. A. Lukina, N. Yu. Matveev, A. D. Matveeva. BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE FISH FAUNA IN THE SEVERNAYA DVINA ESTUARINE AREA	82
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	97
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	98

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 3, 2022

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 8 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций¹²
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюркланд

Подписано в печать 24.05.2022. Дата выхода 31.05.2022. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 11,2. Усл. печ. л. 12,2.
Тираж 100 экз. Заказ 720. 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