

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»



ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 3, 2024

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2024

Главный редактор

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

Редакционный совет

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

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; В. А. ИЛЮХА, 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», 2024

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2024

© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2024

© Институт леса КарНЦ РАН, 2024

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences



TRANSACTIONS

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

No. 3, 2024

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2024

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.; V. A. ILYUKHA, 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.); 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, 2024
© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024
© Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024

УДК 551.794 + 630*182.1 (470.53)

ДИНАМИКА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ ВЕРХНЕГО ПРИКАМЬЯ В ГОЛОЦЕНЕ ПО МАТЕРИАЛАМ ИЗУЧЕНИЯ БОЛОТ

Е. Г. Лаптева^{1,2*}, С. С. Трофимова¹, Н. Е. Зарецкая^{3,4},
Е. Л. Лычагина^{2,5}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН (ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, Россия, 620144), *lapteva@ipae.uran.ru

² Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет (ул. Сибирская, 24, Пермь, Россия, 614990)

³ Институт географии РАН (Старомонетный пер., 29, Москва, Россия, 119017)

⁴ Геологический институт РАН (Пыжевский пер., 7, Москва, Россия, 119017)

⁵ Пермский государственный национальный исследовательский университет (ул. Букирева, 15, Пермь, Россия, 614990)

Обобщены результаты многолетних комплексных исследований болотных и аллювиальных отложений Верхнего Прикамья (Пермский край), для изучения которых применялись палеоэкологические (палинологический и карпологический), радиоуглеродный и археологический методы. На основе полученных данных восстановлена история изменения природной среды района исследования за 10,6 тыс. лет. Установлено, что с раннего голоцена и до современности территорию района исследования покрывали преимущественно таежные мелколиственные, светло- и темнохвойные леса, но в среднем голоцене их господство прерывалось распространением хвойно-широколиственных лесов. Влияние хозяйственной деятельности древних человеческих обществ на природную среду Верхнего Прикамья (сведение хвойных лесов, пастбищная активность и земледелие) прослеживается за последние 4 тыс. лет.

Ключевые слова: болотные отложения; динамика растительности; радиоуглеродный, спорово-пыльцевой и карпологический анализы; археология; голоцен; Пермский край

Для цитирования: Лаптева Е. Г., Трофимова С. С., Зарецкая Н. Е., Лычагина Е. Л. Динамика природной среды Верхнего Прикамья в голоцене по материалам изучения болот // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 5–19. doi: 10.17076/eco1821

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований (корреляция данных) осуществлялось частично за счет гранта РФФИ № 23-68-10023 (<https://rscf.ru/project/23-68-10023/>); радиоуглеродное датирование проводилось в рамках госзаданий Института географии РАН и Геологического института РАН.

E. G. Lapteva^{1,2*}, S. S. Trofimova¹, N. E. Zaretskaya^{3,4}, E. L. Lychagina^{2,5}. HOLOCENE PALAEOENVIRONMENTAL DYNAMICS OF THE UPPER KAMA REGION (PEAT BOGS CASE STUDY)

¹ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (202 8th Marta St., 620144 Yekaterinburg, Russia), *lapteva@ipae.uran.ru

² Perm State Humanitarian Pedagogical University (24 Sibirskaya St., 614990 Perm, Russia)

³ Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (29 Staromonetny Pereulok, 119017 Moscow, Russia)

⁴ Geological Institute, Russian Academy of Sciences (7 Pyzhevskiy Pereulok, 119017 Moscow, Russia)

⁵ Perm State University (15 Bukireva St., 614990 Perm, Russia)

This paper summarizes the results of long comprehensive studies of peat bog and ox-bow lake deposits of the Upper Kama (Perm Krai). Palaeoecological (pollen and plant macrofossil), radiocarbon and archaeological methods were applied, and the 10.6 ka long palaeoenvironmental history was reconstructed. The results show that boreal small-leaved, light and dark coniferous forests predominated in the study area from the Early Holocene to the present, their dominance interrupted in the Middle Holocene by the spread of mixed coniferous-broad-leaved forests. The impact of ancient human activities on the Upper Kama natural environment (deforestation, pasturing, and agriculture) can be traced over the last four thousand years.

Keywords: peat bog deposits; vegetation dynamics; radiocarbon dating; pollen and plant macrofossil analyses; archaeology; Holocene; Perm Krai

For citation: Lapteva E. G., Trofimova S. S., Zaretskaya N. E., Lychagina E. L. Holocene palaeoenvironmental dynamics of the Upper Kama Region (peat bogs case study). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 5–19. doi: 10.17076/eco1821

Funding. The study (data correlation) was funded from the Russian Science Foundation, project #23-68-10023 (<https://rscf.ru/project/23-68-10023/>); radiocarbon dating was carried out within the framework of state assignments to the Institute of Geography and the Geological Institute, Russian Academy of Sciences.

Введение

Верхнее Прикамье располагается на севере Пермского края и относится к Верхне-Камскому торфяно-болотному району [Тюремнов, 1976], где основные болота приурочены к долинам р. Камы и ее притоков (рис. 1). Уникальность данного района обуславливается как пересечением ареалов ряда европейских (*Picea abies* (L.) H. Karst., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall.) и сибирских (*Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour) видов, формирующих сообщества средней и южной тайги [Овеснов, 1997], так и активным освоением территории древними обществами в прошлые исторические эпохи, что подтверждается существованием более 100 археологических памятников от мезолита до средневековья [Крыласова и др., 2014; Лычагина и др., 2021 и др.].

Палеоэкологическая изученность этого района довольно слабая, хотя исследования по истории формирования природной среды Верхнего Прикамья начались еще в первой половине XX века (детальный обзор представлен в [Мехоношина и др., 2022]). В последнее

десятилетие большим коллективом специалистов проводятся комплексные междисциплинарные исследования озерно-болотных отложений долины р. Камы, в том числе с привлечением палеоэкологических методов – спорово-пыльцевого и карпологического анализов [Лapteva и др., 2017; Трофимова и др., 2019; Зарецкая и др., 2020; Лычагина и др., 2021; Демаков и др., 2023; Lapteva et al., 2023].

В представленной работе обобщены основные результаты десятилетних палеоэкологических исследований на территории Верхнего Прикамья, которые позволили реконструировать последовательные смены основных лесных формаций и выявить археоботанические свидетельства влияния хозяйственной деятельности древних человеческих обществ на окружающую растительность в разные этапы освоения и заселения этой территории в течение голоцена.

Район исследования

Район палеоэкологических исследований включает территорию бассейна Верхней Камы от п. Гайны до г. Березники, где можно выделить

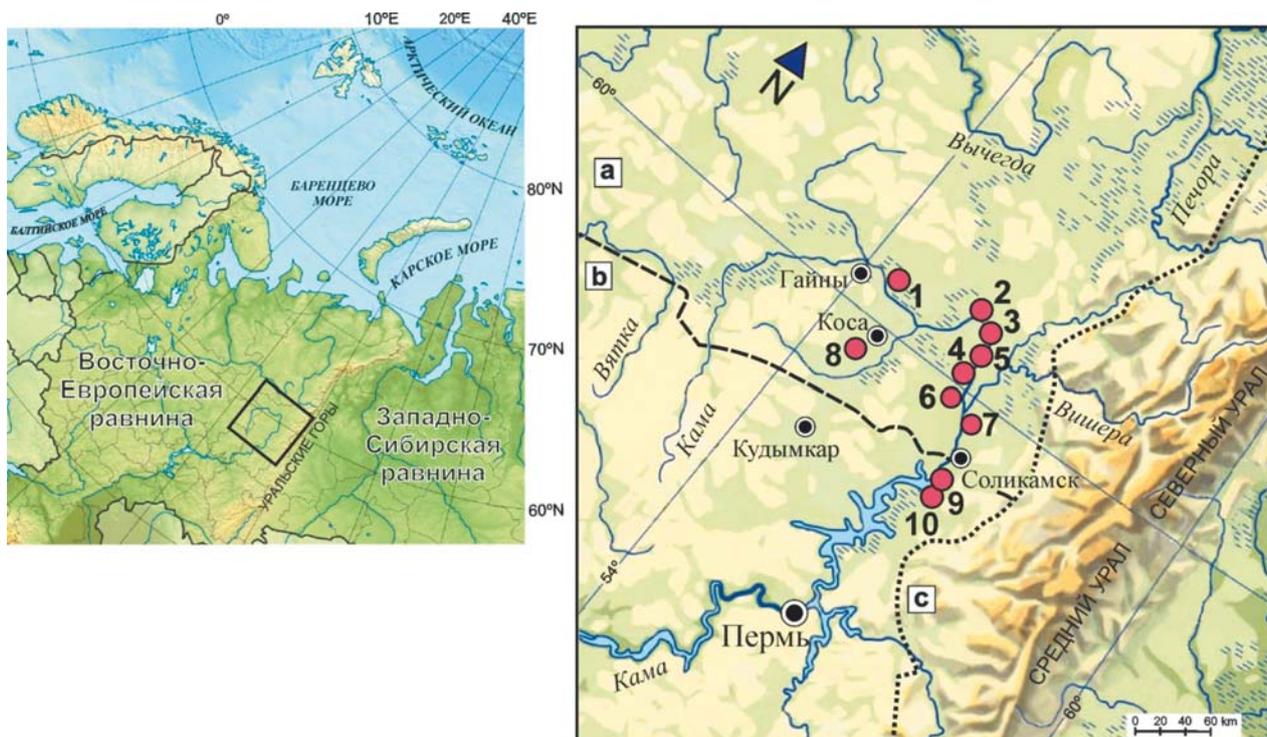


Рис. 1. Район исследования.

● – разрезы, изученные авторами: 1–7 – р. Кама [по: Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023]; 8 – р. Коса [по: Демаков и др., 2023]; 9 – скв. Андреевская [по: Зарецкая и др., 2020]; 10 – Дедюхинский болотный массив [по: Лаптева и др., 2017; Трофимова и др., 2019]. Прерывистая линия – граница между средней (а) и южной (б) тайгой; пунктирная линия – граница горных лесов (с)

Fig. 1. Study area.

● – studied sections: 1–7 – Kama River [after: Lychagina et al., 2021; Lapteva et al., 2023]; 8 – Kosa River [after: Demakov et al., 2023]; 9 – Andreevskaya borehole [after: Zaretskaya et al., 2020]; 10 – Dedyukhinskii wetland [after: Lapteva et al., 2017; Trofimova et al., 2019]. Dashed line marks the boundary between the middle (a) and southern (b) taiga; dotted line marks the boundary of mountain forests (c)

три ключевых участка (рис. 1). Первый – Чашкинский геoarхеологический комплекс в районе Чашкинского озера, расположенного между крупными городами Соликамском и Березниках. Озеро представляет собой систему проточных старичных озер с расположенными между ними и основным руслом р. Камы Дедюхинским и Соликамским пойменными болотными массивами, торфяные отложения которых были апробированы для палеоботанического изучения [Лаптева и др., 2017; Зарецкая и др., 2020]. На берегах озера обнаружено около 20 археологических памятников от эпохи камня (мезолит, VIII–VII тыс. до н. э.) до эпохи Средневековья (VIII–XIV вв.) [Крыласова и др., 2014].

Этот ключевой участок располагается вблизи границы средне- и южнотаежных пихтово-еловых лесов [Овеснов, 1997], в древостое которых господствуют ель (*Picea obovata*) и пихта (*Abies sibirica*) с участием сосен (*Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica*) и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.). Березы (*Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.) и ольха

(*Alnus incana* (L.) Moench.) формируют мелколиственные леса, в том числе по берегам рек и озер, по краям сфагновых болот, и как примесь встречаются в темнохвойных формациях. В подлеске произрастает липа (*Tilia cordata*), а по речным долинам нередко попадаются вязы (*Ulmus laevis* и *U. glabra* Huds.). Для травяно-кустарничкового яруса характерно сосуществование бореальных и неморальных видов. Моховой покров малой мощности, не сплошной. В настоящее время в районе Чашкинского озера широко распространены вторичные сосново-елово-березовые леса.

Второй ключевой участок охватывает долину р. Камы от устья р. Весляны до п. Тюлькино в пределах Гайнского, Косинского, Чердынского и Соликамского районов Пермского края (см. рис. 1). На всем его протяжении апробированы озерно-болотные отложения при изучении естественных обнажений в долине реки [Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023] и выявлено 100 памятников от эпохи камня до Средневековья [Демаков, 2019; Лычагина и др., 2021].

Третий участок – Косинский микрорегион – расположен в окрестностях современного п. Кордон Косинского муниципального округа в месте слияния рек Лолога и Косы, последняя из которых является крупнейшим правым притоком р. Камы (см. рис. 1). В этом месте расположены Косинские мезолитические стоянки [Лычагина и др., 2023]. В заболоченной ложбине в месте слияния рек апробированы болотные отложения для палеоботанического исследования.

Второй и третий участки находятся в подзоне средней тайги [Овеснов, 1997]. Для района характерны еловые (*Picea obovata*) с сосной сибирской и пихтой и сосновые (*Pinus sylvestris*) леса. В виде единичной примеси встречаются березы (*Betula pendula* и *B. pubescens*), лиственница сибирская и осина. Кустарниковый ярус отсутствует или развит очень слабо. Единично присутствуют *Frangula alnus* Mill., *Juniperus communis* L., *Padus avium* Mill., *Ribes nigrum* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Sorbus aucuparia* L., виды *Lonicera* и *Salix*. Иногда встречается карликовая березка (*Betula nana* L.). Травяно-кустарниковый ярус развит достаточно хорошо, в нем неморальные элементы почти полностью отсутствуют. Доминируют гипоарктические кустарнички (*Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и др.). Часто встречаются виды злаков, осок, разнотравья, папоротников и плаунов. Мхи (*Bryales* и *Sphagnum*) и лишайники в напочвенном ярусе представлены практически в равном соотношении. В пойме р. Камы и наиболее крупных ее притоков довольно узкой полосой тянутся заросли ивы (*Salix viminalis* L., *S. gmelinii* Pall., *S. triandra* L., *S. acutifolia* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb. и др.) и ольхи серой с примесью березы и ели. Иногда отмечаются *Frangula alnus* и *Rosa acicularis*. В травяном ярусе обильно мезофильное разнотравье. На болотах очень разреженный древостой из *Pinus sylvestris*. Нередко имеется подлесок из *Betula humilis* Shrank и видов рода *Salix*. В травяно-кустарниковом ярусе обильны кустарнички, в том числе *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, и разнообразные водно-болотные растения. В моховом покрове господствуют виды рода *Sphagnum*, на кочках – зеленые мхи.

Климат Верхнего Прикамья умеренно-континентальный, с теплым летом и продолжительной холодной и снежной зимой. Вблизи г. Березники проходят изотермы января –16 °С и июля +17,5 °С. Средняя температура января изменяется в пределах –16...–17 °С,

июля – +17...+18 °С. В год выпадает около 600–700 мм осадков [Атлас..., 2012].

Методы и подходы

Для реконструкции природных ландшафтов и растительных сообществ, отражающих условия, в которых существовали поселения древних людей Верхнего Прикамья, проведены палинологические и карпологические исследования с привлечением данных радиоуглеродного анализа. Посредством ручного бурения с помощью бурового оборудования Eijelkamp апробированы керны болотных отложений в пределах Чашкинского и Косинского микрорегионов [Лаптева и др., 2017; Трофимова и др., 2019; Зарецкая и др., 2020; Демаков и др., 2023] и разрезы отложений в местах естественных обнажений в долине р. Камы [Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023].

Лабораторная обработка и аналитическое изучение палинологических и карпологических образцов были проведены с применением стандартных методик [Никитин, 1969; Чернова, 2004]. Обработка полученных результатов и их графическое представление выполнены в программах TILIA [Grimm, 2011] и POLPAL [Nalepka, Walanus, 2003]. Латинские названия таксонов микро- и макроостатков растений приведены в соответствии с Международным указателем научных названий растений (International Plant Names Index, <https://www.ipni.org/>), для ряда таксонов, например для рода *Betula*, указаны ранее употребляемые синонимы. Типы растительности по результатам спорово-пыльцевого анализа выделены на основе метода биомизации, разработанного при моделировании растительности и климата Земли на основе биомной концепции [Prentice, 1996]. Суть метода заключается в том, что при реконструкции палеорастительности используется не отдельный палинотаксон, а принадлежащая определенному функциональному типу растительности группа таксонов, которые объединяются в биомы.

По отношению суммы пыльцы широколиственных пород к сумме хвойных в полученных спорово-пыльцевых спектрах был рассчитан «температурный индекс» (индекс Br/Co) [Sun, Feng, 2013], который в общем виде показывает тенденцию изменения теплообеспеченности с раннего голоцена до современности.

Возраст изученных отложений установлен посредством радиоуглеродного анализа на основе массива из 30 радиоуглеродных дат. Для ряда болотных кернов и разрезов старичных отложений получена серия дат в хронологической

последовательности, на основе калиброванных значений которых были построены глубинно-возрастные модели накопления отложений. В данной работе приводится лишь калиброванный возраст, подробная информация о полученной серии радиоуглеродных дат по отложениям Верхнего Прикамья представлена в работах [Зарецкая, Чернов, 2014; Лаптева и др., 2017; Зарецкая и др., 2020; Демаков и др., 2023; Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023 и др.]. Для определения хронологии изменений природной среды применялась схема периодизации голоцена, утвержденная Международным союзом геологических наук (International Union of Geological Sciences) [Walker et al., 2018].

Результаты и обсуждение

При изучении 17 разрезов/керна болотных и старичных отложений (рис. 1) получены: 1) радиоуглеродные даты, маркирующие начало торфообразования и возрастные границы фаз сукцессии биоценозов, 2) детальные палинологические летописи, отражающие региональную динамику растительности, 3) локальные комплексы макроостатков, характеризующие изменения пойменной, прибрежно-водной и болотной растительности в отдельные возрастные интервалы.

Особенности локальных палеофлор. На территории современной северной границы подзоны южной тайги Верхнего Прикамья получены локальные комплексы макроостатков растений из пяти кернов торфяных отложений Дедюхинского и Соликамского болотных массивов бассейна р. Камы [Трофимова и др., 2019]. С территории современной средней тайги из кернов болотных отложений заполнений ложбин и палеорусел в долинах рек Косы и Лолога в правобережной части бассейна Верхней Камы и старичных отложений разрезов береговых обнажений р. Камы получены 11 локальных комплексов в соответствии с радиоуглеродными датами в пределах временных интервалов от раннего до позднего голоцена [Демаков и др., 2023; Lapteva et al., 2023]. Сводные карпограммы полученных палеофлор для отдельных возрастных интервалов представлены на рис. 2.

В составе локальных палеофлор определены макроостатки основных лесообразующих пород – ели (*Picea obovata*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), пихты (*Abies sibirica*) и березы (*Betula* sect. *Betula* = *B.* sect. *Albae*). Макроостатки широколиственных пород не обнаружены, но найдены остатки калины

(*Viburnum opulus* L.), черемухи (*Padus racemosa* L.), рябины (*Sorbus aucuparia*), которые появляются в палеофлорах в период распространения широколиственных пород и являются их видами-спутниками в хвойно-широколиственных лесах. Видовой состав травянистого яруса соответствует современной флоре района исследований [Овеснов, 1997], наиболее полно представлены болотная (*Comarum palustre* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Carex vesicaria* L. и др.), прибрежно-водная (Alismataceae, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. и др.) и луговая (*Filipendula ulmaria* L., *Rubus saxatilis* L. и др.) эколого-ценотические группы (рис. 2).

Особенности спорово-пыльцевых спектров. Для современной северной границы подзоны южной тайги Верхнего Прикамья наиболее полные палинологические записи получены из шести кернов торфяных отложений Дедюхинского [Лаптева и др., 2017] и Соликамского [Зарецкая и др., 2020] болотных массивов (рис. 1). Для подзоны средней тайги получены три детальные палинологические записи из старичных отложений в разрезах береговых обнажений верхнего течения р. Камы [Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023]. Дополнительно из четырех кернов болотных отложений заполнений ложбин и палеорусел в долинах рек Косы и Лолога в правобережной части бассейна Верхней Камы и старичных отложений четырех разрезов береговых обнажений р. Камы получены единичные палиноспектры в соответствии с радиоуглеродными датами в пределах временных интервалов от раннего до позднего голоцена [Демаков и др., 2023; Lapteva et al., 2023]. Синхронизированные по возрасту отложений палиноспектры представлены в виде региональных компилированных палинологических летописей (рис. 3), которые позволяют охарактеризовать изменения природной среды за последние 10,6 тыс. лет.

Во всех полученных палиноспектрах преобладает пыльца древесных растений, составляя 75–95 % от общей суммы пыльцевых зерен наземных растений. Основной фон составляет пыльца светлохвойных (*Pinus sylvestris*-type и *Larix*), темнохвойных (*Picea*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*-type), мелколиственных (*Betula* sect. *Betula* и *Alnus*) и широколиственных (*Ulmus*, *Quercus robur* L., *Tilia cordata*) пород, соотношение которых отражает изменения в составе древостоя лесов. Содержание пыльцевых зерен кустарников (*Salix*, *Betula* sect. *Apterocaryon* = *B.* sect. *Nanae*, *Viburnum*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana*) и травянистых растений небольшое.

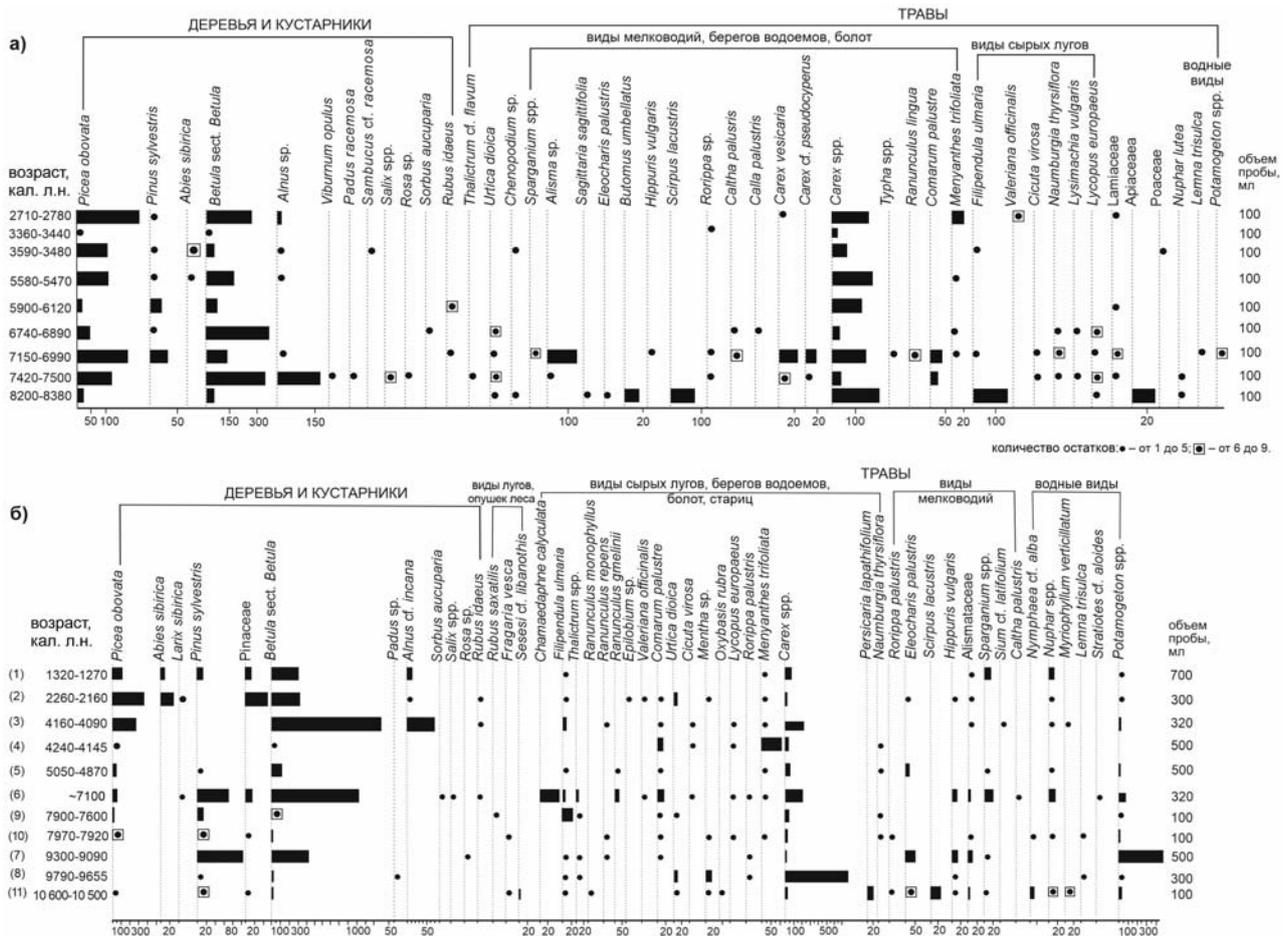


Рис. 2. Таксономический состав растительных макроостатков:

а) из ядер торфяных отложений Чашкинского геонархеологического района; б) из береговых обнажений со старичными отложениями: (1) – Амбор; (2) – Кушмангорт; (3) – Тюлькино; (4–7) – Леваты; (8) – Керчевский; (9–11) – из ядер торфяных отложений Косинского района

Fig. 2. Taxonomic composition of plant macrofossils:

а) from cores of peat deposits of the Chashkinskiy geoaerchaeological area; б) from river outcrops with oxbow lake deposits: (1) – Ambor; (2) – Kushmangort; (3) – Tyulkiно; (4–7) – Levaty; (8) – Kerchevsky; (9–11) – from cores of peat deposits in the Kosinsky District

В изученных разрезах северной части Верхнего Прикамья наименьшее содержание пыльцы ели (*Picea* – 5–15 %) при обилии сосны (*Pinus sylvestris*-type) и березы (*Betula* sect. *Betula*) отмечается в палиноспектрах, датированных ранним голоценом в интервале 10,6–8,7 тыс. кал. л. н. Максимальная доля пыльцы ели (более 50 %) при минимальном содержании светлохвойных пород (*Pinus sylvestris*-type – менее 20 %) отмечается в интервале 4,5–3,5 тыс. кал. л. н. на границе среднего и позднего голоцена. В большинстве палиноспектров из торфа Дедюхинского и Соликамского болотных массивов южной части Верхнего Прикамья выявлены лишь небольшие флуктуации обилия пыльцы древесных пород, отражающие кратковременные

сукцессионные изменения в соотношении темно- и светлохвойных и мелколиственных пород в древостое лесов. Практически синхронно около 1,8–1,7 тыс. кал. л. н. в изученных разрезах фиксируется увеличение доли пыльцы светлохвойных пород.

Первые пыльцевые зерна широколиственных пород (группа *Quercetum mixtum*) появляются в палиноспектрах раннеголоценового возраста, приблизительно 9,0–8,7 тыс. кал. л. н. Рациональная граница, соответствующая началу последовательного подъема кривой суммарного содержания пыльцы группы *Quercetum mixtum*, фиксируется около 7,2–7,1 тыс. кал. л. н. Наибольшее суммарное содержание пыльцы широколиственных пород (5–10 %) отмечается в интервале 6,0–3,2 тыс. кал. л. н.,

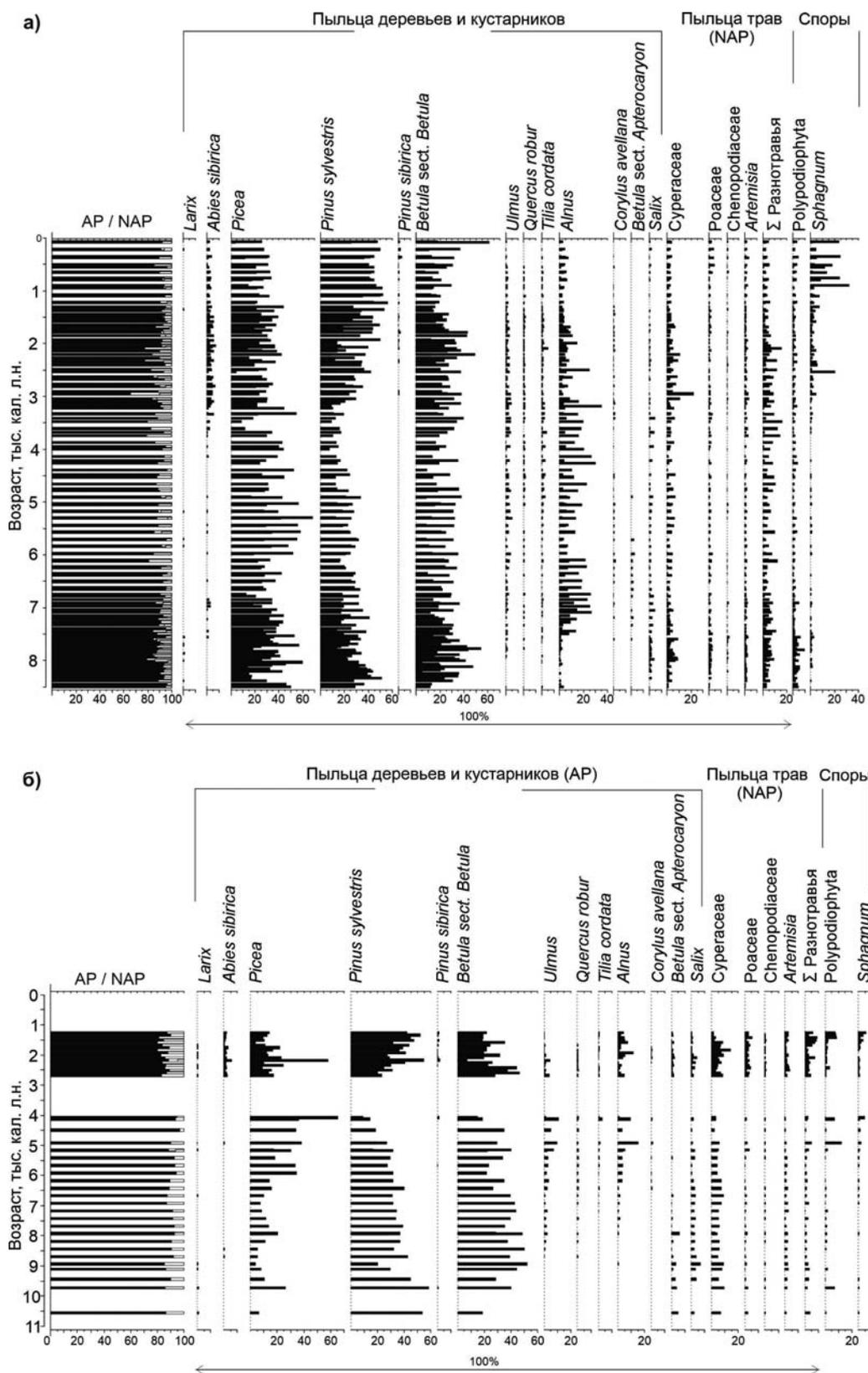


Рис. 3. Среднее содержание пыльцы ведущих таксонов: а) в болотных отложениях Чашкинского геоархеологического района в пределах южной тайги; б) в отложениях, слагающих пойму р. Камы, и болотных отложениях р. Косы в пределах средней тайги

Fig. 3. Average pollen content of main taxa: а) in bog sediments of the Chashkinskiy geoarchaeological area within the southern taiga; б) in floodplain sediments of the Kama River and bog sediments of the Kosa River within the middle taiga

а далее, в течение позднего голоцена, наблюдается постепенное снижение ее доли до единичной встречаемости в современности. Пыльца ольхи (*Alnus*), подобно широколиственным породам, появляется в раннем голоцене, но рациональная граница фиксируется около 7,5 тыс. кал. л. н. Среднее содержание пыльцевых зерен ольхи колеблется в пределах 10–15 %.

В палиноспектрах изученных разрезов последовательный подъем кривой содержания пыльцы пихты (*Abies sibirica*) регистрируется практически синхронно в разрезах лишь в позднем голоцене, около 3,5 тыс. кал. л. н. Однако ее единичные пыльцевые зерна отмечены в некоторых палиноспектрах среднеголоценового возраста. Доля пыльцы кустарниковых берез (*Betula* sect. *Apterocaryon*) наибольшая в раннеголоценовых палиноспектрах из разрезов северной части Верхнего Прикамья.

Индекс теплообеспеченности и биомная реконструкция. Результаты биомизации показали существенные изменения в соотношении биомов тайги (TAIGA) и смешанных хвойно-широколиственных лесов (COMX) в течение последних 10,6 кал. л. н. Как показано на рис. 4, преобладание веса таежного биома фиксируется в интервале от 10,6 до 8,7 тыс. кал. л. н. и после 1,7 тыс. кал. л. н., а наибольшие балловые значения биома смешанных хвойно-широколиственных лесов отмечаются для интервала 7,0–1,7 тыс. кал. л. н.

Рассчитанный «температурный» индекс отражает увеличение теплообеспеченности в среднем голоцене по сравнению с ранним: начиная с 7,5 тыс. л. н. наблюдается его постепенное возрастание (см. рис. 4). Наибольшее значение индекса Vg/Co фиксируется в интервалах 6–4,5 и 4–3,5 тыс. кал. л. н. и свидетельствует о более теплых условиях, способствовавших распространению и произрастанию широколиственных пород. В интервале 4,5–4 тыс. кал. л. н. отмечается снижение индекса, что, возможно, отражает проявление глобального похолодания, т. н. «событие 4200» [Борисова, 2014]. После 3,5 тыс. кал. л. н. постепенное уменьшение температурного индекса отражает общий тренд похолодания в позднем голоцене.

Фазы развития лесной растительности в голоцене. Комплексные палеоботанические данные позволяют выделить три фазы развития лесной растительности Верхнего Прикамья в голоцене (см. рис. 4). Первая фаза связана с существованием среднетаежных лесов в раннем голоцене в интервале 10,6–7,5 тыс. кал. л. н. Древостой формировали светлохвойные (*Pinus sylvestris* и *Larix*), мелколиственные

(*Betula* sect. *Betula*) и темнохвойные (*Picea*) породы с подлеском из кустарниковых берез (*Betula* sect. *Apterocaryon*). Кустарниковые березы также были распространены в таежных лесах территорий, прилегающих к Верхнему Прикамью, о чем свидетельствуют данные из разрезов Вятско-Камского водораздела [Прокашев и др., 2003; Назаров и др., 2020] и бассейна р. Вычегды [Андреичева и др., 2015]. В финале раннего голоцена роль ели в древостое лесов на юге Верхнего Прикамья была выше, чем на севере [Зарецкая и др., 2020]. Широколиственные породы не произрастали на территории Верхнего Прикамья в раннем голоцене. Встречающиеся единичные пыльцевые зерна группы *Quercetum mixtum* в палиноспектрах этого возраста могут лишь указывать на приближение северо-восточной границы ареала широколиственных пород к территории Верхнего Прикамья. Это, скорее всего, является отражением начала распространения термофильных древесных пород по территории Восточно-Европейской равнины в бореальном периоде [Новенко, 2020]. Принимая во внимание сходство раннеголоценовой палеофлоры с современной флорой района исследования, можно говорить о близости климатических условий второй половины раннего голоцена к современным условиям северной части Верхнего Прикамья, где в настоящее время среднемесячная температура января составляет –16...–17 °С, июля – +17...+18 °С [Атлас..., 2012].

Вторая фаза связана с проникновением широколиственных пород на территорию Верхнего Прикамья в начале среднего голоцена. Стали формироваться южнотаежные леса, которые затем замещались хвойно-широколиственными лесами с 7,5 тыс. кал. л. н. на юге и с 6,8 тыс. кал. л. н. на севере района исследования. Максимальное распространение хвойно-широколиственных липово-вязово-еловых лесов с участием березы и сосны на севере Верхнего Прикамья связано с позднеатлантическим термическим максимумом (6,8–5,1 тыс. кал. л. н.), а к 4,1 тыс. кал. л. н. в результате сокращения роли широколиственных пород в древостое большую площадь заняли еловые леса южнотаежного типа. В южной части территории липово-вязово-еловые леса распространились с 7,5 тыс. кал. л. н. и сохранялись до середины позднего голоцена, примерно до 2,8 тыс. кал. л. н., а их расцвет связан в основном со среднесуббореальным термическим максимумом в интервале ~4,7–3,4 тыс. кал. л. н. [Ляптева и др., 2017; Зарецкая и др., 2020]. Сложно оценить роль дуба

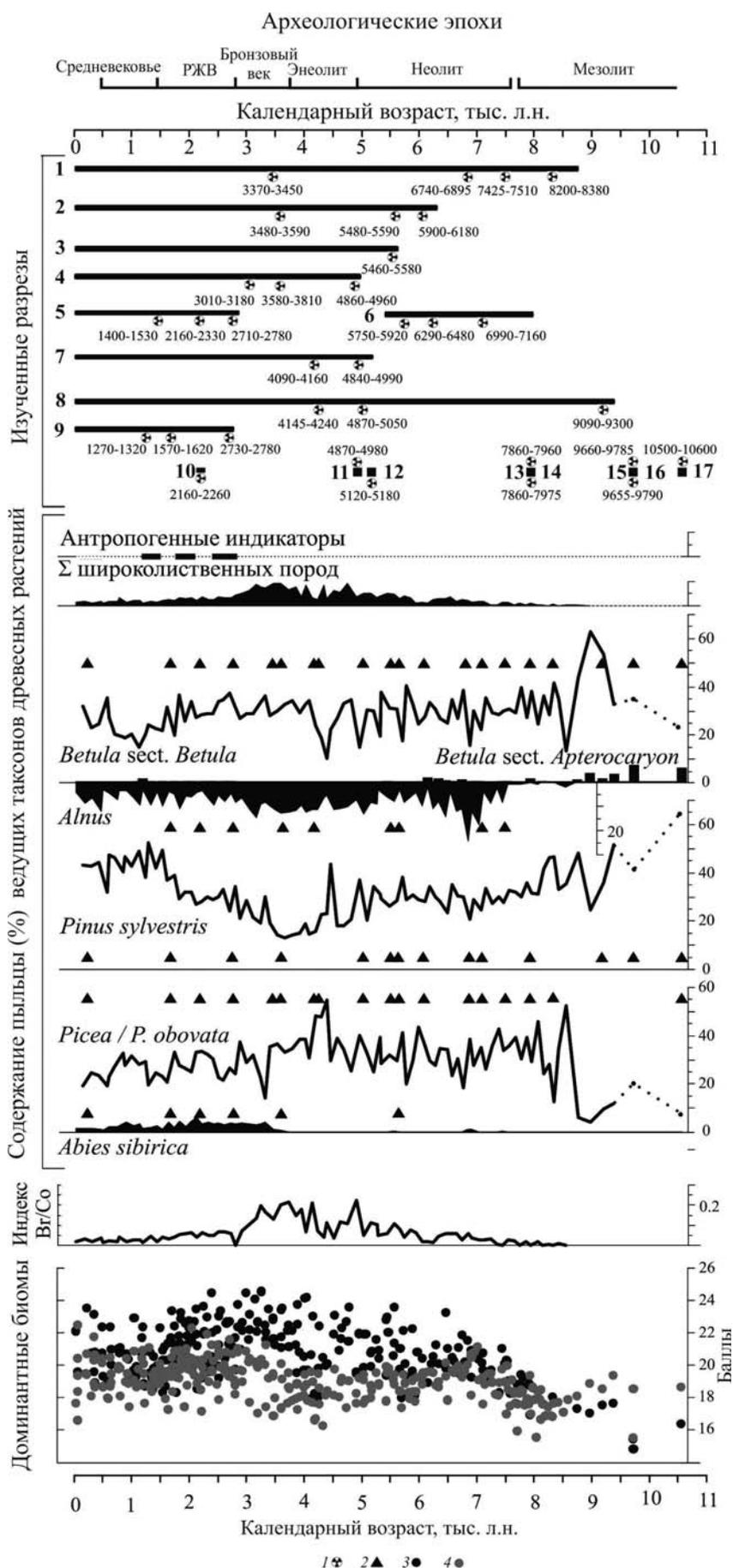


Рис. 4. Корреляция результатов палеоэкологических исследований болотных и пойменных отложений Верхнего Прикамья.

Разрезы: **1** – скв. Андреевская [по: Зарецкая и др., 2020]; **2–6** – Дedyukhinskii болотный массив [по: Лаптева и др., 2017; Трофимова и др., 2019], **7–12, 16** – р. Кама [по: Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023]; **13–15, 17** – р. Коса [по: Демаков и др., 2023]. **1** – радиоуглеродные даты, кал. л.н.; **2** – находки макроостатков древесных растений; **3** – биом смешанных хвойно-широколиственных лесов; **4** – биом тайги. *Процентное содержание пыльцы таксонов рассчитано от суммы пыльцы деревьев и кустарников, принятой за 100 %

Fig. 4. Correlation of palaeoecological studies results of boggy and floodplain deposits in the Upper Kama region.

Sections: **1** – Andreevskaya borehole [after: Zaretskaya et al., 2020]; **2–6** – Dedyukhinskii wetland [after: Lapteva et al., 2017; Trofimova et al., 2019], **7–12, 16** – Kama River [after: Lychagina et al., 2021; Lapteva et al., 2023]; **13–15, 17** – Kosa River [after: Demakov et al., 2023]. **1** – calibrated radiocarbon dates, cal. B.P.; **2** – finds of woody plant macrofossils; **3** – mixed coniferous-broad-leaved forests; **4** – taiga. *The pollen percentages were calculated from the sum of arboreal pollen, taken as 100 %

в составе хвойно-широколиственных лесов, так как обилие его пыльцы незначительное и не образует непрерывную кривую на диаграммах. В подлеске хвойно-широколиственных лесов встречались калина, черемуха, рябина. Выявленные этапы большого участия неморальных элементов в составе лесов Верхнего Прикамья совпадают со временем широкого распространения широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине [Прокашев и др., 2003; Андреичева и др., 2015; Новенко, 2020].

В настоящее время подобные подтаежные хвойно-широколиственные леса, древостой которых формируют ель, сосна обыкновенная, липа, вяз, дуб и клен, распространены преимущественно южнее 58° с. ш., где средняя температура января, июля и года не ниже -15...-14, +18...+19 и +2...+3 °С соответственно [Атлас..., 2012]. Согласно ранее выполненным палеоклиматическим реконструкциям [Величко и др., 2009], в оптимум голоцена на территории Верхнего Прикамья отклонения от современных температурных значений составляли не менее 2–3 °С для холодного и 1–2 °С для теплого времени года. Среднегодовая температура превышала современное значение примерно на 2 °С. Такое увеличение теплообеспеченности было оптимальным для произрастания термофильных пород, включая дуб, нижний температурный предел возможного распространения которого соответствует среднегодовой температуре воздуха не ниже 2 °С [Лосицкий, 1981].

Третья фаза связана с распространением пихты на территории Верхнего Прикамья в позднем голоцене примерно с 3,4 тыс. кал. л. н. Следует отметить, что увеличение доли пыльцы пихты синхронно появлению макроостатков *Abies sibirica*. В это время на юге сократилась роль широколиственных пород в древостое и стали формироваться южнотаежные пихтово-еловые леса с участием липы и вяза, как следствие позднезуббореального похолодания в интервале 3,4–2,6 тыс. кал. л. н. [Лаптева и др., 2017; Зарецкая и др., 2020]. На севере неморальные элементы полностью выпали из состава древостоя лесов и распространились среднетаежные пихтово-еловые леса [Лычагина и др., 2021; Lapteva et al., 2023]. О распространении пихты лишь в позднем голоцене на территории Восточно-Европейской равнины также свидетельствуют палинологические данные с прилегающих к Верхнему Прикамью территорий [Прокашев и др., 2003; Shumilovskikh et al., 2020, 2021]. Около 1,7 тыс. кал. л. н. на территории Верхнего Прикамья светлохвойные формации стали расширять свои площади

повсеместно, на что указывает постепенное увеличение доли пыльцы сосны обыкновенной в палиносpectрах практически всех разрезов соответствующего времени.

Археоботанические свидетельства антропогенной трансформации лесов Верхнего Прикамья. Заселение территории Верхнего Прикамья было связано с освоением берегов реки Камы, что подтверждается наличием археологических памятников от эпохи мезолита до Средневековья [Лычагина и др., 2021]. Следует отметить, что некоторые из известных к настоящему времени археологических памятников разных эпох располагаются в непосредственной близости к изученным разрезам. Следовательно, полученные палеоархивы могут содержать информацию о влиянии хозяйственной деятельности населения разных эпох на растительность. Наши палинологические данные были проанализированы на наличие в них индикаторов антропогенного воздействия [Носова и др., 2014], включая изменение соотношения пыльцы хвойных растений (*Abies sibirica*, *Picea* и *Pinus sylvestris*-type) и березы (*Betula* sect. *Betula*); обилие пыльцы потенциальных сорняков (апофитов), в том числе видов рудеральных местообитаний (в нашем случае *Chenopodiaceae* и *Artemisia*) и пастбищ (виды лугового разнотравья – *Poaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*); наличие пыльцы культурных растений и сорняков-индикаторов пашенного земледелия.

Влияние на растительность населения каменного века (10,5–6,5 тыс. кал. л. н.) – камской культуры (вторая половина IX – вторая половина VII тыс. до н. э.) мезолита и камской (вторая половина VI – V тыс. до н. э.) и волгокамской (середина VI – середина V тыс. до н. э.) культур неолита, скорее всего, было незначительным. Об этом, возможно, свидетельствует лишь спорадическое присутствие единичных пыльцевых зерен рудеральной группы *Chenopodiaceae* и *Artemisia* (рис. 4). Одним из возможных проявлений антропогенного влияния в ранние эпохи заселения долины Верхней Камы может быть сведение лесов, которое определяется по изменению соотношений внутри древесной группы, особенно березы и хвойных пород. Наши данные показывают корреляцию пиков максимального обилия пыльцы *Betula* sect. *Betula* (40–70 %) при снижении *Picea* (5–15 %) со временем существования поселений мезолита и неолита в Верхнем Прикамье. Однако в это время региональным типом растительности на большей части Восточно-Европейской равнины были разреженные сосновые и березовые леса с небольшим участием ели,

а изменение обилия березы в большей степени может отражать естественные сукцессионные изменения в раннем голоцене и не быть связано с антропогенным влиянием. Согласно археологическим и археозоологическим данным [Лычагина, 2020], основным хозяйственным занятием населения Верхней Камы в мезолите и неолите была охота на крупных и средних млекопитающих (северный олень, лось, бобр), боровую и водоплавающую птицу, а также рыболовство.

Время распространения позднего этапа гаринской культуры энеолита в конце III тысячелетия до н. э. (4,2–4,0 тыс. кал. л. н.) также коррелирует с высоким содержанием пыльцы березы (до 40 %), обилием ее макроостатков и минимумом содержания пыльцы и макроостатков ели. В этом же интервале фиксируются единичные пыльцевые зерна *Artemisia* и *Chenopodiaceae*. Однако в палиноспектрах культурного слоя археологического памятника гаринской культуры энеолита Чашкинское Озеро II в южной части Верхнего Прикамья также наблюдается обилие березы при уменьшении ели, при этом в пыльцевых спектрах из культурного слоя *Chenopodiaceae* достигает 5–10 %, *Artemisia* – около 5 % [Лаптева, 2014]. Пыльца и макроостатки культурных растений и индикаторов пашенного земледелия не обнаружены ни в болотных отложениях, ни в культурном слое этого археологического памятника. Для гаринской культуры характерно строительство долговременных жилищ-полуземлянок, что приводило к частичному сведению хвойных и последующему распространению вторичных березовых лесов. Скопления грузил, пещни для колки льда, а также орудия для обработки дерева прямо и косвенно свидетельствуют о развитии рыболовства, которое играло ведущую роль в хозяйственных занятиях населения гаринской культуры позднего энеолита [Лычагина, Сарапулов, 2018].

В периоды распространения ананьинской (VIII–III в. до н. э.) и гляденовской (III век до н. э. – V век н. э.) культур раннего железного века и ломоватовской культуры раннего Средневековья (середина VI – середина XI веков н. э.) этапы обилия пыльцы березы в разрезах болотных отложений чередуются с этапами восстановления темнохвойных пород (ели, пихты) или сосны. В палиноспектрах болотных отложений пыльца культурных растений и индикаторов пашенного земледелия не обнаружена. Однако археоботанические исследования на поселении Запоселье I, которое расположено в Чашкинском геoarхеологическом районе и, согласно археологическим данным, существовало

в раннем и позднем Средневековье во время распространения ломоватовской и родановской культур (VI – XI–XII вв.), показали, что население выращивало пшеницу (*Triticum turgidum* spp. *dicocum* (Schübl.) Thell. и *T. aestivum* ssp. *spelta* (L.) Thell.), ячмень (*Hordeum vulgare* L.), рожь (*Secale cereale* L.), овес (*Avena sativa* L.) и горох (*Pisum sativum* L.). Наряду с зерновками культурных злаков были обнаружены остатки сеgetальных сорных растений (*Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve, *Chenopodium album* L. и *Spergula arvensis* L.) [Лебедева, 2014]. Согласно результатам изучения костных остатков из культурного слоя поселения Запоселье I [Косинцев, 2014], основными домашними животными были крупный рогатый скот и лошади. Мелкий рогатый скот и свиней разводили в очень небольшом количестве. В составе костного комплекса остатки диких видов единичны. Соотношение костных остатков диких и домашних животных свидетельствует о развитии домашнего животноводства и незначительной роли охоты и рыболовства в хозяйственном укладе населения этого средневекового селища.

К сожалению, наши данные из изученных разрезов не позволяют охарактеризовать финальные этапы динамики растительности под действием антропогенного фактора в позднем средневековье и позднее. Однако присутствие земледельческой деятельности у населения родановской культуры (XI–XII вв. н. э.) периода Средневековья подтверждается находками пыльцы *Cerealia*-type и орудий земледелия (ральников) на Родановском городище [Лаптева, Сарапулов, 2020]. Выявленные общие этапы антропогенной трансформации растительного покрова Верхнего Прикамья хорошо сопоставимы с данными по Среднему Прикамью [Шумиловских, Санников, 2018; Shumilovskikh et al., 2020, 2021], поскольку оба региона связаны с освоением долины р. Камы и имеют сходную динамику смены археологических этапов и культур.

Заключение

Комплексные исследования болотных и старичных отложений бассейна р. Камы с применением палеоэкологических методов позволили охарактеризовать основные этапы динамики природных комплексов Верхнего Прикамья в голоцене. На основе полученных результатов установлено, что в раннем и начале среднего голоцена (10,6–7,5 тыс. кал. л. н.) в районе исследования преобладали таежные леса из сосны обыкновенной, березы и ели.

В первой половине среднего голоцена (после 7,5 тыс. кал. л. н.) широколиственные породы (липа, вяз и, возможно, дуб) и ольха стали внедряться в состав древостоя таежных лесов и формировать пойменные хвойно-мелколиственные леса и хвойно-широколиственные леса. В позднем голоцене (около 3,4 тыс. кал. л. н.) в лесах начала распространяться пихта, участие широколиственных пород стало сокращаться. Постепенно растительные сообщества снова приобрели таежный облик. В последние тысячелетия роль сосны в таежных лесах возросла.

Увеличение пыльцы березы, рудеральных растений и лугового разнотравья в палиноспектрах и комплексах макроостатков растений коррелирует со временем существования гаринской культуры энеолита, ананьинской и гляденовской культур раннего железного века и ломоватовской и родановской культур Средневековья в интервале с конца III тыс. до н. э. – до XI–XII вв. н. э. и отражает сведение хвойных лесов и пастбищную активность населения Верхнего Прикамья в это время. Несмотря на то что при палеоботаническом изучении болотных и старичных отложений прямых доказательств земледелия не обнаружено, об этом свидетельствуют находки культурных и сорных растений в «культурных слоях» археологических памятников ломоватовской и родановской культур.

Литература

- Андреичева Л. Н., Марченко-Вагапова Т. И., Буравская М. Н., Голубева Ю. В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС, 2015. 224 с.
- Атлас Пермского края / Ред. А. М. Тартаковский. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012. 124 с.
- Борисова О. К. Ландшафтно-климатические изменения в голоцене // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 2. С. 5–20.
- Величко А. А., Климанов В. А., Борзенкова И. И. Климатические характеристики голоцена (интервал 6000–5500 л. н.) // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография / Ред. А. А. Величко. М.: ГЕОС, 2009. С. 20–24.
- Демаков Д. А., Лычагина Е. Л., Зарецкая Н. Е., Копытов С. В., Чернов А. В., Лаптева Е. Г., Трофимова С. С., Косинцев П. А. Косинские мезолитические стоянки в контексте истории природной среды Верхнего Прикамья в позднеледниковье и раннем голоцене // Геоморфология и палеогеография. 2023. № 54(1). С. 74–89. doi: 10.31857/S2949178923010048
- Демаков Д. А. Особенности расположения археологических памятников в долине Верхней Камы // V Северный археологический конгресс: Тезисы докладов (Сургут, 15–19 декабря 2019 г.). Екатеринбург: Универсальная типография «Альфа-Принт», 2019. С. 317–319.
- Зарецкая Н. Е., Лычагина Е. Л., Лаптева Е. Г., Трофимова С. С., Чернов А. В. Пойма Камы: реконструкция среды обитания древних и средневековых сообществ Среднего Предуралья // Российская археология. 2020. № 1. С. 44–58. doi: 10.31857/S086960630008253-7
- Зарецкая Н. Е., Чернов А. В. Палеорусловой и радиоуглеродный анализы Чашкинского геоархеологического микрорегиона // Крыласова Н. Б., Лычагина Е. Л., Белавин А. М., Скорнякова С. В. Археологические памятники Чашкинского озера. Пермь: Книжный формат, 2014. Прил. С. 492–496.
- Косинцев П. А. Костные остатки животных из средневековых археологических памятников восточного побережья Чашкинского озера // Крыласова Н. Б., Лычагина Е. Л., Белавин А. М., Скорнякова С. В. Археологические памятники Чашкинского озера. Пермь: Книжный формат, 2014. Прил. С. 524–529.
- Крыласова Н. Б., Лычагина Е. Л., Белавин А. М., Скорнякова С. В. Археологические памятники Чашкинского озера. Пермь: Книжный формат, 2014. 565 с.
- Лаптева Е. Г., Зарецкая Н. Е., Косинцев П. А., Лычагина Е. Л., Чернов А. В. Первые данные о динамике растительности Верхнего Прикамья в среднем и позднем голоцене // Экология. 2017. № 4. С. 267–276. doi: 10.7868/S0367059717040096
- Лаптева Е. Г. Палинологические исследования на археологических памятниках в районе Чашкинского озера // Крыласова Н. Б., Лычагина Е. Л., Белавин А. М., Скорнякова С. В. Археологические памятники Чашкинского озера. Пермь: Книжный формат, 2014. Прил. С. 502–512.
- Лаптева Е. Г., Сарпулов А. Н. Реконструкция среды обитания и хозяйства средневекового Роданова городища (Пермский край) // Экология древних и традиционных обществ: Материалы VI Международ. науч. конф. (Тюмень, 2–6 ноября 2020 г.). Тюмень: Изд-во ТюмНЦ СО РАН, 2020. Вып. 6. С. 106–108.
- Лебедева Е. Ю. Археоботаническая коллекция из селища ломоватовской культуры Запоселье I в Пермском крае // Крыласова Н. Б., Лычагина Е. Л., Белавин А. М., Скорнякова С. В. Археологические памятники Чашкинского озера. Пермь: Книжный формат, 2014. Прил. С. 513–523.
- Лосицкий К. Б. Дуб. М.: Лесная пром-ть, 1981. 101 с.
- Лычагина Е. Л., Демаков Д. А., Чернов А. В., Зарецкая Н. Е., Копытов С. В., Лаптева Е. Г., Трофимова С. С. Среда обитания древнего человека в бассейне Верхней Камы: опыт реконструкции // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2021. № 1(52). С. 5–19. doi: 10.20874/2071-0437-2021-52-1-1
- Лычагина Е. Л., Демаков Д. А., Батуева Н. С., Лаптева Е. Г. Косинские мезолитические стоянки Верхнего Прикамья. Пермь: ПГГПУ, 2023. 161 с.
- Лычагина Е. Л. Хозяйственные занятия населения Верхнего и Среднего Прикамья в эпоху неолита // Археология Подмосковья: Мат-лы науч. семинара. Вып. 16. М.: ИА РАН, 2020. С. 33–38. doi: 10.25681/IA.RAS.2020.978-5-94375-309-1.33-38

Лычагина Е. Л., Сарапулов А. Н. Орудия рыболовного промысла на археологических памятниках Чашкинского микрорегиона // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7, № 4(25). С. 177–182. doi: 10.24411/2309-4370-2018-14204

Мехоношина Е. А., Копытов С. В., Санников П. Ю., Шумиловских Л. С. База данных палеоархивов позднего плейстоцена и голоцена Пермского Прикамья – PaleoPerm // Антропогенная трансформация природной среды. 2022. Т. 8, № 1. С. 58–77. doi: 10.17072/2410-8553-2022-1-58-77

Назаров Н. Н., Копытов С. В., Жуйкова И. А., Чернов А. В. Плейстоценовые каналы стока в южной части Кельтминской ложбины (Камско-Вычегодское междуречье) // Геоморфология. 2020. № 4. С. 74–88. doi: 10.31857/S0435428120040070

Никитин В. П. Палеокарпологический метод. Томск: Изд-во ТГУ, 1969. 82 с.

Новенко Е. Ю. Ландшафтно-климатические изменения в лесной зоне Центральной и Восточной Европы в голоцене: ретроспективный анализ и сценарии эволюции природной среды // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4, № 4. С. 57–80. doi: 10.24411/2542-2006-2020-10074

Носова М. Б., Новенко Е. Ю., Зерницкая В. П., Дюжова К. В. Палинологическая индикация антропогенных изменений растительности восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов в голоцене // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 4. С. 72–84.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.

Прокашев А. М., Жуйкова И. А., Пахомов М. М. История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послеледниковье. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2003. 143 с.

Трофимова С. С., Зарецкая Н. Е., Лаптева Е. Г., Лычагина Е. Л., Чернов А. В. Опыт использования методов палеоэкологических исследований для реконструкции природной среды голоцена // Экология. 2019. № 6. С. 438–445. doi: 10.1134/S036705971906012X

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения. М.: Недра, 1976. 488 с.

Чернова Г. М. Спорово-пыльцевой анализ отложений плейстоцена-голоцена: Учеб. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. 124 с.

Шумиловских Л. С., Санников П. Ю. История Кунгурской лесостепи в голоцене: проблематика, подходы и первые результаты // Научные ведомости. Сер. Естественные науки. 2018. Т. 42, № 4. С. 487–496. doi: 10.18413/2075-4671-2018-42-4-487-496

Grimm E. C. Tilia 1.7.16. Software. Springfield: Illinois State Museum, 2011.

Lapteva E. G., Zaretskaya N. E., Lychagina E. L., Trofimova S. S., Demakov D. A., Kopytov S. V., Chernov A. V. Holocene vegetation dynamics, river valley evolution and human settlement of the upper Kama valley, Ural region, Russia // Veget. Hist. Archaeobot. 2023. Vol. 32. P. 361–385. doi: 10.1007/s00334-023-00913-5

Nalepka D., Walanus A. Data processing in pollen analysis // Acta Palaeobot. 2003. Vol. 43, no. 1. P. 125–134.

Prentice I. C., Guiot J., Huntley B., Jolly D., Cheddadi R. Reconstructing biomes from palaeoecological

data: a general method and its application to European Pollen Data at 0 and 6 ka // Clim. Dynam. 1996. Vol. 12. P. 185–194.

Shumilovskikh L., Sannikov P., Efimik E., Shestakov I., Mingalev V. V. Long-term ecology and conservation of the Kungur forest-steppe (pre-Urals, Russia): case study Spasskaya Gora // Biodivers. Conserv. 2021. Vol. 30. P. 4061–4087 doi: 10.1007/s10531-021-02292-7

Shumilovskikh L. S., Schmidt M., Pereskokov M., Sannikov P. Postglacial history of East European boreal forests in the mid-Kama region, pre-Urals, Russia // Boreas. 2020. Vol. 49. P. 526–543. doi: 10.1111/bor.12436

Sun A., Feng Zh. Holocene climatic reconstructions from the fossil pollen record at Qigai Nuur in the southern Mongolian Plateau // The Holocene. 2013. Vol. 23(10). P. 1391–1402. doi: 10.1177/0959683613489581

Walker M., Head M. J., Berkelhammer M., Björck S., Cheng H., Cwynar L., Fisher D., Gkinis V., Long A., Lowe J., Newnham R., Rasmussen S. O., Weiss H. Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series/Epoch (Quaternary System/Period): two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/subseries // Episodes. 2018. Vol. 41, no. 4. P. 213–223. doi: 10.18814/epiugs/2018/018016

References

Andreicheva L. N., Marchenko-Vagapova T. I., Buravskaya M. N., Golubeva Yu. V. Natural environment of the Neopleistocene and Holocene in the European North-East of Russia. Moscow: GEOS; 2015. 224 p. (In Russ.)

Borisova O. K. Landscape and climate changes in the Holocene. *Izv. RAN. Ser. geogr. = Bulletin of the RAS. Geographical Series.* 2014;2:5–20. (In Russ.)

Chernova G. M. Spore-pollen analysis of the Pleistocene-Holocene deposits: A study guide. St. Petersburg: St. Petersburg Univ.; 2004. 124 p. (In Russ.)

Demakov D. A., Lychagina E. L., Zaretskaya N. E., Kopytov S. V., Chernov A. V., Lapteva E. G., Trofimova S. S., Kosintsev P. A. Kosinsky Mesolithic sites in the context of the history of the natural environment of the upper Kama region in the Late Glacial and early Holocene. *Geomorfologiya i paleogeografiya = Geomorphology and Paleogeography.* 2023;54(1):74–89. doi: 10.31857/S2949178923010048 (In Russ.)

Demakov D. A. Features of the location of archaeological monuments in the upper Kama valley. *V Severnyi arkhеologicheskii kongress: Tezisy dokladov (Surgut, 15–19 dekabrya 2019 g.) = V Northern Archaeological Congress: Proceed. (Surgut, Dec. 15–19, 2019).* Ekaterinburg: Alfa-Print; 2019. P. 317–319. (In Russ.)

Grimm E. C. Tilia 1.7.16. Software. Springfield: Illinois State Museum; 2011.

Kosintsev P. A. Bone remains of animals from medieval archaeological sites on the eastern coast of Lake Chashkinskoye. *Krylasova N. B., Lychagina E. L., Belavin A. M., Skorniyakova S. V. Archaeological monuments of Lake Chashkinskoye.* Perm: Knizhnyi format; 2014. App. P. 524–529. (In Russ.)

Krylasova N. B., Lychagina E. L., Belavin A. M., Skorniyakova S. V. Archaeological monuments of Lake

Chashkinskoye. Perm: Knizhnyi format; 2014. 565 p. (In Russ.)

Lapteva E. G., Zaretskaya N. E., Kosintsev P. A., Lychagina E. L., Chernov A. V. First data on the Middle to Late Holocene dynamics of vegetation in the Upper Kama region. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48:326–334. doi: 10.1134/S1067413617040099

Lapteva E. G., Zaretskaya N. E., Lychagina E. L., Trofimova S. S., Demakov D. A., Kopytov S. V., Chernov A. V. Holocene vegetation dynamics, river valley evolution and human settlement of the upper Kama valley, Ural region, Russia. *Veget. Hist. Archaeobot.* 2023;32:361–385. doi: 10.1007/s00334-023-00913-5

Lapteva E. G. Palynological studies at archaeological sites in the area of Lake Chashkinskoye. Krylasova N. B., Lychagina E. L., Belavin A. M., Skorniyakova S. V. Archaeological monuments of Lake Chashkinskoye. Perm: Knizhnyi format; 2014. App. P. 502–512. (In Russ.)

Lapteva E. G., Sarapulov A. N. Reconstruction of the habitat and economy of the medieval Rodan settlement (Perm Region). *Ekologiya drevnikh i traditsionnykh obshchestv: Materialy VI Mezhdunar. nauch. konf. (Tyumen', 2–6 noyabrya 2020 g.) = Ecology of ancient and traditional societies: Proceed. VI international scientific conf. (Tyumen, Nov. 2–6, 2020)*. Tyumen: TyumNTs SB RAS; 2020. Vol. 6. P. 106–108. (In Russ.)

Lebedeva E. Yu. Archaeobotanical collection from the settlement of the Lomovatov culture Zaposelye I in the Perm Region. Krylasova N. B., Lychagina E. L., Belavin A. M., Skorniyakova S. V. *Archaeological monuments of Lake Chashkinskoye*. Perm: Knizhnyi format; 2014. App. P. 513–523. (In Russ.)

Lositsky K. B. Oak. Moscow: Lesnaya prom-t'; 1981. 101 p. (In Russ.)

Lychagina E. L., Demakov D. A., Chernov A. V., Zaretskaya N. E., Kopytov S. V., Lapteva E. G., Trofimova S. S. Human palaeoenvironment in the Upper Kama River basin: experience of reconstruction. *Vestnik arheologii, antropologii i etnografii = Bulletin of Archeology, Anthropology and Ethnography*. 2021;1(52):5–19. doi: 10.20874/2071-0437-2021-52-1-1 (In Russ.)

Lychagina E. L. Economic occupations of the population of the Upper and Middle Kama region in the Neolithic era. *Arkheologiya Podmoskov'ya: Mat-ly nauch. seminar = Archeology of the Moscow Region: Proceed. of a scientific seminar*. Iss. 16. Moscow: IA RAS; 2020. P. 33–38. doi: 10.25681/IARAS.2020.978-5-94375-309-1.33-38 (In Russ.)

Lychagina E. L., Demakov D. A., Batueva N. S., Lapteva E. G. Kosinsky Mesolithic sites of the Upper Kama region. Perm: Knizhnyi format; 2023. 161 p. (In Russ.)

Lychagina E. L., Sarapulov A. N. Fishing gear at the archaeological sites of the Chashkinsky microregion. *Samarskii nauchnyi vestnik = Samara Scientific Bulletin*. 2018;7(4). P. 177–182. doi: 10.24411/2309-4370-2018-14204 (In Russ.)

Mekhonoshina E. A., Kopytov S. V., Sannikov P. Yu., Shumilovskikh L. S. The database of the Late Pleistocene and Holocene paleoarchives in the Perm Kama region – PaleoPerm. *Antropogennaya transformatsiya prirodnoi sredy = Anthropogenic Transformation of Nature*. 2022;8(1):58–77. doi: 10.17072/2410-8553-2022-1-58-77 (In Russ.)

Nalepka D., Walanus A. Data processing in pollen analysis. *Acta Palaeobot.* 2003;43(1):125–134.

Nazarov N. N., Kopytov S. V., Zhuikova I. A., Chernov A. V. Pleistocene runoff channels in the southern part of the Keltma Hollow (Kama-Vycheгда interfluve). *Geomorfologiya = Geomorphology*. 2020;4:74–88. doi: 10.31857/S0435428120040070 (In Russ.)

Nikitin V. P. Paleocarpological method. Tomsk: TSU; 1969. 82 p. (In Russ.)

Nosova M. B., Novenko E. Yu., Zernitskaya V. P., Dyuzhova K. V. Palynological indication of anthropogenic changes in the vegetation of Eastern European coniferous-deciduous forests in the Holocene. *Izv. RAN. Ser. geogr. = Bulletin of the RAS. Geographical Series*. 2014;4:72–84. (In Russ.)

Novenko E. Yu. Landscape and climate changes in the forest zone of Central and Eastern Europe in the Holocene: a retrospective analysis and scenarios for the evolution of the natural environment. *Ekosistemy: ekologiya i dinamika = Ecosystems: Ecology and Dynamics*. 2020;4(4):57–80. doi: 10.24411/2542-2006-2020-10074 (In Russ.)

Ovesnov S. A. Compendium of flora of the Perm Region. Perm: PSU; 1997. 252 p. (In Russ.)

Prentice I. C., Guiot J., Huntley B., Jolly D., Cheddadi R. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European Pollen Data at 0 and 6 ka. *Clim. Dynam.* 1996;12: 185–194.

Prokashev A. M., Zhuikova I. A., Pakhomov M. M. History of the soil and vegetation cover of the Vyatka-Kama region in the post-glacial period. Kirov: VyatGGU; 2003. 143 p. (In Russ.)

Shumilovskikh L. S., Sannikov P. Yu. History of the Kungur forest-steppe in the Holocene: problems, approaches and first results. *Nauchnye vedomosti. Ser. Estestvennyye nauki = Scientific Bull. Ser. Natural Sciences*. 2018;42(4):487–496. doi: 10.18413/2075-4671-2018-42-4-487-496 (In Russ.)

Shumilovskikh L., Sannikov P., Efimik E., Shestakov I., Mingalev V. V. Long-term ecology and conservation of the Kungur forest-steppe (pre-Urals, Russia): case study Spasskaya Gora. *Biodivers. Conserv.* 2021;30:4061–4087. doi: 10.1007/s10531-021-02292-7

Shumilovskikh L. S., Schmidt M., Pereskokov M., Sannikov P. Postglacial history of East European boreal forests in the mid-Kama region, pre-Urals, Russia. *Boreas*. 2020;49:526–543. doi: 10.1111/bor.12436

Sun A., Feng Zh. Holocene climatic reconstructions from the fossil pollen record at Qigai Nuur in the southern Mongolian Plateau. *The Holocene*. 2013;23(10): 1391–1402. doi: 10.1177/0959683613489581

Tartakovsky A. M. (ed.). Atlas of the Perm Region. Perm: PSU; 2012. 124 p. (In Russ.)

Trofimova S. S., Zaretskaya N. E., Lapteva E. G., Lychagina E. L., Chernov A. V. Methods of paleoecological investigations: a case study of the Holocene environmental reconstruction. *Russian Journal of Ecology*. 2019;50(6):543–550. doi: 10.1134/S1067413619060122

Tyuremnov S. N. Peat deposits. Moscow: Nedra; 1976. 488 p. (In Russ.)

Velichko A. A., Klimanov V. A., Borzenkova I. I. Climatic characteristics of the Holocene (interval

6000–5500 years ago). *Paleoklimaty i paleolandshafty vne tropicheskogo prostranstva Severnogo polushariya. Pozdnii pleistotsen – golotsen. Atlas-monografiya = Paleoclimates and paleolandscapes of the extratropical space of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene – Holocene. Atlas-monograph.* Moscow: GEOS; 2009. P. 20–24. (In Russ.)

Walker M., Head M. J., Berkelhammer M., Björck S., Cheng H., Cwynar L., Fisher D., Gkinis V., Long A., Lowe J., Newnham R., Rasmussen S. O., Weiss H. Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series / Epoch (Quaternary System/Period): two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/subseries.

Episodes. 2018;41(4):213–223. doi: 10.18814/epiiugs/2018/018016

Zaretskaya N. E., Lychagina E. L., Lapteva E. G., Trofimova S. S., Chernov A. V. The Kama flood plain: reconstruction of the natural habitat of ancient and medieval communities in the Middle Cis-Urals. *Russian Archaeology.* 2020;1:44–58. doi: 10.31857/S086960630008253-7 (In Russ.)

Zaretskaya N. E., Chernov A. V. Paleochannel and radiocarbon analyzes of the Chashkin geoaerchaeological microregion. Krylasova N. B., Lychagina E. L., Belavin A. M., Skornyakova S. V. *Archaeological monuments of Lake Chashkinskoye.* Perm: Knizhnyi format; 2014. App. P. 492–496. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 23.10.2023; принята к публикации / accepted: 29.03.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лаптева Елена Георгиевна

канд. геогр. наук, старший научный сотрудник

e-mail: lapteva@ipae.uran.ru

Трофимова Светлана Станиславовна

научный сотрудник

e-mail: svetlana.trofimova@ipae.uran.ru

Зарецкая Наталия Евгеньевна

канд. геол.-мин. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: n_zaretskaya@inbox.ru

Лычагина Евгения Леонидовна

д-р ист. наук, профессор

e-mail: lychagina@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Lapteva, Elena

Cand. Sci. (Geog.), Senior Researcher

Trofimova, Svetlana

Researcher

Zaretskaya, Natalia

Cand. Sci. (Geol.-Miner.), Leading Researcher

Lychagina, Evgenia

Dr. Sci. (Hist.), Professor

УДК 360*6

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ И ДИНАМИКА СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛИСТВЕННИЧНО-СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СТАЦИОНАРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

**А. П. Богданов^{1,2*}, С. В. Третьяков^{1,2}, С. В. Коптев^{1,2},
С. В. Ярославцев¹, А. В. Давыдов^{1,2}**

¹ Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ул. Никитова, 13, Архангельск, Россия, 163062), *a.p.bogdanov@sevniilh-arh.ru

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

Многолетние исследования лесов на стационарных объектах были и остаются наиболее достоверными для получения сведений о происходящих в лесных насаждениях (фитоценозах) процессах формирования, дифференциации древостоев, наступлении различных возрастных стадий. В статье приведены результаты 70-летних наблюдений на постоянной пробной площади, заложенной в Емцовском учебно-опытном участковом лесничестве Обозерского лесничества (Плесецкий район Архангельской области). Первичные наблюдения и закладка постоянной пробной площади выполнены в 1952 году под руководством доцента В. И. Калинина. В дальнейшем повторные перечеты проводились под руководством преподавателей с участием студентов Архангельского лесотехнического института (АЛТИ) – Архангельского государственного технического университета (АГТУ) – Северного (Арктического) федерального университета имени М. В. Ломоносова (САФУ). Многолетние исследования показывают, что, несмотря на высокий возраст, лесное сообщество, продолжает оставаться высокопродуктивным. В нем наблюдается «вывальная» динамика, когда на месте выпавших старых деревьев сосны и лиственницы успешно развивается подрост теневыносливой ели. Таким образом, на месте сосново-лиственничного спелого насаждения формируется ельник с примесью лиственницы, сосны и березы. Анализ материалов государственного лесного реестра и обзор литературных источников показывает постепенное снижение площадей, занимаемых лиственничными древостоями в Архангельской области. Для сохранения лиственницы, как реликтовой породы, в Архангельской области принят ряд охранных мер – в частности, при разработке проектов освоения лесных участков не назначаются в рубку спелые и перестойные насаждения, в составе которых три и более единицы лиственницы. Для гарантированного восстановления лиственницы на границе ее ареала распространения в условиях Архангельской области необходимо принимать меры по содействию ее возобновлению и созданию лесных культур.

Ключевые слова: лиственница; смешанные насаждения; строение; динамика; возраст

Для цитирования: Богданов А. П., Третьяков С. В., Коптев С. В., Ярославцев С. В., Давыдов А. В. Закономерности строения и динамика старовозрастных лиственнично-

сосновых древостоев по результатам стационарных исследований в Архангельской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 20–29. doi: 10.17076/eco1751

Финансирование. Публикация подготовлена по результатам исследований, выполненных в рамках государственного задания ФБУ «СевНИИЛХ» на проведение прикладных научных исследований (рег. № 123030700068-8).

A. P. Bogdanov^{1,2*}, S. V. Tretyakov^{1,2}, S. V. Koptev^{1,2}, S. V. Yaroslavtsev¹, A. V. Davydov^{1,2}. PATTERNS IN THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF OLD-GROWTH LARCH-PINE STANDS: RESULTS OF STATIONARY RESEARCH IN THE ARKHANGELSK REGION

¹ Northern Research Institute of Forestry (13 Nikitova St., 163062 Arkhangelsk, Russia), *aleksandr_bogd@mail.ru

² Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (17 Nab. Severnoi Dviny, 163002 Arkhangelsk, Russia)

The historical methods of forests research at fixed sites continue to be the most reliable way of collecting information about the processes of tree stand formation, differentiation, and the onset of various age stages. The article presents the results of 70 years of observations at a permanent sample plot located in waterside buffer forests at Lake Karasye in the Yemtsovsky Training and Experimental Forestry District of the Obozersky Forest Management Unit (Plesetsky District, Arkhangelsk Region). Baseline surveys were carried out and the permanent sample plot was established in 1952 under the guidance of Associate Professor V. I. Kalinin. Subsequently, measurements were repeated by students under the guidance of professors of the Northern (Arctic) Federal University (previously Arkhangelsk Forest Technology Institute and Arkhangelsk State Technical University). Long-term monitoring shows that, despite the old age, the stand continues to be highly productive. The stand evolves through tree-fall dynamics, with shade-tolerant spruce regenerating successfully in the gaps forming after the fall of old pine and larch tree. Studies show that a spruce forest with an admixture of larch, pine and birch is replacing the mature pine-larch tree stand. The forest register data show the area occupied by larch stands in the Arkhangelsk Region is gradually declining. This may be due to the tendency to underestimate of the larch share during valuation inventories. The conservation measures such as excluding stands comprising 30 or more percent of larch from logging plans have proved ineffective. Monitoring in permanent sample plots shows that the stand's growing stock composition will usually change from larch to spruce. To ensure larch restoration at the limit of its distribution range in the Arkhangelsk Region, actions to promote its regeneration and artificial planting are needed.

Keywords: larch; mixed stands; structure; dynamics; age

For citation: Bogdanov A. P., Tretyakov S. V., Koptev S. V., Yaroslavtsev S. V., Davydov A. V. Patterns in the structure and dynamics of old-growth larch-pine stands: results of stationary research in the Arkhangelsk Region. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 20–29. doi: 10.17076/eco1751

Funding. The paper is based on the research carried out under state assignment to the Northern Research Institute of Forestry for applied research (ID № 123030700068-8).

Введение

Процесс изменения количества деревьев по ступеням толщины и отпада деревьев, формирования структуры насаждений на разных стадиях развития позволяет установить возраст наступления возобновительной, количественной, технической, естественной и других видов спелости. Это особенно важно в смешанных древостоях, где разные по своей биологической

природе древесные породы успешно сосуществуют длительное время, оставаясь высокопродуктивными и сохраняя свои защитные функции, и прежде всего – в лесах различного целевого назначения: водоохранных, защитных, нерестоохранных и т. д. Исследования, проведенные в период 1952–2022 гг. на постоянной пробной площади, позволили установить динамику и закономерную связь отпада и возраста в рассматриваемом лиственнично-

сосновом древостое. В молодых насаждениях сухойстой остается на корню недолгое время, и его доля не превышает 5 м³ на 1 га. В возрасте 150–200 лет накапливается до 15–25 м³/га сухойстой, к 230 годам его количество может достигать 54 м³/га. Это объясняется тем, что в молодых насаждениях отпад идет за счет тонкомерной части древостоя, которая быстро перегнивает в валеже. В насаждениях старшего возраста отмирают преимущественно толстомерные деревья, которые долгое время остаются в вертикальном положении, и таким образом в древостое накапливается значительное количество сухойстойного леса [Третьяков, Ярославцев, 2001].

Целью настоящего исследования являлось изучение роста и особенностей формирования лиственнично-сосновых древостоев. По результатам повторных перечетов на постоянной пробной площади получены данные о динамике их таксационных характеристик.

Материалы и методы

В 1952 г. в 17-м выделе 106-го квартала Емцовского учебно-опытного лесхоза Архангельского лесотехнического института (в настоящее время Северный (Арктический) федеральный

университет имени М. В. Ломоносова) была заложена пробная площадь (ПП) размером 100×100 м (1 га) в насаждении I класса бонитета с полнотой 0,8 в возрасте 210 лет. Запас древостоя в 1952 г. составил 416 м³/га, состав древостоя – 6Лц2С1Е1Б [Калинин, 1965].

Измерения в 1952 и 1962 гг. выполнены под руководством доцента В. И. Калинина. Перечеты 2004, 2011, 2022 гг. осуществлялись с участием коллектива авторов. В 2022 г. длительность наблюдений на постоянной пробной площади достигла 70 лет.

Схема расположения стационарной пробной площади приведена на рис. 1. Мезорельеф на ПП слабо выражен, имеется небольшой уклон к озеру Карасье. Почва супесчаная, слабоподзолистая, свежая на тяжелом валунном суглинке, сравнительно богатая, гумусовый слой колеблется в среднем от 3 до 5 см. Подстилка рыхлая, влажная, разложившаяся. В 1952 г. в подлеске встречались рябина, шиповник, можжевельник, подрост хорошего состояния из березы, ели, лиственницы и сосны в количестве 7000 шт./га распределялся равномерно. В 2022 году подрост состоял из ели в количестве 4150 шт./га. Подлесок был представлен рябиной (2400 шт./га) и шиповником (5500 шт./га).

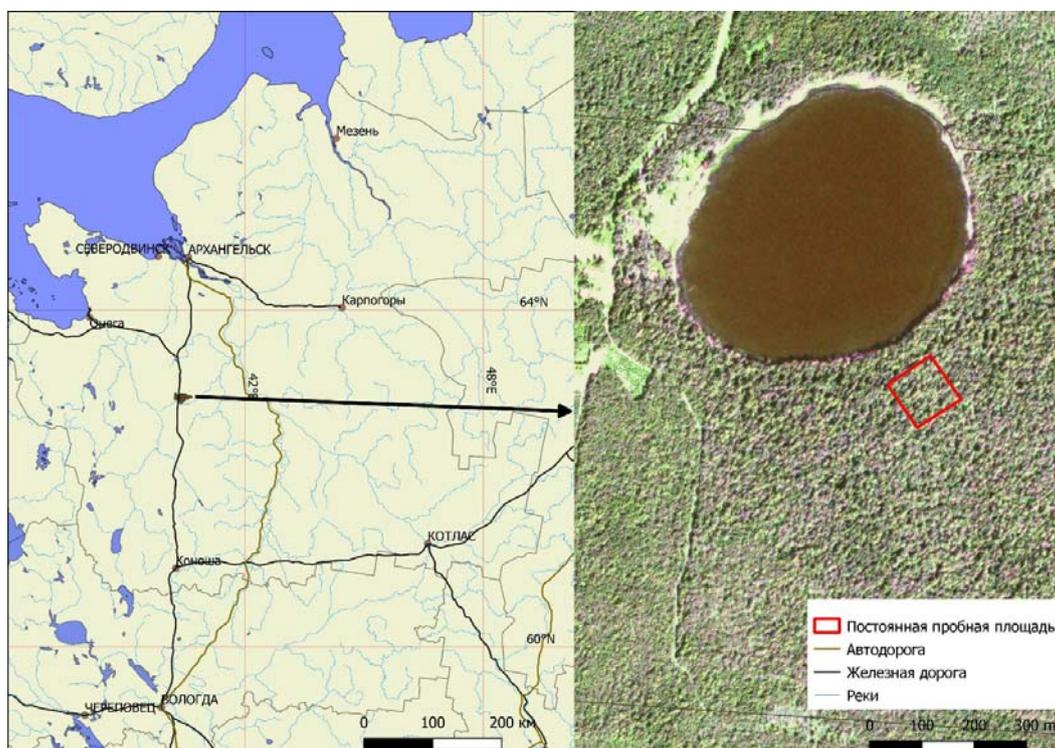


Рис. 1. Расположение пробной площади

Fig. 1. Location of the study site

С целью определения таксационной характеристики древесного яруса проводился сплошной пересчет деревьев. Диаметр измерялся по точной шкале мерной вилкой с точностью 1 мм. Для определения средней высоты древесного яруса сосны, лиственницы и ели измерялись диаметр и высота у 15–20 деревьев. У остальных пород измеряли по три дерева из трех центральных ступеней толщины. Высоту измеряли ультразвуковым высотомером Haglof Vertex IV с точностью 0,1 м. Запас на пробной площади определялся по разрядным таблицам [Лесотаксационный..., 2012]. Состав древостоя получен по запасу участвующих пород.

Пересчет подроста проводился по категориям крупности и состоянию. Обработка полевых материалов, полученных с пробных площадей, выполнялась по общепринятой методике с использованием программных пакетов Microsoft Office и Statistica 6. Для визуализации пространственного расположения пробной площади использовалась ГИС QGIS.

Результаты и обсуждение

Изменение количества деревьев по ступеням толщины характеризует распределение (структуру) и динамику древостоя с течением времени. Распределение числа деревьев по ступеням толщины приведено на рис. 2–5.

Вершина кривой распределения числа деревьев по ступеням толщины с увеличением возраста у лиственницы, сосны и березы сдвигается вправо, в сторону толстомерных ступеней. Характер распределения деревьев по ступеням толщины изменяется с возрастом в зависимости от прироста деревьев по диаметру и естественного отпада.

Средний диаметр отпавших деревьев в лиственничных и сосновых древостоях меньше, чем оставшихся (диаметр отпавших / диаметр оставшихся), и составляет:

в 2011 году: лиственница – $35,6 / 46,5 = 0,77$;

сосна – $43,1 / 47,1 = 0,92$;

в 2022 году: лиственница – $37,2 / 47,1 = 0,79$;

сосна – $34,8 / 45,2 = 0,77$.

Вследствие отпада части деревьев сосны и лиственницы несколько улучшились условия роста оставшихся деревьев. Число деревьев лиственницы и сосны с начала наблюдений уменьшилось со 176 и 61 до 77 и 34 шт./га соответственно. Исходя из этого, площадь питания сосны и лиственницы на пробной площади за 70 лет увеличилась с 42,2 до 90,1 м² на каждое дерево.

Изменение структуры березовой части древостоя в спелом смешанном насаждении показано на рис. 4. На графике видно, что береза в древостое сохраняется как примесь на всем протяжении исследований.

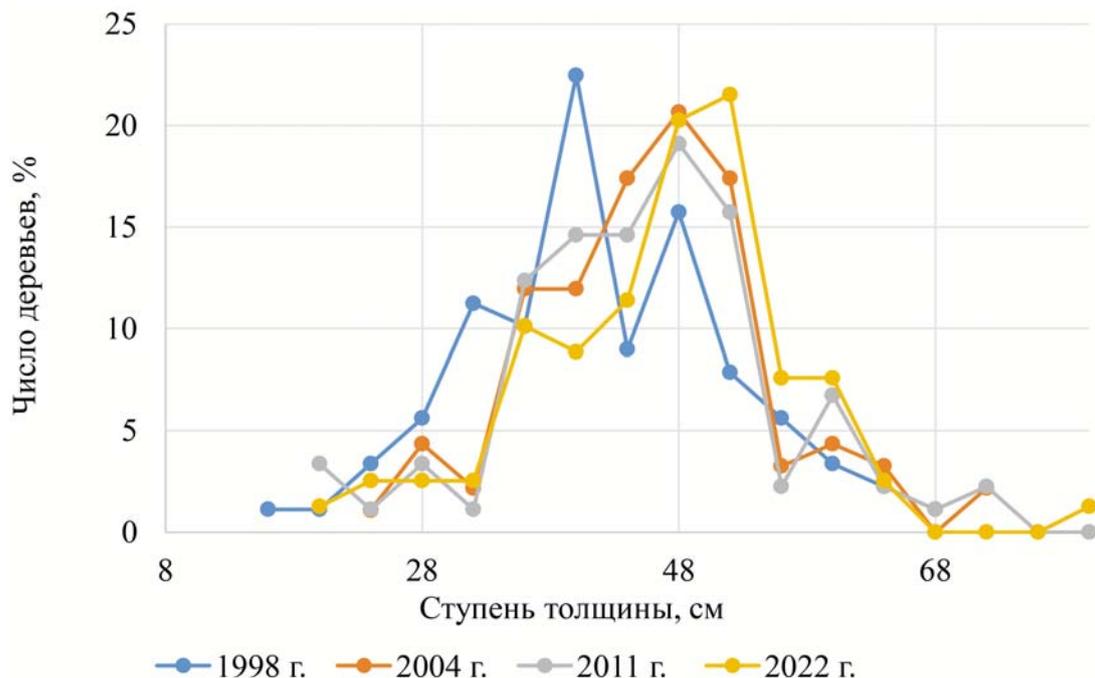


Рис. 2. Распределение числа деревьев лиственницы по ступеням толщины в годы наблюдений
Fig. 2. Diameter distribution of larch trees by years of observation

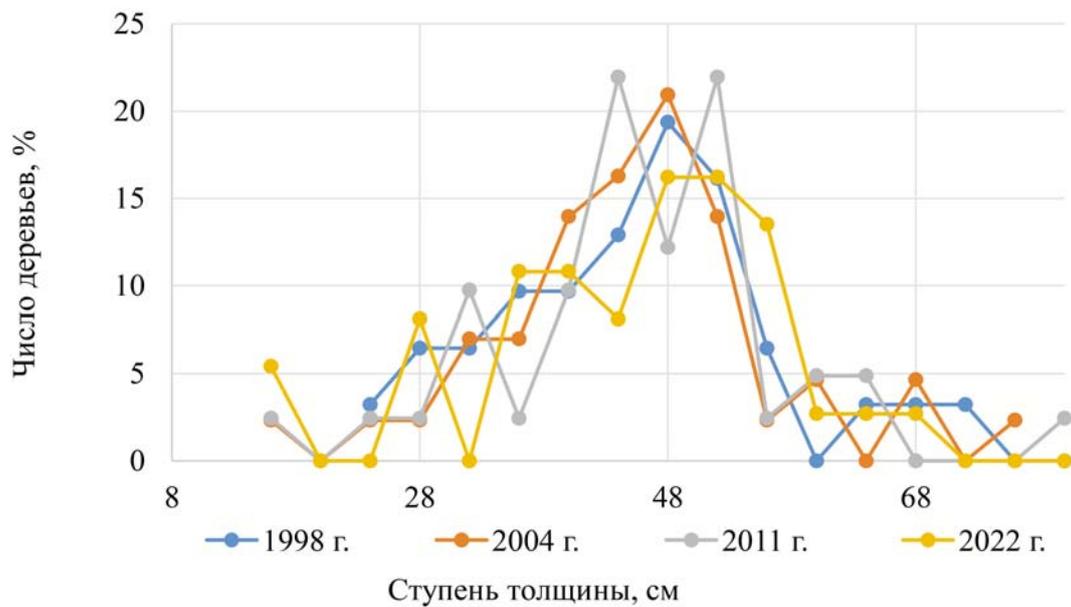


Рис. 3. Распределение числа деревьев сосны по ступеням толщины в годы наблюдений
 Fig. 3. Diameter distribution of pine trees by years of observation

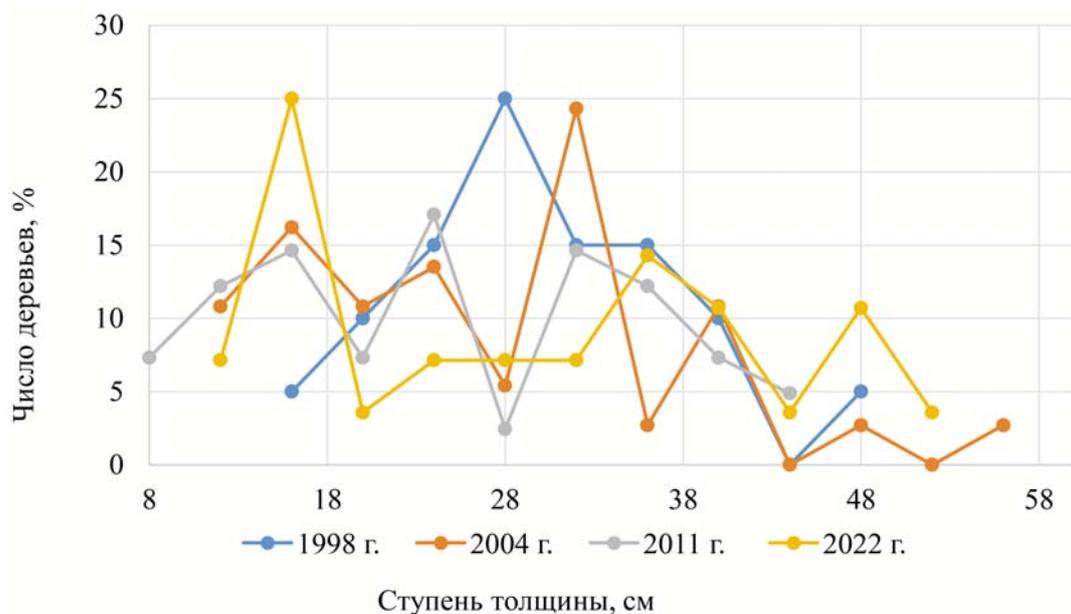


Рис. 4. Распределение числа деревьев березы по ступеням толщины в годы наблюдений
 Fig. 4. Diameter distribution of birch trees by years of observation

В исследуемом насаждении прослеживается существенный рост количества деревьев ели за период наблюдения – со 108 до 625 шт./га. На рис. 5 приведено распределение их числа по годам наблюдений по ступеням толщины.

Характерное левостороннее распределение числа деревьев ели по таксационному

диаметру говорит о преобладании в древостое деревьев в ступенях толщины ниже среднего значения. Это связано с появлением в окнах распада среди лиственницы и сосны новых поколений ели, существенно превалирующих по числу деревьев. Средний возраст ели в настоящее время составляет 85 лет, естественное возобновление происходит полностью за счет нее.

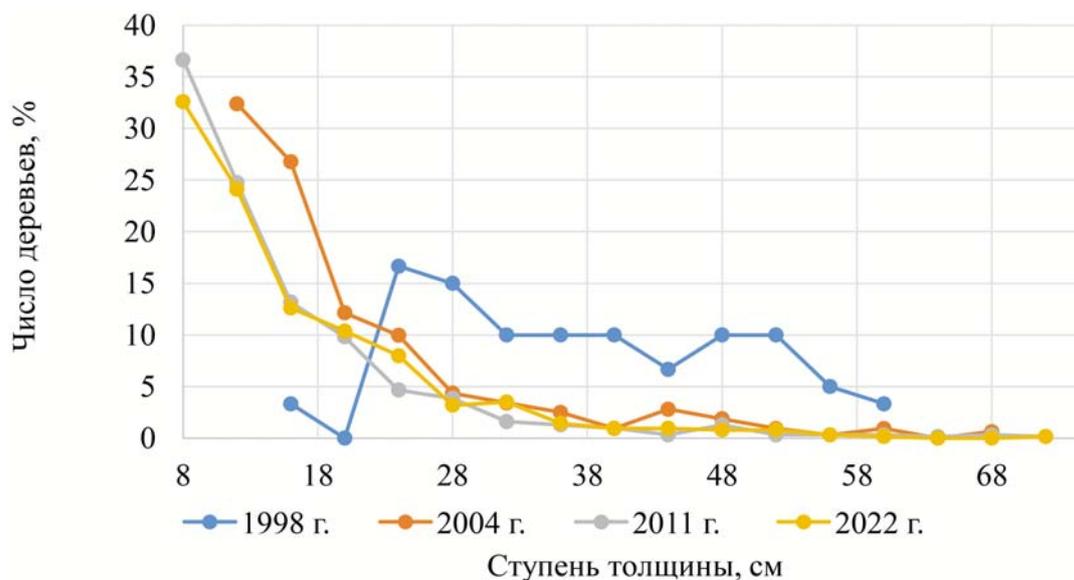


Рис. 5. Распределение числа деревьев ели по ступеням толщины в годы наблюдений
 Fig. 5. Diameter distribution of spruce trees by years of observation

По наблюдениям в 1998 и 2004 гг. практически отсутствовала ель в тонкомерных ступенях толщины – возможно, деревья из этих ступеней при перечете были отнесены к подросту.

Низкое естественное возобновление лиственницы связано с множеством факторов: необходимость ксеногамии для нормального опыления, тяжелая пыльца, отсутствие воздушных мешков у пыльцы, затруднения в прорастании семян из-за толстой лесной подстилки и слабой всхожести семян.

Динамику числа растущих деревьев и других таксационных показателей лиственнично-соснового древостоя за период наблюдений можно проследить по данным в таблице.

Ход роста лиственничных древостоев Архангельской области согласно таблице хода роста по I и Ia классу бонитета представлен на рис. 6 [Лесотаксационный..., 2012]. Также показана динамика средней высоты, суммы площадей сечений в возрасте древостоя 210–280 лет. Приведенная динамика показателей на ПП соответствует справочным данным.

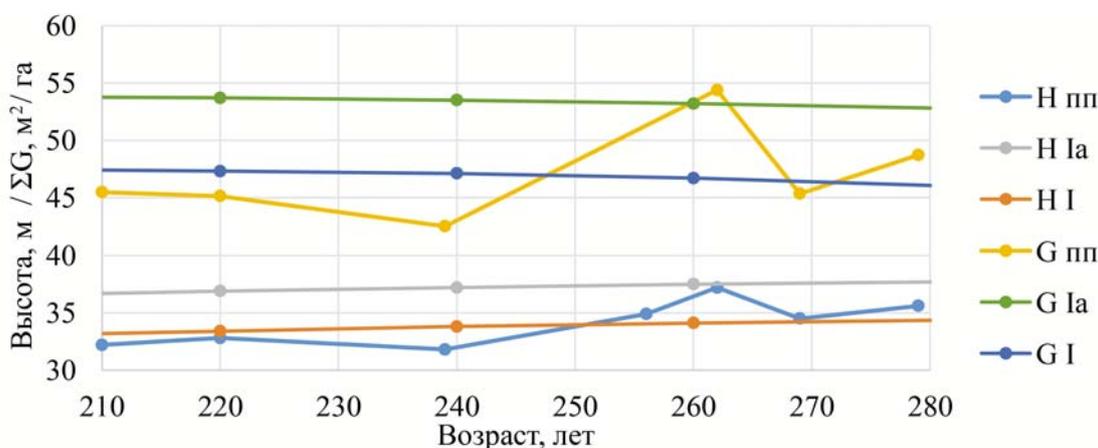


Рис. 6. Ход роста по высоте и сумме площадей сечений лиственничных древостоев Архангельской области

Fig. 6. The growth in height and basal areas of larch forest stands in the Arkhangelsk Region

Динамика лиственнично-соснового древостоя за период наблюдений
Dynamics of larch-pine forest stand during the observation period

Год Year	Класс бонитета Bonitet class	Состав древостоя Forest stand composition	Древесная порода Tree species	Средние таксационные показатели Average taxation indicators			Густота шт./га Density pcs./ha	Полнота Completeness		Запас, м³/га Stock, m³/ha	
				возраст, лет age, yrs	высота, м height, m	диаметр, см diameter, cm		абсолютная, м²/га absolute, m²/ha	относи- тельная relative	растущих growing	сухих dry
1952	I	6Лц2С1Е1Б 6L2P 1S1B	Лц L	210	32,2	37,1	176	19,1	0,42	291	-
			С P	215	29,1	37,6	61	6,8	0,16	91	-
			Е S	100	22	26	108	5,7	0,14	59	-
			Б B	80	21	21,5	71	2,6	0,08	26	-
			Итого Total						416	34,2	0,8
1962	I	6Лц2С2Е+Б 6L2P 2S+B	Лц L	220	32,8	38,1	154	17,6	0,38	274	-
			С P	225	29,8	40	53	6,8	0,10	93	-
			Е S	110	23,2	28,5	100	6,4	0,16	69	-
			Б B	90	20,2	19,8	57	1,8	0,06	17	-
			Итого Total						364	32,6	0,7
1981	I	6Лц 2С2Е + Б 6L2P 2S+B	Лц L	240	31,8	38,8	-	18,7	0,44	272	-
			С P	-	27,2	41,1	-	6,4	0,15	81	-
			Е S	-	28,8	32,8	-	7,2	0,18	96	-
			Б B	-	20,4	23,1	-	1,9	0,08	18	-
			Итого Total						-	34,2	0,85
2004	Ia	5Лц2С3Е + Б 5L2P 3S+B	Лц L	196	37,2	46,9	92	15,87	0,35	261	36,7
			С P	-	30,6	46,8	43	7,39	0,17	99	13,6
			Е S	81	21,9	23,1	321	13,43	0,34	161	8
			Б B	-	24,9	28,7	37	2,8	0,07	32	0,2
			Итого Total						493	39,49	0,93
2011	Ia	5Лц3Е2С + Б 5L2P 3S+B	Лц L	190	34,5	46,5	89	15,1	0,31	243	64
			С P	-	29,3	47,2	41	7,2	0,2	96	25
			Е S	90	17,4	18,2	622	16,1	0,5	176	7
			Б B	-	17,9	27,3	41	2,4	0,09	21	1
			Итого Total						801	40,7	1
2022	I	4Лц4Е2С + Б ед. Олс 4L2P 4S +B un. As.	Лц L	201	35,6	47,1	77	13,4	0,28	218	40
			С P	-	30,2	45,2	34	5,5	0,1	77	12
			Е S	85	19,3	18,6	625	16,9	0,48	193	7
			Б B	-	24,2	31,5	28	2,2	0,07	26	1
			Итого Total						768	42,2	0,93

Примечание. «-» – данные отсутствуют.

Note. «-» – no data available.

Динамика запасов древостоев за период наблюдения на ПП показана на рис. 7.

Существующая динамика приводит к изменению породного состава на ПП в сторону снижения доли лиственницы и сосны и постепенного замещения их елью.

На рис. 8 представлена динамика сумм площадей сечений (ΣG) за период наблюдения на ПП. Значения ΣG лиственницы и сосны объединены и приведены одним значением (Лц+С). У ели учитывали ΣG деревьев, вошедших в пересчет.

Установленная зависимость показывает, что рост суммы площадей сечений ели происходит непропорционально уменьшению суммы площадей сечения Лц+С. Повышение доли ели

произошло за 40-летний период, и в настоящее время процесс стабилизировался, что может говорить о заполнении ею доступных экологических ниш для роста и развития. Наличие подроста свидетельствует о том, что при естественном отпаде лиственницы и сосны произойдет дальнейшее возрастание количества ели в древостое.

Увеличение числа деревьев ели, которые постепенно заполняют окна вывала, привело к межвидовой конкуренции за площадь питания. Теневыносливая ель занимает образовавшиеся в пологе окна после естественного отпада крупномерных деревьев, тем самым препятствуя естественному возобновлению лиственницы и сосны.

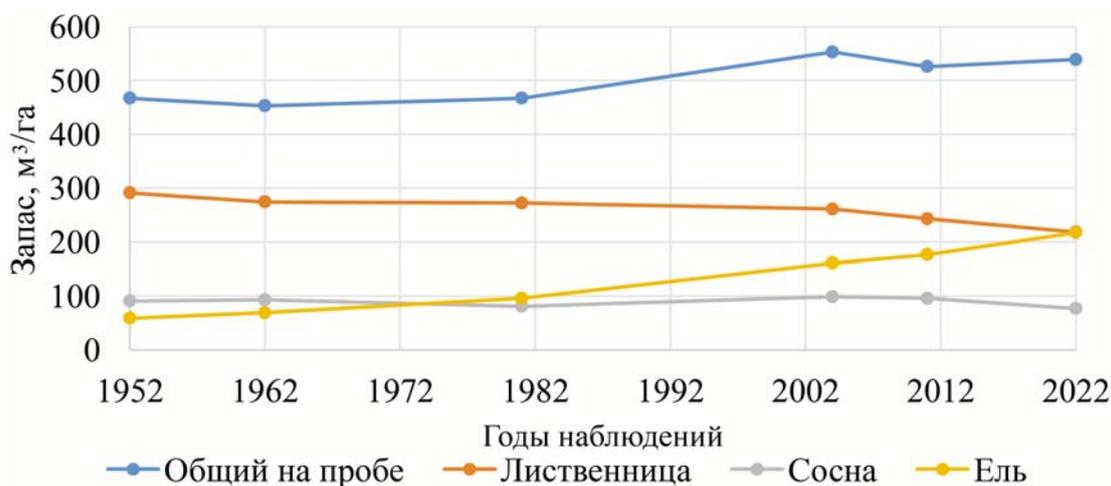


Рис. 7. Динамика запасов древесных пород за период наблюдения на ПП

Fig. 7. Dynamics of tree species stocks on the permanent trial plot over the observation period



Рис. 8. Динамика сумм площадей сечений за период наблюдения

Fig. 8. Basal areas dynamics over the observation period

Анализ материалов государственного лесного реестра и обзор литературных источников также показывает постепенное снижение площадей, занимаемых лиственничными древостоями в Архангельской области [Торхов, Трубин, 2002]. Таким образом, необходимы изменения в нормативно-правовых актах, предусматривающих хозяйственные мероприятия, направленные на восстановление насаждений с преобладанием сосны и лиственницы на Европейском Северо-Востоке, где лиственница находится на границе ареала естественного распространения.

В Архангельской области при разработке проектов освоения лесных участков не назначаются в рубку спелые и перестойные насаждения, имеющие в составе три и более единицы лиственницы. Но эти простые меры по сохранению естественных лиственничников не позволяют избежать, как показывают результаты наблюдений на постоянной пробной площади, естественного распада таких древостоев и постепенной смены лиственницы елью. Необходима разработка целого комплекса мер по сохранению и распространению лиственницы в условиях Архангельской области, в том числе путем проведения мероприятий по содействию естественному лесовозобновлению.

Ряд исследований в северотаежном районе показали эффективность минерализации при сохранении источников семян на вырубках для успешного естественного возобновления лиственницы [Климов, Барзут, 1991; Ильинцев и др., 2013, 2019; Мочалов, Чирухина, 2019].

Выводы

Наблюдения, ведущиеся с 1952 г. по настоящее время на постоянной пробной площади на территории Архангельской области в старовозрастном смешанном лиственнично-сосновом древостое, показывают, что за 70 лет число деревьев лиственницы и сосны сократилось на 53 %. Теневыносливая ель занимает экологические ниши после естественного отпада крупномерных деревьев и тем самым препятствует естественному возобновлению лиственницы и сосны. Сохранение естественных лиственничников эффективно решает проблему сохранения мест произрастания, однако при достижении лиственницей естественной спелости такие древостои распадаются по естественным причинам.

Текущее среднeperиодическое изменение запаса и суммы площадей сечения сосны и лиственницы отрицательное. Однако оставшиеся

деревья дают относительно большой прирост по запасу и в настоящее время. Несмотря на высокий возраст, лиственница и сосна не прекратили рост в высоту и по диаметру.

Наблюдения на постоянных пробных площадях показывают, что происходит смена лиственницы на другие лесобразующие породы. Принимаемые меры по отказу от рубок в насаждениях с участием трех и более единиц лиственницы в составе древостоя не дают результатов по их сохранению.

Литература

Ильинцев А. С., Третьяков С. В., Коптев С. В., Богданов А. П. Применение сплошных узколесосечных рубок и их влияние на естественное лесовозобновление в Емцовском учебно-опытном лесхозе Архангельской области // Наука – лесному хозяйству Севера: Сборник научных трудов ФБУ «Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства». Архангельск: СевНИИЛХ, 2019. С. 19–30.

Ильинцев А. С., Богданов А. П., Третьяков С. В. Возобновление лиственницы в Обозерском лесничестве на вырубке с минерализацией и без минерализации почвы // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: Межвузовский сборник научных трудов. Архангельск: Изд-во САФУ, 2013. С. 127–132.

Калинин В. И. Лиственница Европейского Севера. М.: Лесн. пром., 1965. 91 с.

Климов Р. Н., Барзут В. М. О путях возобновления лиственницы на концентрированных вырубках в северной подзоне тайги // Материалы отчетной сессии по итогам научно-исследовательских работ за 1990 год. Архангельск, 1991. С. 44–45.

Лесотаксационный справочник по северо-востоку европейской части Российской Федерации (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей и Республики Коми) / Сост. Г. С. Войнов. Архангельск: СевНИИЛХ, 2012. 672 с.

Мочалов Б. А., Чирухина Н. А. Опыт содействия естественному возобновлению лиственницы на севере европейской части России // Наука – лесному хозяйству Севера: Сборник научных трудов ФБУ «Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства». Архангельск: СевНИИЛХ, 2019. С. 55–61.

Торхов С. В., Трубин Д. В. Лиственница в лесах Архангельской области: состояние, динамика, использование // Материалы регионального рабочего совещания «Лиственничные леса Архангельской области, их использование и воспроизводство». Архангельск, 2002. С. 5–22.

Третьяков С. В., Ярославцев С. В. Отпад сосны и ели в смешанных древостоях Емцовского учебно-опытного лесхоза Архангельского ГТУ // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы: Мат-лы совещ. Тула, 2001. С. 459–462.

References

Il'intsev A. S., Tret'yakov S. V., Koptev S. V., Bogdanov A. P. Application of narrow clear cuttings and their impact on the natural regeneration in the Emtsovsky Educational and Experimental Forestry in the Arkhangelsk Region. *Nauka – lesnomu khozyaistvu Severa: Sbornik nauchnykh trudov FBU «Severnyi nauchno-issledovatel'skii institut lesnogo khozyaistva» = Science – to the forestry of the North: Proceedings of the Northern Research Institute of Forestry*. Arkhangel'sk: SevNIILKh; 2019. P. 19–30. (In Russ.)

Il'intsev A. S., Bogdanov A. P., Tret'yakov S. V. Renewal of the larch in the Obozersk forestry on the logging areas with and without soil mineralization. *Ekologicheskie problemy Arktiki i severnykh territorii: Mezhevuzovskii sbornik nauchnykh trudov = Ecological problems of the Arctic and Northern territories: Interuniversity proceedings*. Arkhangel'sk: SAFU; 2013. P. 127–132. (In Russ.)

Kalinin V. I. Larch in the European North. Moscow: Lesn. prom.; 1965. 91 p. (In Russ.)

Klimov R. N., Barzut V. M. On the ways of larch renewal in concentrated clearings in the northern taiga subzone. *Materialy otchetnoi sessii po itogam nauchno-issledovatel'skikh rabot za 1990 god = Materials of the reporting session on the results of the research in 1990*. Arkhangel'sk; 1991. P. 44–45. (In Russ.)

Mochalov B. A., Chirukhina N. A. Experience of assistance to natural larch regeneration in the north of the European part of Russia. *Nauka – lesnomu khozyaistvu Severa: Sbornik nauchnykh trudov FBU «Severnyi nauchno-issledovatel'skii institut lesnogo khozyaistva» = Science – to the forestry of the North: Proceedings of the Northern Research Institute of Forestry*. Arkhangel'sk: SevNIILKh; 2019. P. 55–61. (In Russ.)

Torkhov S. V., Trubin D. V. Larch in the forests of the Arkhangelsk Region: State, dynamics, and use. *Materialy regional'nogo rabochego soveshchaniya «Listvennichnye lesa Arkhangel'skoi oblasti, ikh ispol'zovanie i vosproizvodstvo» = Materials of the regional workshop 'Larch forests of the Arkhangelsk Region, their use and reproduction'*. Arkhangel'sk; 2002. P. 5–22. (In Russ.)

Tret'yakov S. V., Yaroslavtsev S. V. Loss of pine and spruce in mixed forest stands of the Emtsovsky Educational and Experimental Forestry of the Arkhangelsk State Technical University. *Lesnye stacionarnye issledovaniya: metody, rezul'taty, perspektivy: Matly soveshch. = Forest stationary research: Methods, results, prospects. Materials of the meeting*. Tula; 2001. P. 459–462. (In Russ.)

Voinov G. S. (comp.). Forest inventory guide for the north-east of the European part of the Russian Federation (regulatory materials for the Nenets Autonomous Okrug, Arkhangelsk, Vologda regions and the Komi Republic). Arkhangel'sk: SevNIILKh; 2012. 672 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 21.02.2024; принята к публикации / accepted: 26.04.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Богданов Александр Петрович

канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник ФБУ «СевНИИЛХ»; доцент кафедры лесоводства и лесоустройства САФУ

e-mail: a.p.bogdanov@sevniilh-arh.ru

Третьяков Сергей Васильевич

д-р с.-х. наук, главный научный сотрудник ФБУ «СевНИИЛХ»; профессор кафедры лесоводства и лесоустройства САФУ

e-mail: s.v.tretyakov@narfu.ru

Коптев Сергей Викторович

д-р с.-х. наук, главный научный сотрудник ФБУ «СевНИИЛХ»; зав. кафедрой лесоводства и лесоустройства САФУ

e-mail: s.koptev@narfu.ru

Ярославцев Сергей Вениаминович

канд. с.-х. наук, доцент, и. о. директора ФБУ «СевНИИЛХ»

e-mail: sevniilh@sevniilh-arh.ru

Давыдов Александр Владимирович

лаборант-исследователь ФБУ «СевНИИЛХ», аспирант САФУ

e-mail: davydov.a@edu.narfu.ru

CONTRIBUTORS:

Bogdanov, Alexander

Cand. Sci. (Agr.), Senior Researcher, Northern Research Institute of Forestry; Associate Professor, Northern (Arctic) Federal University

Tretyakov, Sergey

DSc (Agr.), Chief Researcher, Northern Research Institute of Forestry; Professor, Northern (Arctic) Federal University

Koptev, Sergey

DSc (Agr.), Chief Researcher, Northern Research Institute of Forestry; Head of Forestry and Forest Inventory Department, Northern (Arctic) Federal University

Yaroslavtsev, Sergey

Cand. Sci. (Agr.), Associate Professor, Acting Director, Northern Research Institute of Forestry

Davydov, Alexander

Laboratory Research Assistant, Northern Research Institute of Forestry; Doctoral Student, Northern (Arctic) Federal University

УДК [582.632.1:581.321.1:577.115.3] : [581.543.2 + 581.543.5] (470.22 + 571.56)

ДИНАМИКА ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА НЕЙТРАЛЬНЫХ ЛИПИДОВ В ПОЧКАХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ И ЯКУТИИ

Л. В. Ветчинникова^{1*}, А. Ф. Титов², Т. Д. Татарина³,
А. Г. Пономарев³, И. В. Васильева³

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
* vetchin@krc.karelia.ru

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

³ Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН
(пр. Ленина, 41, Якутск, Республика Саха (Якутия), Россия, 677980)

Изучены изменения жирнокислотного состава нейтральных липидов в зимне-весенний период (январь–май) в почках березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в контрастных по природно-климатическим условиям регионах – Карелии и Якутии. Показана динамика их изменений в указанный период, в течение которого апикальная верхушечная меристема находится на стадии внутривислого развития. Установлено, что независимо от места произрастания березы повислой нейтральные липиды, содержащиеся в почках, характеризовались высоким уровнем ненасыщенных жирных кислот. С повышением температуры воздуха их содержание снижалось, но величина индекса двойной связи в почках деревьев, произрастающих в Карелии, оставалась почти без изменений, а в Якутии – даже несколько увеличивалась. Одновременно с этим установлено, что в условиях Карелии в нейтральных липидах устойчиво преобладают ди- и триеновые жирные кислоты, а в Якутии – моно- и диеновые. Выход деревьев из состояния вынужденного покоя в изученный период сопровождался определенными изменениями в активности ацил-липидных десатураз: в условиях Якутии значения олеоил- и линолеил-десатуразных отношений в почках увеличивались с января к маю, тогда как в Карелии наблюдалось их небольшое повышение лишь в апреле. Зафиксированные высокие показатели индекса стеароил-десатуразных отношений, особенно в Якутии, по-видимому, связаны с функциональной ролью нейтральных липидов как энергетического и/или субстратного резерва, который используется не только в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур. Из полученных данных также следует, что динамика изученных показателей, характеризующих особенности нейтральных липидов, содержащихся в почках березы повислой, определялась преимущественно их физиологическим состоянием и фазой развития сформированных в них зачаточных органов, но сроки прохождения фаз, а также состав и содержание жирных кислот – природно-климатическими условиями мест их произрастания.

Ключевые слова: почки березы повислой; *Betula pendula* Roth; адаптация; низкие отрицательные температуры; десатуразы; жирные кислоты; нейтральные липиды; Карелия; Якутия

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Татарина Т. Д., Пономарев А. Г., Васильева И. В. Динамика жирнокислотного состава нейтральных липидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 30–40. doi: 10.17076/eco1901

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН – № FMEN-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН – № FMEN-2022-0004) и Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (№ FWRS-2021-0024).

**L. V. Vetchinnikova^{1*}, A. F. Titov², T. D. Tatarinova³, A. G. Ponomarev³, I. V. Vasileva³.
DYNAMICS OF THE FATTY ACID COMPOSITION OF NEUTRAL LIPIDS IN SILVER BIRCH
BUDS DURING THE WINTER-SPRING PERIOD IN KARELIA AND YAKUTIA**

¹ Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vetchin@krc.karelia.ru

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

³ Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (41 Lenin Ave, 677007 Yakutsk, Russia)

Changes in the fatty acid composition of neutral lipids in buds in the winter-spring period (January-May) were studied in silver birch (*Betula pendula* Roth) growing under the notably different natural and climatic conditions of Karelia and Yakutia. In this period, the apical meristem develops inside the bud. The study showed that irrespective of the geographical location, neutral lipids in silver birch buds contained high levels of unsaturated fatty acids. Their content declined as the air temperature rose, but the double bond index in buds of the trees growing in Karelia remained almost unchanged, whereas in Yakutia it even increased somewhat. At the same time, the prevalent neutral lipid fractions in Karelia were di- and trienoic fatty acids, and in Yakutia it was mono- and dienoic acids. Awakening from exogenous dormancy in the period in question was accompanied by certain changes in the activity of acyl-lipid desaturases: in Yakutia, the oleoyl- and linoleoyl-desaturase ratios in buds increased from January towards May, while in Karelia a minor rise in the ratios was observed only in April. The high stearoyl-desaturase ratios, especially in Yakutia, are probably explained by the functional role of neutral lipids as energy and/or substrate depots, which are utilized not only in the processes of bud adaptation to low temperatures but also in the formation of primordial structures in buds. Our data also indicate that the variation of the indices that represent the specific features of neutral lipids in silver birch buds was mostly controlled by the physiological status and the development phase of embryonic organs formed therein, whereas the timing of the phases, as well as the composition and content of fatty acids – by the local environmental and climatic conditions.

Keywords: silver birch buds; *Betula pendula* Roth; adaptation; low negative temperatures; desaturases; fatty acids; total lipids; Karelia; Yakutia

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Tatarinova T. D., Ponomarev A. G., Vasileva I. V. Dynamics of the fatty acid composition of neutral lipids in silver birch buds during the winter-spring period in Karelia and Yakutia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 30–40. doi: 10.17076/eco1901

Funding. The research was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS – #FMEN-2021-0018, Institute of Biology KarRC RAS – #FMEN-2022-0004) and the Institute for Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (#FWRS-2021-0024).

Введение

Важным составным элементом лесных формаций Севера являются белые березы (*Betula L.*, секция *Albae*), которые благодаря высокому адаптационному потенциалу успешно освоили и продолжают осваивать самые разнообразные местообитания. В результате этого один из наиболее известных представителей данного рода береза повислая (*Betula pendula* Roth) имеет в настоящее время широкий ареал на Евразийском континенте – от Атлантики до Восточной Сибири и формирует здесь мелколиственные леса во всех климатических зонах, кроме тундры. При этом ее адаптационная пластичность, так же как и у других видов, может по-разному проявлять себя вдоль широтного градиента [Salojärvi et al., 2017], что главным образом обусловлено температурой, а влияние последней в отношении многих видов живых организмов, включая растения, особенно заметно проявляется в зимне-весенний период [Delgado et al., 2020].

Многочисленные исследования показывают, что в процессе длительной эволюции растения в ответ на быстрое, но непродолжительное понижение температуры, а также на продолжительное действие низких температур выработали большое количество различных защитно-приспособительных реакций [Трунова, 2007; Титов, Таланова, 2011; Strimbeck et al., 2015; Xiao et al., 2022], среди которых важную роль многие авторы отводят температурозависимым изменениям в структурно-функциональной организации мембран, и в частности, увеличению уровня ненасыщенности жирнокислотного состава мембранных липидов [Upchurch, 2008; Лось, 2014; Sidorov, Tsydendambaev, 2014]. В ряде работ также установлено, что в процесс адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды вовлечены нейтральные липиды, биологическая функция которых долгое время рассматривалась только как энергетическая и/или запасная [Piispanen, Saranpää, 2004; Solovchenko, 2012; Grimberg et al., 2018].

Учитывая вышесказанное, целью данной работы явилось изучение изменений жирнокислотного состава и активности десатураз нейтральных липидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в контрастных по природно-климатическим условиям Карелии и Якутии.

Материалы и методы

Объектом исследования были 30–40-летние деревья березы повислой *Betula pendula* Roth,

а материалом для исследований служили почки, сбор которых осуществляли с января по май, т. е. в период, когда выживаемость растений напрямую зависела от действия факторов внешней среды, главным образом от температуры. Сбор почек проводили на территории Республики Карелия (в зеленой зоне г. Петрозаводска, 61°79' с. ш. 34°35' в. д.) и Республики Саха (Якутия) (окрестности г. Якутска, 62°15' с. ш. 129°37' в. д.). Выбранные для исследования деревья по внешним признакам являются абсолютно типичными для данного вида, произрастают на одной широте, имеющей сходный фотопериод, но удалены друг от друга в долготном направлении более чем на 5 тыс. км, что обуславливает значительные различия их местообитаний по природно-климатическим характеристикам. В частности, территории Карелии и Центральной Якутии относятся соответственно к северо-западной и северо-восточной границам ареала березы повислой в Евразии и являются контрастными по температурно-влажностному режиму: в Карелии климат умеренно континентальный, переходный к морскому, с возвратными зимними потеплениями, а в Якутии – резко континентальный с зимними температурами до –60 °С (рис. 1). Основным фактором, лимитирующим рост растений в Карелии, считается недостаток тепла. Однако благодаря близости Атлантического океана и его воздействию среднегодовая температура воздуха в Карелии примерно на 10 °С выше, чем в более континентальных районах, расположенных на той же географической широте, – например, в Якутии. Дополнительным фактором, ограничивающим произрастание растений в Якутии, является то, что она находится в области сплошного распространения многолетней мерзлоты.

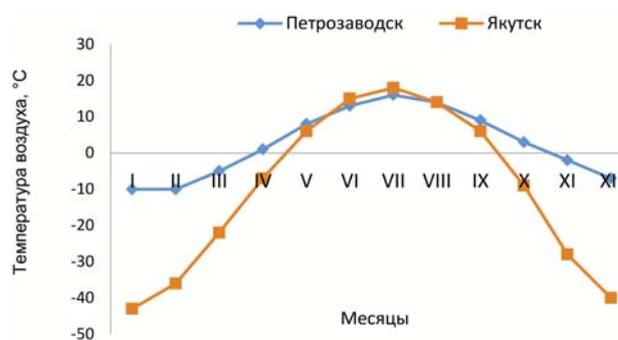


Рис. 1. Изменение температуры воздуха (°C) в течение года (средние многолетние данные) в окрестностях г. Петрозаводска и г. Якутска

Fig. 1. Air temperature variations (°C) over the year (long-term averages) in the vicinity of Petrozavodsk and Yakutsk

Экстракцию липидов из тканей осуществляли смесью хлороформа и метанола (2:1 по объему) с добавлением воды. Для выделения нейтральных липидов (НЛ) использовали метод колоночной хроматографии с силикагелем (размер зерен – 75–150 мк, Sigma). В качестве колонки служили пипетки Пастера длиной 145 мм. Фракцию НЛ извлекали хлороформом. Метилвые эфиры жирных кислот (ЖК) получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и разделяли на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000 М.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (50 м × 0,32 мм) при температурах: термостата – 180 °С (изотерма), пламенно-ионизационного детектора – 240 °С, испарителя – 220 °С и скорости газа-носителя (азот) 50 мл/мин. Вычисляли содержание индивидуальных ЖК, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в углеродной цепочке: насыщенные (двойные связи отсутствуют) и ненасыщенные (моноеновые, диеновые, триеновые).

Индекс двойной связи, DBI (double bond index), и коэффициент ненасыщенности, U/S (unsaturated/saturated, ненасыщенные/насыщенные ЖК), рассчитывали по формулам [Lyons et al., 1964].

Об активности ацил-липидных ω9-, ω6- и ω3-десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеводородные цепи олеиновой (C_{18:1}), линолевой (C_{18:2}) и линоленовой (C_{18:3}) ЖК косвенно судили по индексам стеароил- (SDR, stearoyl-desaturase ratio), олеоил- (ODR, oleoyl-desaturase ratio) и линолеил-

(LDR, linoleoyl-desaturase ratio) десатуразных отношений, рассчитанным на основании содержания (% от суммы ЖК) компонентов типа C₁₈ [Jaworski, Stumpf, 1974; Алаудинова и др., 2010; Иванова и др., 2018].

Обработку полученных данных проводили с помощью общепринятых методов с использованием статистического пакета программ Microsoft Excel. В статье обсуждаются только величины, являющиеся статистически достоверными при $p \leq 0,05$.

Анализ липидов выполнен с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» Института леса ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что в составе НЛ, содержащихся в почках березы повислой, преобладали ненасыщенные ЖК, сумма которых варьировала от 74,6 до 85,8 % в условиях Карелии и от 85,7 до 90,7 % – Якутии, постепенно снижаясь в течение зимне-весеннего периода (табл. 1). Несмотря на общую тенденцию увеличения суммы насыщенных ЖК с января (вынужденный покой) к маю (начало распускания почек), их доля оказалась в 1,8 раза выше у деревьев, растущих в Карелии, по сравнению с таковыми в Якутии.

Изменения, происходившие в соотношении ненасыщенных и насыщенных ЖК, нашли отражение в снижении коэффициента U/S, который характеризует степень ненасыщенности липидов. Величина DBI, характеризующая

Таблица 1. Общая характеристика нейтральных липидов, содержащихся в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 1. General characterisation of neutral lipids contained in birch buds in winter-spring period in conditions of Karelia and Yakutia

Месяцы Months	Карелия Karelia				Якутия Yakutia			
	S	U	U/S	DBI	S	U	U/S	DBI
Январь January	14,2	85,8	6,07	2,33	9,3	90,7	9,74	1,87
Март March	16,3	83,7	5,13	2,32	9,7	90,3	9,28	1,84
Апрель April	17,1	82,9	4,83	2,41	10,1	89,9	8,89	1,95
Май May	25,4	74,6	2,94	2,28	14,4	85,7	6,07	1,93

Примечание. S – насыщенные ЖК (в % от суммы ЖК), U – ненасыщенные ЖК (в % от суммы ЖК), U/S – коэффициент ненасыщенности, DBI – индекс двойной связи.

Note. S – saturated FAs (% of total FAs), U – unsaturated FAs (% of total FAs), U/S – unsaturation coefficient, DBI – double bond index.

их количество в молекулах ненасыщенных ЖК, была в 1,2 раза выше в северо-западной части ареала березы повислой по сравнению с северо-восточной. Однако в условиях Якутии отмечена динамика его роста на фоне снижения суммы ненасыщенных ЖК с января к маю. Добавим также, что показатели сумм насыщенных (S), ненасыщенных (U) ЖК и коэффициента ненасыщенности (U/S), отмеченные в условиях Якутии в мае (перед началом распускания почек), по величине оказались почти равными наблюдавшимся в условиях Карелии в феврале (период вынужденного покоя) (табл. 1). В этом проявилась сходная реакция деревьев на действие низкой температуры воздуха, соответствующей примерно -10°C , которая в последние десятилетия наблюдалась в Карелии преимущественно в январе, а в Якутске – только в апреле (рис. 1).

Значительные различия обнаружены нами в соотношении индивидуальных ЖК в зависимости от места произрастания деревьев и их физиологического состояния в конкретные фазы сезонного развития. Так, среди насыщенных ЖК в пуле НЛ преобладала пальмитиновая ЖК ($\text{C}_{16:0}$), содержание которой увеличивалось в течение зимне-весеннего развития березы повислой, но в условиях Карелии ее значения были в 2,2 раза выше по сравнению с Якутией (21,9 и 9,8 % от суммы ЖК соответственно). Вместе с тем, в условиях Якутии было зафиксировано стабильное присутствие стеариновой ЖК ($\text{C}_{18:0}$), хотя ее доля в среднем составила 2,7 %, в Карелии сходные ее значения отмечены только в мае. Ненасыщенные ЖК в НЛ почек березы повислой характеризовались наличием 16 и 18 атомов углерода с разным числом двойных связей, среди которых

в Карелии преобладали линолевая ($\text{C}_{18:2}$) и линоленовая ($\text{C}_{18:3}$) ЖК. У деревьев в Якутии ненасыщенные ЖК оказались более разнообразными (здесь они не приводятся, так как для идентификации части из них требуются дополнительные исследования).

Существенные изменения в НЛ почек березы повислой выявлены по составу отдельных групп – моно-, ди-, триеновых ЖК и их соотношению, доля которых также зависела от природно-климатических условий местообитания и фазы зимне-весеннего развития деревьев. Например, в условиях Карелии ненасыщенные ЖК были представлены главным образом ди- и триеновыми ЖК, а в условиях Якутии – преимущественно моно- и диеновыми (рис. 2). Преобладание моноеновых ЖК в НЛ почек березы повислой в условиях Якутии представляется вполне закономерным, поскольку они, наряду с другими функциями, участвуют в передаче сигналов, регулирующих процессы точной дифференцировки [Semenova et al., 2017] зачаточных органов вегетативных и/или генеративных побегов, сформированных в почках березы повислой. Добавим, что процесс их внутрипочечного развития здесь является более длительным, чем, к примеру, в Карелии, поскольку в условиях многолетней мерзлоты медленное оттаивание почвы сдерживает начало деятельности корневой системы и вегетации растений в целом.

В пуле ненасыщенных ЖК олеиновая ($\text{C}_{18:1}$) определяла основной уровень моноеновых, линолевая – диеновых, а линоленовая – триеновых ЖК, хотя их соотношение в НЛ изменялось в зависимости от места произрастания березы повислой. В частности, в условиях Карелии

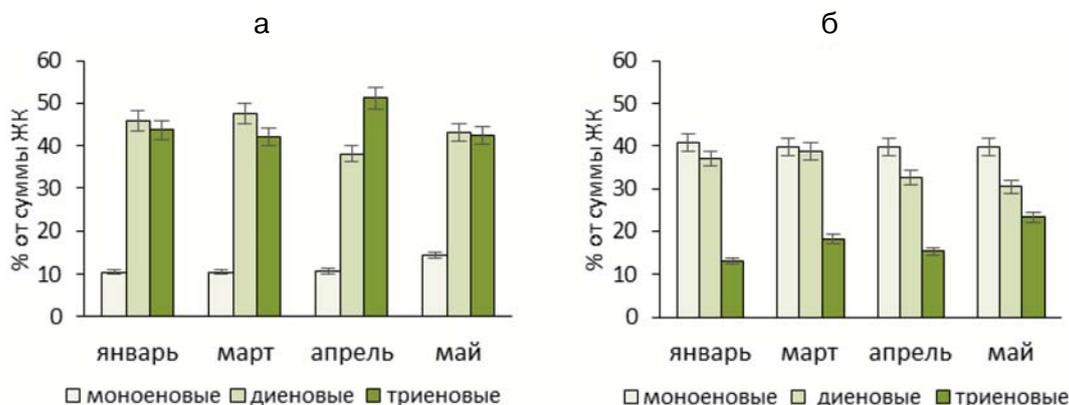


Рис. 2. Содержание моно-, ди- и триеновых ЖК в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б), в % от суммы ЖК

Fig. 2. The content of mono-, di- and trienoic fatty acids (FAs) in the neutral lipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and in Yakutia (б), % of total FAs

преобладали линолевая и линоленовая ЖК, которые в сумме достигали 70 % (от суммы ЖК) (рис. 3). В период отрицательных температур (январь–март) доля линолевой ЖК здесь была несколько выше (на 5 %), чем линоленовой, но с повышением температуры (в апреле) значения последней увеличивались (на 10 %), а к маю они почти сравнялись. На олеиновую ЖК здесь приходилось не более 7 %, а с января по май отмечена тенденция к ее снижению.

В условиях Якутии в наиболее холодные месяцы (январь–март) в составе НЛ доминировала олеиновая ЖК (более 25 % от суммы ЖК), но с повышением температуры воздуха к началу распускания почек (май) ее доля снижалась, оставаясь при этом более чем вдвое выше по сравнению с Карелией (рис. 3). Содержание линолевой ЖК по мере повышения температуры воздуха сохранялось довольно стабильным, а линоленовой ЖК – возрастало от января к маю почти вдвое.

Изменение уровня ненасыщенности ЖК, как известно, происходит с участием ферментов $\omega 9$ -, $\omega 6$ - и $\omega 3$ -ацил-липидных десатураз, которые осуществляют реакцию десатурации ЖК, т. е. превращения одинарной связи в двойные между атомами углерода в положении 3, 6 и 9 соответственно [Лось, 2014]. Об активности этих ферментов можно косвенно судить по индексам SDR, ODR и LDR, которые рассчитывали на основании содержания стеариновой ($C_{18:0}$), олеиновой ($C_{18:1}$), линолевой ($C_{18:2}$) и линоленовой ($C_{18:3}$) ЖК.

Из полученных данных следует, что выход деревьев из состояния вынужденного покоя в зимне-весенний период (до начала их вегетации) сопровождался изменениями в актив-

ности ацил-липидных десатураз (табл. 2). Так, в фазу вынужденного покоя (январь–март) в НЛ почек березы повислой зафиксирована высокая активность $\omega 9$ -десатуразы (SDR) (около 0,90), обеспечивающей введение первой двойной связи в углеводородную цепь, которая снижалась только в мае, но по величинам оставалась выше в Якутии, чем в Карелии. По всей вероятности, в условиях многолетней мерзлоты в липидах почек березы повислой существует определенная взаимосвязь между экспрессией генов $\omega 9$ -ацил-липидной десатуразы, участвующей в биосинтезе олеиновой кислоты, и устойчивостью растений к низкой температуре. Зафиксированные высокие показатели индекса SDR, по-видимому, связаны также с функциональной ролью НЛ как энергетического и/или субстратного резерва, который используется не только в процессах, связанных с адаптацией почек березы повислой к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур.

В условиях Карелии в почках березы повислой наибольшей активностью характеризовалась $\omega 6$ -десатураза, ответственная за превращение олеиновой кислоты в линолевую, о чем свидетельствуют высокие значения индекса ODR (в среднем 0,92), которые оставались относительно стабильными в течение всего изученного периода. В условиях Якутии они были почти вдвое ниже, увеличиваясь с января к маю (с 0,50 до 0,65).

Интересные данные получены для $\omega 3$ -десатуразы, обеспечивающей введение второй двойной связи: будучи минимальной по величине (0,28) в период экстремально низких температур в условиях Якутии, ее активность

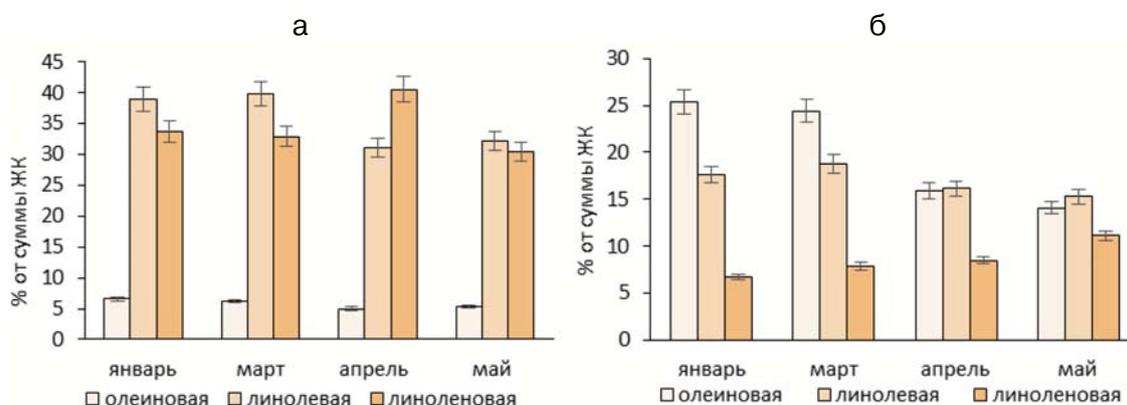


Рис. 3. Содержание олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б), в % от общей суммы ЖК

Fig. 3. The content of oleic, linoleic and linolenic FAs in the neutral lipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and in Yakutia (b), % of total FAs

Таблица 2. Значения расчетных индексов, отражающих изменение активности ω 9- (SDR), ω 6- (ODR) и ω 3- (LDR) десатураз в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 2. Calculated values of indices reflecting changes in the activity of ω 9- (SDR, stearic desaturation ratio), ω 6- (ODR, oleic desaturation ratio) and ω 3- (LDR, linoleic desaturation ratio) desaturases in bud neutral lipids of silver birch in winter-spring period in conditions of Karelia and Yakutia

Индекс десатуразной активности Indice desaturation ratio	Месяцы Months							
	Январь January		Март March		Апрель April		Май May	
	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia
SDR (ω 9)	0,86	0,90	0,89	0,93	0,70	0,84	0,67	0,83
ODR (ω 6)	0,92	0,50	0,91	0,51	0,94	0,61	0,92	0,65
LDR (ω 3)	0,46	0,28	0,45	0,30	0,57	0,34	0,49	0,42

Примечание. SDR, ODR, LDR – стеарил-, олеил- и линолеил-десатуразные отношения.

Note. SDR, ODR, LDR – stearyl-, oleoyl- and linoleoyl-desaturase ratios.

к началу распускания почек здесь возросла в 1,5 раза и почти сравнялась с таковой в условиях Карелии. По-видимому, это обусловлено усилением синтеза линоленовой ЖК, которое зафиксировано в Якутии в мае. Отметим, что эти результаты согласуются с данными литературы о том, что увеличение доли линоленовой кислоты свидетельствует об усилении активности ω 3-десатуразы [Лось, 2014; Романова и др., 2016].

Описанная выше избирательность действия десатураз, скорее всего, обусловлена особенностями формирования фотосинтетического аппарата зачаточных органов в период внутрипочечного развития в весенний период и направлена на сохранение их жизнеспособности не только к действию низких отрицательных, но и резких перепадов суточных температур, которые в Якутии наблюдаются до конца мая и размах колебаний которых часто достигает 20 °С, что связано с географическим положением данного региона [Junttila et al., 2003].

Добавим, что, согласно полученным нами данным, содержание ненасыщенных ЖК и индекс U/S в условиях Якутии сохранялись на максимальном уровне (в среднем 90,3 и 9,3 % соответственно) до апреля, когда произошел подъем температуры от экстремально низких значений до тех, которые обычно наблюдаются практически на всем протяжении ареала березы повислой в зимний период (в среднем около –20 °С). Очевидно, что на жирнокислотный состав липидов почек березы определяющее влияние оказывает в данном случае именно температура. Дополнительным лимитирующим фактором для древесных растений на территории Якутии является отрицательная

температура корнеобитаемого слоя почвы, отмечаемая на протяжении большей части года в условиях многолетней мерзлоты. В том числе и поэтому снежный покров в Якутии (рис. 4, а) сохраняется значительно дольше, чем в Карелии (рис. 4, б), и, соответственно, начало вегетации у березы повислой в условиях Якутии наблюдается в более поздние сроки по сравнению с Карелией.

В целом результаты исследований показали, что независимо от места произрастания березы повислой в зимне-весенний период в НЛ ее почек доля ненасыщенных ЖК преобладает над насыщенными, что отражалось в высоких значениях коэффициента U/S и DBI. Это соответствует утвердившемуся к настоящему времени мнению о роли ненасыщенных ЖК в низкотемпературной устойчивости растений [He, Ding, 2020; Nokhsorov et al., 2023]. Анализ жирнокислотного состава нейтральных липидов позволил выявить различия, отражающие природно-климатические особенности мест произрастания березы повислой. В частности, в условиях Карелии в НЛ почек березы повислой устойчиво преобладали ди- и триеновые жирные кислоты, а в Якутии – моно- и диеновые. Существенное накопление линолевой и линоленовой ЖК обусловили высокую активность ω 6- (ODR) и ω 3- (LDR) десатураз в почках деревьев, произрастающих в условиях Карелии. В условиях же Якутии в НЛ преобладала олеиновая кислота, что обеспечивалось высокой активностью ω 9-десатуразы (SDR) даже в апреле и мае. Это может свидетельствовать о наличии определенной взаимосвязи между экспрессией генов ω 9-десатуразы, участвующей в биосинтезе олеиновой кислоты, и механизмами низкотемпературной устойчивости в условиях вечной

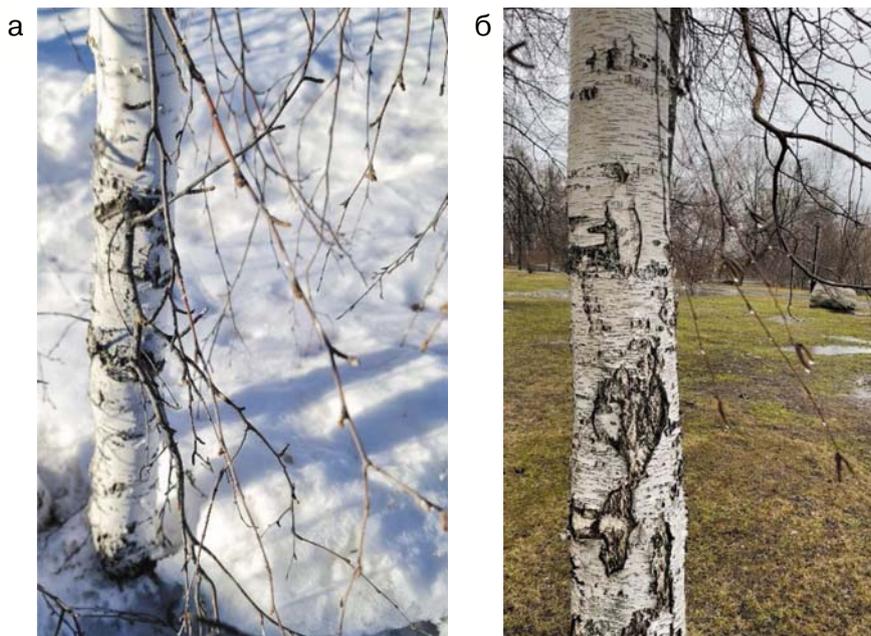


Рис. 4. Деревья березы повислой, произрастающие на одной широте в контрастных по природно-климатическим условиям регионах России: (а) – в Якутии (62° с. ш. 130° в. д.) и (б) – в Карелии (62° с. ш. 34° в. д.) в один и тот же день – 14.04.2024 г.

Fig. 4. Silver birch, growing at the same latitude in contrasting climatic conditions in the regions of Russia: (a) – in Yakutia (62°N, 130°E) and (б) – Karelia (62°N, 34°E) on the same day 2024.04.14

мерзлоты. Вместе с тем зафиксированные высокие показатели индекса SDR, особенно у деревьев, растущих в Якутии, по-видимому, связаны с функциональной ролью нейтральных липидов не только как энергетического и/или субстратного резерва, который используется в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но также и при формировании в них зачаточных структур.

Выводы

1. В НЛ почек березы повислой, произрастающей в условиях Карелии и Якутии, ненасыщенные ЖК преобладают над насыщенными. При этом доля ненасыщенных ЖК в почках выше у берез в Якутии по сравнению с березами в Карелии, несмотря на общую тенденцию их снижения по мере выхода растений из состояния вынужденного покоя.

2. С повышением температуры воздуха в зимне-весенний период в НЛ почек березы повислой величина коэффициента ненасыщенности снижается, а индекса двойной связи, напротив, несколько увеличивается у деревьев, растущих в Якутии, или остается почти неизменной у деревьев, растущих в условиях Карелии.

3. В условиях Карелии в почках березы повислой в жирнокислотном составе НЛ преобладают ди- и триеновые ЖК, а в условиях Якутии – моно- и диеновые, что, по-видимому, обусловлено природно-климатическими факторами мест произрастания, главным из которых является температура.

4. Значения индексов олеил- и линолеил-десатуразных отношений, косвенно свидетельствующих об активности $\omega 6$ - и $\omega 3$ -десатураз, в НЛ почек березы повислой в условиях Якутии увеличиваются с января к маю, тогда как в Карелии в зимне-весенний период они остаются неизменными, за исключением небольшого повышения в апреле.

5. Высокие показатели индекса стеароил-десатуразных отношений, обнаруженные в почках березы повислой (особенно произрастающей в Якутии), по-видимому, связаны с функциональной ролью НЛ, как энергетического и/или субстратного резерва, используемого не только в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур.

6. В целом динамика изученных показателей НЛ в почках березы повислой, растущей в условиях Карелии и Якутии, определяется в зимне-весенний период преимущественно их

физиологическим состоянием и фазой развития сформированных в них зачаточных органов, но сроки прохождения фаз, а также состав и содержание жирных кислот – природно-климатическими условиями мест их произрастания.

Авторы выражают глубокую благодарность А. А. Перку, О. С. Серебряковой и Н. Е. Петровой за помощь в сборе растительного материала в Якутии и Карелии, а также М. К. Ильиновой и И. В. Морозовой за частичную обработку первичных данных.

Литература

Алаудинова Е. В., Поваляева В. А., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 3. Особенности обмена нейтральных липидов меристем почек *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2010. № 1. С. 67–74.

Иванова М. В., Макаренко С. П., Суворова Г. Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации // Сибирский экологический журнал. 2018. № 2. С. 239–247. doi: 10.15372/SEJ20180208

Лось Д. А. Десатуры жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.

Романова И. М., Живетьев М. А., Дударева Л. В., Граскова И. А. Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растительного сырья. 2016. № 2. С. 61–66. doi: 10.14258/jcprgm.201602732

Титов А. Ф., Таланова В. В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с. (Тимирязевские чтения; 64)

Delgado M., Roslin T., Tikhonov G. et al. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events // PNAS. 2020. Vol. 117(49). P. 31249–31258. doi: 10.1073/pnas.2002713117

Grimberg Å., Lager I., Street N. R., Robinson K. M., Marttila S., Mähler N., Ingvarsson P. K., Bhalerao R. P. Storage lipid accumulation is controlled by photoperiodic signal acting via regulators of growth cessation and dormancy in hybrid aspen // New Phytol. 2018. Vol. 219, no. 2. P. 619–630. doi: 10.1111/nph.15197

He M., Ding N.-Z. Plant unsaturated fatty acids: Multiple roles in stress response // Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiol. 2020. Vol. 11. Art. 562785 doi: 10.3389/fpls.2020.562785

Jaworski J. G., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius* // Arch. Biochem. Biophys. 1974. Vol. 162. P. 158–165.

Junttila O., Nilsen J., Igeland B. Effect of temperature on the induction of bud dormancy in ecotypes

of *Betula pubescens* and *Betula pendula* // Scand. J. For. Res. 2003. Vol. 18, no. 3. P. 208–217. doi: 10.1080/02827581.2003.9728291

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant // Plant Physiol. 1964. Vol. 39. P. 262–268.

Nokhsorov V. V., Senik S. V., Sofronova V. E., Kotlova E. R., Misharev A. D., Chirikova N. K., Dudareva L. V. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone // Plants. 2023. Vol. 12, no. 1. Art. 15. doi: 10.3390/plants12010015

Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood // Tree Physiol. 2004. Vol. 24, no. 9. P. 991–999. doi: 10.1093/treephys/24.9.991

Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. Vol. 49, no. 6. P. 904–912. doi: 10.1038/ng.3862

Semenova N. V., Makarenko S. P., Shmakov V. N., Konstantinov Y. M., Dudareva L. V. Fatty acid composition of total lipids from needles and cultured calluses of conifers *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., and *Larix sibirica* Ledeb // Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology. 2017. Vol. 11. P. 287–295. doi: 10.1134/S1990747817040092

Sidorov R. A., Tsydendambaev V. D. Biosynthesis of fatty oils in higher plants // Russ. J. Plant Physiol. 2014. Vol. 61, no. 1. P. 1–18. doi: 10.1134/S1021443714010130

Solovchenko A. E. Physiological role of neutral lipid accumulation in eukaryotic microalgae under stresses // Russ. J. Plant Physiol. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 167–176. doi: 10.1134/S1021443712020161

Strimbeck G. R., Schaberg P. G., Fossdal C. G., Schröder W. P., Kjellsen T. D. Extreme low temperature tolerance in woody plants // Front Plant. Sci. 2015. Vol. 6. Art. 884. doi: 10.3389/fpls.2015.00884

Upchurch R. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress // Biotechnol. Lett. 2008. Vol. 30. P. 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Xiao R., Zou Y., Guo X., Li H., Lu H. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance // Mol. Biol. Rep. 2022. Vol. 49. P. 9997–10011. doi: 10.1007/s11033-022-07568-x

References

Alaudinova E. V., Povalyaeva V. A., Mironov P. V. Lipids of meristems of forest-forming conifers of Central Siberia under conditions of low-temperature adaptation. 3. Features of neutral lipid metabolism of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. bud meristems. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* = *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2010;1:67–74. (In Russ.)

Delgado M., Roslin T., Tikhonov G. et al. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events. *PNAS*. 2020;117(49): 31249–31258. doi: 10.1073/pnas.2002713117

Grimberg Å., Lager I., Street N. R., Robinson K. M., Marttila S., Mähler N., Ingvarsson P. K., Bhalerao R. P. Storage lipid accumulation is controlled by photoperiodic signal acting via regulators of growth cessation and dormancy in hybrid aspen. *New Phytologist*. 2018;219(2):619–630. doi: 10.1111/nph.15197

He M., Ding N.-Z. Plant unsaturated fatty acids: Multiple roles in stress response. *Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiol*. 2020;11:562785. doi: 10.3389/fpls.2020.562785

Ivanova M. V., Makarenko S. P., Suvorova G. G. Fatty acid composition of total lipids of *Picea obovata* needles in the spring growing season. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2018; 2:239–247. doi: 10.15372/SEJ20180208 (In Russ.)

Jaworski J. G., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius*. *Arch. Biochem. Biophys*. 1974;162:158–165.

Junttila O., Nilsen J., Igeland B. Effect of temperature on the induction of bud dormancy in ecotypes of *Betula pubescens* and *Betula pendula*. *Scand. J. For. Res*. 2003;18(3):208–217. doi: 10.1080/02827581.2003.9728291

Los' D. A. Fatty acid desaturases. Moscow: Nauchnyi mir; 2014. 372 p. (In Russ.)

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant. *Plant Physiol*. 1964;39:262–268.

Nokhsorov V. V., Senik S. V., Sofronova V. E., Kotlova E. R., Misharev A. D., Chirikova N. K., Dudareva L. V. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone. *Plants*. 2023;12(1):15. doi: 10.3390/plants12010015

Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood. *Tree Physiol*. 2004;24(9):991–999. doi: 10.1093/treephys/24.9.991

Romanova I. M., Zhivet'ev M. A., Dudareva L. V., Graskova I. A. Dynamics of fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases in the needles of *Pinus sylvestris*

L., growing in the Irkutsk Region. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2016;2:61–66. doi: 10.14258/jcprm.201602732 (In Russ.)

Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch. *Nature Genetics*. 2017;49(6):904–912. doi: 10.1038/ng.3862

Semenova N. V., Makarenko S. P., Shmakov V. N., Konstantinov Y. M., Dudareva L. V. Fatty acid composition of total lipids from needles and cultured calluses of conifers *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., and *Larix sibirica* Ledeb. *Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology*. 2017;11:287–295. doi: 10.1134/S1990747817040092

Sidorov R. A., Tsydendambaev V. D. Biosynthesis of fatty oils in higher plants. *Russ. J. Plant Physiol*. 2014;61(1):1–18. doi: 10.7868/S0015330314010138

Solovchenko A. E. Physiological role of neutral lipid accumulation in eukaryotic microalgae under stresses. *Russ. J. Plant Physiol*. 2012;59(2):167–176. doi: 10.1134/S1021443712020161

Strimbeck G. R., Schaberg P. G., Fossdal C. G., Schröder W. P., Kjellsen T. D. Extreme low temperature tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:884. doi: 10.3389/fpls.2015.00884

Titov A. F., Talanova V. V. Local effect of high and low temperatures on plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 312 p. (In Russ.)

Trunova T. I. Plant and low-temperature stress. (Timiryazev Readings; 64). Moscow: Nauka; 2007. 54 p. (In Russ.)

Upchurch R. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnol. Lett*. 2008;30:967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Xiao R., Zou Y., Guo X., Li H., Lu H. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance. *Mol. Biol. Rep*. 2022;49:9997–10011. doi: 10.1007/s11033-022-07568-x

Поступила в редакцию / received: 18.04.2024; принята к публикации / accepted: 26.04.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

д-р биол. наук, чл.-корр. РАН, профессор, руководитель лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

Татарина Татьяна Дмитриевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела экспериментальной биологии растений мерзлотных экосистем

e-mail: t.tatarinova@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidiia

DSc (Biol.), Chief Researcher

Titov, Alexander

DSc (Biol.), RAS Corr. Fellow, Professor, Head of Laboratory

Tatarinova, Tatiana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Пономарев Анатолий Гаврильевич

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
отдела экспериментальной биологии растений
мерзлотных экосистем

e-mail: anaponomarev@yandex.ru

Васильева Ирина Вениаминовна

инженер-исследователь отдела экспериментальной
биологии растений мерзлотных экосистем

e-mail: ira_spira_vas@mail.ru

Ponomarev, Anatoly

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Vasileva, Irina

Research Engineer

УДК 631.46 : 633.2.03 : 582.746.51

ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЫ В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ С УЧАСТИЕМ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО

О. Л. Цандекова, Н. А. Макеева*

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

Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) является одним из наиболее активных инвазионных видов, который внедряется в экосистемы Сибирского региона, преобразуя их структуру и функционирование. В связи с активным внедрением клена ясенелистного в естественные растительные сообщества проблема его изучения становится актуальной. Цель исследований – оценить биологическую активность почвы по уровню активности почвенных ферментов (инвертазы, протеазы, фосфатазы) и основных эколого-трофических групп микроорганизмов (микроорганизмы, утилизирующие органические формы азота; микроорганизмы, утилизирующие минеральные формы азота; микроскопические грибы) в луговых фитоценозах под влиянием клена ясенелистного. В качестве объекта исследования выбраны естественные луговые сообщества Кузбасса с участием клена ясенелистного. Учетные площадки находились в пределах проекции крон инвазионного вида, контроль – площадки, расположенные вне проекции крон деревьев. Определение активности инвертазы проводили по методу В. Ф. Купревича и Т. А. Щербаковой, активности протеазы – по методу А. Ш. Галстяна и Э. А. Арутюнян, активности фосфатазы – по методу А. Ш. Галстяна. Численность почвенных микроорганизмов изучали стандартными методами с помощью посева почвенной суспензии на агаризованные среды. Экспериментальные данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10. В луговых фитоценозах инвазии клена ясенелистного повышают уровень ферментативной и микробиологической активности почвы. Под проекцией кроны *A. negundo* в исследуемых растительных сообществах активность почвенных ферментов выше на 10–12 %, чем вне проекции кроны. Отмечено преобладание микроорганизмов, использующих минеральные формы азота, особенно в сообществах с доминированием *U. dioica*, в среднем в 1,8 раза относительно контроля. Разнообразие растительных сообществ существенно не отражалось на уровне биологической активности почвы. При сравнении показателей ферментативной и микробиологической активности почвы под фитоценозами с разными доминирующими видами – *U. dioica*, *T. officinale*, *V. lobelianum* – выявлены в целом близкие показатели почвенной активности. Полученные данные можно использовать в качестве диагностических признаков состояния почвы и при биомониторинге почв в природных экосистемах.

Ключевые слова: *Acer negundo* L.; инвазии; почвенные микроорганизмы; инвертаза; протеаза; фосфатаза; трансформация эколого-трофических групп микроорганизмов

Для цитирования: Цандекова О. Л., Макеева Н. А. Оценка биологической активности почвы в луговых фитоценозах с участием клена ясенелистного // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 41–50. doi: 10.17076/eco1820

Финансирование. Работа выполнена по государственному заданию ФИЦ УУХ СО РАН (проект № 0286-2021-0010).

O. L. Tsandekova, N. A. Makeeva*. ASSESSMENT OF THE BIOLOGICAL ACTIVITY OF SOIL IN MEADOW PLANT COMMUNITIES COMPRISING ASH-LEAF MAPLE

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

Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) is one of the most active invasive species in ecosystems of the Siberian region, which transforms their structure and functioning. As ash-leaf maple is actively invading natural plant communities, its study has gained relevance. The purpose of this study is to assess the biological activity of the soil through the level of activity of soil enzymes (invertase, protease, phosphatase) and the main ecological-trophic groups of microorganisms (microorganisms that utilize organic forms of nitrogen; microorganisms that utilize mineral forms of nitrogen; microscopic fungi) in meadow plant coenoses under the influence of ash-leaf maple. The object chosen for the study is natural meadow communities of Kuzbass comprising ash-leaved maple. The census plots were located within the invasive species' crown projection area, the control plots were located outside the tree crown projection. Invertase activity was determined by the method suggested by V. F. Kuprevich and T. A. Shcherbakova, protease activity – by the method of A. Sh. Galstyan and E. A. Arutyunyan, phosphatase activity – as suggested by A. Sh. Galstyan. The abundance of soil microorganisms was studied using standard methods by inoculating a soil suspension on agar media. Experimental data were treated statistically using Microsoft Office Excel 2007 and Statistica 10 programs. In meadow phytocoenoses, ash-leaf maple invasions raise the level of enzymatic and microbiological activity of the soil. The activity of soil enzymes in the studied plant communities was 10–12 % higher within the *A. negundo* crown projection area than outside of it. There prevailed the microorganisms that utilized mineral nitrogen, especially in communities dominated by *U. dioica*, 1.8-fold versus the control, on average. The diversity of plant communities had no significant effect on the level of soil biological activity. A comparison of enzymatic and microbiological activity indices of soil between communities with different dominant species – *U. dioica*, *T. officinale*, *V. lobelianum* – showed the soil activity parameters were generally similar. The resultant data can be used as diagnostic indicators of soil condition and in biomonitoring of soils in natural ecosystems.

Keywords: *Acer negundo* L.; invasions; soil microorganisms; invertase; protease; phosphatase; transformation of ecological-trophic groups of microorganisms

For citation: Tsandekova O. L., Makeeva N. A. Assessment of the biological activity of soil in meadow plant communities comprising ash-leaf maple. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 41–50. doi: 10.17076/eco1820

Funding. The study was carried out under state assignment (project #0286-2021-0010).

Введение

В естественных условиях клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) широко распространен в тугайных лесах и на болотистых территориях США и Канады. В Россию его завезли во второй половине XVIII столетия для пополнения декоративных коллекций и выращивания в ботанических садах Санкт-Петербурга и Москвы.

После акклиматизации *Acer negundo* стали широко внедрять как декоративное растение благодаря быстрому росту в первые годы жизни. Во второй половине XIX века вид использовали в лесоводстве как ветрозащитную и лесозащитную породу. На территории Кемеровской области клен ясенелистный стал распространяться со второй половины XX века, когда началось его активное применение в качестве

декоративного растения для озеленения городских территорий и использование в посадках лесозащитных полос для борьбы с засухой. Позднее вид расселялся самостоятельно, давая обильный самосев вдоль дорог, по заброшенным территориям, вырубкам, просекам. В настоящее время *Acer negundo* включен в Черную книгу флоры Сибири со статусом 1 – «виды-трансформеры, которые активно внедряются в естественные природные сообщества и нарушенные местообитания, изменяя облик экосистем» [Черная..., 2016].

Способность клена ясенелистного образовывать многоярусные заросли за довольно короткий период препятствует возобновлению местных видов, что представляет угрозу биологическому разнообразию. В подкroновом пространстве инвазионного вида под влиянием физиологически активных веществ снижается формирование почвенного покрова, что приводит к ухудшению естественного возобновления в природных сообществах [Del Fabbro, Prati, 2015; Жуков, Ломоносова, 2016]. Влияние растительного покрова на свойства почвы рассматривалось различными авторами [Нетрусов, Котова, 2005; Хежева и др., 2010; Онипченко, 2011; Улигова и др., 2016]. Растения в сообществах избирательно влияют друг на друга через выделения корневой системы и в зависимости от видового состава могут в значительной степени изменять интенсивность и направленность различных процессов, определяя тем самым неоднородность почвенных свойств. Влияние клена ясенелистного на аборигенные травы заключается не только в аллелопатических эффектах, но и в трансформации сообществ симбиотических, патогенных и сапротрофных организмов под его влиянием [Веселкин и др., 2019]. Определение показателей ферментативной и микробиологической активности почвы позволяет оценить интенсивность и направленность внутрипочвенных биохимических процессов под влиянием изменения состава растительных сообществ. Изучению активности ферментов почвы, численности микроорганизмов и их активности посвящено большое количество работ [Феоктистова и др., 2016; Li et al., 2018], однако работы по биологической активности почв в подкroновом пространстве инвазионного вида единичны [Цандекова, Уфимцев, 2018]. Некоторые авторы отмечают, что активность инвертаз и протеаз не зависит от численности микроорганизмов и их активности [Katsalirou et al., 2010]. Развитие дернового процесса под травянистым покровом способствует увеличению активности почвенных ферментов [Хазиев, 2015].

По сведениям Т. С. Улиговой с соавторами [2019], разнообразие растительных сообществ не отражается на уровне активности ферментов в верхнем слое почвы. В настоящее время недостаточное внимание уделено особенностям изменения структуры растительных сообществ и биологической активности почвы в луговых фитоценозах с участием клена ясенелистного.

Цель работы – оценить биологическую активность почвы в луговых фитоценозах с участием клена ясенелистного в условиях Кемеровской области. Задачи исследований включали изучение активности почвенных ферментов (инвертазы, протеазы, фосфатазы), анализ численности почвенных микроорганизмов, использующих органические и минеральные формы азота, а также определение микроскопических грибов в почвах подкroнового пространства клена ясенелистного.

Материалы и методы

Эксперимент проводили в 2021–2022 году. Объектами исследования выбраны естественные луговые сообщества с доминированием клена ясенелистного на трех площадках наблюдений (ПН), расположенных в лесостепной зоне Кемеровской области в пределах городской среды города Кемерово: ПН1 (55°29'29"N, 86°13'10"E), ПН2 (55°29'40"N, 86°12'95"E), ПН3 (55°29'36"N, 86°12'93"E) (рис. 1). Структура фитоценоза мозаичная, из них участки с доминированием *A. negundo* занимали до 15 %, остальная площадь – куртины *Betula pendula* Roch, *Salix viminalis* L., *Padus avium* Mill. и залежные луговины. Исследуемые площадки располагались на луговых почвах. Возраст насаждений клена ясенелистного составлял в среднем 20–25 лет, средняя высота в древостоях – 12–14 метров. На каждой площадке наблюдений в пределах проекции крон клена ясенелистного выбраны участки с доминированием в сообществах: ПН1 – крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), ПН2 – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* L.), ПН3 – чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.). Контролем служили учетные площадки, расположенные вне проекции крон деревьев.

Климатические условия 2021–2022 гг. характеризовались резкими гидротермическими перепадами. Наиболее теплым и влажным был вегетационный период 2021 года. В начале вегетации (в мае) преобладала очень теплая, со значительным недобором осадков и суховейными явлениями погода. Среднемесячная температура воздуха составила +14...+16 °С,

что на 4–5° выше нормы. Осадков выпало в среднем 11–17 мм (47–56 % от нормы). В середине вегетации (в июле) наблюдалась неустойчивая погода с резкими колебаниями температуры, во второй половине месяца с практически ежедневными обильными ливневыми дождями и грозами, с выпадением града. Среднемесячная температура воздуха составила +16...+18 °С, что на 1–2° ниже нормы. Осадков выпало от 72 до 128 мм (92–160 % от нормы). В конце вегетации (в сентябре) отмечена неустойчивая погода с резкими колебаниями температуры и обильными осадками. Средняя за месяц температура воздуха составила +8...+11 °С, что в пределах и на 1° ниже нормы. Осадков выпало 67–174 % от нормы.

Исследования ферментативной и микробиологической активности почвы проведены на свежеобранном материале в трехкратной повторности. Образцы почвы отбирали с помощью почвенного бура с глубины 0–10 см в пяти точках на каждой площадке наблюдения. Полученные почвенные образцы тщательно перемешивали для получения смешанной пробы и транспортировали в охлажденном виде до лаборатории в термобоксе. Все образцы хранились при температуре +4 °С до проведения эксперимента. Определение активности инвертазы проводили по методу В. Ф. Купревича и Т. А. Щербаковой, активности протеазы – по методу А. Ш. Галстяна и Э. А. Арутюнян [Практикум..., 2001], активности фосфатазы – по методу А. Ш. Галстяна [Титова, Козлов, 2012]. Численность почвенных микроорганизмов изучали методом посева почвенной суспензии на агаризованные среды: мясopептонный агар (МПА) – для определения микроорганизмов,

использующих органический азот; крахмалоаммиачный агар (КАА) – для определения микроорганизмов, использующих минеральный азот; среду Сабуро – для определения микроскопических грибов [Нетрусов, Котова, 2005]. Коэффициент минерализации рассчитывали как отношение численности микроорганизмов, выросших на КАА, и микроорганизмов, выросших на МПА [Нетрусов, Котова, 2005]. Агрохимический анализ почвы проведен для почв подкroнового пространства *A. negundo* на площадках наблюдения в аккредитованном центре агрохимической службы ФГУ ЦАС «Кемеровский». В качестве сравнения взяты смешанные почвенные образцы вне проекции крон.

Данные представлены в виде средних арифметических значений и их среднеквадратических (стандартных) ошибок. Аналитическая повторность опытов трехкратная. Статистическая значимость различий между вариантами определена с помощью t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$). Экспериментальные данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Анализ агрохимических показателей выявил, что исследуемые почвы характеризовались слабокислой и нейтральной реакцией солевой вытяжки (рН 6,0–6,6) (табл. 1).

Интенсивность нитрификации и накопление нитратного азота находится в большой зависимости от погодных условий. Хорошее увлажнение и относительно высокая температура воздуха в годы исследований способствовали

Таблица 1. Агрохимические показатели почвы на исследуемых площадках (глубина отбора проб 0–10 см)

Table 1. Agrochemical soil indicators at the observation platforms (OP) within the study sites (sampling depth 0–10 cm)

Показатель / Index	ПН1 / OP1	ПН2 / OP2	ПН3 / OP3	Контроль / Control
рН _(сол.)	6,4 ± 0,11	6,6 ± 0,07	6,2 ± 0,08	6,0 ± 0,08
Гумус, % Humus, %	9,3 ± 0,55	7,1 ± 0,72	7,8 ± 0,65	5,8 ± 0,45
N _(нитрат.) , мг/кг N _(nit.) , mg/kg	45,8 ± 10,6	23,7 ± 4,5	25,8 ± 6,5	22,5 ± 4,5
N _(общ.) , % N _(total) , %	0,49 ± 0,05	0,31 ± 0,04	0,35 ± 0,03	0,28 ± 0,02
P ₂ O ₅ , мг/кг P ₂ O ₅ , mg/kg	292 ± 66,2	281 ± 54,0	189 ± 45,0	176 ± 44,0
K ₂ O, мг/кг K ₂ O, mg/kg	377 ± 24,0	276 ± 19,0	187 ± 18,5	136 ± 18,0
Сумма поглощенных оснований, ммоль/100 г Amount of absorbed bases, mmol/100 g	41,6 ± 3,5	36,4 ± 5,1	39,6 ± 6,3	21,5 ± 4,2

образованию большого количества нитратов. Содержание нитратного азота по шкале Г. П. Гамзикова [1981] на исследуемых площадках находилось на уровне высоких значений – от 22,5 до 45,8 мг/кг. Массовая доля общего азота в исследуемых почвах составляла 0,28–0,49 %, сумма поглощенных оснований – 21,5–41,6 ммоль/100 г.

Обеспеченность подвижными формами фосфора характеризовалась как очень высокая и варьировала в пределах 176–292 мг/кг. Некоторые исследователи отмечают, что повышенные концентрации фосфора в почве могут блокировать поступление в растения важнейших элементов питания и, как следствие этого, вызвать приостановку роста растений [Balemil, Negisho, 2012; Xu et al., 2022], что является опосредованной характеристикой аллелопатического воздействия *A. negundo*.

Содержание обменного калия в почвах варьировало в пределах 136–377 мг/кг и соответствовало высокому уровню, причем ниже всего – в контроле. Содержание органического вещества в почвах составляло 5,8–9,3 %, что соответствует уровню высокогумусных луговых почв. Содержание азота в почве подтвердило зависимость между его количеством и органическим веществом. Со снижением содержания гумуса в почве следовало снижение содержания азота и, напротив, с увеличением содержания гумуса увеличивалось содержание азота. Так, для почв контрольного участка характерен минимальный уровень содержания органического вещества (5,8 %), а для почв на первой учетной площадке – максимальный уровень (9,3 %), при этом массовая доля общего азота составила 0,28 и 0,49 % соответственно.

Сравнительный анализ агрохимических показателей почвы под проекцией крон *A. negundo* показал, что более высокие показатели изучаемых параметров (подвижный фосфор и калий, азот нитратный и общий, гумус) характерны для почв пробных площадок в фитоценозах с доминированием *U. dioica*, в сравнении с контролем и другими участками.

Анализ результатов проведенных исследований по ферментативной активности почв показал, что, согласно оценочной шкале [Казеев и др., 2003], уровень биологической активности почвы на исследуемых участках соответствовал среднему и высокому (инвертаза, протеаза, фосфатаза). Под проекцией кроны *A. negundo* в исследуемых растительных сообществах активность почвенных ферментов выше на 10–12 %, чем вне проекции кроны (рис. 1).

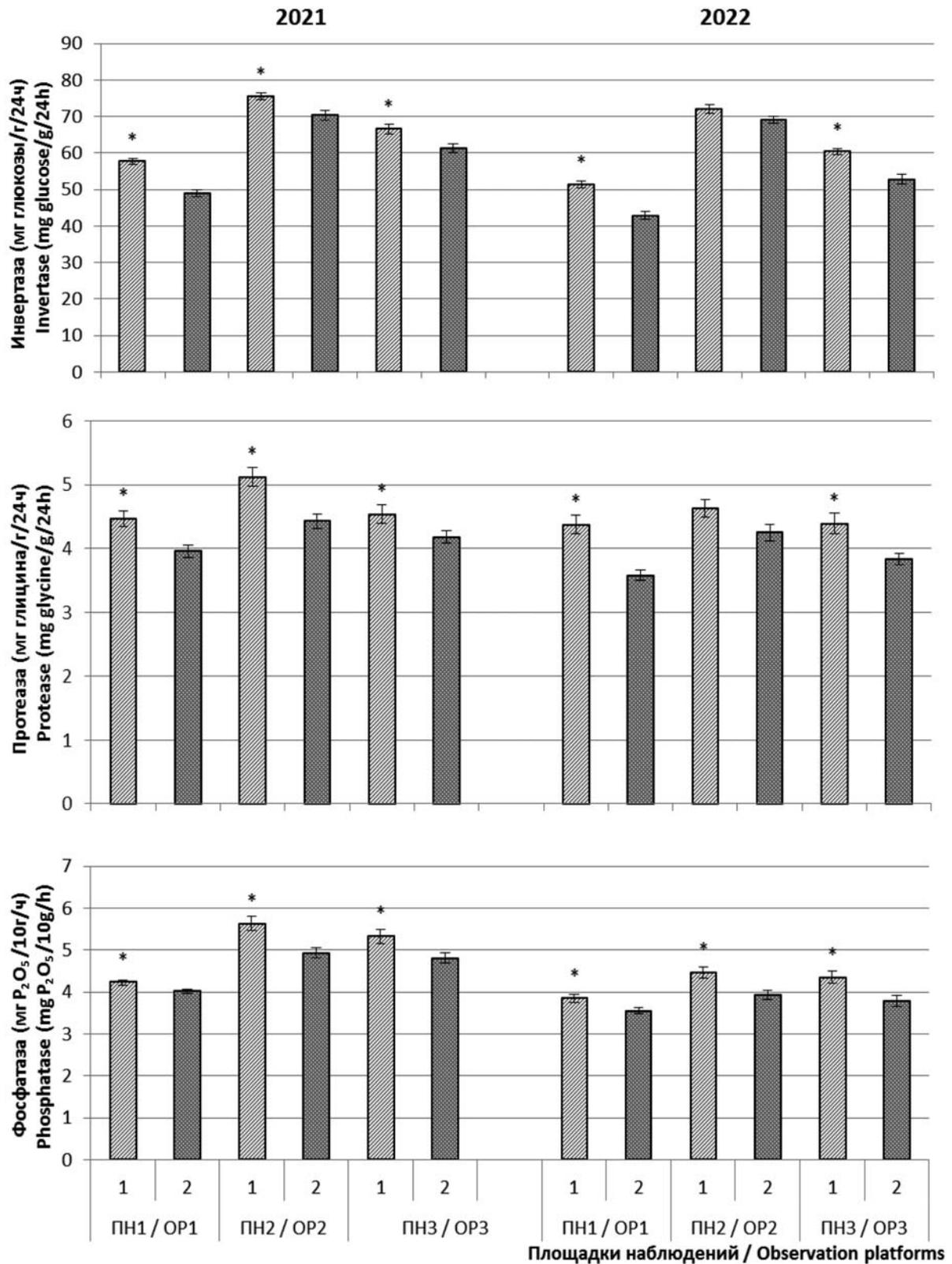
По всей видимости, более высокая активность ферментов под кронами объясняется

благоприятным сочетанием факторов освещенности, увлажнения, присутствием значительных количеств органических веществ. В вегетационный период 2021 года отмечены более высокие показатели ферментативной активности, что, очевидно, связано с наиболее благоприятными погодными условиями в сравнении с 2022 годом. При сравнении показателей ферментативной активности почвы под фитоценозами с разными доминирующими видами – *U. dioica*, *T. officinale*, *V. lobelianum* – выявлены в целом близкие показатели активности ферментов.

Уровень накопления инвертазы отражает содержание в почве легкогидролизуемых углеводов, которые служат энергетическим материалом для многих почвенных гетеротрофов. Активность инвертазы на исследуемых участках выше, чем протеазы и фосфатазы. В проведенных исследованиях показатели по содержанию инвертазы варьировали в пределах от 42,89 до 75,52 мг глюкозы / г / 24 ч. Под проекцией кроны клена ясенелистного наибольшие отличия (18–20 %) от контроля отмечены на первой площадке (ПН1) с доминированием в сообществах *U. dioica*. Прослеживается тенденция к увеличению инвертазной активности в подкрановом пространстве инвазионного вида, особенно в сообществах с доминированием *T. officinale* в вегетационный период 2021 года (75,52 мг глюкозы / г / 24 ч), что в среднем на 24 % выше по сравнению с другими площадками и контролем.

Биохимическую активность разложения азотсодержащего органического вещества в почве оценивают по ее протеолитической активности. Протеазы участвуют в начальных этапах минерализации белковых соединений и обуславливают динамику усвояемых форм азота. Анализ результатов показал, что в образцах уровень содержания протеазы варьировал в пределах от 3,58 до 5,13 мг глицина / г / 24 ч. В подкрановом пространстве клена ясенелистного в вегетационный период 2021 года наибольшие отличия от контроля отмечены у образцов на ПН2 (5,13 мг глицина / г / 24 ч), в 2022 году – на ПН1 (4,38 мг глицина / г / 24 ч), что на 16 и 22 % выше контрольных значений.

Активность фосфатаз характеризует интенсивность биохимических процессов мобилизации органического фосфора почвы. Полученные данные по активности фосфатазы показали, что на исследуемых участках показатели варьировали от 3,55 до 5,63 мг P_2O_5 / 10 г / ч. При увеличении содержания подвижного фосфора в почве, по мнению многих авторов, активность фосфатазы уменьшается [Турусов и др.,



Ферментативная активность почвы.

Здесь и в табл. 2: 1 – под кроной *A. negundo*, 2 – вне проекции крон деревьев (контроль). *Различия с контролем статистически значимы при $p < 0,05$

Soil enzymatic activity.

Here and in Table 2: 1 – under the crown of *A. negundo*, 2 – outside the projection of tree crowns (control). * The differences with the control are statistically significant at $p < 0.05$

2012; Колмогорова, Уфимцев, 2022]. В наших исследованиях данная закономерность прослеживается на ПН1, где отмечено повышенное содержание подвижного фосфора в почве (292 мг/кг) и снижение активности фосфатазы до 3, 55 мг P₂O₅/10 г/ч. Сравнительная характеристика исследуемых площадок выявила различия по активности фосфатазы относительно контроля. На ПН1 с доминированием в травостое *U. dioica* в течение вегетации 2021 года уровень активности данного фермента ниже в среднем на 5 %, в 2022 году – на 8 % относительно контроля. Значения активности фосфатазы на участках ПН2 и ПН3 с доминированием *T. officinale* и *V. lobelianum* превысили контроль на 11–15 %, что, вероятно, связано с более интенсивными биохимическими процессами.

Микробиологический анализ показал, что содержание микроорганизмов под кроной *A. negundo* выше, чем в контроле (при $p < 0,05$) (табл. 2).

При этом в почве отмечено преобладание микроорганизмов, использующих минеральные формы азота (1359–2872 тыс. КОЕ/г сухой почвы). В то время как количество микроорганизмов, использующих органические формы азота, составляет 773–1211 тыс. КОЕ/г сухой почвы, микроскопических грибов – 71–130 тыс. КОЕ/г сухой почвы. Доминирование микроорганизмов, использующих минеральные формы азота, указывает на интенсивное протекание процессов минерализации почв всех ПН. Скорость разложения органических остатков в почве характеризует коэффициент минерализации. В исследуемых образцах он находится в пределах от 1,74 до 2,58, при этом в подкroновом пространстве он всегда выше, чем в контроле.

Максимальное количество всех групп микроорганизмов отмечено в почве ПН2 с преобладанием *T. officinale*. Отличия от контроля в 2021 г. составили 17 %, в 2022 г. – 11 % для микроорганизмов, использующих органические формы азота, 27 и 25 % – для микроорганизмов, использующих минеральный азот; 12 и 13 % – для микроскопических грибов. Минимальное количество микроорганизмов наблюдалось на ПН1 с доминированием *U. dioica*. Однако выявить статистически достоверные отличия количества микроорганизмов в зависимости от состава травянистого сообщества не удалось.

Количество микроорганизмов в почве зависит от многих факторов и является непостоянным. Значительное влияние на данный показатель оказывает содержание органических веществ в отмерших растительных и животных остатках. Полученные результаты указывают на то, что в подкroновом пространстве *A. negundo* содержание растительных остатков выше, чем вне крон, поэтому и протекающие в почве процессы с участием микроорганизмов более интенсивны. Кроме того, микробиологическая активность почв зависит от ее гидротермического режима. Поэтому в более теплых и влажных условиях 2021 года содержание почвенных микроорганизмов выше, чем в 2022 году.

Установлена отрицательная достоверная корреляция между численностью микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота ($r = -0,53$, $p < 0,05$); между численностью микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота, и активностью фосфатазы ($r = -0,56$, $p < 0,05$); между

Таблица 2. Количество микроорганизмов в ризосфере травянистых растений, тыс. КОЕ/г сухой почвы

Table 2. Number of microorganisms in the rhizosphere of herbaceous plants, thousand CFU/g of dry soil

ПН1 / OP1		ПН2 / OP2				ПН3 / OP3					
2021		2022		2021		2022		2021		2022	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Микроорганизмы, использующие органические формы азота / Microorganisms using organic nitrogen											
928 ± 48*	824 ± 43	801 ± 42*	773 ± 37	1211 ± 63*	1034 ± 51	938 ± 7*	844 ± 5	1022 ± 58*	995 ± 45	964 ± 41*	857 ± 39
Микроорганизмы, использующие минеральные формы азота / Microorganisms using mineral nitrogen											
2284 ± 120*	1438 ± 78	2067 ± 101*	1359 ± 71	2872 ± 145*	2265 ± 115	1938 ± 98*	1547 ± 80	1961 ± 98*	1732 ± 87	1801 ± 94*	1648 ± 84
Микроскопические грибы / Microscopic fungi											
112 ± 10*	89 ± 5	95 ± 5*	71 ± 5	87 ± 6*	78 ± 7	77 ± 5*	68 ± 4	130 ± 9*	118 ± 7	111 ± 4*	98 ± 5
Коэффициент минерализации / Mineralization coefficient											
2,46	1,75	2,58	1,76	2,37	2,19	2,07	1,83	1,92	1,74	1,87	1,92

фосфатазной активностью почвы и содержанием в ней фосфора ($r = -0,65$, $p < 0,05$). Выявлена взаимосвязь между численностью микроскопических грибов и активностью протеазы ($r = 0,47$, $p < 0,05$).

Заключение

В луговых фитоценозах инвазии клена ясенелистного повышают уровень ферментативной и микробиологической активности почвы. Под проекцией кроны *A. negundo* в исследуемых растительных сообществах активность почвенных ферментов выше на 10–12 %, чем вне проекции кроны. Отмечено преобладание микроорганизмов, использующих минеральные формы азота, особенно в сообществах с доминированием *U. dioica*, в среднем в 1,8 раза относительно контроля. Минимальное содержание микроскопических грибов отмечено на участке с доминированием *T. officinale*, для остальных групп микроорганизмов зависимость их численности от вида растения не прослеживается.

Под кроной инвазионного вида в растительных сообществах выявлено преобладание содержания питательных веществ в почве, способствующей образованию органического вещества и улучшению азотного режима. Наиболее высокие показатели (подвижный фосфор и калий, азот нитратный и общий, гумус) отмечены в сообществах с доминированием *U. dioica*, в сравнении с контролем и другими участками. Разнообразие растительных сообществ существенно не отражалось на уровне биологической активности почвы. При сравнении показателей ферментативной и микробиологической активности почвы под фитоценозами с разными доминирующими видами – *U. dioica*, *T. officinale*, *V. lobelianum* – выявлены в целом близкие показатели почвенной активности.

Установлена отрицательная достоверная корреляция между численностью микроорганизмов, утилизирующих органический азот, и микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота; между численностью микроорганизмов, утилизирующих органические формы азота, и активностью фосфатазы; между фосфатазной активностью почвы и содержанием в ней фосфора. Выявлена взаимосвязь между численностью микроскопических грибов и активностью протеазы. Полученные данные можно использовать в качестве диагностических признаков состояния почвы и при биомониторинге почв в природных экосистемах.

Литература

- Веселкин Д. В., Рафикова О. С., Екшибаров Е. Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, № 3. С. 214–225. doi: 10.1134/S0044459619030084
- Гамзиков Г. П. Азот в земледелии Западной Сибири. М.: Наука, 1981. 267 с.
- Жуков Р. С., Ломоносова Л. М. Клен ясенелистный в городских лесах Москвы // Научное обозрение. Биологические науки. 2016. № 3. С. 49–50.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 2003. 204 с.
- Колмогорова Е. Ю., Уфимцев В. И. Почвенные характеристики эмбриоземов под покровом сосновых насаждений на техногенных элювиях Кузбасса // Известия вузов. Лесной журнал. 2022. № 2. С. 118–131. doi: 10.37482/0536-1036-2022-2-118-131
- Нетрусов А. И., Котова И. Б. Микробиология: учебник. М.: Академия, 2005. 52 с.
- Онипченко В. Г. Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Отв. ред. Г. В. Добровольский, И. Ю. Чернов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 86–155.
- Практикум по агрохимии / Под ред. В. Г. Минеева. М.: МГУ, 2001. С. 344–345.
- Титова В. И., Козлов А. В. Методы оценки функционирования микробоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: науч.-метод. пособие. Нижний Новгород: НГСХА, 2012. С. 14–26.
- Турусов В. И., Гармашов В. М., Дьячкова Т. И. Ферментативная активность чернозема обыкновенного в различных севооборотах при разных способах обработки почвы // Агрохимия. 2012. № 9. С. 21–25.
- Улигова Т. С., Гедгафова Ф. В., Горобцова О. Н., Цепкова Н. Л., Рапопорт И. Б., Темботов Р. Х., Хакунова Е. М. Луговые биогеоценозы субальпийского пояса Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4, № 2. С. 29–47. doi: 10.24189/ncr.2019.012
- Улигова Т. С., Горобцова О. Н., Цепкова Н. Л., Рапопорт И. Б., Гедгафова Ф. В., Темботов Р. Х. Эколого-биологическая характеристика естественных степных биогеоценозов Центрального Кавказа (терский вариант поясности, Кабардино-Балкария) // Поволжский экологический журнал. 2016. № 3. С. 330–340.
- Феоктистова Н. В., Марданова А. М., Хадиева Г. Ф., Шарипова М. Р. Ризосферные бактерии // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2016. Т. 158, № 2. С. 207–224.
- Хазиев Ф. Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2015. Т. 20, № 2. С. 14–24.
- Хежева Ф. В., Улигова Т. С., Темботов Р. Х. Оценка ферментативной активности черноземов естественных биоценозов степной зоны и лесостепного пояса

Центрального Кавказа // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 1075–1078.

Цандекова О. Л., Уфимцев В. И. Активность гидrolитических ферментов почвы в фитогенном поле *Acer negundo* L. в условиях нарушенных пойменных сообществ // Известия Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20, № 5. С. 92–96.

Черная книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю. К. Виноградова, отв. ред. А. Н. Куприянов; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ угля и углекислоты [и др.]. Новосибирск: Гео, 2016. С. 32–37.

Balemi T., Negisho K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review // J. Soil Sci. Plant Nutr. 2012. Vol. 12(3). P. 547–561. doi: 10.4067/S0718-95162012005000015

Del Fabbro C., Prati D. Invasive plant species do not create more negative soil conditions for other plants than natives // Perspectives in plant ecology, evolution and systematics. 2015. Vol. 17, no. 2. P. 87–95. doi: 10.1016/j.ppees.2015.02.002

Katsalirou E., Deng Sh., Nofziger D. L., Gerakis A., Fuhlendorf S. D. Spatial structure of microbial biomass and activity in prairie soil ecosystems // European Journal of Soil Biology. 2010. Vol. 46(3). P. 181–189. doi: 10.1016/j.ejsobi.2010.04.005

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 // Ecol. Eng. 2018. Vol. 111. P. 22–30. doi: 10.1016/j.ecoleng.2017.11.006

Xu H., Liu Q., Wang S., Yang G., Xue S. A global meta-analysis of the impacts of exotic plant species invasion on plant diversity and soil properties // Sci. Total Environ. 2022. Vol. 810. Art. 152286. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.152286

References

Balemi T., Negisho K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. J. Soil Sci. Plant Nutr. 2012;12(3):547–561. doi: 10.4067/S0718-95162012005000015

Del Fabbro C., Prati D. Invasive plant species do not create more negative soil conditions for other plants than natives. Perspectives in plant ecology, evolution and systematics. 2015;17(2):87–95. doi: 10.1016/j.ppees.2015.02.002

Feoktistova N. V., Mardanova A. M., Khadieva G. F., Sharipova M. R. Rhizospheric bacteria. Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Estestvennyye nauki = Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series. 2016;158(2):207–224. (In Russ.)

Gamzikov G. P. Nitrogen in agriculture in Western Siberia. Moscow: Nauka; 1981. 267 p. (In Russ.)

Hezheva F. V., Uligova T. S., Tembotov R. Kh. Evaluation of the enzymatic activity of chernozems of natural biocenoses of the steppe zone and the forest-steppe belt of the Central Caucasus. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestiya Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2010;12(1):1075–1078. (In Russ.)

Katsalirou E., Deng Sh., Nofziger D. L., Gerakis A., Fuhlendorf S. D. Spatial structure of microbial biomass and activity in prairie soil ecosystems. Eur. J. Soil Biol. 2010;46(3):181–189. doi: 10.1016/j.ejsobi.2010.04.005

Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I., Val'kov V. F. Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods. Rostov-on-Don: RGU; 2003. 204 p. (In Russ.)

Khaziev F. H. The functional role of enzymes in soil processes. Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan = Bulletin of the Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan. 2015;20(2):14–24. (In Russ.)

Kolmogorova E. Yu., Ufimtsev V. I. Soil characteristics of embryozems under the cover of pine plantations on technogenic eluvium of Kuzbass. Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal = Bulletin of Higher Educational Institutions. Russian Forestry Journal. 2022;2;118–131. doi: 10.37482/0536-1036-2022-2-118-131 (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. Ecol. Eng. 2018;111:22–30. doi: 10.1016/j.ecoleng.2017.11.006.

Mineev V. G. (ed.). A tutorial on agrochemistry. Moscow: MSU; 2001. P. 344–345. (In Russ.)

Netrusov A., Kotova I. B. Microbiology: a textbook. Moscow: Academy; 2005. 52 p. (In Russ.)

Onipchenko V. G. The role of soil in the formation and preservation of plant diversity. Rol' pochvy v formirovani i sokhraneni biologicheskogo raznoobraziya = The role of soil in the formation and preservation of biological diversity. Moscow: KMK; 2011. P. 86–155. (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. Nizhnii Novgorod: NGSKhA; 2012. P. 14–26. (In Russ.)

Tsandekova O. L., Ufimtsev V. I. Activity of hydrolytic soil enzymes in the phytogenic field of *Acer negundo* L. in the conditions of the broken inundated community. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestiya Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2018;20(5):92–96. (In Russ.)

Turusov V. I., Garmachov V. M., Diachkova T. I. Enzymatic activity of ordinary chernozem under different crop rotations and different tillage practices. Agrokhimiya = Eurasian Soil Science. 2012;9:21–25. (In Russ.)

Uligova T. S., Gedgafova F. V., O Gorobtsova N. N., Tsepkova N. L., Rapoport I. B., Tembotov R. Kh., Haku-nova E. M. Meadow subalpine Kabardino-Balkarian belt biogeocenoses of the State Highland Reserve (Central Caucasus). Nature Conservation Research. 2019;4(2):29–47. doi: 10.24189/ncr.2019.012 (In Russ.)

Uligova T. S., Gorobtsova O. N., Tsepkova N. L., Rapoport I. B., Gedgafova F. V., Tembotov R. Kh. Ecological and biological characteristics of natural steppe biogeocenoses of the Central Caucasus (Terek version of the belt, Kabardino-Balkaria). Povolzhskii ekologicheskii zhurnal = Volga Ecological Journal. 2016;3:330–340. (In Russ.)

Veselkin D. V., Rafikova O. S., Ekshibarov E. D. The soil of invasive *Acer negundo* thickets is unfavorable for mycorrhizal formation in native herbs. Zhurnal obshchei

biologii = Journal of General Biology. 2019;80(3): 214–225. doi: 10.1134/S0044459619030084 (In Russ.)

Vinogradov Yu. K., Kupriyanov A. N. (eds.). The Black Data Book of the flora of Siberia. Novosibirsk: Geo; 2016. P. 32–37. (In Russ.)

Xu H., Liu Q., Wang S., Yang G., Xue S. A global meta-analysis of the impacts of exotic plant species

invasion on plant diversity and soil properties. *Sci. Total Environ.* 2022;810:152286. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.152286

Zhukov R. S., Lomonosova L. M. Ash-leaved maple in the urban forests of Moscow. *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki = Scientific Review. Biological Sciences*. 2016;3:49–50. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 18.10.2023; принята к публикации / accepted: 07.03.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Цандекова Оксана Леонидовна

канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник лаборатории рекультивации и биомониторинга

e-mail: zandekova@bk.ru

Макеева Наталья Александровна

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

e-mail: natykor@bk.ru

CONTRIBUTORS:

Tsandekova, Oksana

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

Makeeva, Natalia

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

УДК 574.4

БИОГЕННЫЕ ПОТОКИ CO_2 В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНО-ЛИШАЙНИКОВОМ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

С. В. Загирова^{1*}, Р. В. Кудрявцев², М. Н. Мигловец¹

¹ Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Россия, 167982), *zagirova@ib.komisc.ru

² Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина (ул. Коммунистическая, 55, Сыктывкар, Россия, 167982)

В статье обсуждаются результаты исследований экосистемных потоков и почвенной эмиссии диоксида углерода в бесснежный период года в сосняке бруснично-лишайниковом на территории Печоро-Илычского заповедника. Использованы данные измерений обмена CO_2 между лесом и приземным слоем атмосферы методом микровихревых пульсаций и эмиссии CO_2 с поверхности почвы методом статических камер. Сезонный ход скорости нетто-обмена диоксида углерода (NEE) и гросс-фотосинтеза (P_{gross}) соответствовал повышению температуры воздуха и $ФАР$, наиболее высокие значения этих показателей отмечены в июне и июле. Снижение температуры и поступающей к лесному пологу солнечной радиации в периоды выпадения дождей приводило к сокращению поглощения CO_2 лесным фитоценозом. Суммарный нетто-обмен CO_2 в экосистеме сосняка бруснично-лишайникового с апреля по сентябрь 2022 г. составил $-895 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$, а гросс-фотосинтез соответствовал $-2037 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$. В течение вегетационного сезона с улучшением температурных условий усиливалось экосистемное дыхание (R_{eco}), с мая по август отношение R_{eco}/P_{gross} повышалось с 0,4 до 0,8. Эмиссия CO_2 с поверхности напочвенного покрова (R_{soil}) в исследованном ценозе также повышалась в первой половине вегетационного сезона, тенденция к ее снижению наметилась в конце июля – начале августа. Кратковременный всплеск почвенного потока CO_2 отмечен после обильных дождей в середине августа. В сосняке бруснично-лишайниковом отношение R_{soil}/R_{eco} варьировало в пределах 0,5–0,8, максимальные значения установлены в июле.

Ключевые слова: сосняк бруснично-лишайниковый; средняя тайга; диоксид углерода; экосистемный обмен; почвенная эмиссия

Для цитирования: Загирова С. В., Кудрявцев Р. В., Мигловец М. Н. Биогенные потоки CO_2 в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаежной подзоны на Европейском Северо-Востоке России // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 51–61. doi: 10.17076/eco1882

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (122040100031-8).

S. V. Zagirova^{1*}, R. V. Kudryavtsev², M. N. Miglovets¹. BIOGENIC CO₂ FLUXES IN A MID-BOREAL COWBERRY-LICHEN PINE FOREST IN THE EUROPEAN NORTHEAST OF RUSSIA

¹ Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia), *zagirova@ib.komisc.ru

² Pitirim Sorokin Syktyvkar State University (55 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia)

The studies of ecosystem fluxes and soil carbon dioxide emissions during the snowless period of the year in a cowberry-lichen pine forest in the Pechora-Ilychsky Nature Reserve are discussed. Measurements of CO₂ fluxes between the forest and the atmospheric boundary layer were made by using the eddy-covariance system and CO₂ emission from the soil surface was estimated by static chamber method. The seasonal variation of the net exchange of carbon dioxide (*NEE*) and gross photosynthesis (*P_{gross}*) corresponded to air temperature and *PAR* changes, with highest values noted in June and July. There was a significant decrease in *NEE* due to a decrease in temperature and solar radiation during rainfall. The total net exchange of CO₂ in the cowberry-lichen pine forest from April to September was $-895 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$, and gross photosynthesis corresponded to $-2037 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$. Ecosystem respiration (*R_{eco}*) also depended on the air temperature and therefore increased from May to August, and the *R_{eco}*/*P_{gross}* ratio grew from 0.4 to 0.8. The CO₂ emission from the soil surface (*R_{soil}*) in the pine forest gradually increased from May to July, but with a downward trend in August. However the soil CO₂ flux grew after heavy rains in mid-August. The *R_{soil}*/*R_{eco}* ratio in the cowberry-lichen pine forest ecosystem varied between 0.5–0.9 with the maximum values in July.

Keywords: cowberry-lichen pine forest; middle taiga; carbon dioxide; ecosystem exchange; soil emission

For citation: Zagirova S. V., Kudryavtsev R. V., Miglovets M. N. Biogenic CO₂ fluxes in a mid-boreal cowberry-lichen pine forest in the European Northeast of Russia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 51–61. doi: 10.17076/eco1882

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Institute of Biology of the Komi Science Center (122040100031-8).

Введение

Россия остается регионом мира, где потепление климата в последние десятилетия существенно превышает среднее глобальное изменение температуры [Второй..., 2014]. По мнению некоторых авторов [Fernández-Martínez et al., 2019], в последние десятилетия повышение температуры в регионах с холодным климатом усиливало положительный эффект возросшей концентрации CO₂ в атмосфере на нетто-продукцию наземных экосистем (*NEP*). Увеличение температуры и продолжительности вегетационного периода в конце XX века положительно повлияло на продукцию фитомассы и сток углерода в большей части бореальных лесов России [Lapenis et al., 2005]. Бореальные леса вносят значительный вклад в связывание атмосферного CO₂, однако климатические события в текущем столетии могут превратить их в источник парниковых газов, в первую очередь в зоне распространения многолетней мерзлоты [Gauthier et al., 2015].

Большинство современных модельных расчетов будущего климата России показывают уменьшение увлажнения и увеличение повторяемости засух в текущем столетии [Второй..., 2014]. Под воздействием повышенных температур воздуха у древесных растений происходят изменения в структуре камбия и проводящих тканей осевых органов, а сочетание повышенной температуры воздуха и дефицита осадков вызывает снижение проводимости устьиц и фотоассимиляции CO₂ [Qaderi et al., 2019]. Возможно, по этой причине экстремально высокие температуры и дефицит влаги в приземном слое атмосферы в летний период приводят к снижению фотосинтетического связывания диоксида углерода лесными фитоценозами [Barr et al., 2007; Замолодчиков и др., 2017; Zagirova et al., 2019].

Европейский Северо-Восток России характеризуется умеренно-континентальным климатом, с преобладанием циклонической пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким летом, что определяет невысокую биологическую продуктивность

хвойных насаждений [Леса..., 1999]. В ходе эволюции хвойные растения приспособились к условиям прохладного и короткого лета таежной зоны, поэтому при необычно высокой температуре воздуха в период вегетации дефицит влаги в атмосферном воздухе отрицательно влияет на скорость фотосинтеза хвойных деревьев [Zagirova, 2015]. По данным измерений методом турбулентных пульсаций, в еловом насаждении средней тайги при жаркой и сухой погоде в начале вегетации экосистемный поток CO_2 также снижается [Zagirova et al., 2019]. Однако с повышением температуры в течение летнего сезона усиливается почвенное дыхание в сосняках и ельниках таежной зоны [Углерод..., 2014].

Цель настоящей работы состояла в оценке экосистемных потоков и почвенной эмиссии CO_2 в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаежной подзоны в бесснежный период года. В задачи исследований входило: 1) оценить сезонный ход обмена CO_2 между сосновым лесом и приземным слоем атмосферы в весенне-летний период; 2) установить сезонный ход эмиссии CO_2 с поверхности напочвенного покрова и оценить вклад почвенного потока CO_2 в экосистемное дыхание.

Объекты и методы

Исследования проводили в 2022 г. на территории Якшинского участкового лесничества Печоро-Илычского заповедника (61°49' с. ш. 56°52' в. д., Республика Коми). На этом участке заповедника преобладают равнинные ландшафты с господством сосновых лесов и сфагновых болот, среди сосняков доминируют лишайниковые и брусничные типы [Закономерности..., 2000].

В исследованном сосняке бруснично-лишайниковом древостой составом 10С, V класса бонитета, полнотой 0,8, запасом древесины 177 м³/га [Углерод..., 2014]. В древесном ярусе присутствуют четыре поколения сосны, возраст деревьев колеблется в пределах 70–320 лет. По данным сплошного перечета средняя высота живых деревьев составила 14 м. В напочвенном покрове доминируют кустарнички рода *Vaccinium* и лишайники рода *Cladina*, встречаются зеленые мхи *Hylocomium splendens* Hedw. и *Pleurozium schreberi* Willd. ex Brid. Сосняки лишайниковой группы типов леса в равнинных ландшафтах заповедника сформированы на бедных по минералогическому составу подзолах иллювиально-железистых со средней мощностью подстилки и низким содержанием гумуса (0,3–0,4 %) [Почвы..., 2013].

Система для измерений вертикальных потоков CO_2 по методу турбулентных пульсаций (eddy covariance) включала ультразвуковой анемометр (Wind Master, Gill Instruments Ltd, США) и инфракрасный газоанализатор открытого типа LI-COR 7500 (LI-COR Ltd, США). Характеристика этого метода подробно рассмотрена в публикации [Baldocchi et al., 1988]. Оборудование установлено на высоте 22 м от поверхности земли. Интенсивность фотосинтетически активной радиации (Φ_{AP}), температуру воздуха (T_a), относительную влажность воздуха (RH), дефицит упругости водяного пара в атмосферном воздухе (VPD) над пологом леса, температуру (T_n) и объемное содержание влаги (OB) в почве регистрировали автоматической метеостанцией (Campbell Scientific Inc., США), расположенной вблизи измерительной системы. Для заполнения пропусков в микроклиматических данных использовали данные логгеров Hobo (Onset, США). Для характеристики условий увлажнения вегетационного сезона рассчитывали гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова ($ГТК$), который соответствовал отношению суммы осадков к сумме активных температур $> 10^\circ\text{C}$ за этот же период.

В районе исследования в бесснежный период 2022 г. преобладал ветер северного направления (рис. 1, А) со средней скоростью 1,8 м/сек. Площадь покрытия измерениями пространства на исследуемом объекте, или «футпринт», рассчитана с использованием онлайн-инструмента (<https://footprint.kljun.net>), основанного на алгоритме [Kljun et al., 2015], который учитывает стабильность атмосферных условий в момент измерений, среднюю скорость и преобладающее направление ветра за 30-мин период регистрации потока. Согласно результатам анализа первичных данных, основная доля воздушных потоков (80 %) в течение сезона сосредоточена в радиусе 150 м от измерительного комплекса (рис. 1, Б).

Первичные данные пульсационных измерений обрабатывали в программе EddyPro (LI-COR Inc., США), полученные средние значения вертикального потока CO_2 за 30-мин интервал приравнивали к нетто-обмену диоксида углерода (NEE) между лесом и приземным слоем атмосферы. NEE со знаком минус соответствовал потоку CO_2 из атмосферы в экосистему, а со знаком плюс – от поверхности растительного покрова в атмосферу. Для статистического анализа выбрано 8790 измерений за период наблюдений с 14 апреля по 4 октября 2022 г. Для заполнения пробелов в измерениях и разделения NEE на экосистемное дыхание (R_{eco}) и gross-фотосинтез (P_{gross}) использовали

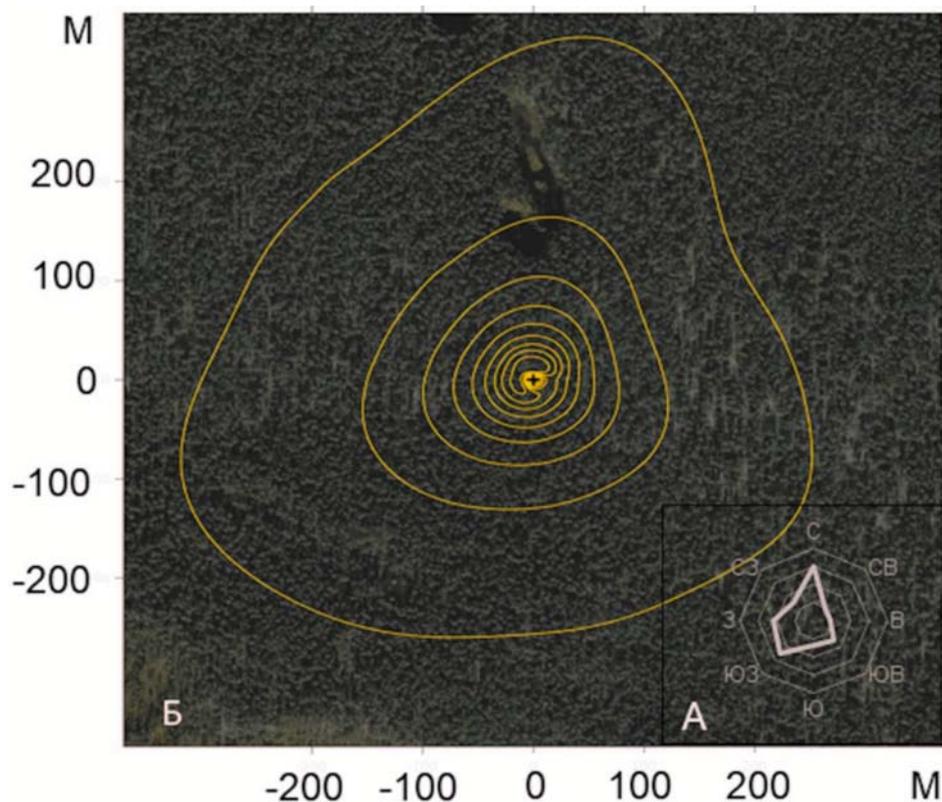


Рис. 1. Преобладающее направление ветра (А) и «футпринт» (Б) в исследуемом пространстве соснового леса. Знак «+» указывает на положение измерительного комплекса. Числовые значения на осях X и Y соответствуют удаленности точки раstra от комплекса (M), изолинии – распределению 10–90 % площади покрытия пространства леса измерениями за сезон, с шагом 10 % от нулевого значения

Fig. 1. The predominant wind direction (A) and the “footprint” (B) in the studied area of the pine forest. The «+» sign indicates the position of the measuring complex. Numerical values on the X and Y axes correspond to the distance of the raster point from the complex (M), the isoline corresponds to the distribution of 10–90% of the forest area covered by the measurements per season, with a step of 10 % from the zero value

онлайн-инструмент Университета Макса Планка (Германия, <https://www.bgc-jena.mpg.de/bgi/index.php/Services/REddyProcWeb>).

Скорость потока CO_2 с поверхности напочвенного покрова (R_{soil}) в зоне «футпринта» измеряли в июне–августе 2022 г. инфракрасным газоанализатором LI-8100A, используя темную почвенную камеру закрытого типа (LI-COR Inc., США), которую устанавливали на основания диаметром 20 см, изготовленные из пластиковых труб. Основания размещены на расстоянии 1 м друг от друга в один ряд: в пределах проекции кроны дерева, на границе проекции кроны и в межкрупном пространстве. Всего использовано три основания, каждое из которых углубляли в подстилку на 5 см без удаления живого напочвенного покрова. В пределах оснований проективное покрытие зеленых мхов и лишай-

ников составляло 60–100 %, кустарничков – 10–30 %. Измерения проводили один раз в неделю с 9.00 до 13.00, в пяти повторностях в каждой точке, экспозиция составляла 1 мин. Температуру и влажность поверхности почвы на глубине 5 и 20 см измеряли датчиками Hobo (Onset, США). Суммарную эмиссию за месяц рассчитывали умножением среднесуточного значения скорости эмиссии, полученного в трех точках измерений, на количество дней. В корреляционном анализе учитывали температуру и влажность воздуха над поверхностью почвы, температуру и влажность почвы на глубине 5 и 20 см. Корреляцию скорости почвенной эмиссии с факторами окружающей среды оценивали по коэффициенту Спирмена в программе R с пакетом Stats для корреляционного и регрессионного анализа.

Результаты и обсуждение

Погодные условия. В районе исследований весной 2022 г. сохранялась прохладная погода, температура воздуха в апреле-мае была на 1–2 °С ниже, чем за предшествующие десять лет (табл. 1). Переход среднесуточной температуры воздуха над пологом соснового леса к положительным значениям отмечен в начале мая (рис. 2).

В июне установилась умеренно теплая погода, а в июле и августе температура воздуха превышала на 2–3 °С среднемесячные значения за 2011–2021 гг. Сумма активных температур > 10 °С составила 1543 °С. Осадки распределились неравномерно в течение вегетационного периода (рис. 2). В мае и августе 2022 г. дождей выпало в 1,5–2 раза больше, чем в среднем за 2011–2021 гг., при этом недобор осадков в июне составил 20 %, а в июле 47 % (табл. 1). В августе сохранялась теплая погода с обильными дождями. В периоды продолжительных дождей (15–21 мая, 15–28 июня и 8–15 августа) снижались количество поступающей к поверхности лесного полога солнечной радиации и среднесуточная температура. При отсутствии осадков и высокой температуре усиливался дефицит упругости водяного пара в атмосферном воздухе, в некоторые дни июля его значение достигало 1,6 кПа (рис. 2). В период активной вегетации гидротермический коэффициент Селянинова соответствовал 1,7, однако в июле вследствие дефицита осадков он снизился до 0,63.

Сезонный ход температуры органогенного горизонта почвы в сосновом лесу соответствовал изменению температуры воздуха, постепенно увеличиваясь в мае-июле (рис. 3). При этом объемное содержание влаги в почве имело тенденцию к снижению, достигая мини-

мум в первой декаде августа. Вариабельность увлажнения почвы в летние месяцы обусловлена прежде всего неравномерным выпадением осадков.

Экосистемный обмен CO_2 . В экосистеме соснового леса сток CO_2 наблюдался уже в середине апреля, несмотря на низкую положительную среднесуточную температуру воздуха (рис. 4).

Сезонный ход скорости нетто-обмена CO_2 соответствовал изменению температуры воздуха и ΦAP , по мере повышения этих показателей скорость NEE в лесном насаждении постепенно повышалась, в июне-июле составляла 0,15–0,18 мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$. В периоды продолжительных и обильных дождей снижение среднесуточной температуры и ΦAP сопровождалось снижением нетто-обмена CO_2 . Переход соснового леса от стока к источнику CO_2 регистрировали в конце сентября при среднесуточной температуре воздуха близкой к нулю и ΦAP меньше 100 мкмоль/ $(\text{м}^2 \text{с})$.

В сосняке бруснично-лишайниковом изменение экосистемного дыхания соответствовало ходу температуры воздуха. Средняя скорость R_{eco} в апреле-мае составила $0,05 \pm 0,02$ мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$, в июле повышалась до $0,10 \pm 0,01$ мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$ и оставалась на этом уровне в течение августа (рис. 4). Снижение R_{eco} наблюдали в сентябре с ухудшением температурного режима в лесном насаждении. Сезонный ход gross-фотосинтеза соответствовал изменению NEE , высокие значения скорости P_{gross} отмечены в июне-июле при благоприятных свето-температурных условиях для ассимиляции CO_2 . Отношение $R_{\text{eco}}/P_{\text{gross}}$ повышалось от 0,4 в апреле-мае до 0,8 в августе-сентябре, что обусловлено снижением gross-фотосинтеза и сохранением активного дыхания в экосистеме соснового леса в конце вегетационного сезона.

Таблица 1. Средняя за месяц температура воздуха и сумма осадков в районе проведения исследований*
Table 1. Monthly average air temperature and precipitation in the research area*

Месяц Month	Температура, °С Temperature, °C		Сумма осадков, мм Precipitation, mm	
	2022 г.	средняя, 2011–2021 гг. mean, 2011–2021	2022 г.	средняя, 2011–2021 гг. mean, 2011–2021
Апрель / April	0,2	1,4	44	50
Май / May	6,7	8,5	101	47
Июнь / June	13,6	14,2	61	76
Июль / July	19,0	17,1	38	72
Август / August	16,7	13,8	122	81
Сентябрь / September	6,6	8,0	51	66

Примечание. *Для метеостанции Якша (по: <https://rp5.ru>).

Note. *For the Yaksha weather station (after: <https://rp5.ru>).

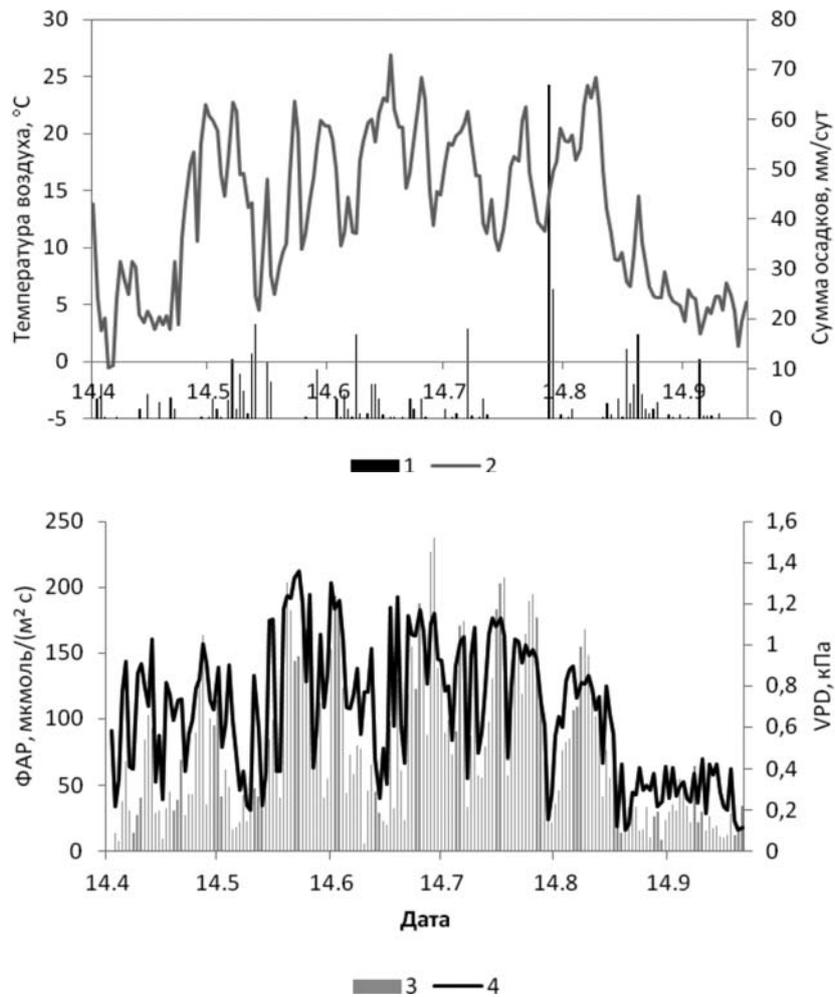


Рис. 2. Сезонная динамика суточной суммы осадков (1), среднесуточных значений T_{air} (2), VPD (3) и ΦAP (4) над пологом древостоя в сосняке бруснично-лишайниковом

Fig. 2. Seasonal course of precipitation (1), mean daily T_{air} (2), VPD (3) and PAR (4) above the canopy of a tree stand in a cowberry-lichen pine forest

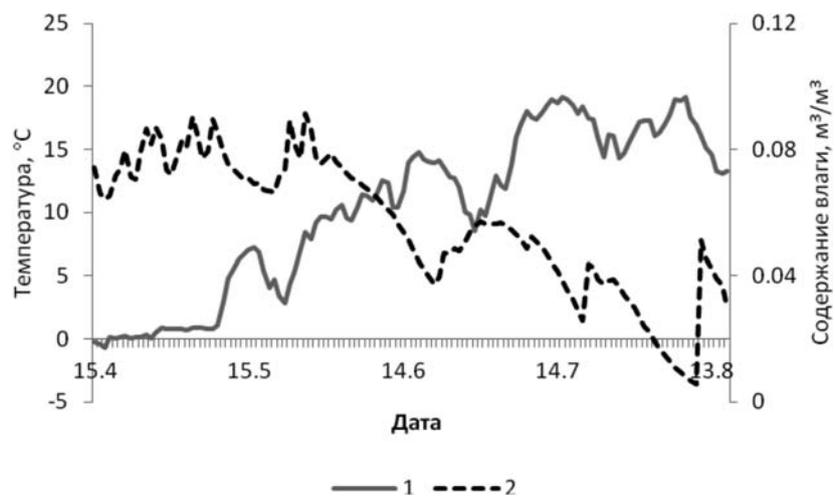


Рис. 3. Сезонный ход среднесуточной температуры (1) и объемного содержания влаги (2) в подстилке сосняка бруснично-лишайникового

Fig. 3. Seasonal course of mean daily soil temperature (1) and volumetric moisture content in litter of a cowberry-lichen pine forest

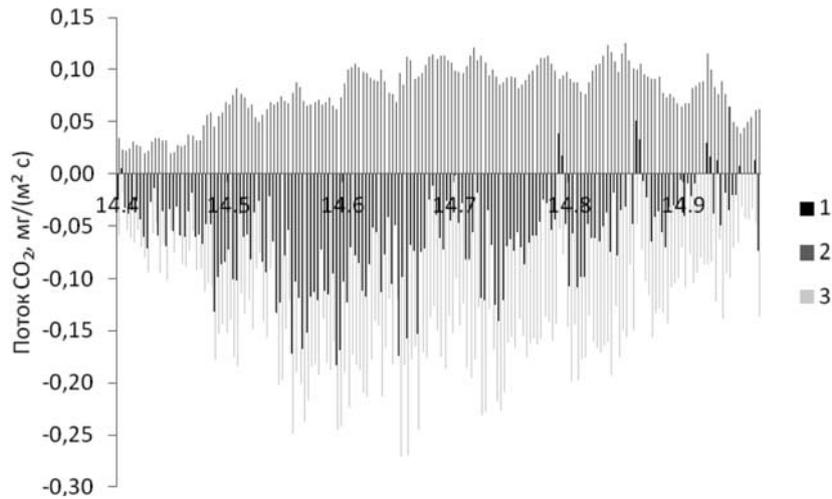


Рис. 4. Сезонный ход скорости нетто-обмена CO_2 (1), экосистемного дыхания (2) и gross-фотосинтеза (3) в сосняке бруснично-лишайниковом
 Fig. 4. Seasonal course of net-exchange CO_2 (1), ecosystem respiration (2) and gross-photosynthesis (3) in a cowberry-lichen pine forest

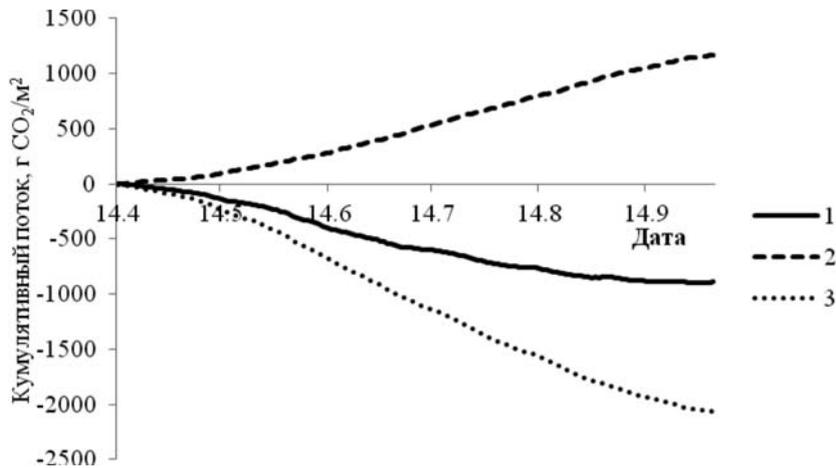


Рис. 5. Кумуляция нетто-обмена CO_2 (1), экосистемного дыхания (2) и gross-фотосинтеза (3) в сосняке бруснично-лишайниковом
 Fig. 5. Cumulation of net-exchange CO_2 (1), ecosystem respiration (2) and gross-photosynthesis (3) in a cowberry-lichen pine forest

В целом с 14 апреля по 4 октября 2022 г. кумуляция нетто-обмена CO_2 в сосновом насаждении составила $-895 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$ (или $-244 \text{ г C}/\text{м}^2$), экосистемного дыхания $-1142 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$ (или $311 \text{ г C}/\text{м}^2$), gross-фотосинтез достигал $-2037 \text{ г CO}_2/\text{м}^2$ (или $-555 \text{ г C}/\text{м}^2$) (рис. 5). Суммарный *NEE* в данном типе леса в бесснежный период оказался выше, чем в среднетаежном сосняке лишайниковом Сибири ($-156 \text{ г C}/(\text{м}^2 \text{ год})$) [Чебакова и др., 2014]), но меньше, чем в еловом насаждении европейской средней тайги в период вегетации ($-327 \text{ г C}/\text{м}^2$ [Zagirova et al., 2019]).

Однако экосистемный обмен CO_2 леса зависит от погодных условий и характеризуется межгодовой вариабельностью. Так, на исследованном участке сосняка баланс *NEE* в период вегетации 2013 г. был в два раза ниже, чем в 2022 г. [Загирова, Михайлов, 2021]. Возможно, погодные условия 2022 г. оказались более благоприятными для биогенных потоков CO_2 , так как 2013 г. характеризовался значительным дефицитом осадков в мае–августе, а гидротермический коэффициент Селянинова соответствовал 0,75. По мнению некоторых авторов, увеличение температуры и снижение

содержания влаги в воздухе и почве приводят к снижению на 20 % фотосинтетической продуктивности деревьев сосны обыкновенной в летний период [Суворова, 2009], что обусловлено прежде всего уменьшением проводимости устьиц для CO_2 у древесных растений [Qaderi et al., 2019]. Этим же можно объяснить снижение суммарного NEE в сосняке бруснично-лишайниковом в 2013 г. при дефиците осадков и необычно высокой температуре воздуха в период вегетации.

Эмиссия CO_2 с поверхности напочвенного покрова. Сезонный ход эмиссии CO_2 с поверхности напочвенного покрова сосняка бруснично-лишайникового соответствовал изменению температурного режима. Различия среднедневных значений эмиссии между тремя точками измерений не установлены, что позволило объединить их на следующем этапе статистического анализа. Средняя для трех точек скорость потока CO_2 в начале июня составила $0,044 \pm 0,007$ мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$, к середине июля повысилась до $0,099 \pm 0,016$ мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$ (рис. 6). Во второй половине июля – начале августа наметился тренд к ее снижению, однако всплеск эмиссии CO_2 наблюдали после обильных дождей в середине августа.

В сезонной динамике скорость потока CO_2 из почвы в атмосферу зависела от температуры воздуха на поверхности почвы ($r = 0,52$; $n = 21$; $p < 0,05$), температуры почвы на глубине 5 см ($r = 0,66$; $n = 9$; $p < 0,05$) и 20 см ($r = 0,68$; $n = 26$; $p < 0,05$). Установлена отрицательная зависимость R_{soil} от влажности почвы на глубине 20 см

($r = -0,55$; $n = 21$; $p < 0,05$). Полученные результаты согласуются с исследованиями влияния погодных условий на почвенную эмиссию CO_2 в разных типах сосняков среднетаежной подзоны [Осипов, 2023].

Отношение почвенной эмиссии к экосистемному дыханию в сосняке бруснично-лишайниковом менялось в течение вегетационного сезона и достигало наибольших значений в июле (табл. 2). Среднесуточное значение R_{soil} в июне–августе 2022 г. составило $5,7 \pm 1,8$ г $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$, а суммарный эмиссионный поток за 92 дня – 543 г $\text{CO}_2/\text{м}^2$ (или 148 г $\text{C}/\text{м}^2$). Экосистемное дыхание соснового леса за этот же период достигало 756 г $\text{CO}_2/\text{м}^2$ (или 206 г $\text{C}/\text{м}^2$), в этом случае поток CO_2 из почвы соответствовал 72 % суммарного экосистемного дыхания. Полученные данные согласуются с результатами измерений экосистемных потоков в ельнике южной подзоны тайги, где отношение R_{soil}/R_{eco} составило 70 % [Мониторинг..., 2017].

Согласно исследованиям А. Ф. Осипова [2023] в сосняке бруснично-лишайниковом среднетаежной подзоны на Европейском Севере, суммарная эмиссия CO_2 с поверхности почвы сосняка лишайникового в июне–августе разных лет наблюдений варьировала в пределах 159 – 212 г $\text{C}/\text{м}^2$. Более высокие значения (700 ± 100 г $\text{C}/\text{м}^2$) получены в сосняках лишайниковых Средней Сибири [Махныкина и др., 2020], а в бореальных лесах разных типов почвенная эмиссия составляла в среднем 322 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{год})$ [Raich, Schlesinger, 1992; Лопес Де Гереню и др., 2011].

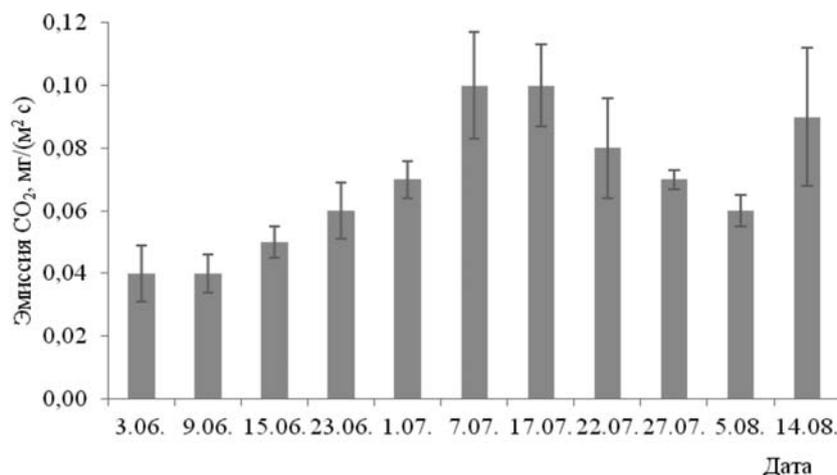


Рис. 6. Сезонный ход эмиссии CO_2 с поверхности почвы в сосняке бруснично-лишайниковом. Столбец соответствует среднему значению для трех точек измерений, бар – стандартному отклонению

Fig. 6. Seasonal change of CO_2 emission from soil in a cowberry-lichen pine forest. The column corresponds to the average value, the bar corresponds to the standard deviation

Таблица 2. Средняя за месяц скорость экосистемного дыхания и почвенной эмиссии CO₂ (г CO₂ / (м² сут)
Table 2. Mean month value of ecosystem respiration and emission CO₂ from soil (g CO₂ / (m² d)

Месяц Month	R_{eco}	R_{soil}	R_{soil} / R_{eco}
Июнь / June	7,14 ± 1,17*	4,10 ± 0,77	0,57
Июль / July	8,83 ± 0,85	7,26 ± 1,24	0,82
Август / August	8,71 ± 1,06	6,48 ± 1,50	0,74

Примечание. *Соответствует среднеарифметическому значению и стандартному отклонению.
Note. *In accordance with the mean value and standard deviation.

Выводы

С применением метода турбулентных пульсаций проведена оценка сезонной вариабельности вертикальных потоков CO₂ в сосняке бруснично-лишайниковом средней тайги на Европейском Северо-Востоке России. В беснежный период скорость нетто-обмена диоксида углерода и гросс-фотосинтеза увеличивалась с повышением ФАР и температуры воздуха. С 14 апреля по 4 октября суммарный нетто-обмен CO₂ составил –895 г CO₂/м², а суммарный гросс-фотосинтез достигал –2037 г CO₂/м² (–244 и –555 г С/м² соответственно). В этот же период суммарное экосистемное дыхание составило 1142 г CO₂/м² (или 311 г С/м²), а в июне–августе – 756 г CO₂/м² (или 206 г С/м²). Изменение отношения R_{eco}/P_{gross} от 0,4 в начале до 0,8 в конце вегетационного сезона обусловлено снижением интенсивности гросс-фотосинтеза при сохранении активного экосистемного дыхания. Сезонный ход эмиссии CO₂ с поверхности напочвенного покрова в сосняке соответствовал изменению температуры воздуха и почвы, при этом наиболее высокие значения эмиссии отмечены в июле. Доля почвенного дыхания в экосистемном дыхании сосняка бруснично-лишайникового в июне–августе варьировала в пределах 0,5–0,8. Полученные результаты указывают на значительный вклад почвенной эмиссии CO₂ в экосистемное дыхание соснового насаждения, что важно учитывать при прогнозировании углеродного обмена в таежных лесах в связи с изменением климата в регионе.

Авторы благодарны С. П. Швецову и Р. Г. Гуляеву за техническую помощь и участие в обработке первичных материалов, а также администрации Печоро-Ильчского заповедника за содействие в проведении полевых работ.

Литература

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на терри-

тории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.

Загирова С. В., Михайлов О. А. Экосистемный обмен диоксида углерода и влаги в сосняке бруснично-лишайниковом восточно-европейской средней тайги // Экология. 2021. № 3. С. 1–12. doi: 10.31857/S0367059721030100

Закономерности полувекковой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья / Ред. А. Г. Васильев. Сыктывкар, 2000. 206 с.

Замолодчиков Д. Г., Гитарский М. Л., Шилкин А. В., Марунин А. С., Карелин Д. В., Блинов В. Г., Иващенко А. И. Мониторинг циклов диоксида углерода и водяного пара на полигоне «Лог таежный» (Валдайский национальный парк) // Фундаментальная и прикладная климатология. 2017. Т. 1. С. 54–68. doi: 10.21513/2410-8758-2017-1-54-68

Леса Республики Коми / Ред. Г. М. Козубов, А. И. Таскаев. М.: ДИК, 1999. 332 с.

Лопес Де Гереню В. О., Курбатова Ю. А., Курганова И. Н., Тиунов А. В., Аничкин А. Е., Мякшина Т. Н., Кузнецов А. Н. Суточная и сезонная динамика потока CO₂ из почв в различных древостоях муссонного тропического леса // Почвоведение. 2011. № 9. С. 1074–1082.

Махныкина А. В., Прокушкин А. С., Меняйло О. В., Верховец С. В., Тычков И. И., Урбан А. В., Рубцов А. В., Кошурникова Н. Н., Ваганов Е. А. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61. doi: 10.31857/S0367059720010060

Мониторинг потоков парниковых газов в природных экосистемах / Ред. Д. Г. Замолодчиков, Д. В. Карелин, М. Л. Гитарский, В. Г. Блинов. Саратов, 2017. 279 с.

Осипов А. Ф. Влияние лесорастительных условий на эмиссию CO₂ с поверхности почвы среднетаежных сосняков Республики Коми // Лесоведение. 2023. № 4. С. 369–378. doi: 10.31857/S0024114823040071

Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал) / Ред. С. В. Дегтева, Е. М. Лаптева. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2013. 327 с.

Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Ред. Р. К. Салаяев. Новосибирск: ГЕО, 2009. 195 с.

Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики

Коми / Ред. К. С. Бобкова, С. В. Загирова. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2014. 202 с.

Чебакова Н. М., Выгодская Н. Н., Арнет А., Беллели-Маркезини Л., Курбатова Ю. А., Парфенова Е. И., Валентини Р., Верховец С. В., Ваганов Е. А., Шульце Е.-Д. Энерго-массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 2. Углеродный обмен и продуктивность // Известия РАН. Серия биологическая. 2014. № 1. С. 65–75. doi: 10.7868/S0002332914010044

Baldocchi D. D., Hincks B. B., Meyers T. P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods // *Ecology*. 1988. Vol. 69, no. 5. P. 1331–1340.

Barr A., Black T., Hogg E., Griffiths T., Morgenstern K., Kljun N., Theede A., Nesic Z. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003 // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 561–576. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01220.x

Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J., Ciais P., Obersteiner M., Vicca S., Canadell J. G., Bastos A., Friedlingstein P., Sitch S., Piao S. L., Janssens I. A., Penuelas J. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO₂ and temperature // *Nat. Clim. Change*. 2019. Vol. 9. P. 73–79. doi: 10.1038/s41558-018-0367-7

Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. Vol. 349. P. 819–822. doi: 10.1126/science.aaa9092

Kljun N., Calanca P., Rotach M. W., Schmid H. P. A simple two-dimensional parameterisation for flux footprint prediction (FFP) // *Geosci. Model Dev.* 2015. Vol. 8, no. 11. P. 3695–3713. doi: 10.5194/gmdd-8-6757-2015

Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nillson S., Ayyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Glob. Change Biol.* 2005. Vol. 11. P. 2090–2102. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.001069.x

Qaderi M. M., Martel A. B., Dixon S. L. Environmental factors influence plant vascular system and water regulation // *Plants*. 2019. Vol. 8. Art. 65. doi: 10.3390/plants80300065

Raich J. W., Schlesinger W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus B*. 1992. Vol. 44, no. 2. P. 81–99.

Zagirova S. V. Structure, pigment content, and photosynthesis of *Siberian larch* needles in Northern and SubArctic Urals // *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. Vol. 8, no. 7. P. 871–878. doi: 10.1134/S1995425515070173

Zagirova S. V., Mikhailov O. A., Elsakov V. V. Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring–summer under different weather conditions // *Contemporary Problems of Ecology*. 2019. Vol. 12. P. 45–58. doi: 10.1134/S1995425519010116

References

Baldocchi D. D., Hincks B. B., Meyers T. P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*. 1988;69(5):1331–1340.

Barr A., Black T., Hogg E., Griffiths T., Morgenstern K., Kljun N., Theede A., Nesic Z. Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forests, 1994–2003. *Global Change Biology*. 2007;13: 561–576. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01220.x

Bobkova K. S., Zagirova S. V. (eds.). Carbon in forest and swamp ecosystems of specially protected natural territories of the Komi Republic. Syktvykar: IB Komi SC UB RAS; 2014. 202 p. (In Russ.)

Chebakova N. M., Vygodskaya N. N., Arnet A., Bellelli-Marchesini L., Kurbatova Yu. A., Parfenova E. I., Valentini R., Verkhovets S. V., Vaganov E. A., Schulze E.-D. Energy and mass transfer and productivity of the main ecosystems of Siberia (based on the results of measurements by the method of turbulent pulsations). 2. Carbon exchange and productivity. *Izv. RAS. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2014;1:65–75. doi: 10.7868/S0002332914010044 (In Russ.)

Degteva S. V., Lapteva E. M. (eds.). Soils and soil cover of the Pechora-Ilych Reserve (Northern Urals). Syktvykar: IB Komi SC UB RAS; 2013. 327 p. (In Russ.)

Fernández-Martínez M., Sardans J., Chevallier J., Ciais P., Obersteiner M., Vicca S., Canadell J. G., Bastos A., Friedlingstein P., Sitch S., Piao S. L., Janssens I. A., Penuelas J. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO₂ and temperature. *Nature Climate Change*. 2019;9:73–79. doi: 10.1038/s41558-018-0367-7

Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. Boreal forest health and global change. *Science*. 2015;349:819–822. doi: 10.1126/science.aaa9092

Kljun N., Calanca P., Rotach M. W., Schmid H. P. A simple two-dimensional parameterisation for flux footprint prediction (FFP). *Geoscientific Model Development*. 2015;8(11):3695–3713. doi: 10.5194/gmdd-8-6757-2015

Kozubov G. M., Taskaev A. I. (eds.). Forests of the Komi Republic. Moscow: DIK; 1999. 332 p. (In Russ.)

Lapenis A., Shvidenko A., Shepaschenko D., Nillson S., Ayyer A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate. *Global Change Biology*. 2005;11:2090–2102. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.001069.x

Lopez De Guereñu V. O., Kurbatova Yu. A., Kurganova I. N., Tiunov A. V., Anichkin A. E., Myakshina T. N., Kuznetsov A. N. Daily and seasonal dynamics of CO₂ flux from soils in various stands of monsoon tropical forest. *Pochvovedenie = Soil Science*. 2011;9: 1074–1082. (In Russ.)

Makhnykina A. V., Prokushkin A. S., Menyailo O. V., Verkhovets S. V., Tychkov I. I., Urban A. V., Rubtsov A. V., Koshurnikova N. N., Vaganov E. A. The impact of climatic factors on CO₂ emissions from soils of middle taiga forests in Central Siberia: emission as a function of soil temperature and moisture. *Russian Journal of Ecology*. 2020;51(1):46–56. doi: 10.1134/S1067413620010063

Osipov A. F. Influence of forest growing conditions on CO₂ emissions from the soil surface of medium-taiga pine forests of the Komi Republic. *Lesovedenie = Forest Science*. 2023;4:369–378. doi: 10.31857/S0024114823040071 (In Russ.)

Qaderi M. M., Martel A. B., Dixon S. L. Environmental factors influence plant vascular system and water regulation. *Plants*. 2019;8:65. doi: 10.3390/plants80300065

Raich J. W., Schlesinger W. H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B.* 1992;44(2):81–99.

Suvorova G. G. Photosynthesis of coniferous trees in Siberia. Novosibirsk: GEO; 2009. 195 p. (In Russ.)

The second assessment report of the Russian meteorological service on climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation. Moscow: Roshydromet; 2014. 58 p. (In Russ.)

Vasiliev A. G. (ed.). Patterns of the half-century dynamics of the biota of the virgin taiga in the Northern Urals. Syktyvkar; 2000. 206 p. (In Russ.)

Zagirova S. V. Structure, pigment content, and photosynthesis of *Siberian larch* needles in Northern and SubArctic Urals. *Contemporary Problems of Ecology.* 2015;8(7):871–878. doi: 10.1134/S1995425515070173

Zagirova S. V., Mikhailov O. A. Ecosystem exchange of carbon dioxide and moisture in the lingonberry-

lichen pine forest of the Eastern European middle taiga. *Ekologiya = Ecology.* 2021;3:1–12. doi: 10.31857/S0367059721030100 (In Russ.)

Zagirova S. V., Mikhailov O. A., Elsakov V. V. Carbon dioxide and water exchange between spruce forest and atmosphere in spring–summer under different weather conditions. *Contemporary Problems of Ecology.* 2019;12:45–58. doi: 10.1134/S1995425519010116

Zamolodchikov D. G., Guitarsky M. L., Shilkin A. V., Marunich A. S., Karelin D. V., Blinov V. G., Ivashchenko A. I. Monitoring of carbon dioxide and water vapor cycles at the Taiga Log landfill (Valdai National Park). *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya = Fundamental and Applied Climatology.* 2017;1:54–68. doi: 10.21513/2410-8758-2017-1-54-68 (In Russ.)

Zamolodchikov D. G., Karelin D. V., Guitarsky M. L., Blinov V. G. (eds.). Monitoring greenhouse gas fluxes in natural ecosystems. Saratov; 2017. 279 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.03.2024; принята к публикации / accepted: 25.04.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Загирова Светлана Витальевна

д-р биол. наук, старший научный сотрудник, заведующая отделом лесобиологических проблем Севера

e-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Кудрявцев Роман Викторович

аспирант

e-mail: kudriavtsevroman@mail.ru

Мигловец Михаил Николаевич

канд. биол. наук, научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера

e-mail: miglovets@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Zagirova, Svetlana

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kudryavtsev, Roman

Doctoral Student

Miglovets, Mikhail

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

УДК 595.799

ФЕНОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ (НУМЕНОРТЕРА: APIDAE) НА СЕВЕРЕ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

М. Д. Кошуняев¹, Г. С. Потапов^{2*}, Ю. С. Колосова²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение станция агрохимической службы «Архангельская» (ул. Никитова, 9, Архангельск, Россия, 163062)

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаверова УрО РАН (пр. Никольский, 20, Архангельск, Россия, 163020), *grigorij-potapov@yandex.ru

Представлены новые сведения о фенологии шмелей на севере Архангельской области по результатам исследований, проведенных в низовьях реки Северная Двина в течение нескольких лет. Изучены фоновые виды, наиболее характерные для исследуемого региона, а именно *Bombus hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, *B. sichelii*. Установлено, что численность изучаемых видов шмелей значительно изменялась в разные годы исследований. Сроки лёта имаго *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, *B. sichelii* типичны для Северной Европы. В отличие от западной части региона (Британские о-ва и юг Скандинавии) на севере Архангельской области продолжительность лёта имаго у исследуемых видов шмелей более короткая из-за ослабленного влияния отепляющего действия Атлантики на востоке Европейского Севера России. *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum* и *B. sichelii* относятся в изучаемом регионе к видам с поздним развитием. Лёт клептопаразитического *B. bohemicus* закономерно приурочен к лёту его хозяев. *B. pratorum* и *B. jonellus* являются видами с ранним развитием. В ходе проведения исследований у *B. jonellus* и *B. pratorum* не выявлено двух генераций в течение летнего периода – явления, известного на западе Северной Европы и предполагающегося у *B. jonellus* на Соловецком архипелаге.

Ключевые слова: шмели; фенология; Северная Европа; Россия; низовья реки Северная Двина

Для цитирования: Кошуняев М. Д., Потапов Г. С., Колосова Ю. С. Фенология шмелей (Нуменортера: Apidae) на севере Архангельской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 62–68. doi: 10.17076/eco1784

Финансирование. Исследования выполнены в рамках темы ФНИР лаборатории приарктических лесных экосистем ФИЦКИА УрО РАН (№ 122011400384-2).

M. D. Koshunyaev¹, G. S. Potapov^{2*}, Yu. S. Kolosova². PHENOLOGY OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA: APIDAE) IN THE NORTH OF THE ARKHANGELSK REGION

¹ Arkhangelskaya Agrochemical Service Station (9 Nikitova St., 163062 Arkhangelsk, Russia)

² N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research (FECIAR), Ural Branch, Russian Academy of Sciences (20 Nikolskiy Ave., 163020 Arkhangelsk, Russia), *grigorij-potapov@yandex.ru

The article presents new information regarding the phenology of bumblebees in the north of the Arkhangelsk Region. The study is based on several years of surveys in the lower reaches of the Northern Dvina River. We studied common species that are typical of this region. They are *Bombus hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, and *B. sichelii*. The abundance of these species varied significantly across years. The flight seasons of *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, and *B. sichelii* are typical for Northern Europe. In comparison to the western part of this region (the British Isles and the south of Scandinavia), the flight seasons of the studied species of bumblebees in northern Arkhangelsk Region are shorter, the reason being a milder warming impact of the Atlantic in the east of North-European Russia. In our region, *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, and *B. sichelii* are late-development species. The flight period of the social parasite *B. bohemicus* is aligned with the flight season of its hosts. *B. pratorum* and *B. jonellus* are species with early development. We have not detected the occurrence of two generations during the summer in *B. pratorum* and *B. jonellus*, as has been reported for the west of Northern Europe and assumed for *B. jonellus* in the Solovetsky Archipelago.

Keywords: bumblebees; phenology; Northern Europe; Russia; lower reaches of the Northern Dvina River

For citation: Koshunyaev M. D., Potapov G. S., Kolosova Yu. S. Phenology of bumblebees (Hymenoptera: Apidae) in the north of the Arkhangelsk Region. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 62–68. doi: 10.17076/eco1784

Funding. The studies were carried out with in state assignment to the Subarctic Forest Ecosystems Laboratory of FECIAR UrB RAS (#122011400384-2).

Введение

К настоящему времени фауна шмелей (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille, 1802) на Европейском Севере России изучена достаточно полно. Данные, например, по Архангельской области представлены в сводке 2016 г. [Potapov, Kolosova, 2016]. Информации об экологии шмелей значительно меньше. Большая часть посвященных ей работ нацелены на изучение биотопической приуроченности шмелей, формирования топических группировок, а также роли антропогенной трансформации местообитаний. В качестве примера можно указать исследования, проведенные на территории Беломорско-Кулойского плато и в низовьях р. Северная Двина [Болотов, Колосова, 2006; Шварцман, Болотов, 2008; Potapov, Kolosova, 2019]. Что касается фенологии шмелей на Европейском Севере России, то сведения о ней имеются лишь в нескольких работах по о-вам Соловецкого архипелага и низовьям Северной Двины [Подболоцкая, 2008;

Колосова, Подболоцкая, 2010; Колосова и др., 2012; Болотов и др., 2013; Кошуняев, Потапов, 2021]. Из стран Северной Европы публикации на указанную тему существуют по Великобритании [Prÿs-Jones, Corbet, 1987], Нидерландам [Peeters et al., 2012], Норвегии и Швеции [Løken, 1973, 1977, 1984].

Особый интерес представляет появление в отдельные годы двух генераций в течение летнего периода у некоторых видов шмелей. В Северной Европе это известно для *B. jonellus* (Kirby, 1802), *B. pratorum* (Linnaeus, 1761) и *B. hortorum* (Linnaeus, 1761) [Meidell, 1968; Douglas, 1973; Prÿs-Jones, Corbet, 1987; Peeters et al., 2012]. Данное явление означает, что молодые репродуктивные самки после оплодотворения не уходят на зимовку, а закладывают новое гнездо в тот же год [Prÿs-Jones, Corbet, 1987]. В итоге возникает второе поколение в течение одного летнего периода [Колосова, Подболоцкая, 2010]. На Европейском Севере России наличие двух генераций у *B. jonellus* предполагается на о-вах Соловецкого архипелага

[Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013; Potapov et al., 2018]. В других районах севера Русской равнины такое явление не отмечалось.

Основная трудность при изучении фенологии шмелей состоит в необходимости длительных стационарных исследований, что во многом объясняет небольшое число публикаций по данной теме на Европейском Севере. В этой связи такие сведения представляют значительный интерес. В настоящей статье мы рассматриваем фенологию ряда видов шмелей, являющихся наиболее массовыми и широко распространенными на севере Архангельской области.

Материалы и методы

Исследования проводились на севере Архангельской области в низовьях р. Северная Двина в 2007, 2010, 2017 и 2018 гг. В 2007 г. сборы шмелей осуществлялись в окрестности станции Илес (64°21'N, 40°34'E), в 2010 г. – по островам дельты р. Северная Двина (64°32'N, 40°26'E), в окрестностях с. Холмогоры (64°13'N; 41°39'E) и пос. Луковецкий (64°18'N, 42°00'E), в 2017 и 2018 г. – в окрестностях пос. Боброво (64°21'N, 41°09'E). Средний размер площади, на которой проводились исследования, составлял 1 км². Типичные места сбора шмелей в ходе проведения исследований представляли собой луговые сообщества с высоким разнообразием энтомофильных видов растений. В исследуемом районе, располагающемся на севере Архангельской области, широко распространены различные типы луговых сообществ, имеющих вторичное происхождение, а также малонарушенные сообщества тайги. Подробная характеристика фауны и населения шмелей низовьев р. Северная Двина представлена в работах Потапова [2015] и Potapov, Kolosova [2019]. С целью исследования фенологии нами изучались только фоновые виды шмелей, численность которых позволяла проводить количественную обработку данных.

Шмели идентифицированы на основе работ Панфилова [1978] и Løken [1973, 1984]. Определение криптических видов шмелей *B. lucorum*-complex (*B. lucorum* (Linnaeus, 1761) и *B. cryptarum* (Fabricius, 1775)) только по морфологическим признакам – ненадежно, т. к. в большинстве случаев требуется ДНК-баркодинг [Bossert, 2015], что недостижимо в настоящее время. Статус таксонов приведен по Williams [1998]. Собранный материал хранится в Российском музее центров биологического разнообразия Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики

имени академика Н. П. Лаверова УрО РАН и Северном (Арктическом) федеральном университете имени М. В. Ломоносова.

Получены данные об относительной численности семи видов шмелей: *B. hortorum*, *B. veteranus* (Fabricius, 1793), *B. pascuorum* (Scopoli, 1763), *B. bohemicus* Seidl, 1837, *B. pratorum*, *B. jonellus*, *B. sichelii* Radoszkowski, 1860. Всего изучено 2440 экз. Вышеуказанные виды входят в число наиболее широко распространенных на севере Архангельской области [Potapov, Kolosova, 2016]. Из нашего анализа исключены *B. lucorum* и *B. cryptarum* из-за ненадежного определения их видовой принадлежности.

Результаты и обсуждение

Численность изучаемых видов значительно варьировала в разные годы исследований в низовьях р. Северная Двина (табл.). В случае 2007 и 2010 гг. разница в численности объясняется большим охватом территории в 2010 г., а также различиями в типах местообитаний, где проводились сборы шмелей. В 2007 г. это обочины дорог в сосняках и березняках окрестностей станции Илес; в 2010 г. – вторичные суходольные луга островов дельты р. Северная Двина и окрестностей с. Холмогоры, а также обочины дорог в березняке у пос. Луковецкий. В 2017 и 2018 гг. сборы проводились только в окрестностях пос. Боброво на одних и тех же участках в одни и те же периоды [Кошуняев, Потапов, 2021]. Различия в численности видов в этом случае, вероятно, можно объяснить влиянием погодных-климатических условий. Как ранее было показано для о-вов Соловецкого архипелага, у шмелей наблюдаются многолетние циклические колебания численности, связанные с вариацией многих метеорологических параметров как холодного, так и теплого периода [Болотов и др., 2013]. На материковой части Архангельской области подобные исследования не проводились, однако очевидно, что здесь должны происходить схожие процессы.

Анализ фенологических данных по *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus* и *B. sichelii* в низовьях р. Северная Двина показывает типичную картину лёта имаго шмелей, характерную для Северной Европы. Пик численности приходится на июль–август (табл.). Однако в отличие от Британских о-вов и юга Скандинавии, где шмели отмечены вплоть до второй половины октября [Løken, 1973; Prÿs-Jones, Corbet, 1987], на севере Архангельской области активный лёт имаго более короткий, т. к. особи шмелей в это время здесь уже не регистрировались. Причина этого

заключается в ослабленном влиянии тепляющего действия Атлантики на востоке Европейского Севера России [Исаченко, 1995]. Закономерно, что в зоне тундры, например на о-ве Колгуев, продолжительность лёта имаго шмелей еще короче и фактически ограничивается сроком в 2–2,5 месяца [Potapov et al., 2022].

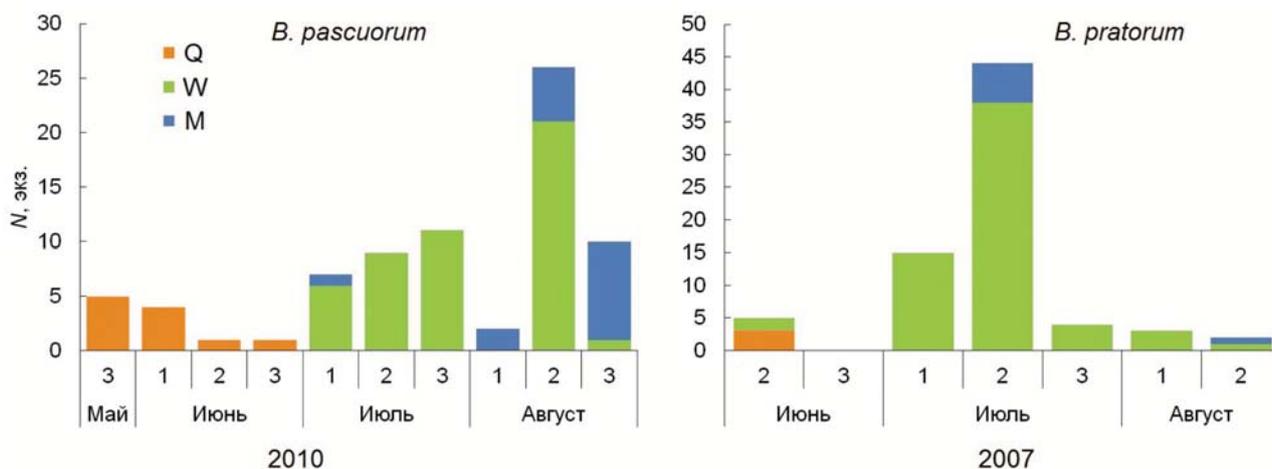
B. hortorum, *B. veteranus*, *B. pascuorum* и *B. sichelii* относятся к видам с поздним развитием. Срок лёта имаго для данной группы видов проиллюстрирован на примере *B. pascuorum* по данным за 2010 г. (рис.). Массовый лёт рабочих особей начинается от середины июля и продолжается вплоть до второй половины августа (табл.). Пик численности самцов приурочен к середине – второй половине августа. Лёт *B. bohemicus*, являющегося клептопаразитом видов *B. lucorum*-complex [Lhomme, Hines, 2019], закономерно приурочен к лёту их хозяев, первые самки которых появляются в конце мая – начале июня. Самцы *B. bohemicus* наблюдаются в основном в середине или во второй половине августа.

К видам с ранним развитием относятся *B. pratorum* и *B. jonellus*. На примере *B. pratorum* сроки лёта показаны по данным за 2007 г. (рис.). Пик численности рабочих особей и самцов регистрировался в середине июля (табл.). В некоторые годы лёт наблюдался вплоть до второй декады августа. В ходе проведения наших исследований у данных видов не выявлено второго поколения, а также молодых репродуктивных самок, собирающих нектар и пыльцу во второй

половине летнего сезона, что известно на Британских о-вах [Prŷs-Jones, Corbet, 1987]. Причина отсутствия двух поколений у *B. pratorum* и *B. jonellus* на севере Архангельской области, в сравнении с западной частью Северной Европы, заключается в ослабленном влиянии тепляющего действия Атлантики. Закономерно, что это не позволяет закладывать второе поколение, т. к. продолжительность существования шмелиной семьи ограничивается сроком не больше трех месяцев. Высказанное нами ранее предположение о существовании двух поколений у *B. jonellus* на о-вах Соловецкого архипелага [Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013; Potapov et al., 2018], очевидно, требует дополнительных исследований, заключающихся в проведении наблюдений и сборов в течение всего летнего сезона на протяжении нескольких лет.

Заклучение

Исследования, проведенные в низовьях р. Северная Двина, показывают, что сроки лёта имаго *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. pratorum*, *B. jonellus* и *B. sichelii*, являющихся фоновыми видами на севере Архангельской области, типичны для Северной Европы, но более укороченные, в сравнении с Британскими о-вами и югом Скандинавии, из-за влияния климатических условий. К видам с поздним развитием относятся *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. pascuorum* и *B. sichelii*, ранне-развивающиеся виды – *B. pratorum* и *B. jonellus*.



Сроки лёта *Bombus pascuorum* (2010 г.) и *B. pratorum* (2007 г.) в низовьях р. Северная Двина по десятидневным периодам:

Q – репродуктивные самки, M – самцы, W – рабочие

Flight season of *Bombus pascuorum* (2010) and *B. pratorum* (2007) from the lower reaches of the Northern Dvina River by ten-day periods:

Q – queens, M – males, W – workers

Численность фоновых видов шмелей в низовьях р. Северная Двина в 2007, 2010, 2017 и 2018 гг.

The number of the most abundant species of bumblebees in the lower reaches of the Northern Dvina River in 2007, 2010, 2017, and 2018

Вид Species	N, экз. N, sp.	2007									2010									2017						2018															
		Июнь June			Июль July			Август August			Май May	Июнь June			Июль July			Август August			Июль July			Август August			Июль July			Август August											
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	II	III	I	II	III	II	III	I	II	III											
<i>B. hortorum</i>	Q	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	15	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	W	-	-	-	-	-	4	3	15	-	-	-	-	-	-	11	50	3	38	32	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	7	-	-	
	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	28	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-		
<i>B. veteranus</i>	Q	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	22	-	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	W	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	6	5	32	-	37	22	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	
	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	96	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>B. pascuorum</i>	Q	4	1	-	-	-	-	-	-	-	5	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	W	-	1	-	4	13	14	16	25	3	-	-	-	-	6	9	11	-	21	1	4	-	-	-	1	29	43	16	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M	-	-	-	-	1	7	2	22	6	-	-	-	-	1	-	-	2	5	9	-	-	-	-	-	-	1	36	36	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. bohemicus</i>	Q	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	10	-	1	1	-	-	2	2	-	-	-	2	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
	M	-	-	-	-	-	1	5	2	-	-	-	-	-	-	3	1	153	38	-	2	13	50	70	3	1	5	38	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. pratorum</i>	Q	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	W	-	2	-	15	38	4	3	1	-	-	-	-	-	-	14	3	-	-	-	-	3	8	2	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
	M	-	-	-	-	6	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-
<i>B. jonellus</i>	Q	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	W	-	-	-	9	15	1	-	-	-	-	1	-	-	5	81	12	-	-	-	-	19	12	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M	-	-	-	6	27	5	-	-	-	-	-	-	-	2	4	2	2	-	-	-	5	2	2	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. sichelii</i>	Q	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	21	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	W	-	-	-	1	-	-	1	3	-	-	-	-	-	28	22	43	-	65	63	-	1	2	1	-	6	15	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1	196	313	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	17	29	10	-	-

Примечание. Q – репродуктивные самки, M – самцы, W – рабочие, I, II, III – декады.

Note. Q – queens, M – males, W – workers, I, II, III – ten-day periods.

У двух последних в ходе проведения исследований в низовьях р. Северная Двина не обнаружено второй генерации в течение летнего периода, предположительно существующей у *B. jonellus* на о-вах Соловецкого архипелага.

Литература

Болотов И. Н., Колосова Ю. С. Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) в условиях северо-таежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // Экология. 2006. № 3. С. 173–183.

Болотов И. Н., Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В., Потапов Г. С., Грищенко И. В. Механизм компенсации плотностью населения в островных таксоценах шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Vombus*) и представления о резервных компенсаторных видах // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 3. С. 357–367. doi: 10.7868/S000233291303003X

Исаченко А. Г. Физико-географическая характеристика региона // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России / Ред. А. К. Фролов. СПб.: Наука, 1995. С. 7–30.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Vombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего

мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

Колосова Ю. С., Потапов Г. С., Подболоцкая М. В. Сезонная динамика в популяциях шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) в условиях северной тайги // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер. Естественные науки. 2012. № 1. С. 71–76.

Кошуняев М. Д., Потапов Г. С. Сезонная динамика в группировках шмелей (Hymenoptera: Apidae) низовьев реки Северная Двина // II Пахтусовские чтения: арктические горизонты: Сб. мат-лов Всерос. очно-заочной науч.-практ. конф. Архангельск: САФУ им. М. В. Ломоносова, 2021. С. 212–218.

Панфилов Д. В. Сем. Apidae – Апиды // Определитель насекомых европейской части СССР / Ред. Г. С. Медведев. Л.: Наука, 1978. Т. 3, ч. 1. С. 508–519.

Подболоцкая М. В. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) Соловецких островов: Дис. ... канд. биол. наук. Архангельск, 2008. 152 с.

Потапов Г. С. Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Севера России: Дис. ... канд. биол. наук. Архангельск, 2015. 147 с.

Шварцман Ю. Г., Болотов И. Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2008. 302 с.

Bossert S. Recognition and identification of bumblebee species in the *Bombus lucorum*-complex (Hymenoptera, Apidae) – a review and outlook // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 2015. Vol. 62, no. 1. P. 19–28. doi: 10.3897/dez.62.9000

Douglas J. M. Double generations of *Bombus jonellus subborealis* Rich. (Hym. Apidae) in an Arctic summer // Entomologica Scandinavica. 1973. Vol. 4. P. 283–284.

Lhomme P., Hines H. M. Ecology and evolution of cuckoo bumble bees // Ann. Entomol. Soc. Am. 2019. Vol. 112, no. 3. P. 122–140. doi: 10.1093/aesa/say031

Løken A. Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae) // Norsk Entomologisk Tidsskrift. 1973. Vol. 20, no. 1. P. 1–218.

Løken A. The biology and seasonal activity of the tundra species in the Scandinavian bumblebee fauna (Hym., Apidae) // Norsk Entomologisk Tidsskrift. 1977. Vol. 24, no. 2. P. 153–157.

Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. 1984. Vol. 23. P. 1–45.

Meidell O. *Bombus jonellus* (Kirby) (Hym., Apidae) has two generations in a season // Norsk Entomologisk Tidsskrift. 1968. Vol. 14, no. 1. P. 31–32.

Peeters T. M. J., Nieuwenhuijsen H., Smit J., van der Meer F., Raemakers I. P., Heitmans W. R. B., van Achterberg C., Kwak M., Loonstra A. J., de Rond J., Roos M., Reemer M. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae. I.) // Natuur van Nederland. 2012. Vol. 11. P. 1–544.

Potapov G. S., Kolosova Yu. S. Fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) in the mainland part of Arkhangelsk Region, NW Russia // Annales de la Société entomologique de France (N.S.). 2016. Vol. 52, no. 3. P. 150–160. doi: 10.1080/00379271.2016.1217167

Potapov G. S., Kolosova Yu. S., Bolotov I. N. Possible bivoltine development of several bumblebee spe-

cies in Europe // Arct. Environ. Res. 2018. Vol. 18, no. 1. P. 45–51. doi: 10.17238/issn2541-8416.2018.18.1.45

Potapov G. S., Kolosova Yu. S. Local fauna of bumblebees (Hymenoptera, Apidae) in the lower reaches of the Northern Dvina River // Arct. Environ. Res. 2019. Vol. 19, no. 2. P. 49–55. doi: 10.3897/issn2541-8416.2019.19.2.49

Potapov G. S., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Tomilova A. A., Filippov B. Yu., Zubrii N. A., Spitsyn V. M., Spitsyna E. A., Zheludkova A. A., Gofarov M. Yu., Bovykina G. V., Bolotov I. N. Phylogeography and ecology of bumble bees on Kolguev Island, a remote European Arctic landmass // ZooKeys. 2022. Vol. 1122. P. 19–37. doi: 10.3897/zookeys.1122.82993

Prýs-Jones O. E., Corbet S. A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press, 1987. 86 p.

Williams P. H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series. 1998. Vol. 67. P. 79–152. URL: <https://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/> (дата обращения: 19.04.2024).

References

Bolotov I. N., Kolosova Yu. S. Trends in the formation of biotopic complexes of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: Bombini) in northern taiga karst landscapes of the Western Russian Plain. *Ekologia = Russian Journal of Ecology*. 2006;3:173–183. (In Russ.)

Bolotov I. N., Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V., Potapov G. S., Grishchenko I. V. Mechanism of density compensation in island bumblebee assemblage (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) and the notion of reserve compensatory species. *Izvestiya RAN. Ser. Biol. = Biology Bulletin*. 2013;3:357–367. doi: 10.7868/S000233291303003X (In Russ.)

Bossert S. Recognition and identification of bumblebee species in the *Bombus lucorum*-complex (Hymenoptera, Apidae) – a review and outlook. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 2015;62(1):19–28. doi: 10.3897/dez.62.9000

Douglas J. M. Double generations of *Bombus jonellus subborealis* Rich. (Hym. Apidae) in an Arctic summer. *Entomologica Scandinavica*. 1973;4:283–284.

Isachenko A. G. Physical and geographical features of the region. *Sostoyanie okruzhayushchei sredy Severo-Zapadnogo i Severnogo regionov Rossii = Environmental conditions in the North-Western and Northern regions of Russia*. St. Petersburg: Nauka; 1995. P. 7–30. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) on the Solovetsky Archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva = Proceedings of the Russian Entomological Society*. 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Potapov G. S., Podbolotskaya M. V. Seasonal dynamics in populations of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) in the northern taiga. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki = Arctic Environmental Research*. 2012;1:71–76. (In Russ.)

Koshunyaev M. D., Potapov G. S. Seasonal dynamics in the bumblebee communities (Hymenoptera: Apidae) of the lower reaches of the Northern Dvina River. *II Pakhtusovskie chteniya: arkticheskie gorizonty: Sbornik materialov Vserossiyskoi ochno-zaochnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii = II Pakhtusov readings: Arctic horizons: Proceed. all-Russian scientific conference*. Arkhangelsk: SAFU im. M. V. Lomonosova; 2021. P. 212–218. (In Russ.)

Lhomme P., Hines H. M. Ecology and evolution of cuckoo bumble bees. *Annals of the Entomological Society of America*. 2019;112(3):122–140. doi: 10.1093/aesa/say031

Løken A. Studies of Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1973;20(1):1–218.

Løken A. The biology and seasonal activity of the tundra species in the Scandinavian bumble bee fauna (Hym., Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1977;24(2):153–157.

Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae). *Entomologica Scandinavica*. 1984;23:1–45.

Meidell O. *Bombus jonellus* (Kirby) (Hym., Apidae) has two generations in a season. *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1968;14(1):31–32.

Panfilov D. V. Family Apidae. *Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR = A key to insects of the European part of the USSR*. Vol. 3(1). Leningrad: Nauka; 1978. P. 508–519. (In Russ.)

Peeters T. M. J., Nieuwenhuijsen H., Smit J., van der Meer F., Raemakers I. P., Heitmans W. R. B., van Achterberg C., Kwak M., Loonstra A. J., de Rond J., Roos M., Reemer M. De Nederlandsebijen (Hymenoptera: Apidae. I.). *Natuur van Nederland*. 2012;11:1–544.

Podbolotskaya M. V. Fauna and ecology of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) of the Solovetsky

Islands: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Arkhangelsk; 2008. 152 p. (In Russ.)

Potapov G. S., Kolosova Yu. S., Bolotov I. N. Possible bivoltine development of several bumblebee species in Europe. *Arct. Environ. Res.* 2018;18(1):45–51. doi: 10.17238/issn2541-8416.2018.18.1.45

Potapov G. S., Kolosova Yu. S. Fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) in the mainland part of Arkhangelsk Region, NW Russia. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2016;52(3):150–160. doi: 10.1080/00379271.2016.1217167

Potapov G. S., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Tomilova A. A., Filippov B. Yu., Zubrii N. A., Spitsyn V. M., Spitsyna E. A., Zheludkova A. A., Gofarov M. Yu., Bovykina G. V., Bolotov I. N. Phylogeography and ecology of bumblebees on Kolguev Island, a remote European Arctic landmass. *ZooKeys*. 2022;1122:19–37. doi: 10.3897/zookeys.1122.82993

Potapov G. S., Kolosova Yu. S. Local fauna of bumblebees (Hymenoptera, Apidae) in the lower reaches of the Northern Dvina River. *Arct. Environ. Res.* 2019;19(2):49–55. doi: 10.3897/issn2541-8416.2019.19.2.49

Potapov G. S. Structure of bumblebee communities (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) in the European North of Russia: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Arkhangelsk; 2015. 147 p. (In Russ.)

Prÿs-Jones O. E., Corbet S. A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press; 1987. 86 p.

Shvartsman Yu. G., Bolotov I. N. Spatial and temporal heterogeneity of the taiga biome in the pleistocene continental glaciations. Ekaterinburg: UrO RAN; 2008. 302 p. (In Russ.)

Williams P. H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series*. 1998;67:79–152. URL: <https://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/> (accessed: 19.04.2024).

Поступила в редакцию / received: 16.05.2023; принята к публикации / accepted: 22.01.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кошуняев Максим Дмитриевич

ведущий агрохимик

e-mail: koshunyaev.m@gmail.com

Потапов Григорий Сергеевич

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории приарктических лесных экосистем

e-mail: grigorij-potapov@yandex.ru

Колосова Юлия Сергеевна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник Российского музея центров биологического разнообразия

e-mail: kolosova_arkh@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Koshunyaev, Maksim

Leading agrochemist

Potapov, Grigory

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Subarctic Forest Ecosystems Laboratory

Kolosova, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Russian Museum of Biological Diversity Centers

УДК 598.288.6 : 591.35 + 591.551 (470.2)

МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЕ ЛОКУСЫ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ВНЕБРАЧНЫХ ПТЕНЦОВ В ГНЕЗДАХ ПЕНОЧКИ-ТРЕЩОТКИ (*PHYLLOSCOPUS SIBILATRIX*, AVES) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АРЕАЛА

А. Ю. Кретова^{1,2*}, Н. В. Лапшин¹

¹ Институт биологии ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *anna.kretova.1995@mail.ru

² Нижне-Свирский государственный природный заповедник (ул. Правый берег р. Свирь, 1, Лодейное Поле, Ленинградская область, Россия, 187700)

Несмотря на то что пеночки-трещотки образуют в сезон размножения постоянную пару, часть самцов остаются холостыми и продолжают «блуждать» по территории. Большое количество холостых самцов позволило предположить их участие во внебрачных копуляциях. Исследования, посвященные поиску внебрачных птенцов у данного вида, демонстрируют, что доля таких птенцов от общего количества обследованных особей значительно варьирует (0–30,7 %). Так как универсальных маркеров, пригодных в анализе на отцовство, для пеночек-трещоток нет, в каждой работе исследователи используют разный набор локусов. В разных популяциях полиморфизм одних и тех же локусов может значительно различаться, поэтому целью данной работы был подбор маркеров, которые можно использовать для поиска внебрачных птенцов на северо-востоке гнездового ареала пеночки-трещотки. Для поставленных задач выбрано десять микросателлитных локусов, ранее использованных в исследованиях других популяций. Один из локусов (Sam-6) исключен из анализа, так как не обнаружено продуктов его амплификации. Лocus Ase-27 показал низкое разнообразие аллелей на locus и также был исключен. Восемь из десяти локусов показали высокий полиморфизм: это локусы Sam-2, Sam-3, Sam-23, Sam-24, Ase-5, Ase-18, Pca-3, Fhu-2. Количество аллелей на locus насчитывало от 5 до 9 ($n = 5–8$ особей). Ожидаемая гетерозиготность варьировала от 0,742 до 0,883. Таким образом, сделан вывод, что восемь из выбранных маркеров подходят для изучения родственных отношений пеночки-трещотки на северо-востоке ее ареала.

Ключевые слова: пеночка-трещотка; *Phylloscopus sibilatrix*: микросателлитные локусы; экстрапарное отцовство; внебрачные птенцы, экстрапарные потомки

Для цитирования: Кретова А. Ю., Лапшин Н. В. Микросателлитные локусы для выявления внебрачных птенцов в гнездах пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*, Aves) на северо-востоке ареала // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 69–74. doi: 10.17076/esc1853

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00415, <http://rscf.ru/project/23-24-00415/>

**A. Yu. Kretova^{1,2*}, N. V. Lapshin¹. MICROSATELLITE LOCI FOR DETECTING
EXTRAPAIR OFFSPRING IN WOOD WARBLER (*PHYLLOSCOPUS SIBILATRIX*, AVES)
NESTS IN THE NORTHEAST OF THE SPECIES RANGE**

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *anna.kretova.1995@mail.ru

² Nizhne-Svirsky State Nature Reserve (1 Pravy bereg r. Svir St., 187700 Lodeynoye Pole, Leningrad Region, Russia)

Despite the fact that Wood Warblers form a permanent pair during the breeding season, some males remain unpaired and continue to move around the territory. It has been suggested that the large number of unpaired males participate in extrapair copulation. Studies aimed to detect extrapair young in this species demonstrate that the proportion of such offspring in the total number of examined individuals varies significantly, from 0 to 30.7 %. Since there are no universal markers suitable for paternity analysis in Wood Warbler, researchers use a different set of loci in each study. In different populations, the polymorphism of the same loci can vary significantly, so the goal of this study was to determine markers that can be used to search for extrapair offspring in the northeast of the Wood Warbler's breeding range. For our purposes, we selected ten microsatellite loci that were used in previous studies. One of the loci (Cam-6) was excluded from the analysis because no amplification products were detected. The Ase-27 locus showed low allelic diversity per locus and was also excluded. Eight out of ten loci – Cam-2, Cam-3, Cam-23, Cam-24, Ase-5, Ase-18, Pca-3, Fhu-2 – showed high polymorphism. The number of alleles per locus ranged from 5 to 9 ($n = 5-8$ individuals). Expected heterozygosity varied from 0.742 to 0.883. No null alleles were observed. Thus, we conclude that eight of the selected markers are suitable for studying the family structure of Wood Warblers in the northeast of the species range.

Keywords: Wood Warbler; *Phylloscopus sibilatrix*; microsatellite loci; extrapair paternity; illegitimate young, extrapair offspring

For citation: Kretova A. Yu., Lapshin N. V. Microsatellite loci for detecting extrapair offspring in Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*, Aves) nests in the northeast of the species range. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 69–74. doi: 10.17076/eco1853

Funding. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23-24-00415, <http://rscf.ru/project/23-24-00415/>

Введение

Пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793) – небольшая перелетная птица из отряда Воробьинообразных (Passeriformes), обитающая в лесах умеренного пояса от Западной и Северной Европы до юга Уральских гор. Данный вид считается социально моногамным, однако строгой генетической моногамии здесь нет, так как для некоторых самцов также отмечены случаи полигинии [Temrin, 1984; Pulliainen et al., 1986]. Характерно, что часть самцов, порой до 60 %, остаются холостыми, при этом они не задерживаются на одной территории надолго и часто покидают свой участок [Wesołowski et al., 2009; Лапшин, 2020]. Данные кольцевания показывают, что территории улетевших самцов вскоре занимают новые неокольцованные особи, а «блуждание» самцов происходит в течение всего сезона размножения [Herremans, 1993; Лапшин, 2020; Luepold et al., 2023]. Такая особенность поведения

позволила предположить, что холостые самцы могут участвовать во внебрачных копуляциях с чужими самками, что должно приводить к появлению внебрачных птенцов в их гнездах.

В 1990 году вышла первая работа, посвященная поиску внебрачных потомков пеночки-трещотки с использованием микросателлитных маркеров, однако обнаружить неродственных по отцу птенцов тогда не удалось [Gyllensten et al., 1990]. В 2013–2014 годах проведено исследование, в результате которого найдено уже три внебрачных птенца пеночки-трещотки (среди 151 птенца), частота встречи внебрачного потомства равнялась 6,9 % (в 2 из 29 гнезд) [Grendelmeier et al., 2017]. Оба исследования, разделенные 30-летним периодом, были проведены в Швеции [Gyllensten et al., 1990; Grendelmeier et al., 2017], в северной части ареала вида, однако разница в результатах, вероятно, вызвана совершенствованием методов молекулярно-генетического анализа за прошедшие годы и использованием разных

микросателлитных маркеров для выявления генетического родства между особями.

В 2009–2015 годах также были проведены исследования семейной структуры пеночек-трещоток в Московской области России, в восточной части ареала вида [Moskalenko et al., 2014; Горецкая, Гаврилов, 2017; Белоконов и др., 2020]. По опубликованным данным, здесь зарегистрировано рекордное количество внебрачных потомков: до 30,7 % от обследованных птенцов (65 из 212 птенцов) не имели генетического родства с самцом, который участвовал в их выкармливании. Такие птенцы были найдены в 23 (59 %) из 39 гнезд [Горецкая, Гаврилов, 2017]. Однако в другом исследовании, проведенном в Псковской области России, из 81 обследованных птенцов было обнаружено всего 2 внебрачных, а частота их встреч в гнездах равнялась всего 7,1 % [Лапшин и др. 2023]. Несмотря на то что оба исследования проведены в средней полосе России, результаты вновь значительно различались.

Перед нами также встала задача поиска внебрачных потомков в гнездах пеночки-трещотки на северо-востоке ареала (Ленинградская область). Так как птенцы трещоток практически никогда не прилетают на гнездование в место своего рождения, а взрослые особи редко возвращаются на места гнездования прошлых лет [Herremans, 1993; Лапшин, 2020], происхождение особей, гнездящихся здесь ежегодно, нам было неизвестно. Информации о генетическом разнообразии данной популяции у нас также не имелось. Анализируя предшествующие работы, мы пришли к выводу, что частота обнаружения внебрачных потомков может быть связана как с особенностями формирования локального населения пеночки-трещотки, так и с разным уровнем полиморфизма представленных микросателлитных локусов в данной популяции. Так как универсальных микросателлитных маркеров для поиска внебрачного потомства этого вида нет, во всех ранее перечисленных работах использовался разный набор маркеров. В данном исследовании мы поставили перед собой задачу выявить полиморфизм 10 микросателлитных локусов пеночки-трещотки, используемых в перечисленных выше работах, чтобы установить, какие из них подходят для определения внебрачного потомства в северо-восточной части ее ареала.

Материалы и методы

Для молекулярного анализа, выполненного в ноябре 2023 года, использованы образцы крови и слюны 16 взрослых особей пеночки-трещотки

(11 самцов и 5 самок), отловленных в период с мая по июль 2021 года на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника Ленинградской области (60°34'58" с.ш. 33°00'24" в.д.). Так как птенцы пеночки практически не возвращаются в место своего рождения на следующий год, мы ожидали, что население пеночек-трещоток формируется из неродственных друг другу птиц. Все особи отловлены на гнездовом участке при помощи паутинных сетей и метода «звуковой ловушки» с проигрыванием песни самца. Птицы были окольцованы индивидуальной комбинацией из алюминиевого и цветных колец во избежание повторного отлова. У взрослых пеночек-трещоток взяты образцы крови, у некоторых самцов дополнительно взяты образцы слюны для сравнения количества выделяемого ДНК из клеток крови и буккальных клеток ротовой полости. Образцы крови были получены путем обрезания кончика когтя длиной 1-2 мм выше капилляра под углом 45°. Место, где был обрезан коготь, обрабатывали спиртом и кровеостанавливающим средством. Образцы слюны брали из полости рта стерильной ватной палочкой, путем легкого прикосновения ватным концом к стенке ротовой полости птицы у корня языка в течение 10–15 с. Образцы немедленно фиксировались в 96% спирте.

Для анализа было выбрано 10 микросателлитных локусов (Cam-2, Cam-3, Cam-6, Cam-23, Cam-24, Ase-5, Ase-18, Ase-27, Pca-3, Fhu-2), использованных ранее для выявления внебрачных потомков у данного вида [Moskalenko et al., 2014; Grendelmeier et al., 2017; Горецкая, Гаврилов, 2017; Белоконов и др., 2020; Лапшин и др., 2023] (табл.).

Препараты ДНК выделены и очищены при помощи набора для выделения ДНК из тканей животных (спин-колонки) *diaGene* (Россия) согласно рекомендованному протоколу. Пробы ДНК, выделенные из образцов крови, растворяли в 100 мкл деионизированной воды, пробы из образцов слюны – в 30 мкл, все пробы хранили при температуре –20 °С. Для амплификации фрагментов ДНК использовали готовую смесь для ПЦР *5xSreenMix-HS* («Евроген», Россия), амплификация проводилась согласно рекомендованному протоколу в наборе. Для амплификации были использованы олигонуклеотиды с модификацией *Sy5* (Cyanine 5) на 5'-конце для визуализации продуктов ПЦР-реакции в ДНК-секвенаторе *CEQ 8000* (Beckman Coulter, США). Реакция амплификации проходила по следующему циклу: при 94 °С по 30 с, при 60 °С для маркеров *Pca-3* и *Ase-5* и при 55 °С для остальных маркеров по 90 с, затем 72 °С по 60 с; всего 35 циклов.

Перед первым циклом проводился этап денатурации при температуре 95 °С длительно-стью 15 минут, и за последним циклом следовал 30-минутный период при температуре 72 °С. Для проведения реакции использовался амплификатор iCycler iQ5 в режиме реального времени производства Bio-Rad (США).

Продукты амплификации разделяли методом капиллярного электрофореза в линейном полиакриламидном геле с использованием ДНК-секвенатора CEQ 8000. Результаты электрофоретического разделения документировались и анализировались при помощи программного обеспечения Beckman Coulter Analytical Instruments CEQ 8000, входящего в комплект ДНК-секвенатора. Для определения длин фрагментов использовали набор для определения размера фрагментов ДНК – 600 нуклеотидов производства ООО «ЛабТэк» (Россия).

Для оценки уровня полиморфизма каждого маркера был рассчитан уровень ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, количество аллелей на locus, а также проверено наличие отклонения от равновесия Харди – Вайнберга с учетом 95% доверительного интервала, используя поправку Бонферрони в программе GenAlEx 6.5. Наличие нуль-аллелей проверено в программе Micro-Checker 2.2.3.

Результаты и обсуждение

Успешно амплифицированы 9 из 10 микросателлитных локусов для каждого образца независимо от того, использовали ли мы для их выделения кровь или слюну птиц. Маркер Cam-6 был исключен из анализа, так как для всех образцов не удалось обнаружить продукты его амплификации. Лocus Ase-27 имел низкое разнообразие аллелей на locus – всего обнаружено 2 аллели (табл.). Для остальных восьми локусов характерен высокий уровень полиморфизма: общее количество аллелей на locus колебалось от 5 до 9 (табл.). Значения ожидаемой гетерозиготности варьировали от 0,742 до 0,883, наблюдаемой гетерозиготности – от 0,625 до 0,875. За исключением локусов Ase-5 и Ase-27 у остальных семи локусов ожидаемая гетерозиготность была выше наблюдаемой (табл.). Ни один из указанных локусов не показал статистически значимого отклонения от равновесия Харди – Вайнберга ($p > 0,05$) или наличия нуль-аллелей.

Количество обнаруженных аллелей в амплифицированных нами локусах оказалось ниже (5–9 аллелей), чем в популяциях пеночки-трещотки в Швеции (9–16 аллелей) [Grendelmeier et al., 2017], а уровень ожидаемого и наблюдаемого полиморфизма в нашей

Характеристика микросателлитных локусов пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix*

Description of microsatellite loci in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*

Лocus	Последовательность (5'-3') Primer sequence (5'-3')	T	n	N _A	bp	H _O	H _E
Cam-2	F: GAATTAAGAYAGCAGATGCAGG R: AGCTGATGAAATGAGAATGCAG	55	5	7	376–393	0,800	0,820
Cam-3	F: ATTAGCATAGCTCAGCATTGCC R: CGAGCATTCAAMCCTGTCATC	55	7	6	148–164	0,714	0,806
Cam-6	F: GTGATGGTCCAGGTCTTGC R: CAAGAGGAACAGATGAGGGTC	55	8	-	-	-	-
Cam-23	F: CTCCACTTAGCTTGTAATGCAC R: CCAAGRAGTGCCTTAGATGTC	55	8	6	142–152	0,625	0,750
Cam-24	F: CCCACTTCAGTCTTCAGAGC R: TGGAGTATTTGGGATTGGAG	55	8	7	125–141	0,750	0,766
Ase-5	F: TGAACAATAATGGGATGGTCC R: CCTTCTCGGAACCTGATTGCTT	60	8	7	100–116	0,875	0,797
Ase-18	F: ATCCAGTCTTCGCAAAAGCC R: TGCCCCAGAGGGAAGAAG	55	8	11	192–222	0,875	0,883
Ase-27	F: TTAACATTGCATGCTCCTGC R: AGTCAAGGTACAGGCTAGATAGCC	55	8	2	144–150	0,625	0,430
Pca-3	F: GGTGTTGTGAGCCGGGG R: TGTTACAACCAAGCGGTCATTTG	60	8	7	144–162	0,750	0,813
Fhu-2	F: GTGTTCTTAAACATGCCTGGAGG R: GCACAGGTAATATTTGCTGGGCC	55	7	5	136–150	0,625	0,742

Примечание. T – температура отжига в °С; n – число особей, использованных в анализе; N_A – количество аллелей; bp – размер аллелей в парах оснований; H_O и H_E – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность для каждого локуса.

Note. T – annealing temperature, °C; n – number of individuals tested; N_A – number of alleles; bp – allele size range in base pairs; H_O and H_E – observed and expected heterozygosities are listed for each locus.

выборке оказался несколько выше. Однако данный результат, вероятно, обоснован значительно меньшей выборкой в нашем исследовании. К сожалению, сравнить полученные нами данные для локусов Ase-5, Ase-18, Ase-27, Pca-3, Fhu-2 с их разнообразием в других регионах мы не можем, так как подробной информации об их полиморфизме в указанных работах нет [Moskalenko et al., 2014; Горецкая, Гаврилов, 2017; Белоконь и др., 2020; Лапшин и др., 2023]. Тем не менее в популяции птиц в Псковской области локус Ase-27 оказался полиморфным [Лапшин и др., 2023], в то время как на севере Ленинградской области его разнообразие оказалось крайне низким (табл.). Локус Fhu-2 также показал значительное разнообразие аллелей в исследованной нами популяции, но был исключен из анализа в предыдущем исследовании [Лапшин и др., 2023].

Большинство локусов, использованных для выявления внебрачного потомства у пеночки-трещотки в Швеции и средней полосе России, также оказались полиморфными в Ленинградской области, где проходит северо-восточная граница ареала вида. Мы можем предположить, что популяция пеночки-трещотки может быть генетически однородна на протяжении ареала. Однако пока это предположение подтверждается только тем, что у пеночки-трещотки отсутствуют подвиды и локальные диалекты песни. Расселение молодых особей и ежегодная смена мест размножения взрослыми птицами способствует обмену генетической информацией между разными популяциями [Temrin, 1984; Herremans, 1993; Лапшин, 2020]. Тем не менее из-за недостатка накопленных данных изучение генетического разнообразия этого вида и поиск универсальных маркеров для выявления внебрачных птенцов должны быть продолжены.

Заключение

По результатам проведенного исследования осуществлен подбор восьми полиморфных локусов для определения родственных связей между особями пеночки-трещотки. Это локусы Cam-2, Cam-3, Cam-23, Cam-24, Ase-5, Ase-18, Pca-3, Fhu-2. Все указанные локусы имели большое разнообразие аллелей с высоким уровнем ожидаемого полиморфизма. Ни один из указанных локусов не показал статистически значимого отклонения от равновесия Харди – Вайнберга ($p > 0,05$) или наличия нуль-аллелей. Таким образом, мы делаем вывод, что данные маркеры подходят для изучения родственных отношений пеночки-трещотки на северо-востоке ее ареала.

Авторы хотели бы выразить искреннюю благодарность сотрудникам ИБ КарНЦ РАН Л. В. Топчиевой, А. С. Симонову, М. В. Матанцевой и А. С. Кузнецовой за консультации и неоценимую помощь в проведении этой работы, Д. Н. Толстову за подготовку лабораторного оборудования, без которого данное исследование было бы невозможным. Авторы также признательны рецензентам за критические замечания, которые помогли улучшить рукопись.

Литература

Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Горецкая М. Я. Внебрачные потомки, структура песни и уровень тестостерона у пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в средней полосе России // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии: тезисы XV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии, посв. памяти акад. М. А. Мензбира (165-летию со дня рождения и 85-летию со дня смерти). Минск: Белорусская наука, 2020. С. 65–66.

Горецкая М. Я., Гаврилов В. В. Численность и территориальная структура популяции пеночки-трещотки на Звенигородской биостанции МГУ за 2000–2016 годы // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: 30-летие программ мониторинга зимующих птиц в России и сопредельных регионах «Парус» и «Евразийский Рождественский учет»: Мат-лы Всерос. конф., Звенигородская биостанция МГУ (17 – 21 марта 2017). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. С. 205–207.

Лапшин Н. В. Биология и демография пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в Карелии и на севере Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 1951. С. 3301–3335.

Лапшин Н. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л., Матанцева М. В. Определение уровня экстрапарного отцовства у пеночки-трещотки в Псковской области // Второй Всероссийский орнитологический конгресс (г. Санкт-Петербург, Россия, 30 января – 4 февраля 2023 г.): Тезисы докладов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2023. С. 137.

Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance // Behav. Ecol. 2017. Vol. 28, no. 1. P. 174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144

Gyllensten U. B., Jakobsson S., Temrin H. No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers // Nature. 1990. Vol. 343, no. 6254. P. 168–170. doi: 10.1038/343168a0

Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* // Bird Study. 1993. Vol. 40, no. 1. P. 12–23. doi: 10.1080/00063659309477124

Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? // J. Anim. Ecol. 2023. Vol. 92, no. 1. P. 195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844

Moskalenko V. N., Belokon M. M., Belokon Y. S., Goretskaia M. I. Extra-pair young in nests of the wood

warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) in Middle Russia // Ornithological Science, Supplement: Abstracts of 26th International Ornithological Congress 2014 (18–24 August 2014, Tokyo). Tokyo, 2014. P. 14

Pulliainen E., Mäkelä J., Kukkonen T., Hyvärinen T., Jussila P. A case of polygyny and other breeding data on the Arctic warbler // *Ornis Fennica*. 1986. Vol. 63, no. 4. P. 133–134.

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? // *Ann. Zool. Fenn.* 1984. Vol. 21, no. 3. P. 243–247.

Wesołowski T., Rowiński P., Maziarz M. Wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? // *Bird Study*. 2009. Vol. 56, no. 1. P. 26–33. doi: 10.1080/00063650802681540

References

Belokon' M. M., Belokon' Yu. S., Goretskaya M. Ya. Extra-pair offspring, song structure and the level of testosterone in the wood warbler in central Russia. *Ornitologicheskie issledovaniya v stranakh Severnoi Evrazii: tezis XV Mezhdunar. ornitol. konf. Severnoi Evrazii, posvyash. pamyati akad. M. A. Menzbira (165-letiyu so dnya rozhdeniya i 85-letiyu so dnya smerti) = Ornithological research in the countries of Northern Eurasia: Abstracts of the XV International Ornithological conf. of Northern Eurasia, dedicated to the memory of academician M. A. Menzibir (to the 165th anniversary of his birth and the 85th anniversary of his death)*. Minsk: Beloruskaya navuka, 2020. P. 65–66. (In Russ.)

Goretskaya M. Ya., Gavrilov V. V. The number and territorial structure of the wood warbler population at the Zvenigorod biological station of Moscow State University for 2000–2016. *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh: 30-letie programm monitoringa zimuyushchikh ptits v Rossii i sopredel'nykh regionakh «Parus» i «Evroaziatskii Rozhdestvenskii uchest»: Mat-ly Vseros. konf., Zvenigorodskaya biostantsiya MGU (17 – 21 marta 2017) = Population dynamics of birds in terrestrial landscapes: 30th Anniversary of the monitoring programs for wintering birds in Russia and adjacent regions 'Parus' and 'Eurasian Christmas Registration': Proceedings of the All-Russian conf., Zvenigorod Biostation of Lomonosov Moscow State University (March 17–21, 2017)*. Moscow: KMK, 2017. P. 205–207. (In Russ.)

Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance. *Behav. Ecol.* 2017;28(1):174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144

Gyllensten U. B., Jakobsson S., Temrin H. No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers. *Nature*. 1990;343(6254):168–170. doi: 10.1038/343168a0

Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*. 1993;40(1):12–23. doi: 10.1080/00063659309477124

Lapshin N. V. Biology and demography of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Karelia and in the north of the Leningrad Region. *The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(1951):3301–3335. doi: 10.24412/FiirEdE8V-g (In Russ.)

Lapshin N. V., Simonov S. A., Topchieva L. V., Rendakov N. L., Matantseva M. V. Determination of the level of extrapair paternity in the warbler in the Pskov Region. *Vtoroi Vserossiiskii ornitologicheskii kongress (g. Sankt-Peterburg, Rossiya, 30 yanvarya – 4 fevralya 2023 g.): Tezisy dokladov = Second All-Russian Ornithological Congress: Abstracts (St. Petersburg, Russia, Jan. 30 – Feb. 4, 2023)*. Moscow: KMK; 2023. P. 137. (In Russ.)

Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? *J. Anim. Ecol.* 2023;92(1):195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844

Moskalenko V. N., Belokon M. M., Belokon Y. S., Goretskaia M. I. Extra-pair young in nests of the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) in Middle Russia. *Ornithological Science, Supplement: Abstracts of 26th International Ornithological Congress 2014 (18–24 August 2014, Tokyo)*. Tokyo, 2014. P. 14

Pulliainen E., Mäkelä J., Kukkonen T., Hyvärinen T., Jussila P. A case of polygyny and other breeding data on the Arctic warbler. *Ornis Fennica*. 1986;63(4):133–134.

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? *Ann. Zool. Fenn.* 1984;21(3):243–247.

Wesołowski T., Rowiński P., Maziarz M. Wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study*. 2009;56(1):26–33. doi: 10.1080/00063650802681540

Поступила в редакцию / received: 08.12.2023; принята к публикации / accepted: 15.12.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кретова Анна Юрьевна

аспирант, стажер-исследователь ИБ КарНЦ РАН, научный сотрудник ФГБУ «Нижне-Свирский государственный заповедник»

e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

Лапшин Николай Васильевич

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: lapshin@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kretova, Anna

Doctoral Student and Research Assistant at IB KarRC RAS, Researcher at Nizhne-Svirsky State Nature Reserve

Lapshin, Nikolay

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

УДК 599.322.3:528.7 (1-751.1)

КАРТИРОВАНИЕ ОБЪЕКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ В КАРЕЛЬСКОЙ ЧАСТИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ВОДЛОЗЕРСКИЙ» НА ОСНОВЕ АЭРОФОТОСНИМКОВ

Ф. В. Фёдоров

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

Изучены потенциальные возможности аэрофотоснимков для картирования распределения бобровых поселений и оценки изменений прибрежных лесонасаждений в результате деятельности бобров. В статье анализируются материалы аэрофотосъемки карельской части НП «Водлозерский», которая проводилась в 2015–2016 гг. в рамках мероприятий по лесоустройству. В ходе анализа учтено 84 поселения, из которых 31 % (n=26) – жилые или недавно оставленные, 63 % (n=53) – брошенные. Заселенность 6 % поселений осталась под вопросом. В 71 поселении были установлены плотины (84,5 %). В 37 поселениях удалось выделить и закартировать 41 действующий или зарастающий бобровый пруд. Минимальная площадь затопленного или усохшего в результате подтопления леса составила 0,2 га, максимальная – 46,5 га, средняя – 13 га.

Ключевые слова: аэрофотоснимки; бобровые поселения; пруд; затопление; прибрежный биоценоз

Для цитирования: Фёдоров Ф. В. Картирование объектов жизнедеятельности бобров в карельской части национального парка «Водлозерский» на основе аэрофотоснимков // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 75–85. doi: 10.17076/eco1886

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (№ FMEN-2022-0003).

F. V. Fyodorov. MAPPING BEAVER INFRASTRUCTURE IN THE KARELIAN PART OF VODLOZERSKY NATIONAL PARK USING AERIAL PHOTOGRAPHS

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

This study was conceived to investigate the potential capabilities of aerial photography in mapping the distribution of beaver colonies and beaver-induced changes in waterside forest stands. The article analyzes aerial images from the Karelian part of the Vodlozersky NP taken in 2015–2016 within a forest management inventory. The analysis covered 84 colonies, of which 31 % (n=26) were inhabited or recently abandoned

and 63 % (n=53) were abandoned. The habitation of 6 % of the colonies is questionable. Dams were spotted in 71 colonies (84.5 %). In 37 colonies we managed to spot and map 41 active or overgrowing beaver ponds. The area of flooded or flood-killed forest was 0.2 ha at minimum, 46.5 at maximum, and 13 ha on average.

Keywords: aerial photographs; beaver colonies; pond; flooding; waterside ecosystem

For citation: Fyodorov F. V. Mapping beaver infrastructure in the Karelian part of Vodlozersky National Park using aerial photographs. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 75–85. doi: 10.17076/eco1886

Funding. The study was carried out within state assignment to KarRC RAS (# FMEN-2022-0003).

Введение

В последние десятилетия российские и зарубежные специалисты-зоологи широко используют космические и аэрофотоснимки для картирования местообитания животных и оценки их воздействия на элементы ландшафта [Мордвинцев, Петросян, 1994; Townsend, Butler, 1996; Syphard, Garcia, 2001; Butler, 2002; Горяйнова и др., 2012; Pearl et al., 2015; Barber-Meyer, 2019; McLaren et al., 2022 и др.]. Такой современный подход имеет ряд преимуществ: позволяет в кратчайшие сроки оценить экологические характеристики местообитаний животных, ускоряет и удешевляет наземные картографические работы, дает возможность проводить экстраполяцию результатов экологических исследований на основе ГИС, сокращает людские и финансовые затраты и т. д. [Горяйнова и др., 2012].

В рамках договора, заключенного между Водлозерским национальным парком и КарНЦ РАН, изучались потенциальные возможности аэрофотоснимков для картирования объектов жизнедеятельности бобров на карельской части национального парка (НП). В ходе работы проводилась количественная оценка экологических последствий появления бобров на водотоках НП.

Следует, однако, подчеркнуть, что учеты бобровых поселений на основе аэрофотоснимков имеют ряд ограничений, не позволяющих объективно оценивать численность животных. Во-первых, аэрофотосъемка национального парка проходила в 2015–2016 гг., а с тех пор ситуация с бобрами могла существенно измениться. В Карелии (особенно в местах, где сохранились коренные леса) обилие водоемов и скудная кормовая база вынуждают бобров часто менять свои местожительства и перемещаться на большие расстояния [Данилов и др., 2007]. Поэтому к 2022 г., когда выполняли анализ снимков, реальное распределение бобров на

территории НП могло уже сильно отличаться от распределения семилетней давности. Вторая причина, по которой невозможно объективно судить о численности бобров, это отсутствие уверенности, что при фиксировании на снимках затопленной территории мы однозначно имеем дело с жилыми поселениями. В данном случае поселение может быть отнесено к одной из двух категорий – либо жилое, либо оставленное бобрами совсем недавно. С гораздо большей уверенностью мы можем говорить о давно брошенных поселениях. На них указывают признаки сукцессионных изменений растительности, которые происходят на бывших запрудах после ухода бобров, – высохший лес, формирование сообщества болотного типа, наличие подроста. Таким образом, анализ аэрофотоснимков нацелен прежде всего на фиксирование объектов жизнедеятельности бобров, картирование распределения поселений по территории НП, анализ качества местообитаний и на оценку влияния бобров на прибрежные лесные насаждения.

Материалы и методы

В основу настоящей работы положен анализ материалов аэрофотосъемки территории НП «Водлозерский», которая проводилась в 2015–2016 гг. в рамках мероприятий по лесоустройству. Снимки анализировали с использованием программы QGIS 3.26.2.

Распределение бобровых поселений фиксировали в карельской части НП «Водлозерский» (130,6 тыс. га). Водлозерский парк – одна из крупнейших охраняемых природных территорий, где еще сохранились крупные массивы коренных лесов [Хохлова и др., 2000]. На территории парка преобладают хвойные леса – 96,4 % от всей лесопокрытой площади, из них ельники занимают 50,2 %, а сосняки – 46,2 % [Ананьев, 1999; Ананьев, Раевский, 2001]. Березовые и осиновые древостои встречаются

крайне редко (3,4 и 0,2 % соответственно). Уже из этой краткой характеристики лесов становится понятным, что бобровые угодья Водлозерского парка характеризуются крайней бедностью. Такая специфика парка – скудость кормовой базы бобров, с одной стороны, и обилие водоемов, с другой, – определяет характерные особенности существования бобров в водлозерских угодьях: формирование поселений в местах с наибольшим числом лиственных пород, быстрое истощение кормовой базы, частая смена мест обитания, невысокая численность животных. Все это приводит к появлению большого количества брошенных поселений, когда мы встречаем многочисленные признаки бывшего пребывания бобров, но не их самих.

Выявление и картирование поселений бобров выполняли по следующей схеме:

1. Отмечали все следы жизнедеятельности бобров: сваленные деревья, кормовые площадки, плотины, хатки, пруды (рис. 1). Места с единичными поваленными деревьями (1–3) игнорировались, если только не было других признаков активности бобров.



Рис. 1. Плотины на р. Сомбома, поселение № 82
Fig. 1. Dam on the Somboma River, colony No. 82

2. Высыхающий или высохший бобровый пруд с сухостоем и признаками сукцессионных изменений относили к категории брошенных поселений. Территории, затопленные в результате строительства плотин, записывали в категорию жилых или недавно оставленных поселений.

3. Бобровые пруды картировали по периметру и вычисляли площадь затопленного и подтопленного леса (рис. 2).

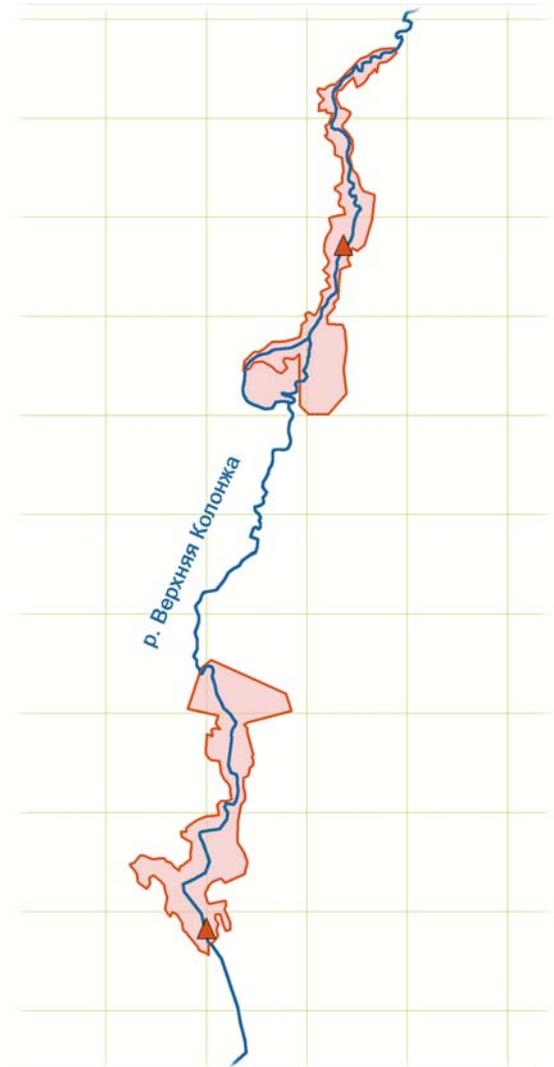


Рис. 2. Картограмма бобровых прудов на р. Верхняя Колонжа (поселения № 38, 40)

Fig. 2. Schematic map of the beaver ponds on the Upper Kolonza River (colonies No. 38, 40)

Результаты и обсуждение

Численность. В ходе анализа аэрофото-снимков в карельской части НП учтено 84 поселения, из которых 31 % (n=26) – жилые или недавно оставленные, 63 % (n=53) – брошенные. Заселенность 6 % поселений осталась под вопросом (рис. 3, табл. 1). Эти данные частично согласуются с результатами полевых учетов, которые проводили сотрудники Водлозерского парка в 2014–2015 гг. [Каньшиев, 2016]. Тогда на всей территории парка (включая архангельскую часть, которая больше карельской в 2,5 раза) было насчитано 50 жилых поселений. Учитывая, что полевые учеты охватили не все водоемы, общие запасы бобров оценивали выше приведенного показателя на 40 %.

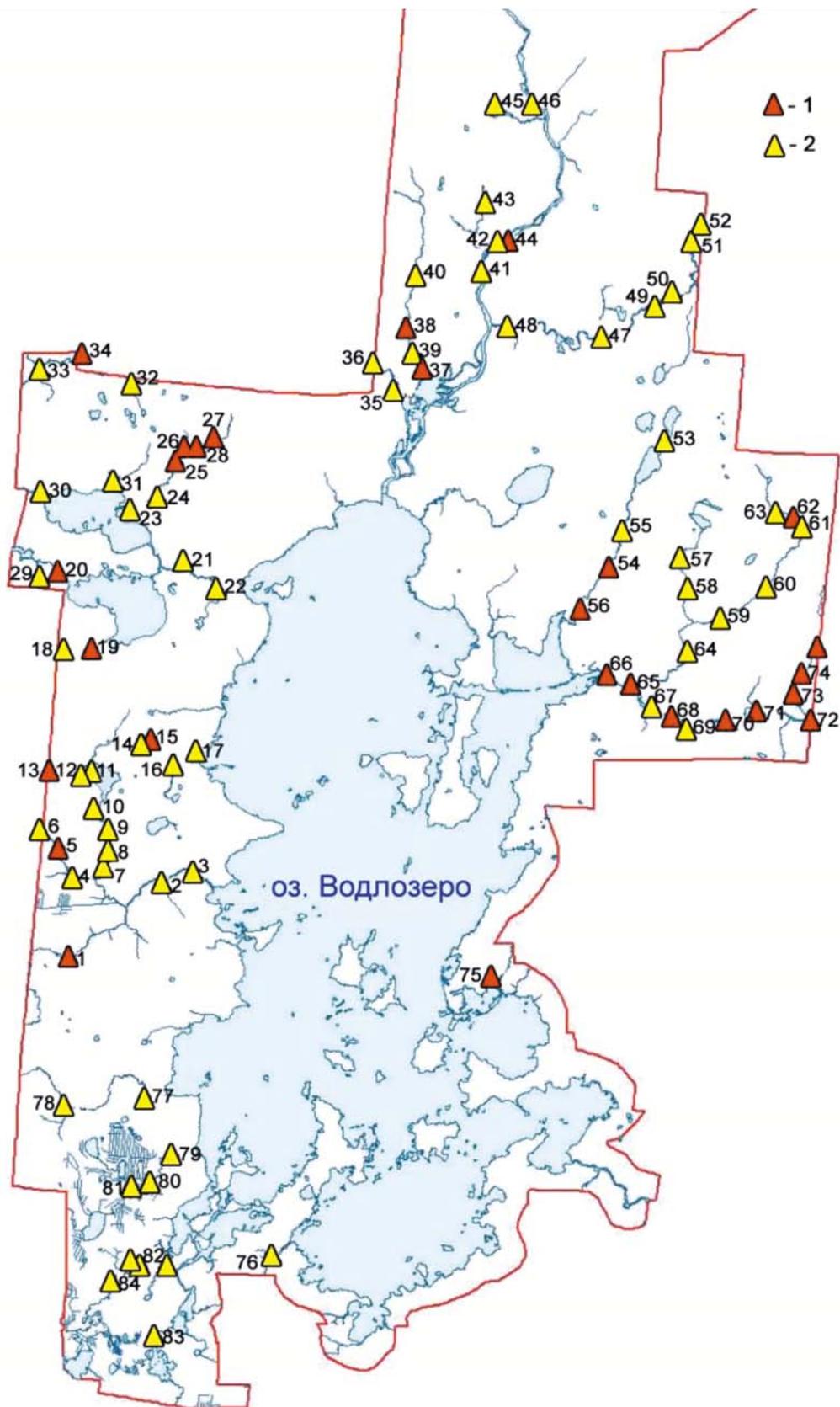


Рис. 3. Распределение бобровых поселений в карельской части НП «Водлозерский»: 1 – жилые поселения, 2 – брошенные поселения, цифры на карте – номер поселения в табл. 1

Fig. 3. Distribution of beaver colonies in the Karelian part of the Vodlozersky NP: 1 – inhabited colonies, 2 – abandoned colonies; numbers on the map – number of the colony in Table 1

Таблица 1. Поселения бобров, выявленные в ходе анализа аэрофотоснимков карельской части НП «Водлозерский»

Table 1. Beaver colonies identified during the analysis of the aerial photographs of the Karelian part of the Vodlozersky National Park

№ поселения No. colony	Водоем Waterbody	Заселенность* Inhabitability*	Бобровый пруд Beaver pond	Площадь бобрового пруда, га** Beaver pond area, ha**	Биотоп Biotope
1	руч. Гавручей Gavruchey Stream	Жилое Inhabited	есть yes	9,5 + 0,2	Ельник приручейный Riparian spruce forest
2	р. Нижняя Охтома Nizhnyaya Ohtoma River	Брошенное Abandoned	«	0,5 + 0,3	Болото Wetland
3	«	«	нет no		«
4	руч. Ельручей Yelruchey Stream	«	есть yes	17,7	Ельник приручейный Riparian spruce forest
5	«	Жилое Inhabited	«	?	Ельник долгомошный Haircap-moss spruce forest
6	«	?	«	?	Болото Wetland
7	р. Нижняя Охтома Nizhnyaya Ohtoma River	Брошенное Abandoned	«	1,2	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
8	«	«	«	14,2	Ельник приручейный Riparian spruce forest
9	«	«	«	5,3	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
10	«	«	«	19,7	Болото Wetland
11	оз. Нижнее Охтомозеро Lake Nizhnee Ohtomozero	?	нет no		Сосняк черничный Bilberry-pine forest
12	р. Верхняя Охтома Verhnyaya Ohtoma River	Брошенное Abandoned	есть yes	22,3	Болото Wetland
13	«	Жилое Inhabited	«	16,5	«
14	оз. Озера Оленьих ворот Lake Olenyi vorota lakes	Брошенное Abandoned	нет no		Сосняк черничный Bilberry-pine forest
15	«	Жилое Inhabited	«		Ельник черничный Bilberry-spruce forest
16	руч. Голюша Golyusha Stream	Брошенное Abandoned	есть yes	10,0	Болото Wetland
17	оз. Водлозеро Lake Vodlozero	?	нет no		Ельник черничный Bilberry-spruce forest
18	р. Кижим Kizhim River	Брошенное Abandoned	есть yes	8,7	Ельник долгомошный Haircap-moss spruce forest
19	«	Жилое Inhabited	«	8,6	Болото Wetland
20	р. Пильмаса Pilmasa River	«	«	?	«
21	р. Келка Kelka River	Брошенное Abandoned	«	4,3	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
22	«	«	«	?	Болото Wetland
23	руч. Саручей Saruchey Stream	«	«	2,0	Ельник приручейный Riparian spruce forest
24	«	«	«	19,8	Сосняк черничный Bilberry-pine forest
25	«	Жилое Inhabited	«	?	Ельник долгомошный Haircap-moss spruce forest
26	«	«	«	?	Болото Wetland
27	ручей к руч. Саручей tributary to the Sa- ruchey Stream	«	«	5,8	«

Продолжение табл. 1
Table 1 (continued)

№ поселения No. colony	Водоем Waterbody	Заселенность* Inhabitability*	Бобровый пруд Beaver pond	Площадь бобрового пруда, га** Beaver pond area, ha**	Биотоп Biotope
28	руч. Саручей Saruchey Stream	«	«	4,3	«
29	ручей к р. Пильмаса tributary to the Pilmasa River	Брошенное Abandoned	«	10,3	Сосняк черничный Bilberry-pine forest
30	р. Укша Uksha River	«	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
31	руч. Гришинский Grishinskiy Stream	«	«	14,1	Сосняк брусничный Cowberry-pine forest
32	руч. Падрица Padritsa Stream	«	«	20,6	Ельник приручейный Riparian spruce forest
33	р. Пая Paya River	«	«	?	Болото Wetland
34	р. Падрица Padritsa River	Жилое Inhabited	«	24,0 + 46,5	«
35	р. Нижняя Колонжа Nizhnyaya Kolonzha River	Брошенное Abandoned	«	?	Сосняк брусничный Cowberry-pine forest
36	«	«	«	?	Болото Wetland
37	р. Верхняя Колонжа Verhnyaya Kolonzha River	Жилое Inhabited	нет no		«
38	«	«	есть yes	17,0	Березняк травяно-злаковый Forb-bunchgrass-birch forest
39	«	Брошенное Abandoned	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
40	«	«	«	13,5 + 7,8	«
41	р. Илекса Ileksa River	?	нет no		Сосняк брусничный Cowberry-pine forest
42	руч. Пурручей Purruchey Stream	Брошенное Abandoned	есть yes	?	Болото Wetland
43	«	«	«	1,6	Сосняк черничный Bilberry-pine forest
44	р. Илекса Ileksa River	Жилое Inhabited	нет no		Болото Wetland
45	руч. Жилой Zhiloy Stream	Брошенное Abandoned	есть yes	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
46	р. Илекса Ileksa River	«	«	20,9	Болото Wetland
47	р. Новгуда Novguda River	«	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
48	«	«	«	?	Березняк долгомошный Long-stem moss-birch forest
49	«	«	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
50	«	«	«	?	«
51	«	«	«	?	Ельник долгомошный Haircap-moss spruce forest
52	«	«	«	?	«
53	ручей безымянный unnamed stream	«	«	27,4	Болото Wetland
54	р. Тонда Tonda River	Жилое Inhabited	«	3,4	«
55	«	Брошенное Abandoned	«	3,6	Березняк приручейный Riparian birch forest
56	р. Тонда «	Жилое Inhabited	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
57	ручей безымянный unnamed stream	Брошенное Abandoned	«	?	Ельник приручейный Bilberry-spruce forest

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

№ поселения No. colony	Водоем Waterbody	Заселенность* Inhabitability*	Бобровый пруд Beaver pond	Площадь бобрового пруда, га** Beaver pond area, ha**	Биотоп Biotope
58	«	«	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
59	р. Шошта Shoshta River	«	«	24,0	Болото Wetland
60	«	«	«	25,7	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
61	«	«	«	?	«
62	«	Жилое Inhabited	«	?	Болото Wetland
63	ручей безымянный unnamed stream	Брошенное Abandoned	«	6,1	Сосняк черничный Bilberry-pine forest
64	р. Шошта Shoshta River	«	«	?	Сосняк черничный Bilberry-pine forest
65	«	Жилое Inhabited	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
66	р. Сухая Водла Sukhaya Vodla River	«	нет no		Болото Wetland
67	«	Брошенное Abandoned	«		Ельник черничный Bilberry-spruce forest
68	«	Жилое Inhabited	«		Болото Wetland
69	«	Брошенное Abandoned	есть yes	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
70	«	Жилое Inhabited	нет no		Болото Wetland
71	р. Ламбуда Lambuda River	«	есть yes	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
72	«	«	«	?	«
73	«	«	«	5,5	«
74	«	«	«	?	Ельник долгомошный Haircap-moss spruce forest
75	руч. Путиловка Putilovka Stream	«	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
76	оз. Черное Lake Chyornoe	Брошенное Abandoned	нет no		Болото Wetland
77	р. Нижняя Охтома Nizhnyaya Ohtoma River	«	есть yes	23,0	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
78	«	«	«	?	Болото Wetland
79	руч. Рандручей Randruchey Stream	?	«	?	Ельник черничный Bilberry-spruce forest
80	«	Брошенное Abandoned	«	23,1	Болото Wetland
81	«	«	«	9,5	Березняк приручейный Riparian birch forest
82	р. Сомбома Somboma Stream	«	«	?	«
83	ручей безымянный unnamed stream	«	«	26,9	Болото Wetland
84	р. Сомбома Somboma Stream	«	«	7,8	«

Примечание. *Поселение, отмеченное как жилое, может быть также недавно оставленным бобрами. **Площади некоторых прудов помечены вопросительным знаком из-за невозможности определить их границы по следующим причинам: 1) затопленный участок берега небольшой и пруд не виден полностью под кроной деревьев; 2) давно брошенное поселение с сильно заросшим прудом, границы которого с трудом просматриваются; 3) нечеткое фото.

Note. * The colony marked as inhabited may also have been recently abandoned by beavers. ** The areas of some ponds are marked with a question mark due to the impossibility to determine their boundaries for the following reasons: 1) the flooded section of the bank is small and the pond is not completely visible under the crown of trees; 2) a long abandoned colony with a heavily overgrown pond, the boundaries of which are hardly visible; 3) unclear photo.

Обращает на себя внимание большая доля брошенных поселений бобров, обитающих на территории НП. Низкая плотность населения бобров, повторное заселение ими одних и тех же мест и неравномерное распределение поселений могут служить показателями неблагополучия бобровых угодий или нехватки одного из важных компонентов среды, необходимого для благополучного существования бобров. Для Водлозерского национального парка, так же как и для северных районов республики, таким компонентом среды, в котором бобры испытывают недостаток, будет кормовая база. Как показали наши прежние исследования в коренных лесах карельского севера, минимальная представленность лиственных лесов становится причиной низкой численности бобров, большой доли брошенных поселений и поселений с одиночными животными [Федоров, Красовский, 2019; Fyodorov, 2020]. Аналогичную картину мы наблюдаем и на территории Водлозерского национального парка, где преобладают хвойные леса (96,4 %). Первичные березовые и березово-еловые заболоченные леса изредка встречаются в приречных понижениях. Именно эти места заселяются бобрами в первую очередь. Основная кормовая порода бобров – осина – крайне малочисленна и растет на склонах прибрежных холмов, формируя небольшие куртины. Судя по результатам анализа аэрофотоснимков в Водлозерском парке, 44 % поселений находились в ельниках, 32 % – на болотах разного типа, 12 % – в сосняках и 6 % – в березняках. Бобры, расселяясь в таких биотопах, выбирают участки берега с повышенным количеством лиственных пород в составе древостоев. Все это обуславливает и неравномерное распределение животных на водоемах, и частую смену мест жительства при истощении кормовой базы. Поэтому установленная нами доля жилых поселений – треть от всех учтенных по снимкам поселений – скорее всего, отражает реальную картину. Более того, она отражает и общую закономерность, когда в устоявшихся популяциях жилыми могут быть от одной трети до половины поселений [Rosell, Campbell-Palmer, 2022].

Аналогичную работу по оценке численности бобров на основе аэрофотоснимков в архангельской части национального парка провели В. Н. Мамонтов и Р. В. Хохлов [2017]. Однако, учитывая приведенные выше рассуждения о качестве бобровых угодий, приходится сомневаться в тех результатах, которые они получили. Во-первых, авторы не делили поселения на две категории – жилые и брошенные –

и все 434 выявленных в архангельской части НП поселения они пометили как заселенные бобрами. Во-вторых, по снимкам невозможно определить размер бобровой семьи. Данные аэрофотосъемки применяют в основном для картирования объектов жизнедеятельности бобров и оценки их воздействия на элементы ландшафта, в то время как количественный состав бобровой семьи определяют в ходе полевых работ с использованием методик, разработанных А. В. Федюшиным [1935], Л. С. Лавровым [1952], Ю. В. Дьяковым [1975], Б. П. Борисовым [1986] и некоторыми другими исследователями. Поэтому средний размер бобровой семьи – 4,26 особи, – установленный В. Н. Мамонтовым и Р. В. Хохловым «с использованием дистанционных методов», вызывает большие сомнения. По данным В. Я. Каньшиевой [2016], этот показатель в национальном парке равняется 3,6 особи, что намного объективнее отражает реальную картину. Как показали наши исследования, в Карелии средняя величина бобровой семьи составляет: для канадского бобра – 4,0 особи, для европейского – 3,9 [Данилов и др., 2007]. Таким образом, В. Н. Мамонтов и Р. В. Хохлов приводят ошибочную оценку численности бобров, обитающих в архангельской части парка, поскольку не учитывают емкость бобровых угодий, «заселяют» животными все увиденные на снимках поселения, а при расчетах используют необоснованно высокое число бобров в семье. Приводимая ими численность – около 2000 особей, – на мой взгляд, завышена в 3–5 раз.

Строительная деятельность бобров и ее воздействие на прибрежные лесонасаждения. Основным первичным видом жилищ бобров являются норы [Федюшин, 1935; Дежкин и др., 1986; Данилов и др., 2007]. Наиболее подходящими для рытья нор бывают высокие берега с выраженной террасой, сложенные из супесчаного или суглинистого грунта. Такие берега редки в Карелии и весьма обычны в южных регионах страны. При низинных, заболоченных или сплавинных берегах строятся хатки. В любом случае, рытье нор энергетически менее затратный вид деятельности, чем строительство хаток, и бобры предпочитают этот тип жилища при благоприятных факторах среды. Однако в какой бы почве ни находилась нора и на каком берегу ни стояла бы хатка, вход обязательно должен располагаться под водой на достаточной глубине, чтобы он не замерзал зимой и не обнажался при падении уровня воды летом. Для регулирования уровня воды бобры

часто на реках или выходах из озер возводят плотины.

В Карелии берега водоемов неблагоприятны для рытья нор, а глубина или водный режим требуют подъема уровня воды, поэтому бобры в нашем регионе проявляют удивительно высокую строительную активность. Так, если у европейского бобра в Псковской обл. доля поселений с плотинами составляет 28,1 %, в Ленинградской обл. – 53,6 %, то в южной части Карелии она уже 74,4 % [Данилов, Федоров, 2015]. И с продвижением к северу строительная активность бобров только возрастает. Исследования, проведенные в Костомукшском заповеднике, показывают, что доля поселений с постройками там намного выше, чем в целом по Карелии, и составляет около 90 % [Федоров, Красовский, 2019].

Прежде чем перейти к обсуждению строительной активности бобров в Водлозерском парке, необходимо сделать небольшое пояснение. Несмотря на то что в Карелии обитают разные виды бобров: в южных районах – европейский (*Castor fiber* L.), в северных – канадский (*C. canadensis* Kuhl), а на территории национального парка присутствуют, скорее всего, оба вида, мы вполне можем сравнивать их строительную активность. Основанием тому служит изучение особенностей экологии разных видов бобров, обитающих на одной территории, – расстояние между их поселениями иногда было менее 10 км [Данилов и др., 2007; Данилов, Федоров, 2015]. Оно убедило нас, что строительная активность бобров – это реакция животных на особенности среды обитания, но не видовое проявление строительного инстинкта, и в одинаковых орографических, эдафических и гидрологических условиях и «канадцы», и «европейцы» строят хатки и плотины с одинаковой частотой.

Анализ аэрофотоснимков показал, что в карельской части НП в 71 поселении были установлены плотины (84,5 %). В 37 поселениях удалось выделить и зарестировать 41 действующий или зарастающий бобровый пруд (табл. 1). Во многих старых поселениях определить границу и площадь бывшей запруды уже не представляется возможным, поскольку на них произошло возобновление древесно-кустарниковой растительности или большая часть пруда скрыта кроной деревьев. Поэтому фактическое число поселений с плотинами и бобровыми прудами должно быть выше. Минимальная площадь затопленного и усохшего в результате подтопления леса составила 0,2 га, максимальная – 46,5 га, средняя – 13 га (табл. 2).

Таблица 2. Количественные показатели бобровых прудов, выявленные на основе анализа аэрофотоснимков

Table 2. Quantitative indicators of the beaver ponds identified from the analysis of the aerial photographs

Доля поселений с прудами, % Proportion of colonies with ponds, %	84,5
Количество обследованных прудов Number of the surveyed ponds	41
Минимальная площадь пруда, га Minimum pond area, ha	0,2
Средняя площадь пруда, га Average pond area, ha	13,0
Максимальная площадь пруда, га Maximum pond area, ha	46,5
Общая площадь прудов, га Total area of the ponds, ha	533,1

Заключение

Результаты работы показывают, что аэрофотоснимки высокого разрешения могут применяться для фиксирования бобровых поселений и анализа жизнедеятельности животных. Полученные данные позволяют не только выделять и картировать отдельные бобровые пруды, но и количественно оценивать эти объекты с помощью технологий ГИС.

Автор считает необходимым выразить признательность за активное содействие в работе над проектом сотрудникам НП «Водлозерский» М. А. Шредерс и Е. В. Кулебякиной.

Литература

Ананьев В. А. Строение, развитие и устойчивость коренных разновозрастных ельников НП «Водлозерский» // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. (г. Петрозаводск, 6–8 июля 1999 г.). Петрозаводск: СДВ-Оптима, 1999. С. 189–190.

Ананьев В. А., Раевский Б. В. Характеристика лесов национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2001. С. 111–116.

Борисов Б. П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. 19 с.

Горайнова З. И., Петросян В. Г., Завьялов Н. А. Анализ влияния бобра на экосистемы ПТЗ: Потенциальные возможности космических снимков среднего (Landsat 7) и сверхвысокого (IKONOS, GeoEye-1) разрешения для картирования объектов жизнедеятельности бобров на территории ПТЗ // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государст-

венного биосферного природного заповедника). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 128–136.

Данилов П. И., Федоров Ф. В. Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобра на Европейском Севере России // Экология. 2015. № 3. С. 212–219. doi: 10.7868/S0367059715030026

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.

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

Дьяков Ю. В. Методы и техника количественного учета речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. Т. 1, вып. XXI. Воронеж, 1975. С. 160–175.

Каньшиев В. Я. История и современное состояние популяций бобра на территории национального парка «Водлозерский» // Труды государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 7. Петрозаводск, 2016. С. 161–165.

Лавров Л. С. Количественный учет речных бобров методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: АН СССР, 1952. С. 147–155.

Мамонтов В. Н., Хохлов Р. В. Современное состояние популяции бобра в архангельской части национального парка «Водлозерский» // «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства»: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 95-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2017 г.). Киров, 2017. С. 73–75.

Мордвицев И. Н., Петросян В. Г. Применение спутниковой телеметрии и геоинформационных систем для изучения экологии крупных млекопитающих // Исслед. Земли из космоса. 1994. № 2. С. 119–124.

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

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

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии (2-е изд., перераб. и доп.) Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 310 с.

Barber-Meyer S. M. Comparison of beaver density estimates from aerial surveys of waterways versus transects // Canadian Wildlife Biology & Management. 2019. Vol. 8, no. 1. P. 9–16.

Butler D. R. Visualizing animal impacts on the landscape: Remote sensing in the geography classroom // Geocarto International. 2002. Vol. 17, no. 4. P. 69–76. doi: 10.1080/10106040208542255

Fyodorov F. V. Assessment of the effect of beaver foraging activities on the alteration of waterside forests in northern and middle taiga of Karelia // Baltic Forestry. 2020. Vol. 26, no. 2. P. 492. doi: 10.46490/BF492

McLaren A. A. D., Newton E. J., Silver A., Allan M. R., Middel K. R., Pond B. A., Patterson B. R. Too many

to count: using orthophotography to census an unharvested beaver (*Castor canadensis*) population in Ontario // Ecosphere. 2022. Vol. 13, no. 7. P. 1–11. doi: 10.1002/ecs2.4185

Pearl C. A., Adams M. J., Haggerty P. K., Urban L. Using occupancy models to accommodate uncertainty in the interpretation of aerial photograph data: Status of beaver in Central Oregon, USA // Wildlife Society Bulletin. 2015. Vol. 39, no. 2. P. 319–325. doi: 10.1002/wsb.516

Rosell F., Campbell-Palmer R. Beavers: Ecology, behaviour, conservation, and management. Oxford: Oxford University Press, 2022. 512 p. doi: 10.1093/oso/9780198835042.001.0001

Syphard A. D., Garcia M. W. Human- and beaver-induced wetland changes in the Chickahominy River watershed from 1953 to 1994 // Wetlands. 2001. Vol. 21, no. 3. P. 342–353. doi: 10.1672/0277-5212(2001)021[0342:HABIWC]2.0.CO;2

Townsend P. A., Butler D. R. Patterns of landscape use by beaver on the lower Roanoke River floodplain, North Carolina // Physical Geography. 1996. Vol. 17, no. 3. P. 253–269. doi: 10.1080/02723646.1996.10642584

References

Anan'ev V. A. Structure, development and sustainability of indigenous mixed-age spruce forests in the Vodlozersky National Park. *Korennyye lesa taezhnoi zony Evropy: sovremennoe sostoyanie i problemy sokhraneniya: Materialy mezhd. nauch.-prakt. konf. (Petrozavodsk, 6–8 iyulya 1999 g.) = Native forests of the taiga zone of Europe: Current state and problems of conservation. Proceed. int. scientific and practical conference (Petrozavodsk, July 6–8, 1999)*. Petrozavodsk: SDV-Optima; 1999. P. 189–190. (In Russ.)

Anan'ev V. A., Raevskii B. V. Description of the forests of the Vodlozersky National Park. *Natsional'nyi park «Vodlozerskii»: prirodnoe raznoobrazie i kul'turnoe nasledie = The Vodlozersky National Park: Natural diversity and cultural heritage*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2001. P. 111–116. (In Russ.)

Barber-Meyer S. M. Comparison of beaver density estimates from aerial surveys of waterways versus transects. *Canadian Wildlife Biology & Management*. 2019;8(1):9–16.

Borisov B. P. Instructional guidelines for recording the river beaver in large areas. Moscow: CNIL Glavokhoty RSFSR; 1986. 19 p. (In Russ.)

Butler D. R. Visualizing animal impacts on the landscape: Remote sensing in the geography classroom. *Geocarto International*. 2002;17(4):69–76. doi: 10.1080/10106040208542255

Danilov P. I., Fyodorov F. V. Comparative characterization of the building activity of Canadian and European beavers in Northern European Russia. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(3):272–278. doi: 10.1134/S1067413615030029

Danilov P. I., Kan'shiev V. Ya., Fyodorov F. V. European beavers in Northern European Russia. Moscow: Nauka; 2007. 200 p. (In Russ.)

Dezhkin V. V., D'yakov Yu. V., Safonov V. G. The beaver. Moscow: Agropromizdat; 1986. 255 p. (In Russ.)

D'yakov Yu. V. Methods and techniques for quantitative counting of beavers. *Tr. Voronezhskogo gos. zapovednika = Proceedings of the Voronezh State Reserve*. 1975;1(21):160–175. (In Russ.)

Fedyushin A. V. The beaver. Moscow: Glavpushniny NKVT; 1935. 356 p. (In Russ.)

Fyodorov F. V. Assessment of the effect of beaver foraging activities on the alteration of waterside forests in northern and middle taiga of Karelia. *Baltic Forestry*. 2020;26(2):1–6. doi: 10.46490/BF492

Fyodorov F. V., Krasovsky Yu. A. Canadian beaver (*Castor canadensis* Kuhl) as an invasive species in the Karelian part of the Green Belt of Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2019;5:30–39. doi: 10.17076/eco1081 (In Russ.)

Goryainova Z. I., Petrosyan V. G., Zav'yalov N. A. Assessment of potentials of remote sensing images of medium (Landsat 7) and very high spatial resolution (IKONOS, GeoEye-1) for mapping beaver's activity in the reserve. *Rechnoi bobr (Castor fiber L.) kak klyuchevoi vid ekosistemy maloi reki (na primere Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo biosfernogo prirodnogo zapovednika) = European beaver (Castor fiber L.) as a key species of a small river ecosystem (case of the Prioksko-Terrasnyi Nature Biosphere Reserve)*. Moscow: KMK; 2012. P. 128–136. (In Russ.)

Kan'shiev V. Ya. History and current status of the beaver population on the territory of the Vodlozersky National Park. *Trudy gos. prirodnogo zapovednika «Kivach» = Proceedings of the Kivach State Nature Reserve*. 2016;7:161–165. (In Russ.)

Khokhlova T. Yu., Antipin V. K., Tokarev P. N. Specially protected natural areas of Karelia (2nd edition, revised and enlarged). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 310 p. (In Russ.)

Lavrov L. S. Quantitative account of beavers by identifying settlement capacity. *Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo rasprostraneniya nazemnykh pozvonochnykh = Methods of recording the number and*

geographical distribution of terrestrial vertebrates. Moscow: AN SSSR; 1952. P. 147–155. (In Russ.)

Mamontov V. N., Khokhlov R. V. Current status of the beaver in the Vodlozersky National Park (Arkhangelsk Region). *Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva: Materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 95-letiyu VNIIOZ im. prof. B. M. Zhitkova (22–25 maya 2017 g.) = Current problems of nature use, game biology and fur farming: Proceed. of int. scientific and practical conference dedicated to the 90th anniversary of the Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2017)*. Kirov; 2017. P. 73–75. (In Russ.)

McLaren A. A. D., Newton E. J., Silver A., Allan M. R., Middel K. R., Pond B. A., Patterson B. R. Too many to count: using orthophotography to census an unharvested beaver (*Castor canadensis*) population in Ontario. *Ecosphere*. 2022;13(7):1–11. doi: 10.1002/ecs2.4185

Mordvintsev I. N., Petrosyan V. G. Application of satellite telemetry and geoinformation systems for studying the ecology of large mammals. *Issledovanie Zemli iz kosmosa = Earth Exploration from Space*. 1994;2: 119–124. (In Russ.)

Pearl C. A., Adams M. J., Haggerty P. K., Urban L. Using occupancy models to accommodate uncertainty in the interpretation of aerial photograph data: Status of beaver in Central Oregon, USA. *Wildlife Society Bulletin* 2015;39(2):319–325. doi: 10.1002/wsb.516

Rosell F., Campbell-Palmer R. Beavers: Ecology, behaviour, conservation, and management. Oxford: Oxford University Press; 2022. 512 p. doi: 10.1093/oso/9780198835042.001.0001

Syphard A. D., Garcia M. W. Human- and beaver-induced wetland changes in the Chickahominy River watershed from 1953 to 1994. *Wetlands*. 2001;21(3):342–353. doi: 10.1672/0277-5212(2001)021[0342:HABIWC] 2.0.CO;2

Townsend P. A., Butler D. R. Patterns of landscape use by beaver on the lower Roanoke River floodplain, North Carolina. *Physical Geography*. 1996;17(3):253–269. doi: 10.1080/02723646.1996.10642584

Поступила в редакцию / received: 26.03.2024; принята к публикации / accepted: 02.05.2024.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Фёдоров Фёдор Валерьевич

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: ffyodoroff@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Fyodorov, Fyodor

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 574.587 (282.247.13)

КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ЗООБЕНТОСА НИЗОВЬЕВ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА В 2023 ГОДУ

М. В. Бурмагин*, Н. Ю. Матвеев

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаврова УрО РАН (пр. Никольский, 20, Архангельск, Россия, 163020), *98maxbur12@gmail.com

Приведены результаты исследования зообентоса в нижнем течении р. Северная Двина, а именно таксономического состава, численности и биомассы по участкам в течение 2023 г. По численности (преимущественно на илистом песке) преобладали представители малощетинковых червей, хирономид и двустворчатых моллюсков, однако по биомассе на всех исследованных участках доминировали двустворчатые моллюски. На рассматриваемой акватории реки в течение 2023 г. наименьшая численность зообентоса зарегистрирована в зимний период в районе предустьевого взморья (198 экз./м²), а наименьшая биомасса – в тот же период в г. Новодвинске (2,1 г/м²). Наибольшая численность (лето, 1930 экз./м²) и биомасса (осень, 1701,8 г/м²) зообентоса отмечались также в черте г. Новодвинска.

Ключевые слова: нижнее течение р. Северная Двина; зообентос; таксономический состав; численность; биомасса

Для цитирования: Бурмагин М. В., Матвеев Н. Ю. Качественный и количественный состав зообентоса низовьев реки Северная Двина в 2023 году // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 86–96. doi: 10.17076/eco1880

Финансирование. Исследования проведены в ходе выполнения работ по теме государственного задания лаборатории «Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского северо-востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов», № гос. регистрации – 122011800593-4.

M. V. Burmagin*, N. Yu. Matveev. QUALITATIVE AND QUANTITATIVE COMPOSITION OF ZOOBENTHOS IN THE LOWER REACHES OF THE NORTHERN DVINA RIVER IN 2023

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research (FECIAR), Ural Branch, Russian Academy of Sciences (20 Nikolskiy Ave., 163020 Arkhangelsk, Russia), *98maxbur12@gmail.com

The article presents the results of a study of zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina River in 2023, namely the spatial and seasonal dimensions of the taxonomic composition, abundance and biomass. Oligochaetes, chironomids and bivalve mollusks prevailed in terms of abundance in the studied areas, but bivalves dominated

in terms of biomass in all the sites. In general, zoobenthos abundances varied among sites in the surveyed area of the river in a fairly wide range (from 341 ind./m² to 1718 ind./m²), with a maximum abundance at the railway bridge (left bank) over the Northern Dvina within the city of Arkhangelsk. The average abundance over the study period was 1123 ind./m². Biomass values ranged from 13.6 g/m² to 955.5 g/m², with a maximum in the site within the City of Novodvinsk. The average biomass in 2023 was 267.3 g/m². Zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina River varied to different degrees between seasons.

Keywords: Lower reaches of the Northern Dvina River; zoobenthos; taxonomic composition; abundance; biomass

For citation: Burmagin M. V., Matveev N. Yu. Qualitative and quantitative composition of zoobenthos in the lower reaches of the Northern Dvina River in 2023. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 86–96. doi: 10.17076/eco1880

Funding. The studies were part of the implementation of the state assignment “Research on changes in the Northern Dvina ecosystem and in waters in protected areas (PAs) of European Northeast Russia during climate successions and under human impact”, ID 122011800593-4.

Введение

Река Северная Двина, одна из крупнейших рек Российской Федерации, образуется посредством слияния рек Сухона и Юг и впадает в Двинскую губу Белого моря, образуя обширную дельту площадью 900 км², состоящую из более чем 150 проток. На ее водосбор оказывает негативное влияние антропогенное воздействие, которое включает в себя загрязнение водотока в результате деятельности лесопромышленных предприятий, сельскохозяйственной деятельности предприятий агропромышленного комплекса (эвтрофирование бассейна при поступлении в воду избыточной органики), а также водного транспорта (загрязнение водоемов бассейна горюче-смазочными материалами), что приводит к изменению структуры водных биоценозов. Происходят изменения качественных (видовое разнообразие) и количественных (численность и биомасса организмов) характеристик сообществ беспозвоночных, в частности макрозообентоса [Гидрологическая..., 1972; Новоселов, 2018].

Известно, что представители донной фауны характеризуются широким экологическим спектром, различными размерами, приуроченностью к конкретным местообитаниям, колебаниями количественных показателей (численности и биомассы) при изменении условий среды обитания. Все это делает их очень удобным объектом для мониторинга пресноводных экосистем. Организмы зообентоса также представляют собой важную составляющую часть биологического разнообразия северных рек, являясь в то же время кормовой

базой для многих промысловых видов рыб. Кроме того, исследование структуры зообентоса рек является важным компонентом в рациональном природопользовании, без которого невозможен полноценный экологический мониторинг [Новоселов, Студенов, 2014; Евсеева, 2016; Барышев, 2018; Баканов, 2000; Артемьев и др., 2021]. Бентосные организмы также используются как биоиндикаторные объекты при оценке качества природных вод в ходе антропогенной трансформации пресноводных экосистем [Беляков, Бажора, 2016; Студенова и др., 2021].

Согласно литературным источникам, первые данные о донных беспозвоночных (моллюски) устьевой части р. Северная Двина получены в 1927 г. [Величковский, 1927]. В 1960–1980-х гг. изучался таксономический состав донных сообществ с целью оценки влияния деятельности промышленных предприятий (целлюлозно-бумажных комбинатов) на экосистему р. Северная Двина [Соколова, 1970; Семерной и др., 1984; Семерной, 2011]. В конце прошлого столетия и в первой четверти нынешнего проведены исследования зообентоса русла р. Северная Двина с целью получения наиболее полных сведений о его таксономическом составе, количестве и частоте встречаемости таксонов, а также численности и биомассе каждого из них. Согласно исследованию М. А. Студеновой с соавторами [2023], в составе зообентоса русла р. Северная Двина в 1995–2019 гг. обнаружено 20 таксонов, относящихся к 6 типам и 8 классам беспозвоночных. Основу численности и биомассы на всем протяжении р. Северная Двина формировали

Oligochaeta и личинки Chironomidae. Согласно исследованию [Novoselov et al., 2022], на момент 2019 г. зообентос р. Северная Двина был представлен 75 таксонами беспозвоночных, 54 из которых характерны для пресноводных и 21 – для морских экосистем. По численности доминировали Oligochaeta и в меньшей степени – личинки Chironomidae, однако основу биомассы составили двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* и *Unio pictorum* [Novoselov et al., 2022; Студенова и др., 2023].

Собранные ранее данные являются фрагментарными, неполными и получены разово в результате оценочных работ по ОВОС. Наши работы выполняются в рамках недавно начатого комплексного мониторинга нижнего течения р. Северная Двина, который планируется проводить ежегодно. Цель исследования состоит в оценке современного состояния зообентосных сообществ (их качественных и количественных параметров) в низовье р. Северная Двина как в пространственном, так и в сезонном аспектах.

Материалы и методы

Отбор материала осуществлялся на протяжении 2023 года (зима, лето, осень) на шести участках нижнего течения р. Северная Двина (табл. 1):

1) В черте г. Новодвинска, три станции: ст. 1 – глубина 14 м, грунт: илистый песок; ст. 2 – глубина 7,5 м, грунт: песок; ст. 3 – глубина 5,5 м, грунт: песок.

2) В черте г. Архангельска у железнодорожного моста (левый берег), одна станция – глубина 12 м, грунт: илистый песок.

3) В черте г. Архангельска у железнодорожного моста (правый берег), одна станция – глубина 18 м, грунт: каменистое дно.

4) Район дельты (д. Гневашево) р. Северная Двина, три станции: ст. 1 – глубина 5,8 м, грунт: илистый песок; ст. 2 – глубина 2,3 м, грунт: илистый песок; ст. 3 – глубина 1,3 м, грунт: песок.

5) Проток р. Кузнечиха, одна станция – глубина 4,3 м, грунт: крупнозернистый песок.

6) Район предустьевого взморья, две станции: ст. 1 – глубина 7,2 м, грунт: крупнозернистый песок; ст. 2 – глубина 1,6 м, грунт: ил.

С каждой точки брали по одной пробе, за период исследований всего отобрано и проанализировано 37 проб. Станции отбора проб распределены на основании общей схемы проведения комплексного мониторинга низовья р. Северная Двина, на которых также отбираются пробы для оценки условий среды (гидрохимия) и биоты (фито-, зоопланктон, зообентос, ихтиофауна) (рис. 1).

Пробы зообентоса отбирались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0,025 м². Их промывка проводилась через мельничный газ № 23 с длиной стороны ячейки 0,333 мм. Отобранные организмы зообентоса фиксировались 4%-м раствором формалина, нейтрализованным тетраборатом натрия (для большей сохранности донных организмов, имеющих кальциевые скелетные элементы). Камеральная обработка собранного материала осуществлялась в соответствии со стандартными методами [Руководство..., 1992]. Для таксономического определения организмов использован стереоскопический микроскоп МБС-12, взвешивание каждой группы организмов проводилось на электронных весах

Таблица 1. Отбор проб в нижнем течении р. Северная Двина в 2023 г.

Table 1. Sampling in the lower reaches of the Northern Dvina River in 2023

Участок Location	Дата Date	Количество проб Number of samples	Дата Date	Количество проб Number of samples	Дата Date	Количество проб Number of samples
Д. Гневашево The village of Gnevashevo	09.02.23	3	31.05.23	3	13.10.23	1
	09.03.23	1	04.09.23	3		
Г. Новодвинск The city of Novodvinsk	05.04.23	3	01.06.23	2	25.10.23	1
			31.08.23	3		
Район предустьевого взморья The area of the pre-estuary coast	12.02.23	1	31.05.23	2	11.10.23	2
			02.09.23	2		
Железнодорожный мост (левый берег) Railway bridge (left bank)	16.02.23	1	01.06.23	1	25.10.23	1
Железнодорожный мост (правый берег) Railway bridge (right bank)	-	-	31.08.23	2	-	-
Проток р. Кузнечиха The channel of the Kuznechikha River	-	-	31.08.23	1	-	-



Рис. 1. Схема участков отбора проб (нижнее течение р. Северная Двина, Архангельская область):

- 1 – у железнодорожного моста (левый и правый берег);
- 2 – район дельты (д. Гневашево) р. Северная Двина;
- 3 – проток р. Кузнечиха; 4 – район предустьевого взморья

Fig. 1. Scheme of the sampling sites (lower reaches of the Severnaya Dvina River, Arkhangelsk Region):

- 1 – railway bridge (left and right banks);
- 2 – the delta area (the village of Gnevashovo) of the Severnaya Dvina River;
- 3 – the channel of the Kuznechikha River; 4 – the area of the pre-estuary coast

KERN EW с точностью до 0,001 г. В работе по идентификации донных животных использовались общепринятые определители [Чертопруд, Чертопруд, 2011; Определитель..., 2016]. При выделении доминирующих видов мы опирались на такие показатели, как численность и биомасса. Виды, у которых количественные показатели были меньше, чем у доминирующих, являлись субдоминантами [Баканов, 2005].

Минерализацию измеряли с помощью кондуктометра MAPK-603. В г. Новодвинске минерализация уменьшалась от 258 мг/л в зимний период до 106,9 мг/л в осенний. На всех остальных участках также прослеживалась тенденция к уменьшению минерализации (у железнодорожного моста: 238,3 → 120,7 мг/л; в районе дельты (д. Гневашево): 228,2 → 147,6 мг/л; в протоке р. Кузнечиха: 251,5 → 198,3 мг/л). Данные по минерализации воды предустьевого взморья (8366,0 → 435,3 мг/л) сильно отличаются от показателей на остальных участках (что может быть обусловлено смешением речных и морских вод) и соответствуют повышенной и высокой группе, на остальных участках – средней и малой группе по классификации О. А. Алекина [1953].

Результаты и обсуждение

Качественный состав

В 2023 г. в составе зообентоса нижнего течения р. Северная Двина обнаружено 22 видовых и надвидовых таксона донных организмов (табл. 2). Исходя из полученных данных по отобранным станциям, в р. Северная Двина в период исследований преобладали характерные для этих районов виды донных организмов [Руководство..., 1992; Артемьев и др., 2021; Novoselov et al., 2022].

В составе зообентоса обнаружены представители типа Annelida, среди которых идентифицированы три класса донных беспозвоночных (что составило 42,9 % от всего таксономического состава зообентоса): **Oligochaeta** (виды из рода: *Tubifex* sp., *Tubificidaegen* sp., *Limnodrilus* sp., *Oligochaeta* sp., и один вид *Tubifex newaensis* (Michaelson, 1903)), **Clitellata** (вид из рода *Hirudinea* sp.), **Polychaeta** (вид из рода *Nereis* sp.).

Тип Arthropoda (28,6 %) включал в себя два класса: **Malacostraca** (вид из рода *Gammaurus* sp.) и **Insecta** (виды из рода: *Chironomidae* sp. lv. и *Ceratopogonidae* sp. lv. и вид *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence, 1826)).

Тип Mollusca (28,6 %), как и Arthropoda, включал в себя два класса, однако в нем было идентифицировано наибольшее из всех типов количество видов. Класс **Gastropoda** (виды из рода: *Lymnaea* sp., *Valvata* sp., *Viviparus* sp. и два вида: *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758)) и класс **Bivalvia** (виды из рода *Sphaeriidae* sp. и пять видов: *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758), *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Pisidium amnicum* (O. F. Muller, 1774), *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818), *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758)) (рис. 2).

Из распределения в пробах таксонов зообентоса следует, что в низовье р. Северная Двина тип Annelida более разнообразен в отношении классов (главным из которых является Oligochaeta), чем типы Arthropoda и Mollusca, у которых одинаковое количество классов, однако у Mollusca было идентифицировано большее число видов.

Количественный состав

В целом на исследуемой акватории реки в 2023 г. по численности доминировали малощетинковые черви, составлявшие 48,8 % от общей численности. Сравнительно весомый вклад внесли личинки хирономид (15,1 %), двустворчатые (28,9 %) и брюхоногие моллюски (4,3 %).

Таблица 2. Таксономический состав зообентоса в нижнем течении р. Северная Двина в 2023 г.
Table 2. Taxonomic composition of zoobenthos in the lower reaches of the Severnaya Dvina River in 2023

№ п/п No.	Таксономические группы Taxonomic groups	№ п/п No.	Таксономические группы Taxonomic groups
	Annelida		Сем. / Family Ceratopogonidae
	Кл. / Class Oligochaeta	10	<i>Ceratopogonidae</i> sp. lv.
1	<i>Tubifex</i> sp.		Отр. / Order Trichoptera
2	Tubificidae sp.	11	<i>Sericostoma personatum</i> (Kirby & Spence, 1826)
3	<i>Limnodrilus</i> sp.		Mollusca
4	Oligochaeta sp.		Кл. / Class Gastropoda
5	<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1903)	12	<i>Lymnaea</i> sp.
	Кл. / Class Clitellata	13	<i>Valvata</i> sp.
6	<i>Hirudinea</i> sp.	14	<i>Viviparus</i> sp.
	Кл. / Class Polychaeta	15	<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)
7	<i>Nereis</i> sp.	16	<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)
	Arthropoda		Кл. / Class Bivalvia
	Кл. / Class Malacostraca	17	<i>Sphaeriidae</i> sp.
	Amphipoda	18	<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)
8	<i>Gammarus</i> sp.	19	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)
	Кл. / Class Insecta	20	<i>Pisidium amnicum</i> (O. F. Muller, 1774)
	Отр. / Order Diptera	21	<i>Sphaerium rivicola</i> (Lamarck, 1818)
	Сем. / Family Chironomidae	22	<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)
9	<i>Chironomidae</i> sp. lv.		

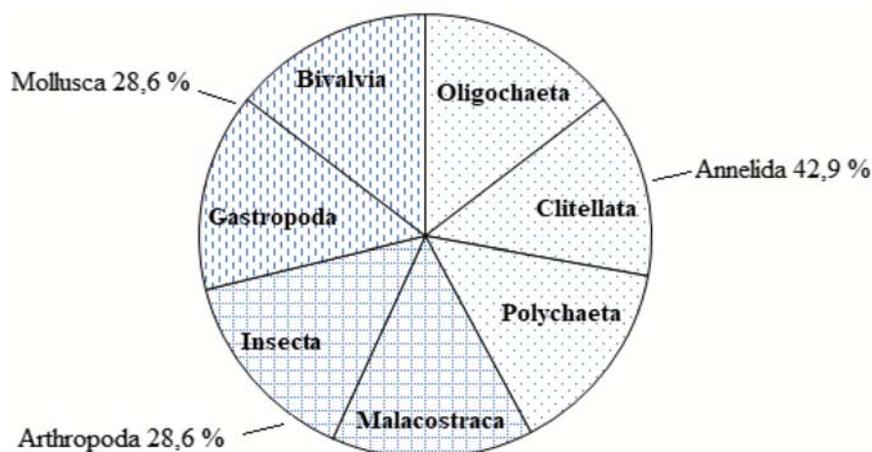


Рис. 2. Доли типов донных организмов в общем качественном составе зообентоса (по количеству входящих в них классов) в нижнем течении реки Северная Двина

Fig. 2. The proportion of types of benthic organisms in the total qualitative composition of zoobenthos (by the number of classes included in them) in the lower reaches of the Severnaya Dvina River

Доля остального зообентоса была невелика, составляя в сумме лишь 2,85 %. По значениям биомассы 90,5 % приходилось на двустворчатых моллюсков (главную роль сыграли *Dreissena polymorpha*), вклад брюхоногих моллюсков был невелик и составил 8,0 %. Доля остальных представителей зообентоса была незначительной и в сумме составила 1,5 % (табл. 3).

При анализе количественных показателей отобранные пробы зообентоса исследовались отдельно для каждого из шести районов. По численности на всех проанализированных участках преобладали представители малощетинковых червей, хирономид и двустворчатых моллюсков, однако по биомассе на них доминировали двустворчатые моллюски (табл. 4).

Таблица 3. Соотношение численности и биомассы донных беспозвоночных в р. Северная Двина в 2023 г.

Table 3. The ratio of the abundance and biomass of benthic invertebrates in the Severnaya Dvina River in 2023

Таксономические группы Taxonomic groups	Доля от общей численности, % Share of the total abundance, %	Доля от общей биомассы, % Share of total biomass, %
Polychaeta	0,5	≤ 0,1
Oligochaeta	48,8	0,9
Chironomidae	15,1	0,2
Ceratopogonidae	0,4	≤ 0,1
Clitellata	0,5	0,1
Amphipoda	0,5	≤ 0,1
Malacostraca	0,1	0,1
Bivalvia	28,9	90,5
Gastropoda	4,3	8,0
Trichoptera	0,9	0,1
Всего / Total:	100,0	100,0

Таблица 4. Значения численности и биомассы донных беспозвоночных в нижнем течении р. Северная Двина в 2023 г. (N, экз./м²; B, г/м²)

Table 4. Abundance and biomass values of benthic invertebrates in the lower reaches of the Severnaya Dvina River in 2023 (N, units/m²; B, g/m²)

Таксономические группы Taxonomic groups	В черте г. Новодвинска The city of Novodvinsk							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	313	1,5	176	0,8	76	0,3	188	0,8
Chironomidae lv.	276	0,6	114	0,2	104	0,1	165	1,0
Ceratopogonidae lv.	-	-	57	0,1	-	-	19	0,1
Clitellata	-	-	227	7,0	57	0,9	95	2,6
Amphipoda	-	-	28	0,2	-	-	9	0,1
Gastropoda	-	-	298	148,7	99	60,1	132	69,6
Bivalvia	-	-	1030	1004,1	1420	1640,4	817	881,5
Всего / Total:	589	2,1	1930	1160,9	1756	1701,8	1425	955,5
Таксономические группы Taxonomic groups	В черте г. Архангельска у ж/д моста (левый берег) Arkhangelsk city, railway bridge (left bank)							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	1136	5,5	270	2,2	1023	2,3	809	3,3
Chironomidae lv.	1108	2,5	71	0,2	256	1,2	478	1,3
Gastropoda	114	3,5	99	177,5	0	0	71	60,3
Bivalvia	483	57,9	57	99,1	540	689,7	360	282,3
Всего / Total:	2841	69,4	497	279,1	1819	693,2	1718	347,2
Таксономические группы Taxonomic groups	В черте г. Архангельска у ж/д моста (правый берег) Arkhangelsk city, railway bridge (right bank)							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	-	-	114	0,1	-	-	-	-
Trichoptera	-	-	85	0,4	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	199	127,1	-	-	-	-
Всего / Total:	-	-	398	127,5	-	-	-	-

Окончание табл. 4
Table 4 (continued)

Таксономические группы Taxonomic groups	Район дельты (д. Гневашево) р. Северная Двина в черте г. Архангельска The area of the delta (the village of Gnevashevo) of the Northern Dvina River within the city of Arkhangelsk							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	1335	1,8	672	2,2	1184	3,9	1064	2,6
Chironomidae lv.	334	0,7	415	1,6	350	0,9	366	1,1
Ceratopogonidae lv.	-	-	28	0,1	28	0,1	19	0,1
Bivalvia	131	4,8	165	7,5	227	17,0	174	9,8
Всего / Total:	1800	7,3	1280	11,4	1789	22,0	1623	13,6
Таксономические группы Taxonomic groups	Проток р. Кузнечиха The channel of the Kuznechikha River							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	-	-	28	0,1	-	-	-	-
Chironomidae lv.	-	-	57	0,1	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	256	134,2	-	-	-	-
Всего / Total:	-	-	341	134,4	-	-	-	-
Таксономические группы Taxonomic groups	Район предустьевоего взморья р. Северная Двина The area of the pre-estuary coast of the Severnaya Dvina River							
	Зима Winter		Лето Summer		Осень Autumn		Среднее Average	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Polychaeta	57	0,2	199	0,4	0	0	85	0,2
Oligochaeta	28	0,9	947	11,6	1222	3,3	732	5,0
Chironomidae lv.	-	-	57	2,1	170	0,1	76	0,7
Ceratopogonidae	-	-	-	-	114	0,3	38	0,1
Amphipoda	85	0,1	85	1,2	-	-	57	0,4
Malacostraca	28	15,6	28	0,1	-	-	19	5,2
Bivalvia	-	-	256	26,7	256	12,5	171	13,1
Trichoptera	-	-	170	2,9	-	-	57	0,1
Всего / Total:	198	15,9	1742	44,9	1762	15,9	1234	25,6

Примечание. Здесь и в табл. 5: «-» – нет или недостаточно данных.

Note. Here and in Table 5: «-» – no data or insufficient data.

Анализ полученных материалов выявил пространственную динамику количественных показателей зообентоса на разных участках дельтовой части р. Северная Двина. Так, в черте г. Новодвинска как по численности (57,3 %), так и по биомассе (92,3 %) преобладали двустворчатые моллюски. В роли субдоминантной группы по численности выступали олигохеты (13,2 %) и личинки хирономид (11,6 %), также был отмечен вклад в биомассу представителей брюхоногих моллюсков (7,3 %) (рис. 3).

В районе железнодорожного моста (левый берег) по численности преобладали представители класса олигохет (47,1 %), близкие значения имели личинки хирономид (27,8 %) и двустворчатые моллюски (21,0 %), численность

брюхоногих моллюсков составляла только 4,1 %. По биомассе доминировали двустворчатые моллюски (81,3 %), доля брюхоногих моллюсков составляла 17,4 %, доля остальных гидробионтов – 1,3 %. У правого берега в районе железнодорожного моста в летний период доминировали двустворчатые моллюски (как по численности – 50,0 %, так и по биомассе – 99,6 %). Остальную часть выборки составляли олигохеты (численность – 28,6 % и биомасса – 0,1 %) и представители Trichoptera (численность – 21,4 % и биомасса – 0,3 %).

В районе начала дельты (д. Гневашево) р. Северная Двина в черте г. Архангельска по численности доминировали представители Oligochaeta (65,6 %). Значительная доля

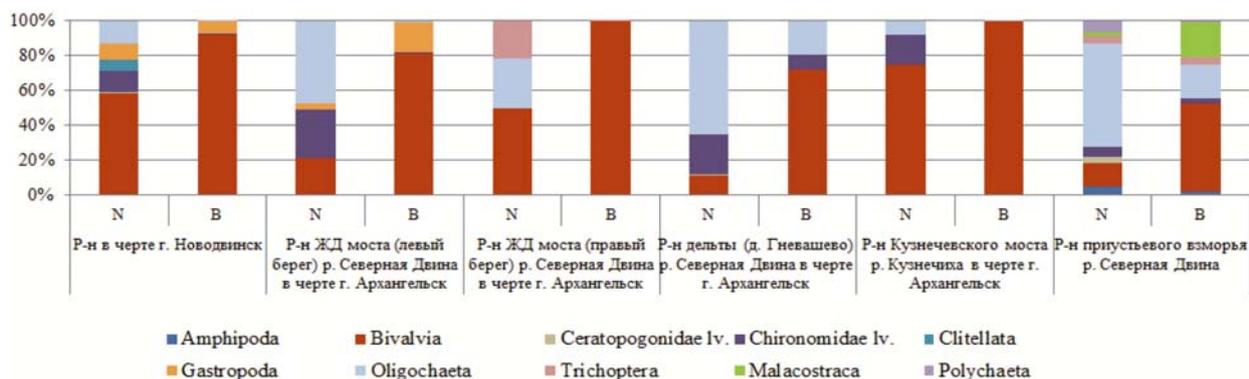


Рис. 3. Вклад основных групп макрозообентоса в формирование общей численности (N) и биомассы (B) по станциям в исследуемой части р. Северная Двина

Fig. 3. Contribution of the main macrozoobenthos groups to the formation of the total abundance (N) and biomass (B) at the stations in the studied part of the Severnaya Dvina River

в общей численности принадлежала личинкам хирономид (22,6 %) и двустворчатым моллюскам (10,7 %). Максимальный вклад (72,1 %) в создание общей биомассы внесли двустворчатые моллюски. Субдоминантами являлись олигохеты (19,6 %), личинки хирономид (8,2 %) и представители Ceratopogonidae lv. (0,2 %).

В составе донных биоценозов в протоке реки Кузнечиха (в летний период) по численности доминировали двустворчатые моллюски (их численность доходила до 75,1 %). В роли субдоминантов выступали личинки хирономид (16,7 %) и олигохеты (8,2 %). Основу биомассы составили двустворчатые моллюски (99,9 %).

В районе предустьевого взморья по численности доминировали олигохеты (59,3 %), по биомассе – двустворчатые моллюски (51,1 %). В роли субдоминантов по численности выступали двустворчатые моллюски (13,9 %), представители класса Polychaeta (6,9 %), хирономиды (6,2 %), по биомассе – класс Malacostraca (20,4 %) и олигохеты (19,5 %). Остальные группы гидробионтов имели слишком малые значения по обоим показателям.

Также было установлено изменение численности и биомассы зообентоса в разные сезоны 2023 г. В зимний период численность зообентоса имела тенденцию к снижению от русловой части реки (г. Новодвинск – 589 экз./м², район железнодорожного моста (левый берег) – 2841 экз./м², д. Гневашево – 1800 экз./м²) к предустьевому взморью (198 экз./м²). Биомасса имела в основном ту же тенденцию (соответственно 2,1, 69,4 и 7,3 г/м²), но с увеличением значений на участке предустьевого взморья (15,9 г/м²). В летний период как численность (1930, 497, 398 и 1280 экз./м² (русловая часть реки) → 341 экз./м² (начало дельты –

р. Кузнечиха) → 1742 экз./м² (предустьевое взморье)), так и биомасса (1160,9, 279,1, 127,5, 11,4 → 134,4 → 44,9 г/м²) зообентоса показывали значительные колебания на всех обследованных участках. В осенний период численность на всех участках претерпевала очень незначительные колебания (1756, 1819, 1789 → 1762 экз./м²), а биомасса имела устойчивую тенденцию к снижению от русловой части реки к предустьевому взморью (1701,8, 693,2, 22,0 → 15,9 г/м²).

Наименьшая численность зообентоса отмечена зимой у предустьевого взморья (198 экз./м²), а биомасса – в тот же период в черте г. Новодвинска (2,1 г/м²). Наибольшие численность и биомасса зообентоса зарегистрированы также в черте г. Новодвинска: лето – 1930 экз./м² и осень – 1701,8 г/м².

Значения численности в целом по станциям также изменялись в широком диапазоне от 341 экз./м² в протоке р. Кузнечиха до 1718 экз./м² в районе железнодорожного моста (левый берег). Среднее значение численности за исследуемый период составило 1123 экз./м², главным образом за счет большого количества олигохет и личинок хирономид. По значениям биомассы показатели варьировали от 13,6 г/м² в районе дельты (д. Гневашево) Северной Двины до 955,5 г/м² в черте г. Новодвинска за счет скопления моллюсков *Dreissena polymorpha*, *Pisidium amnicum* и *Viviparus viviparus*. Среднее значение биомассы за 2023 г. составило 267,3 г/м².

Согласно анализу распределения по грунтам доминирующее положение занимали олигохеты. Главным образом они преобладали на илистом песке (11 185 экз./м²), на котором в больших количествах находились и другие гидробионты, на песке (4148 экз./м²) и на иле

Таблица 5. Распределение организмов зообентоса по грунтам в нижнем течении р. Северная Двина в 2023 г. (количество, экз./м²)

Table 5. Distribution of zoobenthos organisms by type of bottom in the lower reaches of the Severnaya Dvina River in 2023 (number of organisms, units/m²)

Таксономические группы Taxonomic groups	Тип грунта / Type of bottom				
	Ил Silt	Илистый песок Silty sand	Крупнозернистый песок Coarse-grained sand	Песок Sand	Каменистое дно Rocky bottom
Polychaeta	-	-	256	-	-
Oligochaeta	4006	11185	114	4148	114
Chironomidae	341	4659	114	2358	-
Ceratopogonidae	114	28	-	85	-
Clitellata	-	284	-	-	-
Amphipoda	114	28	142	-	-
Malacostraca	-	-	57	-	-
Bivalvia	1705	8551	341	398	199
Gastropoda	1222	1108	-	-	-
Trichoptera	284	-	57	-	85
Всего / Total:	7786	25843	1081	6989	398

(4006 экз./м²). На крупнозернистом песке (341 экз./м²) и на каменистом дне (199 экз./м²) преобладали двустворчатые моллюски. Представителей Ceratopogonidae и Amphipoda было меньше всего на иле (114 экз./м²) и илистом песке (28 экз./м²), а на песке Ceratopogonidae занимали последнее место по численности (85 экз./м²). На каменистом дне (85 экз./м²) и крупнозернистом песке (57 экз./м²) самые минимальные значения по численности показали отряд Trichoptera и класс Malacostraca (табл. 5).

Таким образом, илистое дно является наиболее благоприятным типом грунта как для олигохет, так и для большинства прочих беспозвоночных (61,4 % от всех организмов).

В работе М. А. Студеновой с соавторами [2023] по исследованиям, проводившимся с 1995 по 2019 г., основу численности и биомассы на всех участках русла р. Северная Двина формировали малощетинковые черви и хирономиды. Конкретно в нижнем течении Северной Двины средняя численность организмов зообентоса составила 3053 экз./м², а биомасса – 1,58 г/м². В нашем исследовании в зообентосе низовья р. Северная Двина по численности также преобладали олигохеты, однако по биомассе основную часть выборки составляли моллюски, средняя численность зообентоса за 2023 г. насчитывала 1123 экз./м², а биомасса – 267,3 г/м². Различия в преобладающих организмах, а также в показателях численности и биомассы можно объяснить тем, что в работе [Студенова и др., 2023] обобщены данные, собранные в течение 24 лет, в то время как в нашем исследовании мониторинг зообентоса р. Северной Двины длился один год.

При сравнении наших результатов с данными А. П. Новоселова и соавторов [2022], исследовавших в 2019 году устьевую область р. Северная Двина, выявлены различия в средних показателях численности (460 экз./м²) и биомассы (50488 мг/м²), но есть совпадение в отношении выделения доминанты: по численности – олигохеты, по биомассе – двустворчатые моллюски. В указанной работе [Новоселов и др., 2022] максимальные значения по численности зафиксированы в дельте Северной Двины в черте г. Архангельска (за счет большого количества олигохет и личинок хирономид), а биомассы – в районе г. Новодвинска и дельте Северной Двины в черте г. Архангельска (за счет скоплений двустворчатых моллюсков). В нашем исследовании в течение 2023 г. наибольшие численность (лето, 1930 экз./м²) и биомасса (осень, 1701,8 г/м²) зообентоса зарегистрированы в черте г. Новодвинска.

Заключение

В нижнем течении р. Северная Двина в 2023 г. зообентос представлен 22 видовыми и надвидовыми таксонами донных беспозвоночных. Они входят в три класса (Oligochaeta, Clitellata, Polychaeta) типа Annelida и в два класса типов Arthropoda (Malacostraca и Insecta) и Mollusca (Gastropoda и Bivalvia). Отметим, что у Mollusca идентифицировано наибольшее число видов. По численности на исследованных участках доминировали олигохеты, хирономиды и двустворчатые моллюски, но по биомассе преобладали исключительно двустворчатые моллюски.

Основная численность и биомасса гидробионтов выявлена на илистом песке.

Наименьшая численность зообентоса установлена в зимний период в районе предустьевого взморья (198 экз./м²), а биомасса – в тот же период в черте г. Новодвинска (2,1 г/м²). В г. Новодвинске также зарегистрирована наибольшая численность (лето, 1930 экз./м²) и биомасса (осень, 1701,8 г/м²) зообентоса.

Численность зообентоса в зимний период снижалась от русловой части реки к предустьевому взморью. Биомасса имела в основном ту же тенденцию, но с увеличением значений на участке предустьевого взморья. В летний период численность и биомасса зообентоса испытывали существенные колебания на всех обследованных участках. В осенний период численность на всех участках колебалась очень незначительно, а биомасса имела устойчивую тенденцию к снижению от русловой части реки к предустьевому взморью.

Литература

Алекин О. А. Основы гидрохимии. Учебное пособие для вузов. Л.: Гидрометеиздат, 1953. 296 с.

Артемов С. Н., Новоселов А. П., Климовский Н. В., Дворянкин Г. А., Дурныкин О. С. Результаты исследования зообентоса реки Сотки Пинежского заповедника (Архангельская область, Россия) // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 1. С. 16–30. doi: 10.26456/vtbio183

Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (Обзор) // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–82.

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии: Сб. науч. трудов / Ред. Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 37–68.

Барышев И. А. Зообентос реки Кемь, бассейн Белого моря (состав, обилие и трофическая структура) // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 10. С. 70–83. doi: 10.17076/eco908

Беляков В. П., Бажора А. И. Зообентос озер Ленинградской области и Санкт-Петербурга: влияние природных и антропогенных факторов // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18, № 2(2). С. 297–302.

Величковский В. А. Моллюски окрестностей Архангельска // Труды Государственного полярного химико-бактериологического института им. Тимирязева. Т. I. Архангельск: Хим.-бактериологич. ин-т, 1927. С. 147–151.

Евсеева А. А. Зообентос водотоков Катон-Карагайского государственного национального природного парка (бассейн реки Бухтарма, Казахстан) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016. Т. 1(2). С. 19–29. doi: 10.24189/ncr.2016.014

Новоселов А. П. Видовое и экологическое разнообразие рыб бассейна реки Северная Двина

// Экология. 2018. № 2. С. 127–136. doi: 10.7868/S0367059718020063

Новоселов А. П., Студенов И. И. Факторы техногенного воздействия на бассейн реки Северной Двины // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Сер. Естественные науки. 2014. № 2. С. 32–40.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолыхина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / Ред. И. М. Жила, И. М. Алюшинская. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 612 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.

Семерной В. П. Бентос приустьевого загрязняемого участка Северной Двины // Современные проблемы биологии, экологии, химии и экологического образования: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию фак. биологии и экологии Ярославск. гос. ун-та им. П. Г. Демидова. Ярославль, 2011. С. 137–142.

Семерной В. П., Воропаева О. Г., Верховцева Н. В., Верина О. В., Еремейшвили А. В. Организация и результаты гидробиологического мониторинга в устье Северной Двины // Проблемы охраны природы: Тез. докл. всерос. конф. Байкальск, 1984. С. 29–30.

Соколова В. А. Биоценозы бентоса устьевого участка реки Северной Двины // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 136–146.

Студенова М. А., Студенов И. И., Чупов Д. В. Зообентос русла реки Северная Двина // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 2. С. 147–154. doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-147-154

Студенова М. А., Студенов И. И., Чупов Д. В., Самодов А. С. Зообентос дельты реки Северная Двина // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 2. С. 60–65. doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065

Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. 4-е изд., испр. и доп. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 185 с.

Novoselov A. P., Imant E. N., Artem'ev S. N., Matveev N. Yu., Matveeva A. D. Current state of planktonic and benthic communities in the mouth part of the Northern Dvina River // Russian Journal of Ecology. 2022. Vol. 53, no. 3. P. 212–220. doi: 10.1134/S1067413622030080

References

Abakumov V. A. (ed.). Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems. St. Petersburg: Gidrometeoizdat; 1992. 319 p. (In Russ.)

Alekin O. A. Fundamentals of hydrochemistry: a textbook. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1953. 296 p. (In Russ.)

Alekseev V. R., Tsalolikhin S. Ya. (eds.). A key to zooplankton and zoobenthos of freshwaters of European Russia. Vol. 2. The zoobenthos. Moscow: KMK; 2016. 457 p. (In Russ.)

Artem'ev S. N., Novoselov A. P., Klimovskii N. V., Dvoryankin G. A., Durnykin O. S. Results of the zoobenthos research in the Sotka River, Pinezhsky State Reserve (Arkhangelsk Region, Russia). *Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya = Bulletin of TvSU. Series: Biology and Ecology*. 2021;1:16–30. doi: 10.26456/vtbio183 (In Russ.)

Bakanov A. I. Use of zoobenthos for monitoring freshwater waterbodies (Review). *Biologiya vnutrennikh vod = Inland Water Biology*. 2000;1:68–82. (In Russ.)

Bakanov A. I. Quantitative assessment of dominance in ecological communities. *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii: Sb. nauch. trudov = Quantitative methods in ecology and hydrobiology: Proceed. Tol'yatti: SamNTs RAN*; 2005. P. 37–68. (In Russ.)

Baryshev I. A. Zoobenthos of the Kem'River, White Sea drainage basin (composition, abundance and trophic structure). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2018;10:70–83. doi: 10.17076/eco908 (In Russ.)

Belyakov V. P., Bazhora A. I. Zoobenthos in the Leningrad Oblast and St. Petersburg lakes: the impact of natural and anthropogenic factors. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestiya of the Samara Scientific Center of the RAS*. 2016;18(2):297–302. (In Russ.)

Chertoprud M. V., Chertoprud E. S. A short key to invertebrates in freshwater reservoirs in the centre of European Russia. 4th ed., rev. and enl. Moscow: KMK; 2011. 185 p. (In Russ.)

Evseeva A. A. The zoobenthos communities of streams in the Katon-Karagai State National Natural Park (The Bukhtarma River basin, Kazakhstan). *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*. 2016;1(2):19–29. doi: 10.24189/ncr.2016.014 (In Russ.)

Novoselov A. P. Species and environmental diversity of fish of the Northern Dvina River Basin. *Russian Journal of Ecology*. 2018;49(2):143–151. doi: 10.1134/S1067413618010113 (In Russ.)

Novoselov A. P., Imant E. N., Artem'ev S. N., Matveev N. Yu., Matveeva A. D. Current state of planktonic and benthic communities in the mouth part of the Northern Dvina River. *Russian Journal of Ecology*. 2022;53(3):212–220. doi: 10.1134/S1067413622030080

Novoselov A. P., Studenov I. I. Factors of anthropogenic impact on the Northern Dvina River Basin. *Vest-*

nik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki = Arct. Environ. Res. 2014;2:32–40. (In Russ.)

Semernoi V. P. Benthos of the estuary polluted area of the Northern Dvina. *Sovremennye problemy biologii, ekologii, khimii i ekologicheskogo obrazovaniya: Mat-ly Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 40-letiyu fak. biologii i ekologii Yaroslavsk. gos. un-ta im. P. G. Demidova = Current problems of biology, ecology, chemistry and environmental education: Proceed. of the Int. scientific and practical conference, dedicated to the 40th anniversary of the Faculty of Biology and Ecology, P. G. Demidov Yaroslavl State University. Yaroslavl*; 2011. P. 137–142. (In Russ.)

Semernoi V. P., Voropaeva O. G., Verkhovtseva N. V., Verina O. V., Ereimeishvili A. V. Organization and results of the hydrobiological monitoring at the mouth of the Northern Dvina. *Problemy okhrany prirody: Tez. dokl. vseros. konf. = Issues of nature protection: Proceed. of the All-Russian conference. Baikal'sk*; 1984. P. 29–30. (In Russ.)

Sokolova V. A. Biocenoses of benthos of the estuary section of the Severnaya Dvina River. *Vodnye resursy Karelii i puti ikh ispol'zovaniya = Water resources of Karelia and ways of their use. Petrozavodsk: Kareliya*; 1970. P. 136–146. (In Russ.)

Studenova M. A., Studenov I. I., Chupov D. V., Samodov A. S. Zoobenthos of the Severnaya Dvina River delta. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2021;2:60–65. doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-060-065 (In Russ.)

Studenova M. A., Studenov I. I., Chupov D. V. Zoobenthos of the Severnaya Dvina River. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2023;2:147–154. doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-147-154 (In Russ.)

Velichkovskii V. A. Mollusks in the vicinity of Arkhangelsk. *Trudy Gosudarstvennogo polyarnogo khimiko-bakteriologicheskogo instituta im. Timiryazeva = Proceedings of the State Polar Chemical and Bacteriological Institute*. Vol. I. Arkhangel'sk: Khim.-bakteriologich. in-t; 1927. P. 147–151. (In Russ.)

Zhila I. M., Alyushinskaya I. M. (eds.). Surface water resources in the Soviet Union: Hydrological knowledge. Vol. 3: The Northern Region. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1972. 612 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 14.03.2024; принята к публикации / accepted: 02.05.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бурмагин Максим Валентинович

стажер-исследователь лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов

e-mail: 98maxbur12@gmail.com

Матвеев Николай Юрьевич

младший научный сотрудник лаборатории эволюционной экологии и геномики гидробионтов

e-mail: matnikkego@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Burmagin, Maksim

Trainee Researcher

Matveev, Nikolai

Junior Researcher

УДК 591.67

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ, ВЫРАЩИВАЕМОЙ В ДВУХ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

О. В. Мамонтова^{1*}, Я. А. Кучко², Е. Н. Распутина²

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

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

Представлен анализ абиотических факторов водной среды, оказывающих наибольшее влияние на рост радужной форели в первые два года выращивания в садковых условиях. Исследования проводились в двух рыбоводных хозяйствах, расположенных на водоемах Медвежьегорского района Республики Карелия – оз. Елмозеро и губа Святуха Онежского озера. Водоемы отличаются по трофическому статусу: оз. Елмозеро – водоем олиготрофного типа, губа Святуха – мезотрофного. Установлено, что при практически одинаковых основных гидрохимических показателях решающую роль для указанного производства играет температурный фактор, который напрямую зависит от гидрологических особенностей водоемов. В результате анализа полученных данных выявлено, что при соблюдении одинаковой технологии выращивания темп роста форели в губе Святуха более чем в 1,5 раза выше аналогичного показателя в оз. Елмозеро.

Ключевые слова: аквакультура; радужная форель; абиотические факторы; линейно-весовой рост; оз. Елмозеро; губа Святуха

Для цитирования: Мамонтова О. В., Кучко Я. А., Распутина Е. Н. Сравнительная характеристика радужной форели, выращиваемой в двух разнотипных водоемах Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 97–104. doi: 10.17076/eco1893

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN 2022-0007).

O. V. Mamontova^{1*}, Ya. A. Kuchko², E. N. Rasputina². COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF RAINBOW TROUT RAISED IN WATERBODIES OF TWO DIFFERENT TYPES IN THE REPUBLIC OF KARELIA

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

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

The paper provides an analysis of the abiotic aquatic environment factors that produce the greatest effect on the growth of rainbow trout in the first two years of cage breeding.

Studies were carried out at two fish farms based in waterbodies in the Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia – Lake Yelmozero and Svyatukha Bay of Lake Onego. The waterbodies differ in the nutrient status: Lake Yelmozero is oligotrophic and Svyatukha Bay is mesotrophic. We demonstrate that the hydrochemical parameters being nearly identical, the decisive factor for these facilities is the temperature, which is directly governed by the hydrological features of the waterbodies. Analysis of the data collected in this study showed that the rearing process being the same, the growth rates of trout in Svyatukha Bay were 1.5 higher than in Lake Yelmozero.

Keywords: aquaculture; rainbow trout; abiotic factors; length and weight growth; Lake Yelmozero; Svyatukha Bay

For citation: Mamontova O. V., Kuchko Ya. A., Rasputina E. N. Comparative characteristics of rainbow trout raised in waterbodies of two different types in the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 97–104. doi: 10.17076/eco1893

Funding. The research was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (FMEN 2022-0007).

Введение

Республика Карелия (РК) считается одним из самых благоприятных районов Российской Федерации для выращивания товарной радужной форели, отличаясь от остальных областей уникальными природными условиями, значительным количеством глубоководных озер с чистой водой и оптимальным температурным режимом. В пределах республики расположено около 50 % акватории Ладожского и 80 % – Онежского озера, которые являются крупнейшими пресными водоемами Европы. Гидрографическая сеть Карелии относится к бассейнам Белого и Балтийского морей. Специфику региона определяют особенности комплекса природных условий (геологического строения, рельефа, климата), а также его географическое расположение [Каталог..., 2001]. Низкая продуктивность северных озер (1,0–3,0 кг/га) и падение промышленного вылова ценных видов рыб привели к интенсивному развитию в РК аквакультуры – отрасли агропромышленного комплекса, специализирующейся на разработке биотехники культивирования различных водных организмов. Наилучшие экономические показатели были достигнуты при выращивании радужной форели различных пород (Камлоопс, Золотистая, Адлер и др.) в садках [Кучко, Кучко, 2011]. Благоприятные климатические условия региона (длительный световой период, температурный, газовый режим водоемов) способствуют успешному развитию этого направления товарного рыбоводства в республике.

На основании опытных работ, начатых в 1960-х годах, установлено, что Карелия является северной границей территории для успешного

выращивания радужной форели в естественных озерах [Горбунова, Дмитриенко, 1964]. В соседних областях – Мурманской и Архангельской – температура воды летом не достигает оптимальных величин для быстрого роста форели, в то время как в более южных от Республики Карелия областях, например Ленинградской, температура поднимается до 25 °С, что является предельным уровнем, т. к. уже при 26 °С отмечается резкий спад роста. В связи с этим на водоемах РК форелеводство является одним из приоритетных направлений – до 70 % российской радужной форели выращивается в Карелии.

Целью настоящей работы было выявление абиотических факторов водной среды, оказывающих наибольшее влияние на рост рыбы в первые два года выращивания в садках.

Материалы и методы

Объектом исследования является *Parasalmo mykiss* Walbaum (форель радужная). Относится к семейству лососевых (*Salmonidae*), к роду тихоокеанских форелей (*Parasalmo*).

Материалом для исследования послужили пробы радужной форели из двух рыбоводных хозяйств Республики Карелия, расположенных в губе Святуха Онежского озера и на оз. Елмозеро (Медвежьегорский р-н). Отбор проб производился после размещения посадочного материала в садках каждые полгода в течение полутора лет: в сентябре 2020 г. (посадочный материал, возраст 0), в мае 2021 г. (возраст 0+), в сентябре 2021 г. (возраст 1) и в мае 2022 г. (возраст 1+ (только в губе Святуха)).

Всего проанализировано 100 особей, по 50 из каждого хозяйства. Анализ пластических

признаков проводился по методике И. Ф. Правдина [1966], коэффициент упитанности определялся по Фультону.

Основные гидрохимические показатели водоемов приводятся в табл. 1. Химический анализ воды выполнялся по стандартным методикам в ООО «Северная аналитическая лаборатория» (ООО «СевАЛ»).

Таблица 1. Результаты химического анализа исследуемых водоемов в летний период (июнь 2021 г.)

Table 1. Results of chemical analysis of the studied water bodies in the summer (June 2021)

Показатели Indices	оз. Елмозеро Lake Elmozero	губа Святуха Svyatukha Bay
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /л Permanganate oxidation, mgO ₂ /l	5,56	6,85
Цветность, градус Colour, degree	26	24
рН	7,52	6,95
Фосфор Р _{общ} , мг/л Phosphorus Р _{tot} , mg/l	0,021	0,025
Фосфор минеральный, Р _{мин} , мг/л Mineral phosphorus, Р _{min} , mg/l	0,005	0,006
Аммонийный азот NH ₄ , мг/л Ammonium nitrogen NH ₄ , mg/l	0,065	0,056
Нитритный азот NO ₂ , мг/л Nitrite nitrogen NO ₂ , mg/l	0,005	0,001
Нитратный азот NO ₃ , мг/л Nitrate nitrogen NO ₃ , mg/l	0,04	0,01
Азот N _{общ} , мг/л Nitrogen N _{tot} , mg/l	0,72	0,76
Азот N _{орг} , мг/л Nitrogen N _{org} , mg/l	0,70	0,73
Железо Fe, мг/л Iron Fe, mg/l	0,03	0,07
Натрий Na, мг/л Sodium Na, mg/l	1,50	2,0
Калий K, мг/л Potassium K, mg/l	0,41	0,72
Гидрокарбонаты Hydrocarbonates	15,8	21,3
Магний Mg, мг/л Magnesium Mg, mg/l	1,86	2,20
Кальций Ca, мг/л Calcium Ca, mg/l	4,72	5,65
Сумма ионов, мг/л Total ions, mg/l	29,0	38,8
БПК ₅ , мгО ₂ /л BOD ₅ , mgO ₂ /l	1,51	1,12
Взвешенные вещества, мг/л Suspended substances, mg/l	3,00	3,30

Озеро Елмозеро расположено в Медвежьегорском районе РК. Географические координаты центра 63°38' с. ш. 33°10' в. д. Относится к бассейну Белого моря. Котловина озера – тектонического происхождения, суженная, вытянутая с северо-северо-запада на юго-юго-восток, в южной части – с северо-запада на юго-восток. Длина озера 36 км, максимальная ширина 3 км. Площадь водной поверхности 54,8 км². Максимальная глубина 51 м, средняя – 12 м. Концентрация кислорода колеблется в пределах 10,3–12,3 мг/л в поверхностном слое и от 8,8 до 11,2 мг/л в придонном. По термическому режиму относится к холодноводным водоемам, максимальная температура воды на поверхности летом не превышает 15,8 °С, прозрачность воды достигает 5 м. По совокупности гидробиологических и гидрохимических показателей относится к олиготрофному типу [Стерлигова и др., 2018, 2019].

Губа Святуха – узкий залив Онежского озера по типу фьорда. Вытянута с северо-запада на юго-восток. Координаты: 62,601° с. ш. 34,825° в. д. – северная оконечность; 62,338° с. ш. 35,086° в. д. – южная. Относится к бассейну Балтийского моря. Длина губы составляет 30 км, ширина около 1 км, площадь водной поверхности 36,4 км². По гидрологическим показателям губа пригодна для садкового выращивания радужной форели. Максимальная глубина достигает 15 м, средняя – 3 м. Средняя температура в летний период колеблется в пределах 14–20 °С. Насыщение кислородом находится в оптимуме для радужной форели и составляет 10,0–12,0 мг/л у поверхностного слоя и 8,1–11,0 у дна [Биоресурсы..., 2008]. По совокупности гидробиологических и гидрохимических показателей губа относится к мезотрофному типу [Китаев, 2007].

При обработке полученных данных использовалась программа Past, в которой методом бутстрепа с числом итераций $B = 1000$ с достаточным для уровня вероятности $p = 95\%$ были просчитаны значения, представленные в таблицах 2 и 3, для пластических признаков. Границы интервалов варьирования определены методом процентилей. Также просчитана значимость отличий выборок z – аппроксимация значения критерия Манна – Уитни нормальным распределением (по критерию Стьюдента).

Результаты

Результаты измерений пластических признаков выращиваемой форели из двух рыбководных хозяйств представлены в таблицах 2 и 3.

Таблица 2. Основные пластические признаки форели из оз. Елмозеро
Table 2. The main morphometric characters of trout from Lake Elmozero

Признак Characters	Возраст 0 Age 0			Возраст 0+ Age 0+			Возраст 1 Age 1		
	M	S	Me	M	S	Me	M	S	Me
Масса, г Mass, g	66,9 [55,7–79,1]	18,7 [9,1–22,9]	66,1 [47,1–90,4]	155,2 [138,7–176,2]	28,5 [9,6–39,1]	147,8 [130,1–169,9]	281,2 [266,3–297,5]	24,75 [13,9–30,6]	280,0 [260,0–300,0]
Общая длина (AB), мм Total length (AB), mm	170,2 [162,8–179,0]	13,2 [5,18–18,2]	170 [160,0–183,0]	224,4 [215,6–234,4]	14,3 [6,2–18,9]	222,5 [210,0–235,0]	285,4 [272,9–298,3]	19,7 [8,9–23,5]	277,5 [270–310]
Длина по Смитту (AC), мм Fork length (AC), mm	164,7 [156,7–174,6]	14,7 [6,4–19,4]	160 [150,0–178,0]	215,8 [207,6–223,9]	12,8 [5,5–16,9]	214,0 [203,0–225,0]	269,2 [261,4–278,4]	13,4 [3,7–16,5]	266,0 [260,0–290,0]
Промысловая длина (AD), мм Standard length (AD), mm	151,2 [144,2–159,6]	12,9 [4,6–17,6]	148 [142,0–160,0]	201,9 [194,8–210,3]	11,9 [4,4–15,5]	199,0 [192,5–212,0]	253,0 [243,4–263,9]	16,5 [5,9–21,9]	250,0 [240,0–265,0]

Примечание. Здесь и в табл. 3: M – среднее арифметическое; S – среднеквадратичное отклонение; Me – медиана.

Note. Here and in Table 3: M – arithmetic mean; S – standard deviation; Me – median.

Таблица 3. Основные пластические признаки форели из губы Святуха
Table 3. The main morphometric characters of trout from Svyatukha Bay

Признак Characters	Возраст 0 Age 0			Возраст 0+ Age 0+			Возраст 1 Age 1			Возраст 1+ Age 1+		
	M	S	Me	M	S	Me	M	S	Me	M	S	Me
Масса, г Mass, g	153,2 [149,5–160,0]	5,9 [0–6,1]	150,0 [149,5–160,0]	263,1 [248,1–276,9]	22,9 [13,0–27,4]	267,5 [240,0–285,0]	413,8 [365,6–458,1]	73,8 [44,2–87,0]	435,0 [320,0–470,0]	1303,7 [1275,0–1335,3]	43,0 [15,1–51,3]	1296,0 [1260,0–1355,0]
Общая длина (AB), мм Total length (AB), mm	221,0 [220,0–223,0]	1,7 [0–1,7]	220,0 [220,0–223,0]	275,0 [270,0–278,8]	7,1 [2,3–9,5]	277,5 [270,0–280,0]	320,5 [314,8–327,5]	9,5 [3,7–12,7]	317,5 [314,0–325,0]	446,7 [441,7–453,3]	8,2 [4,1–10,3]	445,0 [440,0–455,0]
Длина по Смитту (AC), мм Fork length (AC), mm	213,3 [210,0–215,0]	2,9 [0–2,8]	215,0 [210,0–215,0]	267,5 [263,1–270,6]	5,9 [1,8–8,2]	270,0 [265,0–270,0]	318,1 [310,1–324,3]	10,7 [4,7–13,3]	320,0 [305,0–325,0]	427,5 [421,7–434,2]	8,8 [3,2–10,3]	425,0 [420,0–437,5]
Промысловая длина (AD), мм Standard length (AD), mm	192,7 [190,0–194,0]	2,3 [0–2,3]	194,0 [190,0–194,0]	250,4 [245,7–253,6]	6,5 [1,2–9,2]	252,5 [250,0–254,0]	295,8 [291,0–300,7]	7,7 [4,2–9,7]	297,5 [288,0–300,0]	407,8 [406,3–409,2]	2,2 [0,4–2,6]	409,0 [405,0–409,5]

По полученным в ходе статистической обработки данным проанализированы весовые и линейные характеристики радужной форели из обоих рыбоводных хозяйств. Основными факторами, влияющими на темп роста форели в садках, являются количество и качество корма, режим кормления и условия выращивания (температура воды, концентрация кислорода, плотность посадки, соблюдение технологического цикла). В обоих хозяйствах плотность посадки была стандартной и составляла 8 кг на м³. Кормление производилось автоматической системой с нормированной подачей корма в зависимости от средней индивидуальной и общей массы рыбы в садке и температуры воды.

Масса радужной форели закономерно увеличивается с возрастом в обеих выборках. Из приведенных выше данных следует, что темп прироста массы выше у форели в губе Святуха и составляет от 153,2 до 413,8 г в интервале 0–1 год (средние значения, табл. 2), а в оз. Елмозеро за тот же период – от 66,9 до 281,2 г (табл. 1). Особи в возрасте 1+ в оз. Елмозеро представлены не были.

Средний вес посадочного материала, завезенного осенью 2020 г. на оз. Елмозеро и в губу Святуха, составлял 66,9 и 153,2 г соответственно (различия являются значимыми, $z = 2,4$). Завезенная рыба еще не была отсортирована по весу и в момент отбора образцов содержалась в одном садке. В этом случае разница не является показательной, так как форель находилась в стадии адаптации после стресса, испытываемого при транспортировке и комплексном изменении факторов водной среды после размещения в садках.

В возрасте 0+ масса рыбы из губы Святуха превышала таковую из оз. Елмозеро более чем в 1,5 раза и составляла соответственно 263,1 и 155,2 г ($z = 3,3$). Далее также происходил набор массы, однако сохранялась тенденция более высокого темпа ее прироста в губе Святуха (различия значимы, $z = 3,2$). Увеличение массы в возрасте 1+ закономерно и указывает на то, что рыба выращивается в благоприятных условиях, набирая вес.

Особенностью рыб является постоянный, но неравномерный рост, который не прекращается в течение всей жизни. Изменения линейных показателей зависят от увеличения массы, абиотических условий и плотности посадки рыбы.

Из полученных данных следует, что форель из губы Святуха обладает более высоким темпом линейного роста по сравнению с форелью из оз. Елмозеро (различия значимы, $z = 3,2$),

что подтверждается и характером прироста массы рыбы в обоих водоемах.

Отличия размерных характеристик являлись значимыми; так, длина АВ рыб в возрасте 0 в губе Святуха превышала длину рыб в этом же возрасте в оз. Елмозеро на 50,8 мм и составляла 221,0 и 170,2 мм соответственно. В возрасте 0+ сохранялась почти такая же разница, а именно 50,6 мм, при длине АВ 224,4 мм в оз. Елмозеро и 275,0 мм в губе Святуха. С увеличением возраста разница становится меньше и составляет 35,1 мм, при длине АВ 285,4 мм в оз. Елмозеро и 320,5 мм в губе Святуха (возраст 1+). Промысловая длина и длина по Смиуту также преобладали в губе Святуха. По анализу линейных показателей можно сделать вывод о том, что в обоих хозяйствах идет постепенный линейно-весовой прирост рыбы, однако в оз. Елмозеро он медленнее.

Коэффициент упитанности рыб определялся по формуле Фультона $K_{y(\phi)} = P \cdot 100 / L^3$, где P – масса рыбы, г; L – длина тела АД, в см (у карповых и лососевых); средняя величина колебалась в озере Елмозеро от 1,75 до 1,9, в губе Святуха – от 1,69 до 2,14. В норме для выращиваемой радужной форели этот показатель не должен быть меньше 1. Таким образом, полученные результаты показывают более высокий коэффициент упитанности форели в губе Святуха.

Обсуждение

Основными критическими факторами водной среды при выращивании радужной форели являются содержание кислорода и температура воды.

По совокупности гидрохимических и гидрологических показателей оба водоема отличаются незначительно и пригодны для товарного выращивания форели. Содержание биогенных элементов (общего фосфора и азота) характерно для олиготрофных и мезотрофных водоемов [Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990]. В целом качество воды отвечает всем требованиям (ОСТ 15.372.87) для выращивания радужной форели (табл. 4).

Радужная форель весьма требовательна к уровню содержания растворенного в воде кислорода. В обоих водоемах содержание кислорода в воде находится в оптимальном для радужной форели количестве (7–12 мг/л, при этом рыба может легко переносить перенасыщение до 300 %). Для оз. Елмозеро эта величина колеблется в пределах 10,30–12,28 мг/л у поверхностного слоя и 8,77–11,21 мг/л у придонного; для губы Святуха – от 10,0–12,0 мг/л у поверхностного слоя и 8,1–11,0 мг/л

Таблица 4. Требования к гидрохимическому составу воды и ПДК при выращивании форели (ОСТ 15.372. 87)

Table 4. Requirements for the hydrochemical composition of water and maximum permissible concentrations when growing trout (OST 15.372. 87)

Показатели Indices	Ед. измерения Units	Для инкубации For incubation	Для молоди и товарной рыбы For juvenile and commercial fish	ПДК MPC
Цветность Colour	град. degree	–	до 100 up to 100	–
РН	–	7,0–8,0	6,0–8,5	–
O ₂	мг/л mg/l	9,0–11,0	9,0	≥ 6,0
CO ₂	«	10,0	10,0	–
Сероводород Hydrogen sulphide	«	отсутствие no	отсутствие no	–
Аммиак свободный Ammonia	мгN/л mgN/l	до 0,01 up to 0.01	до 0,05 up to 0.05	0,5
Азот аммонийный Ammonia nitrogen	«	0,75	до 0,5 up to 0.5	0,5
Нитриты Nitrites	«	–	0,02	0,5
Нитраты Nitrates	«	–	1,00	2,0
Перманганатная окисляемость Permanganate oxidation	мгO ₂ /л mgO ₂ /l	до 10 up to 10	до 30,0 up to 30.0	–
Бихроматная окисляемость Dichromate oxidation	«	–	до 30,0 up to 30.0	–
БПК ₅ BOD ₅	«	до 2 up to 2	до 2 up to 2	2,0
Фосфаты Phosphates	мгP/л mgP/l	–	до 0,3 up to 0.3	0,3
Железо Iron	мг/л mg/l	до 0,1 up to 0.1	до 0,5 up to 0.5	0,1
Жесткость общая Total hardness	мг-эquiv./л mg-equiv/L	1,5–5,0	3,0– 7,0	–
Щелочность Alkalinity	«	–	1,5–2,0	–
Минерализация Salinity	г/л g/l	до 1 up to 1	до 1 up to 1	–
СПАВ Hard detergents	мг/л mg/l	0,5–2,0	0,5–2,0	–
Нефтепродукты Petrochemicals	«	0,05	0,05	–
Взвешенные вещества Suspended substances	«	до 5 up to 5	до 10 up to 10	+0,25 к фону +0.25 to background

у придонного [Биоресурсы..., 2008; Озера..., 2013]. Однако температурный режим данных озер различен. Оз. Елмозеро является более глубоким и прохладным водоемом. Температура в нем не поднимается выше 15,8 °С в летний период. Губа Святуха прогревается лучше – температура от 14 до 20 °С. Именно с температурным показателем можно связать более медленный набор массы радужной форели в оз. Елмозеро. Для быстрого роста и развития радужной форели температурный оптимум составляет 15–20 °С; при температуре 12–14 °С происходит среднее раскрытие

ростового потенциала. При повышении температуры увеличивается потребление кислорода, поиск пищи становится более активным, увеличивается количество потребляемой пищи, происходит увеличение желудочной секреции, ускоряется обмен веществ [Аминева, Яржомбек, 1984; Головина и др., 2003].

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что решающее значение для темпа линейно-весового роста выращиваемой форели имеет температурный фактор при прочих равных гидрохимических условиях. Влияние уровня трофности озер не выявлено.

Литература

Аmineva V. A., Yarzhombek A. A. Физиология рыб. М.: Легк. и пищ. пром., 1984. 202 с.

Биоресурсы Онежского озера / Под ред. В. И. Кухарева, А. А. Лукина. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2008. 272 с.

Головина Н. А., Стрелков Ю. А., Воронин В. Н., Головин П. П., Евдокимова Е. Б., Юхименко Л. Н. Ихтиопатология. М.: Мир, 2003. 448 с.

Горбунова З. А., Дмитриенко Ю. С. О возможности выращивания радужной форели в малых озерах Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. С. 82–86.

Каталог озер и рек Карелии / Под ред. Н. Н. Филатова, А. В. Литвиненко. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2001. 290 с.

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

Кучко Т. Ю., Кучко Я. А. Перспективные объекты товарного рыбоводства для условий Республики Карелия // Устойчивое развитие АПК: рациональное природопользование и инновации: Мат-лы 1-й Международ. заочн. науч.-практ. конф. (17 мая 2011 г.). Петрозаводск: ПетрГУ, 2011. С. 36–38.

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

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Наука, 1966. 376 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайнен С. Ф., Савосин Е. С., Барышев И. А. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с.

Стерлигова О. П., Кучко Я. А., Савосин Е. С., Ильмаст Н. В. Перспективы выращивания объектов аквакультуры в озерах Карелии // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20, № 2. С. 216–224.

Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х. Ф. Умирающие озера: причины и контроль антропогенного эвтрофирования / Пер. с англ. под ред. К. Я. Кондратьева, Н. Н. Филатова. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 278 с.

References

Amineva V. A., Yarzhombek A. A. Fish physiology. Moscow: Legk. i pishch. prom., 1984. 202 p. (In Russ.)

Arendarenko G. A. Experience in creating a broodstock of the rainbow trout in a natural water reservoir. *Tez. dokl. konf. molodykh spetsialistov = Proceed. conf. of young specialists*. Petrozavodsk: PGU; 1968. P. 154–155. (In Russ.)

Arendarenko G. A., Zabolotskii A. A. Feeding of the rainbow trout *Salmo gairdneri* Rich. in Lake Khoshkin'yarvi (Karelian ASSR). *Voprosy ikhtologii = J. Ichthyology*. 1976; 16:168. (In Russ.)

Filatov N. N., Litvinenko A. V. (eds.). A catalogue of lakes and rivers in Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 290 p. (In Russ.)

Filatov N. N., Kukharev V. I. (eds.). Lakes of Karelia. A reference book. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 464 p. (In Russ.)

Golovina N. A., Strelkov Yu. A., Voronin V. N., Golovin P. P., Evdokimova E. B., Yukhimenko L. N. Ichthyopathology. Moscow: Mir, 2003. 448 p. (In Russ.)

Gorbunova Z. A., Dmitrienko Yu. S. On the possibility of growing rainbow trout in small lakes of Karelia. *Rybnoe khozyaistvo Karelii = Fisheries in Karelia*. Iss. 8. Petrozavodsk: Karel. kn. izd-vo, 1964. P. 82–86. (In Russ.)

Henderson-Sellers B., Markland H. R. Decaying lakes: The origins and control of cultural eutrophication. Chichester: John Wiley & Sons; 1987. 254 p.

Kitaev S. P. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 395 p. (In Russ.)

Kuchko T. Yu., Kuchko Ya. A. Promising objects of commercial fish farming in the conditions of the Republic of Karelia. *Ustoichivoe razvitie APK: ratsional'noe prirodopol'zovanie i innovatsii: Mat-ly 1-i Mezhdunar. zaochn. nauch.-prakt. konf. (17 maya 2011 g.) = Sustainable development of the agro-industrial complex: Rational environmental management and innovation: Proceed. 1st International corr. scientific-practical conf. (May 17, 2011)*. Petrozavodsk: PetrGU, 2011. P. 36–38. (In Russ.)

Kukharev V. I., Lukin A. A. (eds.). Bioresources of Lake Onego. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. 272 p. (In Russ.)

Pravdin I. F. Fish study guide. Moscow: Nauka, 1966. 376 p. (In Russ.)

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. The state of freshwater bodies of Karelia used for rearing rainbow trout in cages. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2018. 127 p. (In Russ.)

Sterligova O. P., Kuchko Ya. A., Savosin E. S., Il'mast N. V. Prospects of cultivation of aquaculture objects in the lakes of Karelia. *Voprosy rybolovstva = Problems of Fisheries*. 2019;20(2):216–224. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 03.04.2024; принята к публикации / accepted: 26.04.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мамонтова Ольга Владимировна

канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии и экологии
Института биологии, экологии и агротехнологий

e-mail: olga.mamontova.73@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Mamontova, Ol'ga

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor

Кучко Ярослав Александрович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
Лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных

e-mail: y-kuchko@mail.ru

Распутина Елена Николаевна

канд. биол. наук, научный сотрудник Лаборатории
экологии рыб и водных беспозвоночных

e-mail: Rasputina.17@yandex.ru

Kuchko, Yaroslav

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Rasputina, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

УДК 631.42 : 536.5 : 004.67

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ ГОРНЫХ ПОЧВ КОЛЬСКОЙ СУБАРКТИКИ

И. М. Штабровская*, И. В. Зенкова

*Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
(Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209),
ishtabrovskaya@mail.ru

В рамках экологического мониторинга горных экосистем Мурманской области, нацеленного на анализ зависимости разнообразия и распространения почвенной биоты от факторов среды, получен значительный объем данных по температуре почв в диапазоне высот от 125 до 1060 м над уровнем моря. Измерения выполнены автономными программируемыми термохронами в природных и антропогенно нарушенных горных экосистемах Хибин (подзона северной тайги) и окрестностей приграничного заповедника «Пасвик» (притундровые леса), а также на прихибинской равнине – в модельном сосново-мелколиственном лесу с зональным типом почв – подзолом иллювиально-гумусовым. Температурные ряды сведены в систему электронных таблиц формата Microsoft Excel, являющуюся основой планируемой авторской «Температурной базы данных горных почв Кольской Субарктики». По итогам десятилетних измерений (2012–2022 гг.) информационная система включает более 160 тыс. первичных показаний, зарегистрированных термохронами с периодичностью от 1 до 4 часов, и рассчитанные на их основе значения 15 показателей, характеризующих величину и динамику почвенных температур (более 16 тыс. значений). Структура, наполнение информационной системы и использование температурных данных в мониторинге состояния заполярных горных почв и населяющей их биоты обсуждаются в настоящей статье.

Ключевые слова: естественные и нарушенные горные почвы; Хибин; Пасвик; температурные показатели; информационные наборы данных; экологический мониторинг

Для цитирования: Штабровская И. М., Зенкова И. В. Температурные данные в экологическом мониторинге горных почв Кольской Субарктики // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 105–120. doi: 10.17076/eco1758

Финансирование. Исследования проводятся в рамках темы НИР ГЗ № 122022400120-2 «Биоразнообразие и multifunctionality наземных экосистем Евро-Арктического региона». Приобретение измерительных приборов (термохронов) профинансировано грантом РФФИ–Аспиранты № 20-34-90135 «Температурный режим почв как фактор разнообразия и активности почвенной биоты в горных экосистемах Кольской Субарктики».

I. M. Shtabrovskaya*, I. V. Zenkova. TEMPERATURE DATA IN ECOLOGICAL MONITORING OF THE KOLA SUBARCTIC MOUNTAIN SOILS

*Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (14a Akademgorodok, 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia), *ishtabrovskaya@mail.ru*

An information system was created based on a large set of soil and air temperature data obtained during the ecological monitoring of mountain ecosystems in the Murmansk Region in 2012–2022. The measurements were made in 44 natural and disturbed mountain ecosystems in the Khibiny Mountain Massif (northern taiga subzone) and in the trilateral Pasvik Nature Reserve (forest-tundra subzone) using stand-alone programmable data loggers. Simultaneously, a pine-small-leaved forest with zonal-type soil (Humic Podzol) was investigated as the control for mountain ecosystems. The information system includes more than 160 thousand primary records registered by loggers at a frequency of 1 to 4 hours, and more than 16 thousand values calculated for 15 temperature variables. It will serve as the basis for the future database named “Temperature Database of Mountain Soils of the Kola Subarctic”. The article discusses the structure and content of the information system, as well as the use of temperature data in environmental monitoring of polar mountains soils and invertebrates inhabiting them.

Keywords: natural and disturbed mountain soils; Khibiny; Pasvik; temperature value; information system; ecological monitoring

For citation: Shtabrovskaya I. M., Zenkova I. V. Temperature data in ecological monitoring of the Kola Subarctic mountain soils. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 105–120. doi: 10.17076/eco1758

Funding. The studies were carried out under state assignment to the Institute of North Industrial Ecology Problems # 122022400120-2 “Biodiversity and multifunctionality of terrestrial ecosystems of the Euro-Arctic region”. Measuring instruments (loggers) were purchased within RFBR project # 20-34-90135 “The temperature regime of soils as a factor for soil biota diversity and activity in Kola Subarctic montane ecosystems”.

Введение

Экологический мониторинг заполярных горных систем – одно из направлений деятельности Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН. Основными объектами ежегодных исследований являются естественные и промышленно нарушенные горные почвы Мурманской области и населяющая их фауна [Зенкова и др., 2011; Зенкова, 2012, 2013а, 2020]. Первоначально измерения температуры проводили лишь в даты экспедиционных выездов классическими методами: атмосферного воздуха – срочным ртутным термометром, органогенного горизонта – коленчатым почвенным термометром Савинова ТМ-5. С 2012 года появилась техническая возможность пролонгированного измерения температуры одновременно в разных горно-растительных поясах и/или на разных глубинах почвенных профилей с помощью датчиков нового поколения – миниатюрных программируемых термохронных с автономным режимом работы [Зенкова, 2013б]. Такие приборы получили широкое применение в экологическом почво-

дении в последние годы [Каверин и др., 2014; Старцев, 2016; Моисеев и др., 2019; Кашулина и др., 2020; Литвинова, Кашулина, 2021; Ершов и др., 2022; Каверин, 2022].

За десятилетний период работы с термохронами в горных районах Мурманской области авторами накоплен значительный объем температурных данных, сведенный в систему электронных таблиц. Структура и наполнение информационной системы, а также использование температурных данных в мониторинге состояния заполярных горных почв и населяющей их биоты обсуждаются в настоящей статье.

Объекты исследований

Температурные ряды получены в трех районах Мурманской области: Хибинском горном массиве (центральный р-н, подзона северной тайги), горах заповедника «Пасвик» с прилегающей территорией (северо-запад области вдоль государственной границы с Северной Норвегией, зона притундровых лесов) и на модельном участке северотаежного хвойно-мелколиственного леса на прихибинской равнине (рис. 1).

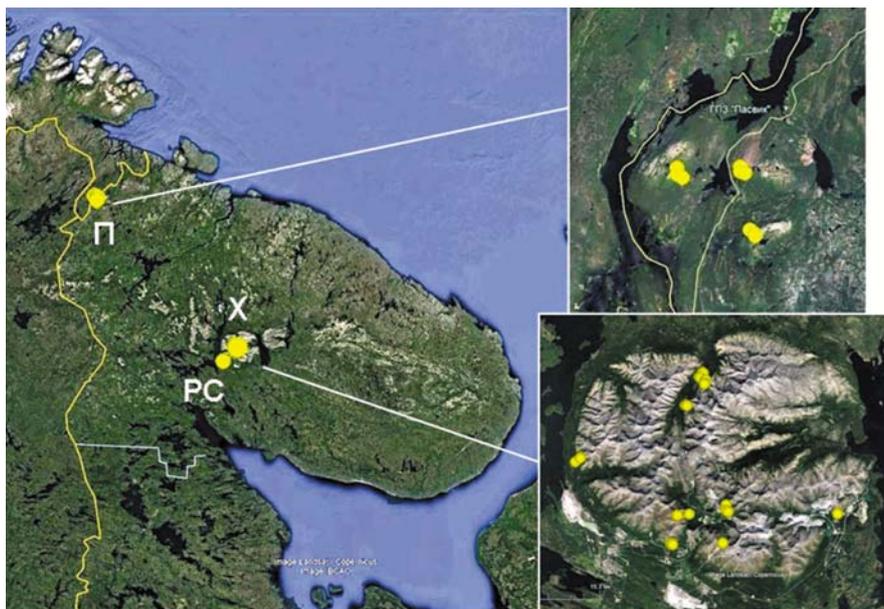


Рис. 1. Районы проведения температурных исследований в Мурманской области: П – заповедник «Пасвик» с прилегающей территорией, X – Хибинский горный массив, PC – модельный сосняк на прихибинской равнине

Fig. 1. Areas of temperature research in the Murmansk Region: П – Pasvik Nature Reserve with adjacent territory, X – Khibiny mountain massif, PC – plain pine forest with zonal Northern-taiga Podzol soils

Хибины (X) – крупнейший горный массив Мурманской области, отличается сложными ледниковыми формами рельефа (платообразными вершинами, крутыми склонами, цирками и моренами, разделенными перевалами и ущельями), которые влияют на перераспределение холодных и теплых воздушных масс и образование температурных инверсий. Максимальная отметка – 1208 м над уровнем моря при высоте предгорных равнин 140–240 м. Высотная поясность простая, протяженность растительных поясов незначительная и зависит от экспозиции склонов (табл. 1).

Почвы Хибин сформировались на богатых по химическому составу щелочных породах и характеризуются значительной гумусированностью профиля и менее контрастным, чем на равнине, элювиально-иллювиальным перераспределением химических элементов [Переверзев, 2010]. В горных лесах это подзолы иллювиально-многогумусовые с морфологическим профилем: O (0–10 см) – E (2 см) – Vfh (до 20–30 см) – C (30–60 см), в горных тундрах – подбуры с неоподзоленным профилем: O (0–3 см) – Vhf (Bh) (3–10 см), Vf (10–20 см) – BC (20–40 см) – C (40–50 см), в поясе холодных гольцовых пустынь – петроземы многогумусовые (O–R) с маломощной подстилкой до 3 см. Массив относится к отдельному климати-

ческому району Мурманской области, микроклимат которого формируется под воздействием циркуляционных и в меньшей степени радиационных процессов и отличается высокой атмосферной влажностью [Яковлев, 1961].

Рельеф окрестностей Пасвика (П) низкогорный. Горы одиночные, более похожи на сопки, со сглаженными ледником вершинами до 380 м (при средней высоте равнины 50 м над ур. моря) и еще более простой высотной поясностью (табл. 1). Почвы развиваются на иных горных породах, имеют хороший дренаж и профиль мощностью до 50 см с четким подзолистым горизонтом [Светов и др., 2019]. Из-за значительной удаленности заповедника и пограничного пропускного режима почвенные исследования были проведены здесь только в полевые сезоны 2010–2013 гг., а температурные измерения – с июля по август 2012 и 2013 гг.

К настоящему времени температурные ряды продолжительностью от летнего сезона до года получены для естественных почв 34 биоценозов восьми хибинских гор и 6 биоценозов трех гор в окрестностях «Пасвика».

Нарушенные в 2012–2013 гг. горно-лесные почвы в долине реки Кунийок на севере Хибин (67°50'N, 33°39'E) являются действующими объектами экологического мониторинга. Круглогодичный учет температуры атмосферного

Таблица 1. Характеристика районов исследования

Table 1. Description of study areas

Показатели Parameters	Горные районы Mountainous areas		Предгорная равнина Foothill plain
	Пасвик Pasvik	Хибины Khibiny	Модельный сосняк Plain pine forest
Координаты* Coordinates*	69°14' – 69°17'N 29°22' – 29°28'E	67°36' – 67°50'N 33°14' – 34°10'E	67°34'43.6"N 33°17'51.8"E
Природная подзона Subzone	Граница северной тайги и лесотундры Border between Northern taiga and forest tundra	Северная тайга Northern taiga	Северная тайга Northern taiga
Климатический район Мурманской области Climatic area of the Murmansk Region	Часть центрального р-на под влиянием морского климата Баренцева моря Marine climatic area	Горный климатический р-н Mountain climatic area	Континентальный центральный р-н Continental central area
Климатические показатели [1,2,3,12] Climate indices	<i>T</i> среднегодовая <i>T</i> average annual –2.0 °C <i>T</i> средняя января <i>T</i> average January –12 °C <i>T</i> средняя июля <i>T</i> average July +12 °C Годовая сумма осадков 800 мм (преобладают летом) Annual precipitation 800 mm (prevail in summer)	<i>T</i> среднегодовая <i>T</i> average annual –1.2 °C <i>T</i> средняя февраля <i>T</i> average February –13 °C <i>T</i> средняя июля <i>T</i> average July +12 °C Годовая сумма осадков 900–1200 мм (преобладают зимой) Annual precipitation 900–1200 mm (prevail in winter)	<i>T</i> среднегодовая <i>T</i> average annual –0.8 °C <i>T</i> средняя февраля <i>T</i> average February –12 °C <i>T</i> средняя июля <i>T</i> average July +14 °C Годовая сумма осадков 500–600 мм (преобладают летом) Annual precipitation 500–600 mm (prevail in summer)
Рельеф [1,4,5] Relief	Денудационно-тектонический Denudation-tectonic		Автоморфная позиция ландшафта Automorphic position of the landscape
	низкогорный low-mountain	среднегорный mid-mountain	
Высотная поясность (протяженность, м н. у. м.) [1,4,5] Altitudinal zonality (extension, m a.s.l.)	Горные тундры (выше 300) Mountain tundra (above 300) Березовые криволесья (≥ 200) Mountain taiga (≥ 50)	Гольцовые пустыни (950–1200) Mountain tundra (450–950) Березовые криволесья (380–440(500)) Mountain taiga (220–380)	Зональная тайга Zonal northern taiga 140 ± 10
Почвы [6–9] Soils	Горно-тундровые криоземы Mountain tundra cryozems (<i>Leptic Cryosols</i>) Горно-тундровые подбурсы Mountain tundra podburs (<i>Entic Podzols</i>) Горно-лесные подзолы иллювиально-железистые Ferric alpine forest Podzols	Горные петроземы Mountain petrozems (<i>Leptosols</i>) Горно-тундровые подбурсы многогумусовые Mountain tundra podburs high-humic (<i>Entic Podzols</i>) Горно-лесные подзолы иллювиально-многогумусовые Highly humic montane forest Podzols (<i>Albic Podzols</i>)	Песчаный лесной подзол иллювиально-гумусовый Humic Sandy Forest (<i>Arenic Carbic Albic</i>) Podzols
Подстилающие породы [1,10,11] Bedrocks	Метаморфизованные габбро, пироксениты, габброанортозиты и амфиболиты Metamorphosed gabbro, pyroxenites, gabbroanorthosites and amphibolites	Магматические щелочные породы, покрытые моренами горных оледенений Magmatic alkaline rocks covered with mountain glaciation moraines	Песчаные озерно-ледниковые отложения с примесью кварцсодержащей покровной морены Sandy lacustrine-glacial sediments with an admixture of quartz-containing cover moraine

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

Показатели Parameters	Горные районы Mountainous areas		Предгорная равнина Foothill plain
	Пасвик Pasvik	Хибины Khibiny	Модельный сосняк Plain pine forest
Период исследований Study period	2012–2013	2013–2022	2016–2022
Исследованные горы Studied mountains	Калкпуя (заповедник «Пасвик») Kalkпуя (Pasvik Nature Reserve) Каскама (окрестности «Пасвика») Kaskama (near the Pasvik Nature Reserve) Кораблекк (одноименный природный парк) Korablekk (Korablekk Natural Park)	Партомчорр / Partomchorr Рисчорр / Rischorr Куэльпорр / Kuelporr Юмечорр / Yumechorr Юкспорр / Yuksporr Суолайв / Suolajv Айкуайвенчорр / Aikuaivenchorr Вудъяврчорр / Vud"yavrchorr долина Кунийок / Kuniyok Valley	–
Экспозиция склонов* Slope exposition*	СЗ, ЮЗ, ЮВ NW, SW, SE	С, СЗ, З, ЮЗ, Ю, ЮВ N, NW, W, SW, S, SE	–
Исследованный диапазон высот, м н. у. м.* Studied altitude range, m a.s.l.*	125–345	220–1060	– // –
Число биоценозов Number of biocenoses	6	38	1
Направления исследований Collaborative research	Учеты температуры и почвенной фауны Accounting of temperature and soil fauna	Регистрация температуры. Почвенно-зоологические и микробиологические исследования. Оценка эмиссии CO ₂ Registration of temperature. Soil-zoological and microbiological studies. Assessment of CO ₂ emissions	

Примечание. *Данные получены по GPS-навигатору Garmin Trex Touch 35. Источники: ¹Государственный..., 2020; ²Димо, 1972; ³Семко, 1982; ⁴Хибины..., 2022; ⁵Рябцева, 1975; ⁶Мазыро, 1936; ⁷Мировая..., 2018; ⁸Национальный..., 2011; ⁹Ушакова, 1997; ¹⁰Миловский, Кононов, 1982; ¹¹Светов и др., 2019; ¹²Яковлев, 1961.

Note. *Measured by the Garmin Etrex Touch 35 GPS-navigator. After: ¹Pasvik..., 2020; ²Dimo, 1972; ³Semko, 1982; ⁴Borovich, Koroleva, 2022; ⁵Ryabtseva, 1975; ⁶Mazyro, 1936; ⁷Shoba, 2018; ⁸Shoba, 2011; ⁹Ushakova, 1997; ¹⁰Milovskii, Kononov, 1982; ¹¹Svetov et al., 2019; ¹²Yakovlev, 1961.

воздуха и почвенных профилей, наряду с сезонными исследованиями почвенной фауны и микробиоты, ведется здесь на четырех участках: в контрольном горном сосняке и трех вариантах его антропогенной трансформации – в горелом сосняке, на вырубке и дважды нарушенной горелой вырубке.

Наряду с исследованиями горных экосистем температурные учеты проводили в детально изученном равнинном сосняке кустарничковом (РС). Сотрудниками ИППЭС КНЦ РАН и Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина здесь выполнены многолетние работы по почвоведению, почвенной фауне и микробиоте [Репневская, 1969; Ушакова, 1997; Зенкова, 2000, 2003; Евдокимова, Мозгова, 2001; Евдокимова и др., 2002, 2004; Переверзев, 2004; Zenkova, 2010]. Под сосняком на песчаных озерно-ледниковых отложениях

с примесью морены сформирован типичный Al-Fe гумусовый лесной подзол с укороченным генетическим профилем состава: OL (0–2 см) – OFH (2–5 см) – A2 (5–8 см) – B (8–25 см) – BC (25–39 см). В 1971–1983 гг. на территории модельного сосняка метеорологом ПАБСИ А. П. Семко проводился температурный мониторинг лесного подзола [Семко, Сергеев, 1974; Семко, 1982], что позволяет сопоставлять современные температурные ряды с данными 40–50-летней давности. Круглогодичный учет температуры почвы и атмосферного воздуха с использованием термохронных мы проводим в РС с 2016 года.

Методы исследований

Инструментарий. Для мониторинга температуры использовали термохроны DS1921G-F5

и ТРВ-2 с предельным диапазоном измерений $-25...+80$ °С, объемом памяти до 8,2 тыс. показаний, дискретностью измерений $0,0625$ °С и погрешностью $\pm 0,5$ °С, сертифицированные в Государственном реестре средств измерений РФ [Термохроны...]. Запуск термохрон-аудитора и снятие показаний проводили в полевых условиях при помощи портативного USB-устройства «Термохрон-аудитор» с графическим дисплеем, кнопкой «меню» и двухцветным светодиодом. Прибор позволяет управлять функциями: запуск, перезапуск и остановка миссии, импорт данных. При подключении термохрона через переходник «USB-iButton» аудитор считывает данные с регистратора, сохраняя их в виде бинарных файлов TRL (Technology Readiness Level), которые используются для формирования отчетов в формате PDF. Из таблиц PDF данные копируются в Excel-файл.

Полевые работы. Сроки закладки термохрон-аудитора в почву исследуемых биоценозов приурочены к периодам схода снежного покрова (с середины-конца мая в РС и с конца июня – начала июля в горах), осенние сроки выемки/перепрограммирования датчиков – к первым заморозкам (середина-конец сентября). В эти же даты проводили установку/снятие почвенных ловушек с формалином для учета почвенной фауны и/или отбор образцов органо-генного горизонта на химический, зоологический и микробиологический анализ. Период работы почвенных ловушек в каждом исследованном биоценозе совпадал с регистрацией температуры окружающей среды – воздуха и почвы.

Температуру измеряли на высоте 2 м, на поверхности почвы, на глубине 5 см в органо-генном горизонте (подстилке) и в минеральном профиле почв по глубинам: 10, 15, 20 и 40 см. В последнем случае термохроны прикручивали к деревянным рейкам, которые заглубляли в профиль с помощью металлического почвенного бура малого диаметра (2 см), чтобы обеспечить максимальный контакт термодатчиков с почвой (рис. 2).

В зависимости от цели исследования термохроны программировали на регистрацию температуры каждые 1–2 (для анализа суточной и сезонной динамики соответственно) или 4 часа (из-за лимита памяти датчиков при учете годовой динамики).

Суммарно в 44 горных биоценозах, исследованных за период 2012–2022 гг., получено свыше 123 тыс. первичных измерений температуры; в равнинном сосняке за период 2016–2022 гг. – свыше 35 тыс. В информационной системе эти измерения составляют основу таблицы первичных данных.



Рис. 2. Закладка серии термохрон-аудитора в почвенный профиль с учетом мощности генетических горизонтов

Fig. 2. Installation of a series of thermochrons in a soil profile, taking into account the thickness of genetic horizons

Математическая обработка. Температурные ряды обрабатывали в программах Excel и Statistica 12 (описательная статистика, корреляционный, дисперсионный и кластерный анализ). На основе первичных измерений термохрон-аудитора для каждого биоценоза рассчитывали стандартные показатели температурного режима: среднесуточные температуры, среднемесячные, среднелетние (с июня по август), среднегодовые, средние за вегетационный сезон (с мая по октябрь), суммы положительных, отрицательных, эффективных ($\geq +5$ °С), активных ($\geq +10$ °С) температур и число суток с этими температурами (табл. 2).

Достоверность различий средних температур по сезонам, между высотными поясами и склонами разной экспозиции оценивали по t-критерию Стьюдента, различия температурной динамики – методом дисперсионного анализа с F-критерием Фишера. Сопряженную динамику температуры почв и атмосферного воздуха и зависимость от них количественных показателей почвенной биоты определяли методом корреляционного анализа. Сходство-различия биоценозов по таксономическому составу и динамической плотности беспозвоночных, а также по температурным рядам за равный период измерений выявляли методом кластерного анализа.

Таблица 2. Рассчитанные температурные показатели, включенные в информационную систему
 Table 2. Calculated temperature parameters included in the information system

Показатели Parameters	Динамика температуры Temperature dynamics			
	Суточная Daily	Месячная Monthly	Летняя Summer, VI–VIII	Годовая Annual
Т средняя T average, °C	T_{av_d}	T_{av_m}	$T_{av_{sm}}$	$T_{av_{an}}$
Т минимальная T minimal, °C	T_{min_d}	T_{min_m}	$T_{min_{sm}}$	$T_{min_{an}}$
Т максимальная T maximal, °C	T_{max_d}	T_{max_m}	$T_{max_{sm}}$	$T_{max_{an}}$
Амплитуда Amplitude, °C	$T_{min_d} - T_{max_d}$	$T_{min_m} - T_{max_m}$	$T_{min_{sm}} - T_{max_{sm}}$	$T_{min_{an}} - T_{max_{an}}$
Варьирование CV Variability CV, %	CV_d	CV_m	CV_{sm}	CV_{an}
Сумма температур Sum of temperatures				
$T < 0\text{ °C}$	-	$\sum T_m < 0$	$\sum T_{sm} < 0$	$\sum T_{an} < 0$
$T \geq 0\text{ °C}$	-	$\sum T_m \geq 0$	-	$\sum T_{an} \geq 0$
$0 \leq T < +5\text{ °C}$	-	$\sum(0 \leq T_m < +5)$	$\sum(0 \leq T_{sm} < +5)$	$\sum(0 \leq T_{an} < +5)$
$+5 \leq T < +10\text{ °C}$	-	$\sum(+5 \leq T_m < +10)$	$\sum(+5 \leq T_{sm} < +10)$	$\sum(+5 \leq T_{an} < +10)$
$T \geq +10\text{ °C}$	-	$\sum(T_m \geq +10)$	$\sum(T_{sm} \geq +10)$	$\sum(T_{an} \geq +10)$
Число суток с температурой, n: Number of days with temperature, n:				
$T < 0\text{ °C}$	-	$n(T_m < 0)$	$n(T_{sm} < 0)$	$n(T_{an} < 0)$
$T \geq 0\text{ °C}$	-	$n(T_m \geq 0)$	$n(T_{sm} \geq 0)$	$n(T_{an} \geq 0)$
$0 \leq T < +5\text{ °C}$	-	$n(0 \leq T_{mc} < +5)$	$n(0 \leq T_{sm} < +5)$	$n(0 \leq T_{an} < +5)$
$T < +10\text{ °C}$	-	$n(+5 \leq T_m < +10)$	$n(+5 \leq T_{sm} < +10)$	$n(+5 \leq T_{an} < +10)$
$T \geq +10\text{ °C}$	-	$n(T_m \geq +10)$	$n(T_{sm} \geq +10)$	$n(T_{an} \geq +10)$

Примечание. «-» – нет данных.

Note. '-' – no data.

Для визуализации пространственного распределения температурных и фаунистических данных в горах выполняли построение картосхем в программе ArcGIS(v.10.4) компании ESRI.

Результаты

С целью структурированного хранения и удобства использования массива данных, ежегодно пополняемого измерениями температуры в мониторинговых и вновь обследуемых горных биоценозах, сформирована информационная система, включающая 14 электронных таблиц формата Microsoft Excel.

Вводная атрибутивная таблица (рис. 3) заполняется в двух версиях – на русском языке и латинице и содержит характеристику исследованных биоценозов по двум десяткам параметров: обозначение (аббревиатура), район, год, период (даты) и продолжительность (в сутках) исследования, географические координаты (в форматах DD.MM.SS и DD.DDDDD), указание горы, экспозиции склона, горно-растительного

пояса, высоты над уровнем моря, принадлежности к категории природных или нарушенных, лесных или открытых биоценозов. Указывается комплексность исследований в данном биоценозе: учет температуры (по средам: атмосферный воздух/подстилка/почвенный профиль), проведение почвенно-зоологических работ (отбор почвенных проб и/или установка почвенных ловушек), измерение почвенного дыхания, отбор образцов на микробиологический и/или химический анализ.

Для удобства статистической обработки атрибутивным параметрам присвоены числовые градации. Так, параметр «район исследования» имеет три градации: П, Х, РС; фактор «горно-растительный пояс» – 4 градации: горно-таежный, березовые криволесья, горные тундры и холодные гольцовые пустыни; фактор «высота над уровнем моря» – 7 градаций с интервалом 140 м, рассчитанным по формуле Лагранжа [Смирнов, 2008]; факторы «открытые-закрытые» и «природные-антропогенные биотопы» – по 2 соответствующие градации.

Таблица первичных данных (рис. 4) включает ряды значений, зарегистрированных термохронами в исследованных биоценозах с периодичностью 1, 2 или 4 часа.

Из этих рядов в таблицу внутрисуточной динамики температуры (рис. 5) отсортированы

минимальные и максимальные показания за каждые сутки, учтены их часы наступления, а также внутрисуточные периоды прогрева (от T_{min} к T_{max}) и остывания воздуха и почвы. Эти данные используются при анализе суточной активности почвенной фауны, которая оценивается

№	Location	№	Mountain	№	Year	№	Belt	№	Plots	Abbreviation	Latitude (DMS)	Longitude (DMS)	Latitude (DD)	Longitude (DD)	Altitude	№	Exposition	№
1	PASVIK	11	Karablekk	1yr	2012	IV	mountain tundra	4	mountain tundra	KNWT	69°14'18"	29°27'41"	69.238333	29.461389	303	II	NW	IVex
2		11	Karablekk	1yr	2012	III	birch crooked forest	3	birch crooked forest	KNWP	69°14'23"	29°27'22"	69.242500	29.456111	249	II	NW	IVex
3		11	Karablekk	1yr	2012	II	mountain taiga	1	pine forest	KNWP	69°14'33"	29°27'22"	69.242500	29.456111	155	I	NW	IVex
4		12	Kalkupya	1yr	2012	III	birch crooked forest	3	birch crooked forests	KSEB	69°17'02"	29°22'43"	69.283889	29.378611	200	II	SE	Vlex
5		12	Kalkupya	1yr	2012	II	mountain taiga	1	Pine forest	KSEP	69°16'58"	29°22'53"	69.282778	29.381389	125	I	SE	Vlex
6		13	Kaskama	2yr	2013	IV	mountain tundra	4	mountain tundra	KsSET	69°16'41"	29°28'23"	69.278056	29.473056	344	III	SW	Vex
7		13	Kaskama	2yr	2013	III	birch crooked forest	3	birch crooked forests	KsSEB	69°16'26"	29°28'37"	69.273889	29.476944	291	II	SW	Vex
8		13	Kaskama	2yr	2013	II	mountain taiga	1	pine forest	KsSEP	69°16'8"	29°28'16"	69.268889	29.471111	162	II	SW	Vex

Рис. 3. Фрагмент атрибутивной таблицы информационной системы

Fig. 3. A fragment of an attribute table of the information system

	Partomchorr			Rischorr				Yumechorr				Yuksporr							
	2013	Время	R_{TSP}	2013	Время	R_{NW}	R_{SB}	R_{NW}	R_{NT}	2013	Время	Y_{mSP}	Y_{mSB}	Y_{mNT}	2014	Время	Y_{kSB}	Y_{kNT}	Y_{kHT}
3	13.07.2013	19:59	12,582	13.07.2013	17:59	11,613	9,051	8,637		17.06.2014	1:59	7,265	7,692	7,935	27.06.2014	13:59	9,184	6,819	3,655
4	13.07.2013	21:59	12,081	13.07.2013	19:59	11,613	9,051	8,637		17.06.2014	3:59	7,014	7,064	7,434	27.06.2014	15:59	6,294	2,744	4,031
5	13.07.2013	23:59	11,078	13.07.2013	21:59	11,613	9,552	8,637		17.06.2014	5:59	6,763	6,888	7,057	27.06.2014	17:59	5,979	2,744	4,094
6	14.07.2013	01:59	10,576	13.07.2013	23:59	11,112	9,552	8,135		17.06.2014	7:59	6,637	6,437	6,806	27.06.2014	19:59	5,979	2,744	3,843
7	14.07.2013	03:59	10,074	14.07.2013	01:59	10,110	9,051	8,135		17.06.2014	9:59	6,637	6,500	6,743	27.06.2014	21:59	5,854	2,619	3,216
8	14.07.2013	05:59	10,074	14.07.2013	03:59	10,110	9,051	7,634		17.06.2014	11:59	6,700	7,002	6,994	27.06.2014	23:59	5,665	2,493	2,589
9	14.07.2013	07:59	10,074	14.07.2013	05:59	9,609	9,051	7,634		17.06.2014	13:59	7,014	8,256	7,810	28.06.2014	1:59	5,476	2,368	2,150
10	14.07.2013	09:59	10,074	14.07.2013	07:59	10,110	9,051	7,634		17.06.2014	15:59	7,265	10,012	9,002	28.06.2014	3:59	5,225	2,242	1,899
11	14.07.2013	11:59	10,576	14.07.2013	09:59	11,112	9,051	8,135		17.06.2014	17:59	7,390	9,699	9,942	28.06.2014	5:59	5,099	2,242	1,774
12	14.07.2013	13:59	11,579	14.07.2013	11:59	11,613	9,552	8,637		17.06.2014	19:59	7,453	9,636	11,134	28.06.2014	7:59	4,973	2,242	1,836
13	14.07.2013	15:59	12,081	14.07.2013	13:59	13,116	10,054	9,138		17.06.2014	21:59	7,390	8,821	10,820	28.06.2014	9:59	5,162	2,242	2,025
14	14.07.2013	17:59	13,585	14.07.2013	15:59	13,116	10,054	9,138		17.06.2014	23:59	7,076	7,817	9,754	28.06.2014	11:59	5,602	2,619	3,592
15	14.07.2013	19:59	14,087	14.07.2013	17:59	13,617	10,556	9,639		18.06.2014	1:59	6,763	6,939	8,625	28.06.2014	13:59	6,042	3,058	5,661
16	14.07.2013	21:59	13,585	14.07.2013	19:59	13,116	10,556	9,639		18.06.2014	3:59	6,511	6,249	7,622	28.06.2014	15:59	6,294	3,309	6,413
17	14.07.2013	23:59	12,081	14.07.2013	21:59	12,615	10,556	9,138		18.06.2014	5:59	6,260	5,809	6,994	28.06.2014	17:59	6,545	3,559	7,228
18	15.07.2013	01:59	11,078	14.07.2013	23:59	11,112	10,054	8,135		18.06.2014	7:59	6,135	5,684	6,618	28.06.2014	19:59	6,608	3,497	6,163
19	15.07.2013	03:59	10,074	15.07.2013	01:59	9,609	9,552	7,634		18.06.2014	9:59	6,135	6,123	6,555	28.06.2014	21:59	6,419	3,371	5,160
20	15.07.2013	05:59	9,573	15.07.2013	03:59	8,105	9,552	7,133		18.06.2014	11:59	6,323	6,813	6,869	28.06.2014	23:59	6,168	3,183	3,968
21	15.07.2013	07:59	9,573	15.07.2013	05:59	8,105	9,051	7,133		18.06.2014	13:59	6,511	6,939	7,183	29.06.2014	1:59	5,791	2,870	2,526
22	15.07.2013	09:59	9,573	15.07.2013	07:59	8,105	9,051	7,634		18.06.2014	15:59	6,574	6,939	7,308	29.06.2014	3:59	5,476	2,682	2,025
23	15.07.2013	11:59	10,074	15.07.2013	09:59	9,609	9,051	7,634		18.06.2014	17:59	6,574	7,002	7,308	29.06.2014	5:59	5,288	2,619	1,836
24	15.07.2013	13:59	11,078	15.07.2013	11:59	11,613	9,552	9,138		18.06.2014	19:59	6,574	6,813	7,120	29.06.2014	7:59	5,288	2,682	2,275
25	15.07.2013	15:59	11,579	15.07.2013	13:59	13,116	10,054	9,639		18.06.2014	21:59	6,511	6,562	6,932	29.06.2014	9:59	5,665	3,183	4,470

Рис. 4. Фрагмент таблицы первичных показаний термохронов

Fig. 4. A fragment of the table with primary parameters of temperature loggers

по числу беспозвоночных в почвенных ловушках, проверяемых с 4-часовой периодичностью.

Основную часть информационной системы составляют *вкладки с рассчитанными показателями*, перечисленными в таблице 2. Вычисление этих стандартных величин позволяет проводить статистическое сравнение температурных условий в высотных поясах одного склона, в одноименных поясах разных склонов или гор, в лесных и открытых, природных и нарушенных, горных и равнинных биоценозах, а

также между горными районами в зависимости от их географического положения и климатических особенностей в пределах Мурманской области.

Отдельные электронные таблицы содержат *данные по «пороговым» температурам*: отрицательным, положительным, слабоположительным ($0 \leq T < +5 \text{ }^\circ\text{C}$), эффективным и активным. Указаны сезонные даты наступления и число суток с этими температурами, рассчитаны их суммы (рис. 6).

Рис. 5. Фрагмент таблицы внутрисуточной динамики температуры (ежечасная регистрация)

Fig. 5. A fragment of the table of daily temperature dynamics (hourly registration)

	PLAIN			Khibiny												
Year	2019	2020	2021	17/18	17/18	17/18	17/18	17/18	17/18	17/18	18/19	18/19	18/19	18/19	19/20	19/20
Months / Plots	PC	PC	PC	Vd _{NWB}	Vd _{SEB}	Vd _{NWTI}	Vd _{SETI}	Vd _{GI}	Vd _{Gz}	K _{wS300}	K _{wS350}	K _{wS400}	K _{wB}	K _{wT}	AGI	AGz
VI	241	345	Н/Д	75	99	Н/Д	Н/Д	87	64	200	218	249	223	188	125	105
VII	326	451	389	361	339	320	0	477	462	279	285	292	291	236	269	309
VIII	316	371	Н/Д	327	311	299	0	117	130	302	301	299	299	252	216	237
IX	235	64	187	189	192	159	67	70	74	125	125	109	105	100	61	62
X	125	58	103	63	99	51	106	6	17	48	63	25	22	21	-67	-21
XI	12	-20	Н/Д	2	29	-3	35	-9	0	7	16	1	-4	-6	-150	-63
XII	-42	-52	Н/Д	-6	10	-9	23	-14	-5	-108	-11	-42	-84	-20	-132	-62
I	-68	4	7	-15	0	-17	16	-15	-9	-160	-27	-76	-136	-17	-142	-82
II	-61	0	-10	-28	-10	-30	8	-17	-12	-130	-45	-74	-116	-44	-154	-106
III	-41	0	-10	-48	-15	-46	4	-29	-21	-99	-36	-57	-83	-27	-147	-90
IV	-15	-14	1	-27	-4	-16	4	-30	-20	-7	0	-14	-13	-14	-135	-90
V	61	-14	19	66	90	132	123	-5	-4	79	46	63	74	41	-81	-70
Σ _{Такт} ≥ +10 °С	520	1109	653	552	552	440	Н/Д	513	540	414	418	459	426	216	132	275
Σ _{Тэфф} ≥ +5 °С	599	177	345	403	416	411	224	163	123	476	469	465	460	500	440	368
Σ _{Тотр} < 0 °С	-247	-116	-21	-127	-31	-121	Н/Д	-122	-72	-535	-128	-274	-456	-150	-1011	-585

Рис. 6. Фрагмент таблицы с ежемесячными суммами температуры подстилки

Fig. 6. A fragment of the table with monthly sum of litter temperature

Обсуждение

В отличие от температуры атмосферного воздуха – стандартного показателя, включенного во все региональные и мировые метеорологические базы данных, мониторинг почвенных температур ведется на ограниченном числе метеостанций и научных стационаров, в основном в геокриологической зоне России, где данные регистрации температуры мерзлых почв и грунтов используются для обеспечения безопасности строительных работ и в прогнозных моделях формирования или деградации этих пород в зависимости от климатических изменений [обзор: Мажитова, 2008; Павлов, 2008; Каверин и др., 2014; Каверзнева и др., 2016; Федоров-Давыдов и др., 2018; Светлаков и др., 2021; Щербакова и др., 2022].

В других регионах температура почв является объектом более частных, тематических, но не менее актуальных исследований. По результатам ряда из них в последние годы зарегистрированы температурные базы данных. Учетами почвенных температур сопровождаются наблюдения за состоянием экосистем, нарушенных пожарами и рубками [Казеев и др., 2019, 2020], подверженных загрязнению промышленными выбросами [Кашулина и др., 2020; Ершов и др., 2022]. Важный прикладной характер имеют информационные системы агрометеорологического мониторинга температурного режима естественных и окультуренных почв [Беляев и др., 2017].

Экологический подход с измерением температуры горных почв в зависимости от экспозиции склонов или высотной поясности почвенного покрова реализован в разных горных районах России [Крючков, 1962; Шмакова и др., 2008; Старцев, 2016].

Актуальность изучения температурного режима в заполярных горах объясняется, с одной стороны, повышенным разнообразием горной флоры и фауны, с другой – уязвимостью их экосистем к воздействию антропогенных и природных факторов. Формированию в горах экотонных и азональных сообществ с видами растений и животных, не характерными для предгорных равнин, способствует сочетание специфических природных условий: высотной поясности почвенно-растительного покрова, разной экспозиции склонов, особого горного микроклимата. Для Хибин факт повышенного биологического разнообразия был установлен почти 100 лет назад сотрудниками первой научной горной станции «Тиетта» [Фридолин, 1934] и неоднократно подтвержден последующими исследованиями [Зенкова, 2020]. При-

мером ответной реакции горных экосистем на воздействие глобальных и региональных факторов является высотное продвижение границы леса на фоне повышения среднегодовых температур воздуха, фиксируемое в последние десятилетия от Алтае-Саянской горной провинции на юге Сибири до гор Европейского Северо-Востока России, Скандинавских гор и Хибин [Крючков, 1958а, б; Kullman, 2007; Шиятов, 2009; Моисеев и др., 2010, 2016; Петров и др., 2021; Тютюкова и др., 2021; Каверин, 2022; Grigoriev et al., 2022].

В горах Мурманской области учеты температуры в отдельные годы с разной целью и с использованием различного оборудования проводили геофизики, ботаники, специалисты в области охраны окружающей среды [Крючков, 1962; Рябцева, 1975; Шмакова и др., 2008]. Основными направлениями наших исследований являются: оценка разнообразия и численности биоты (беспозвоночных животных и микроорганизмов) в природных горных почвах с учетом факторов широтной зональности, высотной поясности и экспозиции склонов; мониторинг восстановительных сукцессий почвенного покрова и населяющей его биоты в изменившихся условиях гидро-термического режима и инсоляции на горных вырубках и гарях; анализ сопряженной суточной, ежемесячной и годовой динамики окружающих температур и активности почвенной фауны; определение температурных предпочтений для видов фауны, обитающих на северной периферии ареалов в условиях короткого вегетационного периода и невысокой суммы положительных температур. Таким образом, сформированная информационная система по температуре горных почв Кольской Субарктики является инструментом, необходимым в первую очередь коллективу авторов для проведения комплексных экологических исследований заполярных горных экосистем, и согласно делению почвенных баз данных по их основному назначению [Белоусова, Мешалкина, 2009; Белоусова и др., 2013] относится к типу тематических рабочих баз данных (типу «рабочий стол»).

Обширный объем температурных данных, полученный авторами за десятилетний период, позволил сформировать представление о современной динамике температуры заполярных горных почв и ее влиянии на разнонаправленные тренды высотного распределения почвенной фауны и микробиоты, включая редкие и охраняемые виды и виды с разными термопредпочтениями [Зенкова, 2013а, б; Штабровская, Зенкова, 2017, 2018, 2019б, 2021].

Выявлено, что наиболее таксономически разнообразными и многочисленными сообщества беспозвоночных формируются в средней части горных склонов на высотах 350, 400 (450) м над ур. моря, которые характеризуются лучшим прогревом по сравнению с почвами подножий [Штабровская, 2022]. Несмотря на простую структуру высотной поясности заполярных гор и небольшую протяженность растительных поясов, даже высотная разница в 15–20 метров в пределах одного пояса может сопровождаться различиями температурного режима и приводить к формированию качественно иных фаунистических сообществ: с преобладанием подстилочных сапрофагов, демонстрирующих корреляционную связь с температурными показателями подстилки, или с доминированием аэробиионных насекомых, зависимых от прогрева воздуха.

В высотном ряду горно-растительных поясов петроземы пояса гольцовых каменистых пустынь ожидаемо оказались наиболее холодными по среднегодовым значениям и преобладанию в годовом цикле периода и суммы отрицательных температур. В соответствии с классификацией почв по тепловому режиму [Димо, 1972] на основе таких рассчитанных показателей, как длительность промерзания в годовом цикле, величина среднегодовой температуры (в интервале от 0 до +4 °С) и сумма летних температур (> +500 °С), подтверждена принадлежность этих слаборазвитых почв на предельных высотных отметках Хибин к типу длительно сезонно промерзающих, подтипу холодных почв [Штабровская, Зенкова, 2021; Штабровская, 2022].

Установлено, что в условиях круглосуточно полярного дня, длящегося на широте Мурманской области со второй декады мая по вторую декаду июля, подавляющее число таксонов беспозвоночных (массовых и малочисленных, аэробиионных и подстилочных) проявляют наибольшую активность в послеполуденные и вечерние часы в соответствии с наибольшим прогревом воздуха, поверхности и толщи подстилки (в 13–14 ч. в мае, в 16–18 ч. в июне-июле). В холодные утренние часы с 3(4).00 до 8(9).00 активность животных минимальна [Зенкова, Штабровская, 2022а].

На примере заполярных горных почв, нарушенных разными видами антропогенного воздействия (вырубки, гари, горелые вырубки), подтверждена терморегулирующая функция лесной подстилки в процессах промерзания–оттаивания–прогрева почвенных профилей в годовой динамике; показана важность сохранения подстилки для поддержания гидротермического режима, благоприятного для

восстановления исходного (горно-лесного) комплекса почвенной биоты и поддержания микробиологической активности почв [Зенкова и др., 2020; Зенкова, Штабровская, 2022б; Зенкова и др., 2022; Штабровская, Зенкова, 2022].

Для модельного сосняка на прихлебинской равнине прослежены более ранние сроки прогрева почвенного профиля по сравнению с профилями горных почв, а также более ранний весенний прогрев лесной подстилки до пороговых активных и эффективных температур и более поздние сроки ее осеннего остывания по сравнению с данными 40–50-летней давности [Штабровская, Зенкова, 2019а].

Заключение

По результатам многолетних полевых исследований в горах Мурманской области получен значительный объем температурных данных, сведенных в авторскую информационную систему, не имеющую аналогов для горных районов региона и зарегистрированную в Федеральной службе по интеллектуальной собственности «Роспатент» [Зенкова, Штабровская, 2022в]. Информационная система, ежегодно пополняемая измерениями температуры в мониторинговых и вновь обследуемых горных биоценозах, является ценным инструментом научной аналитической работы, позволяющим выявлять статистически достоверные тренды современной динамики температуры, анализировать ее зависимость от природных (высотная поясность, атмосферные процессы, экспозиция склонов) и антропогенных (пожары, вырубки) факторов и оценивать ее влияние на разнообразие, функциональную активность и распространение биоты в заполярных горах. Сформированная информационная система служит основой «Температурной базы данных горных почв Кольской Субарктики», планируемой к созданию в редакторе MS Access, что позволит автоматизировать работу с блоками температурных, фаунистических, микробиологических и химических почвенных данных.

Литература

- Белоусова Н. И., Мешалкина Ю. Л. Методические аспекты создания почвенно-атрибутивной базы данных // Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. 2009. № 64. С. 23–33.
- Белоусова Н. И., Мешалкина Ю. Л., Васенев И. И. Типы почвенных атрибутивных баз данных // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1214–1221. doi: 10.7868/S0032180X1310002X
- Беляев В. И., Бондарович А. А., Понькина Е. В., Щербинин В. В., Шмидт Г., Мацюра А. В., Кожанов Н. А.,

Рудев Н. В. Температурный режим воздуха и почвы по данным метеорологической и почвенно-гидрологической мониторинговой сети в Кулундинской равнине за вегетационные периоды 2013–2016 гг. // Вестник Алтайского гос. аграрн. ун-та. 2017. № 3(149). С. 30–37. doi: 10.14341/DM10167-7691

Государственный природный заповедник «Пасвик» [Электронный ресурс]. URL: <https://pasvik-reserve.ru/information> (дата обращения: 10.12.2020).

Димо В. Н. Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 360 с.

Евдокимова Г. А., Зенкова И. В., Переверзев В. Н. Биодинамика процессов трансформации органического вещества в почвах Северной Фенноскандии. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. 154 с.

Евдокимова Г. А., Зенкова И. В., Мозгова Н. П., Переверзев В. Н. Взаимодействия почвенных микроорганизмов и беспозвоночных животных при трансформации растительных остатков в почвах Северной Фенноскандии // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1199–1210.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского севера. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 184 с.

Ершов В. В., Исаева Л. Г., Белова Е. А. Температуры воздуха и органогенного горизонта почвы в хвойных лесах Мурманской области на разных стадиях техногенной дигрессии. Авторск. св-во № 2022622567 от 19.10.2022.

Зенкова И. В. Влияние высотной поясности и экспозиции склонов на структуру почвенной фауны в горах заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов. Пуццо: ИФХ и БПП РАН, 2013а. С. 113–115.

Зенкова И. В. Динамика параметров мезофауны в природных подзолах Кольского полуострова // Кольский полуостров на пороге III тысячелетия: проблемы экологии / Сб. научн. тр. Апатиты: КНЦ РАН, 2003. С. 107–118.

Зенкова И. В. К материалам по почвенной фауне Государственного природного заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Экология, эволюция и систематика животных: Сб. научн. тр. РГУ им. С. А. Есенина. Сер. зоол. Т. 3. Рязань: Голос губернии, 2012. С. 313–329.

Зенкова И. В. Летняя динамика температуры в горных почвах заповедника «Пасвик» // Вестн. МГТУ. Тр. Мурманского гос. техн. ун-та. 2013б. Т. 16, № 4. С. 715–724.

Зенкова И. В. Разнообразие почвенной фауны Хибин (итоги 10-летних исследований) // Труды ФНС ГИ КНЦ РАН. 2020. № 17. С. 195–200. doi: 10.31241/FNS.2020.17.036

Зенкова И. В. Структура сообществ беспозвоночных животных в лесных подзолах Кольского полуострова: Дис. ... канд. биол. наук. Апатиты, 2000. 156 с.

Зенкова И. В., Штабровская И. М. Влияние гидротермических условий на подстилочных беспозвоночных вырубках и гарей Хибин // Лесоведение. 2022б. № 4. С. 364–380. doi: 10.31857/S0024114822030123

Зенкова И. В., Пожарская В. В., Похилько А. А. Высотное распределение почвенной фауны Хибин // Почвоведение. 2011. № 9. С. 1083–1093.

Зенкова И. В., Сошина А. С., Корнейкова М. В., Фокина Н. В. Микробиологические показатели почв на вырубках и гарях Хибин // Научные основы устойчивого управления лесами. М.: ЦЭПЛ РАН, 2022. С. 272–274.

Зенкова И. В., Штабровская И. М. Суточная и сезонная динамика температуры и активности фауны в почвенном ярусе заполярных лесов // Почвы – стратегический ресурс России. М.; Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2022а. Ч. 2. С. 62–64.

Зенкова И. В., Штабровская И. М. Температурная база данных горных почв Кольской Субарктики: Авторск. св-во № 2022622566 от 19.10.2022в.

Зенкова И. В., Штабровская И. М., Усова Д. В. Почвенная фауна вырубков и гарей Хибин // Вест. МГТУ. Науки о Земле. 2020. Т. 23, № 2. С. 160–172. doi: 10.21443/1560-9278-2020-23-2160-172

Каверзнева Т. Т., Идрисова Д. И., Скрипник И. Л. Создание единой базы данных для определения температуры воздуха и температуры грунта в климатических условиях вечной мерзлоты // Сервис безопасности в России: опыт, проблемы, перспективы. СПб.: СПб ун-т ГПСМЧС России, 2016. С. 185–187.

Каверин Д. А. Температурные режимы почв Субарктики Европейского Северо-Востока в условиях современных климатических и ландшафтных изменений: Дис. ... докт. геогр. наук. М., 2022. 380 с.

Каверин Д. А., Пастухов А. В., Мажитова Г. Г. Температурный режим тундровых почв и подстилающих многолетнемерзлых пород (Европейский Северо-Восток России) // Криосфера Земли. 2014. Т. 18, № 3. С. 23–32.

Казеев К. Ш., Колесников С. И., Дмитриев П. А. Изменение температуры почвы в модельных опытах с кострами разной интенсивности. Авторск. св-во № 2020622721 от 21.12.2020.

Казеев К. Ш., Солдатов В. П., Колесников С. И., Дмитриев П. А. Экологическое состояние почв среднегорий Адыгеи через 8 лет после сведения леса. Авторск. св-во № 2019622047 от 13.11.2019.

Кашулина Г. М., Литвинова Т. И., Коробейникова Н. М. Сравнительный анализ температуры горизонта О подзола на двух в различной степени деградированных участках техногенно трансформированной экосистемы (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1132–1143. doi: 10.31857/S0032180X20090087

Крючков В. В. Границы древесной растительности как фиксаторы климатических условий // Информ. сборн. О работе геогр. ф-та МГУ по МГГ. 1958б. № 3. 47 с.

Крючков В. В. Некоторые данные о температуре почв в различных растительных сообществах Мурманской области. М.; Л., 1962. 33 с.

Крючков В. В. Факторы, определяющие верхние пределы растительных поясов в Хибинских горах // Ботанический журнал. 1958а. Т. 43, № 6. С. 876–889.

Литвинова Т. И., Кашулина Г. М. Распределение температурных показателей по профилю серо-гумусовой почвы, Зап. Шпицберген // Труды КНЦ РАН. 2021. Т. 12, № 6(9). С. 281–286. doi: 10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.042

Мазыро М. М. Почвы Хибинских тундр. М.: АН СССР, 1936. Ч. 1. 70 с.

Мажитова Г. Г. Температурные режимы почв в зоне несплошной многолетней мерзлоты европейского северо-востока России // Почвоведение. 2008. № 1. С. 54–67.

Миловский А. В., Кононов О. В. Минералогия. М.: МГУ, 1982. 312 с.

Мировая реферативная база почвенных ресурсов – 2014. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт / Под ред. чл.-корр. РАН С. А. Шобы. М.: МГУ, 2018. 216 с.

Моисеев П. А., Галимова А. А., Бубнов М. О., Дэви Н. М., Фомин В. В. Динамика древостоев и их продуктивности на верхнем пределе произрастания в Хибинах на фоне современных изменений климата // Экология. 2019. № 5. С. 341–355. doi: 10.1134/S0367059719050081

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Дэви Н. М. Программа мониторинга экотона верхней границы древесной растительности на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона. Красноярск, 2010. 82 с.

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А. Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2016. 134 с.

Национальный Атлас почв Российской Федерации / Под ред. чл.-корр. РАН С. А. Шобы. М.: Астрель; АСТ, 2011. 632 с. URL: <http://soilatlas.ru> (дата обращения: 15.03.2023).

Павлов А. В. Тренды современных изменений температуры почвы на севере России // Криосфера Земли. 2008. Т. 13, № 3. С. 22–27.

Переверзев В. Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.

Переверзев В. Н. Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2010. № 5. С. 548–557.

Петров И. А., Шушпанов А. С., Голюков А. С. Динамика древесно-кустарниковой растительности в горной лесотундре Восточного Саяна // Экология. 2021. № 5. С. 372–379. doi: 10.31857/S0367059721050127

Репневская М. А. Режим влажности почв в сосновых лесах Кольского полуострова // Лесоведение. 1969. № 3. С. 78–82.

Рябцева К. М. Хибины. М.: Знание, 1975. 63 с.

Светлаков А. А., Козырева Е. А., Сергеев Д. О. Температура пород в современной природно-климатической обстановке степного Прибайкалья (на примере о. Ольхон) // Криосфера Земли. 2021. Т. 25, № 5. С. 13–21. doi: 10.15372/KZ20210502

Светов С. А., Куликов В. С., Слабунов А. И. Геологическое строение территории Зеленого пояса Фенноскандии (российская часть) // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 4. С. 32–40. doi: 10.17076/them1001

Семко А. П. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова. Апатиты: Кольский ф-л АН СССР, 1982. 134 с.

Семко А. П., Сергеев Б. Ф. Температурный режим целинных и окультуренных почв в условиях Крайнего Севера // Биологические процессы и минеральный обмен в почвах Кольского п-ова. Апатиты: Кольский ф-л АН СССР, 1974. С. 3–25.

Смирнов В. И. Курс высшей математики. В 6 т. Т. I. СПб.: БХВ-Петербург, 2008. 624 с.

Старцев В. В. Годовая динамика температур органогенных горизонтов почв Приполярного Урала // Изв. Коми НЦ Уро РАН. 2016. № 2. С. 28–35.

Термохроны: технические характеристики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.elin.ru> (дата обращения: 25.01.2023).

Тютюкова Е. А., Петров И. А., Лоскутов С. Р. Отклик *Betula tortuosa* Ledeb и *Larix sibirica* Ledeb, произрастающих в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау, на изменение климата // Актуальные проблемы и перспективы развития лесопромышленного комплекса. Кострома: Костромской гос. ун-т, 2021. С. 67–69.

Ушакова Г. И. Биогеохимическая миграция элементов и почвообразование в лесах Кольского полуострова. Апатиты: КНЦ РАН, 1997. 150 с.

Федоров-Давыдов Д. Г., Давыдов С. П., Давыдова А. И., Остроумов В. Е., Холодов А. Л., Сорокинов В. А., Шмелев Д. Г. Температурный режим почв Северной Якутии // Криосфера Земли. 2018. Т. 22, № 4. С. 15–24. doi: 10.21782/KZ1560-74962018-4(15-24)

Фридолин В. Ю. Значение элементов рельефа как оазисов-убежищ реликтовой фауны в бассейне Финского залива, Хибинских горах и центральной Карелии // Тр. I Всесоюзн. геогр. съезда. Л., 1934. Вып. 3. С. 294–307.

Хибины: природа и человек / Отв. ред. Е. А. Боровичев, Н. Е. Королева. СПб.: Свое изд-во, 2022. 308 с. doi: 10.37614/978.5.4386.2149.2

Шиятов С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 219 с.

Шмакова Н. Ю., Ушакова Г. И., Костюк В. И. Горно-тундровые сообщества Кольской Субарктики (эколого-физиологический аспект). Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 167 с.

Штабровская И. М., Зенкова И. В. Годовая динамика температуры в почвенном покрове пояса голцовых пустынь Хибин (Мурманская обл.) // Труды КНЦ РАН. Сер. Прикладная экология Севера. 2021. Вып. 9. Т. 12, № 6. С. 264–270. doi: 10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.039

Штабровская И. М., Зенкова И. В. Исследования температуры лесных подзолов Мурманской области: ретроспективный анализ и современные методы // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Сб. VII Всерос. науч. конф. Апатиты: КНЦ РАН, 2019а. С. 200–202.

Штабровская И. М., Зенкова И. В. К исследованию годичной динамики температуры Хибинского горного массива // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2019б. № 16. С. 620–623. doi: 10.31241/FNS.2019.16.127

Штабровская И. М., Зенкова И. В. Летние температуры почвенных профилей на вырубках и гарях

Хибин // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2022. № 19. С. 418–423. doi: 10.31241/FNS.2022.19.076

Штабровская И. М., Зенкова И. В. Сравнительная динамика температуры подстилки в лишайниковой и кустарничковой тундре Хибин // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2017. № 14. С. 461–464.

Штабровская И. М., Зенкова И. В. Сравнительные исследования температуры подстилок на участках горнотундрового пояса Хибин с разной экспозицией // Актуальные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. С. 304–307.

Штабровская И. М. Температурный режим и био-разнообразии заполярных горных систем: ВКР (аспир. дис.). Апатиты: КНЦ РАН, 2022. 139 с.

Щербакова А. А., Пономарева О. В., Щербакова К. О., Овезов Б. А. Создание и визуализация базы данных по результатам мониторинга Надымского геокриологического стационара // Деловой журнал Neftgaz.RU. 2022. № 3(123). С. 90–92.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1961. 200 с.

Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Vyukhin S. O., Balakin D. S., Kukarskikh V. V., Vyukhina A. A., Moiseev P. A., Camarero J. J. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // Forests. 2022. Vol. 13, no. 2. doi: 10.3390/f13020174

Kullman L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for tree line theory and climate change ecology // J. Ecol. 2007. Vol. 95. P. 41–52. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01190.x

Zenkova I. V. Diversity of earthworms and ecology of the dominating species *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 in the northern taiga Podzols of the Murmansk Region (Oligochaeta, Lumbricidae) // Zool. Middle East. Suppl. 2010. Vol. 2. P. 141–150. doi: 10.1080/09397140.2010.10638467

References

Belousova N. I., Meshalkina Yu. L. Methodological aspects of creating a soil attribute database. *Byull. Pochven. In-ta im. V. V. Dokuchaeva = Dokuchaev Soil Bulletin*. 2009;64:23–33. (In Russ.)

Belousova N. I., Meshalkina Yu. L., Vasenev I. I. Types of soil attribute databases. *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2013;10:1214–1221. doi: 10.7868/S0032180X1310002X (In Russ.)

Belyaev V. I., Bondarovich A. A., Pon'kina E. V., Shcherbinin V. V., Shmidt G., Matsyura A. V., Kozhanov N. A., Rudev N. V. Temperature regime of air and soil according to the meteorological and soil-hydrological monitoring network on the Kulunda Plain during the growing seasons of 2013–2016. *Vest. Altaiskogo gos. agrarnogo un-ta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2017;3(149):30–37. (In Russ.)

Borovichev E. A., Koroleva N. E. (eds.). The Khibiny: nature and man. St. Petersburg; 2022. 308 p. doi: 10.37614/978.5.4386.2149.2 (In Russ.)

Dimo V. N. The thermal regime of soils in the USSR. Moscow: Kolos; 1972. 360 p. (In Russ.)

Ershov V. V., Isaeva L. G., Belova E. A. Temperatures of air and organogenic soil horizon in coniferous forests of the Murmansk Region at different stages of technogenic digression. Author's certificate No. 2022622567 dated 19.10.2022. (In Russ.)

Evdokimova G. A., Mozgova N. P. Microorganisms of tundra and forest podzols of the Kola North. Apatity: KSC RAS; 2001. 184 p. (In Russ.)

Evdokimova G. A., Zenkova I. V., Mozgova N. P., Pereverzev V. N. Interactions of soil microorganisms and invertebrates during plant residues transformation in the soils of Northern Fennoscandia. *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2004;10:1199–1210. (In Russ.)

Evdokimova G. A., Zenkova I. V., Pereverzev V. N. Biodynamics of organic matter transformation processes in the soils of Northern Fennoscandia. Apatity: KSC RAS; 2002. 154 p. (In Russ.)

Fedorov-Davydov D. G., Davydov S. P., Davydova A. I., Ostroumov V. E., Kholodov A. L., Sorokovikov V. A., Shmelev D. G. Temperature regime of soils in Northern Yakutia. *Kriosfera Zemli = Earth's Cryosphere*. 2018;22(4):15–24. doi: 10.21782/KZ1560-7496-2018-4(15-24) (In Russ.)

Fridolin V. Yu. Significance of relief elements as oases-refuge of relict fauna in the basin of the Gulf of Finland, the Khibiny mountains and central Karelia. *Proceed. I All-Union Geographical Congress. Leningrad; 1934. Vol. 3. P. 294–307.* (In Russ.)

Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Vyukhin S. O., Balakin D. S., Kukarskikh V. V., Vyukhina A. A., Moiseev P. A., Camarero J. J. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions. *Forests*. 2022;13(2). doi: 10.3390/f13020174

Kashulina G. M., Litvinova T. I., Korobeinikova N. M. Comparative analysis of the temperature of the O horizon of podzol in two differently degraded areas of a technogenically transformed ecosystem (Kola Peninsula). *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2020;9:1132–1143. doi: 10.31857/S0032180X20090087 (In Russ.)

Kaverin D. A. Temperature regimes of soils in the Subarctic of the European North-East under the conditions of modern climatic and landscape changes: DSc. (Dr. of Geogr.) thesis. Moscow; 2022. 380 p. (In Russ.)

Kaverin D. A., Pastukhov A. V., Mazhitova G. G. Temperature regime of tundra soils and underlying permafrost (European North-East of Russia). *Kriosfera Zemli = Earth's Cryosphere*. 2014;18(3):23–32. (In Russ.)

Kaverzneva T. T., Idrisova D. I., Skripnik I. L. Creation of a unified database for determining the air temperature and soil temperature in the climatic conditions of the eternal safety of permafrost. *Servis bezopasnosti v Rossii: opyt, problemy, perspektivy: Mat-ly vser. nauch.-pr. konf. = Security service in Russia: Experience, problems, and prospects: Proceed. All-Russ. scientific practical conf.* St. Petersburg; 2016. P. 185–187. (In Russ.)

Kazeev K. Sh., Kolesnikov S. I., Dmitriev P. A. Soil temperature change in model experiments with fires of different intensity. Author's certificate No. 2020622721 dated 21.12.2020. (In Russ.)

Kazeev K. Sh., Soldatov V. P., Kolesnikov S. I., Dmitriev P. A. The ecological state of the soils of the middle mountains of Adygea 8 years after the deforestation.

Author's certificate No. 2019622047 dated 13.11.2019. (In Russ.)

Kryuchkov V. V. Factors determining the upper limits of vegetation belts in the Khibiny mountains. *Bot. Zhurnal*. 1958;43(6):876–889. (In Russ.)

Kryuchkov V. V. Some data on soil temperature in various plant communities of the Murmansk Region. Moscow-Leningrad; 1962. 33 p. (In Russ.)

Kullman L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *J. Ecol.* 2007;95:41–52. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01190.x

Litvinova T. I., Kashulina G. M. Distribution of temperature indicators along the profile of gray-humus soil, the island of Western Spitsbergen. *Trudy KNTs RAN = Transactions Kola Science Centre*. 2021;12(6-9):281–286. doi: 10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.042 (In Russ.)

Mazhitova G. G. Temperature regimes of soils in the zone of discontinuous permafrost in the European North-East of Russia. *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2008;1:54–67. (In Russ.)

Mazyro M. M. Soils of the Khibiny tundra. Moscow: AN SSSR; 1936. Pt. 1. 70 p. (In Russ.)

Milovsky A. V., Kononov O. V. Mineralogy. Moscow: MGU; 1982. 312 p. (In Russ.)

Moiseev P. A., Galimova A. A., Bubnov M. O., Devi N. M., Fomin V. V. Dynamics of forest stands and their productivity at the upper limit of growth in the Khibiny against the background of modern climate change. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2019;5:341–355. doi: 10.1134/S0367059719050081 (In Russ.)

Moiseev P. A., Shiyatov S. G., Grigoriev A. A. Climatogenic dynamics of woody vegetation at the upper limit of its distribution on the Bolshoy Taganay Ridge over the last century. Ekaterinburg: IERiZh UrO RAN; 2016. 134 p. (In Russ.)

Pasvik Nature Reserve. URL: <https://pasvik-reserve.ru/information> (accessed: 10.12.2020).

Pavlov A. V. Trends in modern changes in soil temperature in the north of Russia. *Kriosfera Zemli = Earth's Cryosphere*. 2008;13(3):22–27. (In Russ.)

Petrov I. A., Shushpanov A. S., Golyukov A. S. Dynamics of tree and shrub vegetation in the mountain forest-tundra of the Eastern Sayan. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2021;5:372–379. doi: 10.31857/S0367059721050127 (In Russ.)

Pereverzev V. N. Genetic features of soils in natural belts of the Khibiny Mountains (Kola Peninsula). *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2010;5:548–557. (In Russ.)

Pereverzev V. N. Forest soils of the Kola Peninsula. Moscow: Nauka; 2004. 232 p. (In Russ.)

Repnevskaya M. A. Soil moisture regime in pine forests of the Kola Peninsula. *Lesovedenie = Forest Science*. 1969;3:78–82. (In Russ.)

Ryabtseva K. M. The Khibiny. Moscow: Znanie, 1975. 63 p. (In Russ.)

Shcherbakova A. A., Ponomareva O. V., Shcherbakova K. O., Ovezov B. A. Creation and visualization of a database based on the monitoring results of the Nadym geocryological station. *Delovoi zhurnal Neftegaz.RU = Business Magazine 'Neftegaz.RU'*. 2022;3(123):90–92. (In Russ.)

Shiyatov S. G. Dynamics of tree and shrub vegetation in the mountains of the Polar Urals under the influence of current climate changes. Ekaterinburg: Ural Branch of RAS; 2009. 219 p. (In Russ.)

Shmakova N. Yu., Ushakova G. I., Kostyuk V. I. Mountain-tundra communities of the Kola Subarctic (ecological and physiological aspect). Apatity: KSC RAS; 2008. 167 p. (In Russ.)

Shoba S. A. (ed.). National Atlas of Soils of the Russian Federation. Moscow: Astrel', AST; 2011. 632 p. URL: <http://soilatlas.ru> (accessed: 15.03.2023). (In Russ.)

Shoba S. A. (ed.). World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Moscow: MGU; 2018. 216 p.

Shtabrovskaya I. M. Temperature regime and biodiversity of polar mountain systems: Graduation thesis. Apatity: KSC RAS; 2022. 139 p. (In Russ.)

Shtabrovskaya I. M., Zenkova I. V. Annual temperature dynamics in the soil cover of the Khibiny bald desert belt (Murmansk Region). *Trudy KNC RAN. Ser. Prikladnaya ekologiya Severa = Transactions Kola Science Centre RAS. Applied Ecology of the North*. Iss. 9. 2021;12(6):264–270. doi: 10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.039 (In Russ.)

Shtabrovskaya I. M., Zenkova I. V. On the study of the annual temperature dynamics of the Khibiny mountain range. *Trudy Fersmanovskoi nauchnoi sessii GI KNTs RAN = Proceedings of the Fersman Scientific Session IG KSC RAS*. 2019;16:620–623. doi: 10.31241/FNS.2019.16.127 (In Russ.)

Shtabrovskaya I. M., Zenkova I. V. Summer temperatures of soil profiles in clearings and burnt areas of the Khibiny. *Trudy Fersmanovskoi nauchnoi sessii GI KNTs RAN = Proceedings of the Fersman Scientific Session IG KSC RAS*. 2022;19:418–423. doi: 10.31241/FNS.2022.19.076 (In Russ.)

Semko A. P. Hydrothermal regime of soils in the forest zone of the Kola Peninsula. Apatity: Kola Br. AS USSR; 1982. 134 p. (In Russ.)

Semko A. P., Sergeev B. F. Temperature regime of virgin and cultivated soils in the conditions of the Far North. *Biologicheskie protsessy i mineral'nyi obmen v pochvakh Kol'skogo p-ova = Biological processes and mineral metabolism in soils of the Kola Peninsula*. Apatity: Kola Br. AS USSR; 1974. P. 3–25. (In Russ.)

Smirnov V. I. A course of higher mathematics. Vol. I. St. Petersburg; 2008. 624 p. (In Russ.)

Startsev V. V., Zhangurov E. V., Dymov A. A. Annual temperature dynamics of organic soil horizons in the Subpolar Urals. *Izv. Komi NTs Uro RAN = Proceedings Komi SC UrB RAS*. 2017;2:28–35. (In Russ.)

Svetlakov A. A., Kozyreva E. A., Sergeev D. O. Temperature of rocks in the current natural and climatic conditions of the steppe in the Baikal region (on the example of Olkhon Island). *Kriosfera Zemli = Earth's Cryosphere*. 2021;25(5):13–21. doi: 10.15372/KZ20210502 (In Russ.)

Svetov S. A., Kulikov V. S., Slabunov A. I. Geological structure of the territory of the Green Belt of Fennoscandia (Russian part). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of KarRC RAS*. 2019;4:32–40. doi: 10.17076/them1001 (In Russ.)

Thermochrons: technical characteristics. URL: <http://www.elin.ru> (accessed: 25.01.2023). (In Russ.)

Tyutkova E. A., Petrov I. A., Loskutov S. R. Response of *Betula tortuosa* Ledeb and *Larix sibirica* Ledeb growing in the ecotone of the alpine forest-tundra of the Kuznetsk Alatau to climate change. *Aktual'nye problemy i perspektivy razvitiya lesopromyshlennogo kompleksa: Mat-ly IV Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. = Current problems and prospects for developing of the timber industry complex: Proceedings IV Int. scientific practical conf.* Kostroma: KGU; 2021. P. 67–69. (In Russ.)

Ushakova G. I. Biogeochemical migration of elements and soil formation in the forests of the Kola Peninsula. Apatity: KSC RAS; 1997. 150 p. (In Russ.)

Yakovlev B. A. Climate of the Murmansk Region. Murmansk: Murm. kn. izd-vo; 1961. 200 p. (In Russ.)

Zenkova I. V. Diversity of earthworms and ecology of the dominating species *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 in the northern taiga Podzols of the Murmansk Region (Oligochaeta, Lumbricidae). *Zool. Middle East. Suppl.* 2010;2:141–150. doi: 10.1080/09397140.2010.10638467

Zenkova I. V. Diversity of the soil fauna of the Khibiny (results of the 10-year research). *Trudy Fersmanovskoi nauchnoi sessii GI KNTs RAN = Proceedings of the Fersman Scientific Session IG KSC RAS.* 2020;17:195–200. doi: 10.31241/FNS.2020.17.036 (In Russ.)

Zenkova I. V. Dynamics of mesofauna parameters in natural podzols of the Kola Peninsula. *Kola Peninsula on the threshold of the III millennium: Problems of ecology.* Apatity: KSC RAS; 2003. P. 107–118. (In Russ.)

Zenkova I. V. Impact of altitudinal zonality and exposure of slopes on the structure of soil fauna in the mountains of the Pasvik Nature Reserve (Murmansk Region). *Raznoobrazie lesnykh pochv i bioraznoobrazie lesov: Mater-ly V Vseros. nauch. konf. po lesnomu pochvovedeniyu = Forest soil diversity and forest biodiversity: Proceedings V All-Russ. scientific conf. on forest soil science.* Pushchino: IFKh i BPP RAN; 2013a. P. 113–115. (In Russ.)

Zenkova I. V. On the description of the summer dynamics of litter temperature in the mountains of the Khibiny massif (Murmansk Region). *Fundamental'nye i prikladnye voprosy lesnogo pochvovedeniya: Mater-ly VI Vseros. nauch. konf. po lesnomu pochvovedeniyu = Fundamental and applied issues of forest soil science: Proceedings VI All-Russ. scientific conf. on forest soil science.* Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN; 2015. P. 85–87. (In Russ.)

Zenkova I. V. Summer temperature dynamics in the mountain soils of the Pasvik Nature Reserve. *Vest. MGTU. Tr. Murmanskogo gos. tekhn. un-ta = Proceedings Murmansk State Tech. University.* 2013;16(4): 715–724. (In Russ.)

Zenkova I. V. The structure of invertebrate animal communities in forest podzols of the Kola Peninsula: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Apatity; 2000. 156 p. (In Russ.)

Zenkova I. V. To materials on the soil fauna of the Pasvik State Nature Reserve (Murmansk Region). *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh = Ecology, evolution, and taxonomy of animals: Proceeding Esenin RSU. Zool. Series.* Vol. 3. Ryazan': Golos gubernii; 2012. P. 313–329. (In Russ.)

Zenkova I. V., Pozharskaya V. V., Pokhilko A. A. Materials on the soil fauna of the Khibiny mountainrange on the example of the Mount Vudayvchorr. *Vest. MGTU. Tr. Murmanskogo gos. tekhn. un-ta = Proceedings Murmansk State Tech. University.* 2009;12(3):516–524. (In Russ.)

Zenkova I. V., Shtabrovskaya I. M. Temperature database of mountain soils of the Kola Subarctic. Author's certificate No. 2022622566 dated 19.10.2022. (In Russ.)

Zenkova I. V., Pozharskaya V. V., Pokhilko A. A. Altitudinal distribution of the Khibiny soil fauna. *Pochvovedenie = Euras. Soil Sci.* 2011;9:1083–1093. (In Russ.)

Zenkova I. V., Shtabrovskaya I. M. Diurnal and seasonal dynamics of temperature and fauna activity in the soil layer of polar forests. *Pochvy – strategicheskii resurs Rossii: Sb. VIII s"ezda Ob-va pochvovedov im. V. V. Dokuchaeva = Soils – a strategic resource of Russia: Proceedings VIII Congress of the Dokuchaev Soil Science Society.* Moscow-Syktyvkar: IB FIC Komi NTs UrO RAN; 2022. Pt. 2. P. 62–64. (In Russ.)

Zenkova I. V., Shtabrovskaya I. M. Influence of hydrothermal conditions on litter invertebrate clearings and burnt areas of the Khibiny. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science.* 2022;4:364–380. doi: 10.31857/S0024114822030123 (In Russ.)

Zenkova I. V., Soshina A. S., Korneikova M. V., Fokina N. V. Microbiological indicators of soils in clearings and burnt areas of the Khibiny. *Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniya lesami: Mater. Vseros. nauch. konf. = Scientific foundations for sustainable forest management: Proceedings All-Russ. scientific conf.* Moscow: TsEPL RAN; 2022. P. 272–274. (In Russ.)

Zenkova I. V., Shtabrovskaya I. M., Usova D. V. Soil fauna of clearings and burnt areas of the Khibiny. *Vest. MGTU. Nauki o Zemle = Proceedings Murmansk State Tech. University. Earth Sciences.* 2020;23(2):160–172. doi: 10.21443/1560-9278-2020-23-2-160-172 (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 17.03.2023; принята к публикации / accepted: 14.07.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Штабровская Ирина Михайловна

инженер Лаборатории наземных экосистем

e-mail: ishtabrovskaya@mail.ru

Зенкова Ирина Викторовна

канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник
Лаборатории наземных экосистем

e-mail: zenkova.home@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Shtabrovskaya, Irina

Engineer

Zenkova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher

ИССЛЕДОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЧВ КАРЕЛИИ ПОД РУКОВОДСТВОМ РОЗАЛИИ МИХАЙЛОВНЫ МОРОЗОВОЙ (к 95-летию со дня рождения)

Одним из основоположников научной школы лесного почвоведения в Карелии является Розалия Михайловна Морозова. Ее жизнь – это яркий пример научного поиска, организации научных работ для становления и развития почвенного направления исследований.

Р. М. Морозова родилась 3 сентября 1928 года в г. Тейково Ивановской области в семье рабочих. После Великой Отечественной войны, окончив школу в 1946 году, она поступила в Ленинградский государственный университет на геолого-почвенный факультет. Во время учебы Розалия Михайловна проявляла большой интерес к почвенно-географическим исследованиям и занималась ими столь успешно, что на старших курсах была докучаевским стипендиатом.

Окончив в 1951 году университет с присвоением квалификации почвовед (биолога), Р. М. Морозова была направлена на работу во 2-ю Прикаспийскую экспедицию «Агроресо-проекта». Полученный в университете теоретический багаж знаний и большая практика экспедиционных работ в этот период помогли ей сформировать общее представление о генезисе и особенностях почв и почвенного покрова разных природных зон. В 1953 г. она перешла на работу в Сегежскую экспедицию в Карелии, в составе которой выполняла инженерно-геологические работы, связанные со строительством трасс автодорог, промышленными площадками и площадками жилстроительства, пополняя свои знания в области инженерно-экологических изысканий.

Розалия Михайловна всегда отличалась активной жизненной позицией. В годы войны,



в 1943 году, она вступила в члены ВЛКСМ, а в апреле 1953-го стала членом КПСС.

Поработав в составе экспедиций, целью которых было решение инженерно-геологических задач, в 1954 году Розалия Михайловна вернулась к научным исследованиям и поступила в аспирантуру Карело-Финского филиала Академии наук СССР по специальности «Почвоведение». Ее научным руководителем стала известный почвовед-географ, кандидат

геолого-минералогических наук А. В. Барановская. Диссертационная работа Р. М. Морозовой в основном посвящалась особенностям гумусовых кислот, а также их соотношению в различных почвах Карелии. В эти годы учеба в аспирантуре и знакомство с особенностями генезиса почв в экспедициях по территории Карелии заложили основу всей дальнейшей научной деятельности Розалии Михайловны.

В 1957 году, после окончания аспирантуры, ее зачислили младшим научным сотрудником в сектор лесоводства Института леса КФ АН СССР. Первый этап работы был связан с изучением органического вещества различных типов почв Карелии. Такая тематика требовала от исследователя широкого научного кругозора, серьезной подготовки в области химических и особенно биохимических методов изучения почв. Результатом комплексных исследований явилась публикация серии статей, посвященных отдельным вопросам гумусообразования. Первой печатной работой Розалии Михайловны в этой серии была статья в «Трудах Карельского филиала АН СССР» – «К характеристике состава органического вещества почв южной Карелии» (1957 г.), а далее материалы были обобщены и представлены в 1959 г. в качестве кандидатской диссертации на тему «Состав органического вещества почв Карелии и его изменение под влиянием окультуривания».

Успешная защита кандидатской диссертации в Ленинградском государственном университете еще раз стала подтверждением правильно выбранного ею пути – в мае 1960 года Розалии Михайловне была присуждена ученая степень кандидата биологических наук.

Активного и целеустремленного молодого ученого оценило руководство Института леса, и в 1962 году решением Президиума Карельского филиала АН СССР Р. М. Морозову назначили исполняющей обязанности заведующей лабораторией лесного почвоведения и микробиологии Института леса, а уже в мае 1963 года она по конкурсу была избрана на должность заведующей этой же лаборатории, где и проработала в этой должности до 1989 г. Далее она перешла на должность старшего научного сотрудника и в таком статусе плодотворно трудилась вплоть до выхода на пенсию.

Розалия Михайловна прекрасно сочетала в своей научной работе знания почвовед-географа и химика-аналитика. На протяжении ряда лет она являлась ведущим специалистом в области почвоведения, возглавляла научные исследования по лесному почвоведению по тематике Института леса, успешно вела самостоятельные разделы комплексных тем: «Влияние сплошных концентрированных рубок леса на почвообразовательный процесс» и «Влияние рубок ухода в хвойно-лиственных молодняках





на плодородие почв». Этот цикл работ был направлен на изучение влияния состава растительности на процессы почвообразования, что в конечном итоге дало представление о характере биологического круговорота веществ в почвах Карелии, позволило выявить его основные характерные черты и возможность влияния на него путем различных лесотехнических и мелиоративных мероприятий. В 1969–1971 гг. она руководила темой по изучению генезиса подзолистых песчаных почв, уделяя внимание исследованию процессов почвообразования в лесных почвах и биологическому круговороту веществ в лесных биогеоценозах.

Совместно с коллегами из Института леса Розалия Михайловна проводила модельные опыты по исследованию биологического круговорота азота и зольных элементов, также круг ее интересов касался и одного из актуальных для Карелии вопросов – изучения влияния хозяйственной деятельности на лесные почвы. Ею с коллегами были составлены почвенные карты и подготовлен ряд практических рекомендаций по применению минеральных удобрений (1975, 1981, 1984 гг.) и освоению лесных земель под сады и огороды (1984, 1991 гг.). Розалии Михайловне принадлежит разработка первых этапов диагностики и классификации почв Карелии.

Результаты научных исследований Р. М. Морозова неоднократно представляла на все-

союзных конференциях и съездах почвоведов и биологов, использовала полученные материалы для составления практических рекомендаций производству по повышению плодородия лесных земель. Ею опубликовано более 150 научных работ, в том числе 8 самостоятельных и коллективных монографий, среди которых «Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии» (1973 г.), «Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера» (1977 г.) и «Лесные почвы Карелии» (1991 г.) являются настольными книгами не только почвоведов, но также и лесоводов, экологов, биологов. Ее совместная с Н. Г. Федорец монография «Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии» (1992 г.) стала основой для формирования общетеоретических представлений о функционировании ненарушенных, а также подверженных антропогенному воздействию лесных экосистем.

Розалию Михайловну всегда отличало понимание необходимости совместных усилий в деятельности почвоведов России, поэтому с 1956 года она являлась председателем Совета Петрозаводского отделения Всесоюзного общества почвоведов, а позже и почетным членом этого общества. Розалия Михайловна была неравнодушной и к тому, как живут сотрудники лаборатории и института в целом, чем им необходимо помочь. С 1959 года она являлась заместителем парторга Института леса Карельского

филиала АН СССР, в течение ряда лет избиралась членом комитета профсоюзов, являлась председателем объединенного комитета профсоюза Карельского филиала АН СССР и внештатным инструктором Петрозаводского городского комитета народного контроля.

За многолетнюю добросовестную работу в области исследования почв Карелии Р. М. Морозова награждена юбилейной медалью «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина», за заслуги в научной и общественной работе и в связи с 250-летием Академии наук СССР – Почетной грамотой Президиума Верховного Совета Карельской АССР, а также Почетной грамотой Совета министров

КАССР и Почетной грамотой Министерства просвещения и Обкома профсоюза работников просвещения, высшей школы и научных учреждений Карельской АССР.

За профессионализм, лидерские качества и хорошую организацию труда Розалию Михайловну любили и уважали коллеги. В память о ней в 2023 году в КарНЦ РАН прошла научная конференция по лесному почвоведению, посвященная ее работам.

*О. Н. Бахмет, М. В. Медведева,
А. К. Сараева, Г. В. Ахметова,
А. Н. Солодовников, Е. В. Мошкина,
Ю. Н. Ткаченко*

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:

УДК 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 клейках (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. 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 картой более мелкого масштаба, 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 желательным 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 желательным указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при его 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 °С) 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).

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

No. 3, 2024

“ECOLOGICAL STUDIES” Series

TABLE OF CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES

E. G. Lapteva, S. S. Trofimova, N. E. Zaretskaya, E. L. Lychagina. HOLOCENE PALAEOENVIRONMENTAL DYNAMICS OF THE UPPER KAMA REGION (PEAT BOGS CASE STUDY)	5
A. P. Bogdanov, S. V. Tretyakov, S. V. Koptev, S. V. Yaroslavtsev, A. V. Davydov. PATTERNS IN THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF OLD-GROWTH LARCH-PINE STANDS: RESULTS OF STATIONARY RESEARCH IN THE ARKHANGELSK REGION	20
L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov, T. D. Tatarinova, A. G. Ponomarev, I. V. Vasilyeva. DYNAMICS OF THE FATTY ACID COMPOSITION OF NEUTRAL LIPIDS IN SILVER BIRCH BUDS DURING THE WINTER-SPRING PERIOD IN KARELIA AND YAKUTIA	30
O. L. Tsandekova, N. A. Makeeva. ASSESSMENT OF THE BIOLOGICAL ACTIVITY OF SOIL IN MEADOW PLANT COMMUNITIES COMPRISING ASH-LEAF MAPLE	41
S. V. Zagirova, R. V. Kudryavtsev, M. N. Miglovets. BIOGENIC CO ₂ FLUXES IN A MID-BOREAL COWBERRY-LICHEN PINE FOREST IN THE EUROPEAN NORTHEAST OF RUSSIA	51
M. D. Koshunyaev, G. S. Potapov, Yu. S. Kolosova. PHENOLOGY OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA: APIDAE) IN THE NORTH OF THE ARKHANGELSK REGION	62
A. Yu. Kretova, N. V. Lapshin. MICROSATELLITE LOCI FOR DETECTING EXTRAPAIR OFFSPRING IN WOOD WABLER (<i>PHYLLOSCOPUS SIBILATRIX</i> , AVES) NESTS IN THE NORTHEAST OF THE SPECIES RANGE	69
F. V. Fyodorov. MAPPING BEAVER INFRASTRUCTURE IN THE KARELIAN PART OF VODLOZERSKY NATIONAL PARK USING AERIAL PHOTOGRAPHS	75
M. V. Burmagin, N. Yu. Matveev. QUALITATIVE AND QUANTITATIVE COMPOSITION OF ZOOBENTHOS IN THE LOWER REACHES OF THE NORTHERN DVINA RIVER IN 2023	86
O. V. Mamontova, Ya. A. Kuchko, E. N. Rasputina. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF RAINBOW TROUT RAISED IN WATERBODIES OF TWO DIFFERENT TYPES IN THE REPUBLIC OF KARELIA	97
I. M. Shtabrovskaya, I. V. Zenkova. TEMPERATURE DATA IN ECOLOGICAL MONITORING OF THE KOLA SUBARCTIC MOUNTAIN SOILS	105

DATES AND ANNIVERSARIES

O. N. Bakhmet, M. V. Medvedeva, A. K. Saraeva, G. V. Akhmetova, A. N. Solodovnikov, E. V. Moshkina, Yu. N. Tkachenko. Studies of Karelian forest soils under the leadership of Rozalia M. Morozova (commemorating 95th birth anniversary)	121
---	-----

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	125
------------------------------------	-----

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 3, 2024

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 коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюркланд

Подписано в печать 23.05.2024. Дата выхода 31.05.2024. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 14,2. Усл. печ. л. 15,3.
Тираж 100 экз. Заказ 809. 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
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50