

Карельский научный центр  
Российской академии наук

# **ТРУДЫ**

## **КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

№ 12, 2016

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск  
2016

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; Т. ВИХАВАЙНЕН, доктор истории, проф.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; С. П. ГРИППА, к. г. н., доцент; Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ (зам. главного редактора), д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; И. И. МУЛЛОНЕН, д. фил. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. ОКРЕПИЛОВ, академик РАН, д. э. н.; О. Н. ПУГАЧЕВ, член-корр. РАН, д. б. н.; Ю. В. САВЕЛЬЕВ, д. э. н.; Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Editor-in-Chief  
A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; S. P. GRIPPA, PhD (Geog.), Assistant Prof.; A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; A. M. KRYSHEN' (Deputy Editor-in-Chief), DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; I. I. MULLONEN, DSc (Philol.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. OKREPILOV, RAS Academician, DSc (Econ.); O. N. PUGACHYOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); Yu. V. SAVELIEV, DSc (Econ.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); T. VIHAVAINEN, PhD (Hist.), Prof.; A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; А. Е. ВЕСЕЛОВ, д. б. н., проф.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; С. Р. ЗНАМЕНСКИЙ (отв. секретарь), к. б. н.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; П. А. ЛОЗОВИК, д. х. н., доцент; А. М. МАКАРОВ, д. б. н., проф.; В. А. МАСЛОБОВЕВ, д. т. н., проф.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н., проф.; **Н. Г. ФЕДОРЕЦ**, д. с.-х. н., проф.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

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

ISSN 1997-3217 (печатная версия)  
ISSN 2312-4504 (онлайн-версия)

Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11  
тел. (8142)762018; факс (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>

© Карельский научный центр РАН, 2016  
© Институт биологии Карельского  
научного центра РАН, 2016  
© Институт водных проблем Севера  
Карельского научного центра РАН, 2016  
© Институт леса Карельского научного  
центра РАН, 2016

УДК 630\*184.4+551.510.42 (470.21)

## ИЗМЕНЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ ЛЕСНОГО ПОКРОВА МАКРОСКЛОНОВ К ОЗЕРУ ИМАНДРА В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

**Т. В. Черненькова<sup>1</sup>, Н. Е. Королева<sup>2</sup>, Е. А. Боровичев<sup>3,4</sup>,  
А. В. Мелехин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*

<sup>2</sup> *Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина  
Кольского научного центра РАН*

<sup>3</sup> *Институт проблем промышленной экологии Севера  
Кольского научного центра РАН*

<sup>4</sup> *Институт леса Карельского научного центра РАН*

Исследованы северотаежные леса и березовые кривоlessья на макросклонах гор Мончетундра и Хибины к озеру Имандра, на градиенте аэротехногенного загрязнения в результате выбросов металлургического предприятия, в трех зонах – импактной, буферной и фоновой. По эколого-фитоценотической классификации на базе 166 геоботанических описаний выделено 15 групп ассоциаций. Приведена их характеристика, а также оценка занимаемой площади и доли в растительном покрове, полученная с использованием данных дистанционного зондирования. В группах ассоциаций определена активность видов по Л. И. Малышеву (1973) и проведен кластерный анализ с использованием критерия Евклидова расстояния для оценки степени их сходства. Для оценки изменений фиторазнообразия использовали среднее число видов на единицу площади (400 м<sup>2</sup>), индекс Сьеренсена, как меру среднего сходства сообществ, индекс Уиттекера, как меру флористической неоднородности сообществ, а также индекс Шеннона. Выявлены особенности изменения видового и типологического разнообразия растительности на техногенном градиенте с учетом высотной поясности. Изменение состава древесного полога, сопровождающееся гибелью хвойных деревьев и заменой их на мелколиственные породы, приводит к более значительному преобразованию структуры лесных сообществ нижних и средних частей склонов по сравнению с березовыми кривоlessьями на верхних отметках. С другой стороны, изменение состава напочвенного покрова по направлению к источнику загрязнения в березовых кривоlessьях происходит более динамично, чем в хвойных лесах. При этом наибольшие преобразования разнообразия и обилия видов в первую очередь касаются мохово-лишайникового покрова. Увеличение в лесах буферной зоны видового разнообразия, главным образом сосудистых растений, происходит за счет появления нехарактерных для зональных сообществ синантропных и заносных видов и является приспособительной реакцией нарушенных экосистем. Смена зеленомошной синузии на печеночниковую и полиевую в моховом покрове, а кустисто-лишайниковую на корково-лишайниковую в лишайниковом покрове также является проявлением механизмов адаптации к техногенной нагрузке на внутриценоцическом уровне. По направлению к источнику загрязнения отмечено увеличение типологического разнообразия в поясе лесов, с выраженным пиком в буферной зоне, а также смещение вниз по склону гра-

ниц поясов лесов и криволесий, что является реакцией надценотического уровня на нарушение природной среды. Смещение границ поясов иллюстрировано фрагментами карты растительности.

**Ключевые слова:** лесные сообщества; еловые леса и березовые криволесья; градиент загрязнения; Мурманская область; видовое разнообразие.

**T. V. Chernen'kova, N. E. Koroleva, E. A. Borovichev, A. V. Melekhin.  
CHANGE OF THE FOREST COVER ON THE SLOPES ORIENTED TOWARDS  
LAKE IMANDRA LAKE UNDER INDUSTRIAL POLLUTION**

Northern taiga and mountain birch forests were investigated on the slopes of Monche tundra and Khibiny Mountains (Murmansk Region, Russia) oriented towards Lake Imandra under long-term air-borne pollution from the metal processing industry. The subject of the study was the species composition and typological diversity of vegetation along the pollution gradient at different altitudes above sea level. Three zones were distinguished – impact zone, buffer zone, and unpolluted zone as the control, 166 relevés were included in the classification that resulted in 15 groups of associations. The groups of associations were characterized; the area occupied and the proportion in the plant cover were given based on remote sensing data. Changes in plant diversity along the pollution gradient were assessed using the average number of species per 400 m<sup>2</sup>, Sørensen index, Whittaker index, as well as Shannon index. The activity of species (*sensu* Malyshev) was determined in groups of associations, and cluster analysis (with Euclidean distance) was undertaken to assess the similarity between the groups of associations. In the tree layer, conifers were replaced with small-leaved species, and the structure of mountain taiga on the lower and middle parts of the slopes was significantly transformed compared to mountain birch forest. On the other hand, the composition of the field layer changed towards the pollution source in the mountain birch forest more essentially than in mountain taiga. The most essential were changes of the diversity and abundance of mosses and lichens in the ground layer. The species diversity (mainly of vascular plants) increased in the buffer zone of mountain taiga due to the advance of adventitious species atypical of the zonal communities. This increase apparently represents an adaptive response of the damaged ecosystems. Green mosses were substituted by liverworts and Pohlia mosses towards the pollution source, fruticose lichens – by crustose lichen, which is considered as an adaptation to contamination at the level of phytocoenoses. The typological diversity slightly increased towards the pollution source in the mountain taiga zone, and peaked in the buffer zone. The boundary between mountain taiga and mountain birch forest has shifted to a lower altitude, towards the pollution source, as illustrated by fragments of the vegetation map. This is considered to be an adaptation to the environmental damage at the level of complexes of phytocoenoses.

**Keywords:** forest communities; northern taiga; mountain birch forest; pollution gradient; Murmansk Region; species diversity.

---

## **Введение**

В районах интенсивного хозяйственного освоения антропогенный фактор в значительной степени определяет структуру и динамику растительного покрова. Эффект антропогенного прессинга становится более значимым в экстремальных климатических условиях арктических регионов, в том числе на северном рубеже распространения лесов. Предприятия Кольской горно-металлургической компании (КГМК) – один из главных источников загрязнения в Мурманской области и в Северной Европе в целом, при этом крупнейшая из производственных площадок

КГМК «Североникель» расположена в окрестностях г. Мончегорска, в нескольких километрах на восток от горного массива Мончетундра.

Степень изученности лесных экосистем этого района в условиях различного антропогенного воздействия относительно высока [Дончева, 1978; Крючков, 1984; Gorshkov, 1993; Лукина, Никонов, 1998; Цветков, Цветков, 2003; Баккал, Горшков, 2005; Черненькова и др., 2009, 2011; Ярмишко и др., 2011; Пузаченко и др., 2012 и многие другие]. Однако нет данных об изменениях видового и типологического разнообразия лесной растительности на техногенном градиенте с учетом высотной поясности.

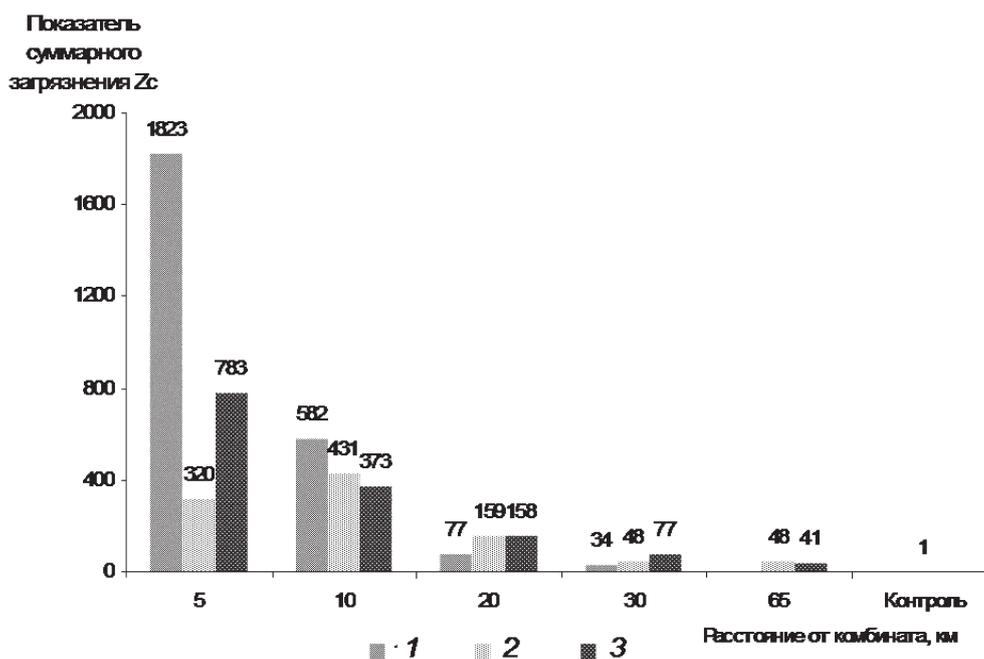


Рис. 1. Изменение суммарной концентрации меди и никеля в подстилке ельников по градиенту загрязнения: 1 – 1983 г., 2 – 2005 г., 3 – 2008 г. (по данным: Чернышкова и др., 2011)

Лесная растительность на сопряженных градиентах (природном и антропогенном) может проявлять разную устойчивость к факторам внешней среды, что определяет актуальность данного исследования.

Цель работы – выявление особенностей формирования состава и структуры сообществ горно-лесного пояса и пояса березовых криволесий в окрестностях комбината «Североникель» на обращенных к озеру Имандра макросклонах горных массивов Мончетундра, Чунаундра и Хибины.

### Материалы и методы

Исследуемая территория находится в центральной части Мурманской области в пределах 68°23′–67°39′ с. ш. и 31°00′–33°68′ в. д. Объект исследования – северотаежные леса и березовые криволесья, распространенные на автоморфных и транзитных позициях на моренных сильно завалуненных склонах различной крутизны от 180 до 450 м над ур. моря. Почвы – Al-Fe-гумусовые подзолы легкого гранулометрического состава на делювии смешанных пород. Исключали из рассмотрения сообщества, сформированные в аккумулятивных условиях (депрессиях, озерных котловинах и речных долинах) и на выходах скальных пород.

Основными ингредиентами токсического воздействия в исследуемом районе выступают тяжелые металлы и сернистые соединения.

Объем промышленных выбросов в атмосферу в 80-е годы прошлого века составлял (тыс. т в год): двуокиси серы – 220–240, соединений никеля – 3400, меди – 2640, кобальта – 100, окислов азота – 1200, серной кислоты (пары) – 3350, хлора – 1000, а также фторидов – 800 т в год. В последние десятилетия в связи с уменьшением интенсивности производства выбросы заметно сократились, в частности, выбросы SO<sub>2</sub> уменьшились в семь раз и в 2009 г. составили около 33,5 тыс. т в год [Чернышкова и др., 2011]. Несмотря на существенное сокращение выбросов комбината в 90-е годы, суммарный показатель загрязнения (Zc) медью и никелем органогенного горизонта почвы более чем на два порядка продолжает превышать данный показатель в незагрязненных местообитаниях [Чернышкова и др., 2009] (рис. 1).

Пробные площади заложены в разных зонах техногенного воздействия на ландшафтных профилях (рис. 2) вдоль восточного и юго-восточного склонов горных массивов Мончетундра (профили 1–3), Чунаундра (профили 4–7) и западного склона Хибин (профили 8, 9). Контрольные участки (фоновая зона) располагались в ненарушенных местообитаниях в 70 км к северо-западу от источника выбросов на склонах горы Кодратнятеке (профиль 10) и в 45 км к северо-востоку в районе горы Куруайвенч (профиль 11), а также в горном массиве Хибины в долинах рек Кунийок (профиль 12), Малой Белой (профиль 13) и Вудьяврийок (профиль 14).

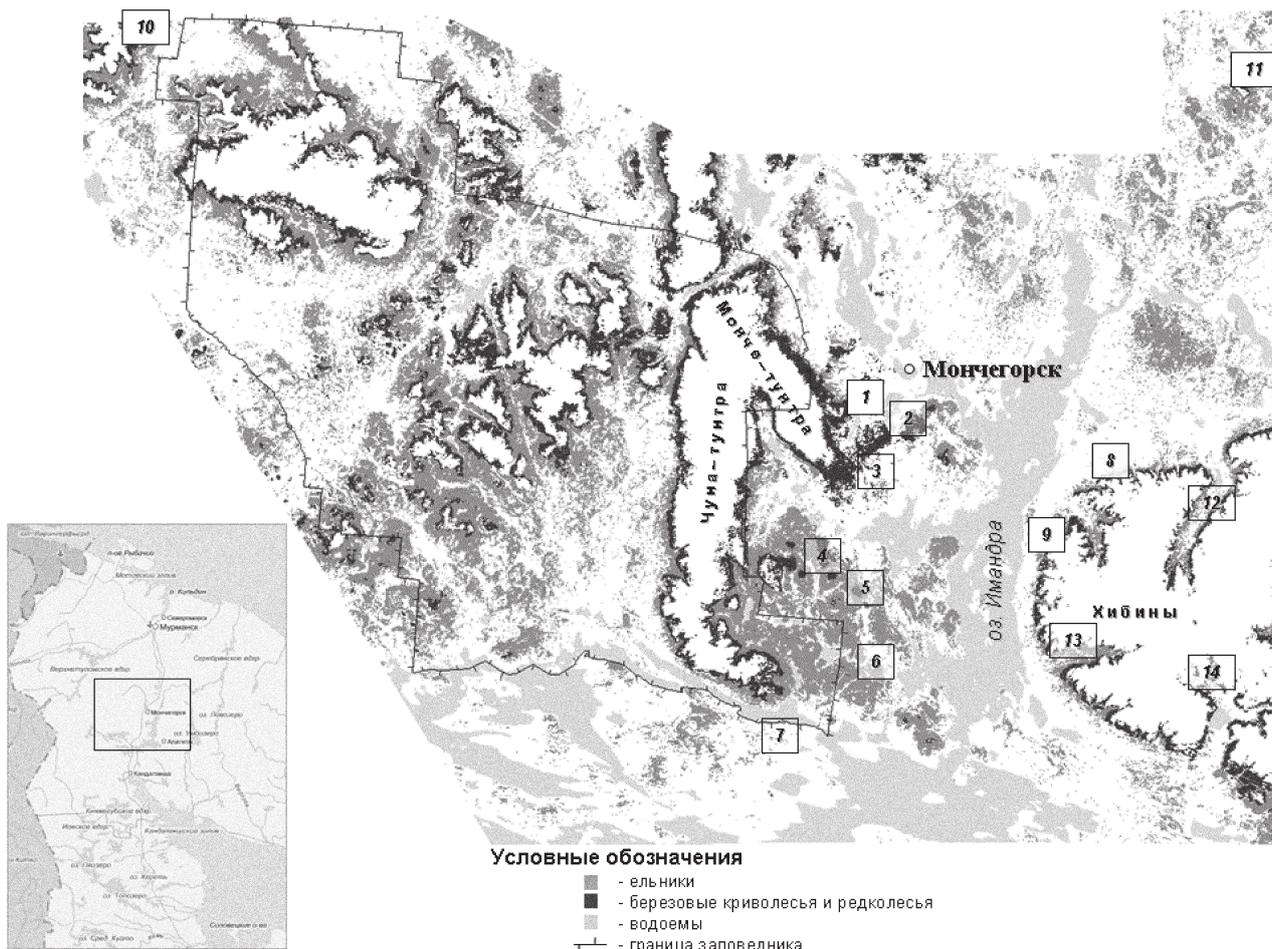


Рис. 2. Расположение профилей в районе исследований

Геоботанические описания на пологих частях склонов в горно-лесном поясе и поясе березовых криволесий выполнены по общепринятым методикам на площадках  $20 \times 20$  м вдоль ландшафтных профилей с полурегулярным шагом через 250 и 500 м. Средняя протяженность профилей – 3 км. Общее число описаний – 166. Оценивали состав и структуру древесного яруса (сомкнутость крон, среднюю высоту взрослых деревьев и подроста, диаметр стволов на высоте 1,3 м). Отнесение сообщества к определенной формации осуществлялось по показателю сомкнутости крон разных видов деревьев, с использованием данных дистанционного зондирования при дешифрировании состава сообществ. Классификация сообществ с разным долевым участием двух видов в формировании древесного яруса была проведена на основании примерного соотношения пород, например, *ельник* (ель – 100 %); *ельник с березой* (ель – 75 %, береза – около 25 %); *березово-еловый* (ель – 60 %, береза – 40 %); *елово-березовый* (ель – 40 %, береза – 60 %); *березняк с елью* (ель – около 25 %, береза – 75 %); *березняк* (береза – 100 %). Для каждого

вида кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов фиксировали проективное покрытие (ПП) в процентах. Оценивалось также наличие эпифитных лишайников, их состав и обилие в процентах.

Для количественной оценки изменения *разнообразия* использовались следующие показатели: *видовая насыщенность* ( $a$ ), как среднее число видов на единицу площади ( $400 \text{ м}^2$ ); *индекс Сьеренсена*, как мера среднего сходства сообществ в пределах зон нарушенности; *индекс Уиттекера*, как мера флористической неоднородности сообществ, а также *индекс Шеннона* ( $H$ )<sup>1</sup>.

*Типологическое разнообразие* оценивали по числу групп ассоциаций, установленных в пределах исследуемой территории.

<sup>1</sup> Индекс Сьеренсена ( $KS$ ) рассчитывали по формуле  $KS = 2a / (a + b) + (a + c)$ , где  $a$  – число общих видов,  $(a + b)$  – общее число видов во втором списке,  $(a + c)$  – общее число видов в первом списке. Индекс Уиттекера ( $bw$ ) рассчитывали по формуле  $bw = S / a - 1$ , где  $S$  – видовое богатство сообщества,  $a$  – видовая насыщенность. Индекс Шеннона ( $H$ ) рассчитывали по формуле  $H = -\sum_{i=1}^k P_i \cdot \log P_i$ , где  $P_i$  – относительное обилие  $i$ -го вида, т. е.  $n_i / N$ , где  $N$  – сумма обилий видов в сообществе.

Классификацию сообществ проводили на основе эколого-фитоценотического подхода. Группы ассоциаций выделяли по основным группам коллективных доминантов<sup>1</sup> в древесном и подчиненных ярусах (например, ельники кустарничково-зеленомошные, ельники зеленомошно-лишайниковые и т. д.). Для корректировки разделения выборки описаний выполнялась их кластеризация на группы по показателю активности видов (А) [Малышев, 1973]<sup>2</sup> в пределах выделенных синтаксономических единиц с использованием критерия Евклидова расстояния [Джонгман и др., 1999]. Проведение дискриминантного анализа при анализе соответствующих синтаксономических единиц в ранге групп ассоциаций для последующего картографирования дало основание для проверки точности их выделения (общая точность анализа – 75 %) [Черненкоова и др., 2015].

Зонирование территории в окрестностях комбината «Североникель» основано на признаках структурной целостности фитоценозов, находящихся в разных условиях техногенной нагрузки [Черненкоова, 2002]. Импактная зона имела протяженность ориентировочно до 15 км, буферная зона – до 40 км на юг от комбината. Следует заметить, что по данным картографирования наблюдалась размытость границ зон, связанная с общей неоднородностью биотопов, неравномерным распределением атмосферных выпадений поллютантов из атмосферы, а также разной устойчивостью биоценозов к повреждающим факторам. Оценка характера и площади распространения разных типов сообществ сделана по результатам картографического моделирования растительного покрова центральной части Мурманской области на площади 8400 км<sup>2</sup> с использованием пошагового дискриминантного анализа [Черненкоова и др., 2015].

Названия видов сосудистых растений приводятся по списку С. К. Черепанова [1995], мхов – по М. С. Игнатову и др. [2004], печеночников – в соответствии с последним списком печеночников России [Konstantinova et al., 2009], лишайников – по [Santesson et al., 2004].

## Результаты и обсуждение

Разнообразие состава и структуры лесного покрова за последние полвека на макросклонах

<sup>1</sup> Коллективные доминанты – группа видов, сходных по жизненной форме, в совокупности преобладающих в фитоценозе.

<sup>2</sup> Активность  $A = \sqrt{F} \cdot D$ , где  $F$  – встречаемость вида на всех площадках в совокупности описаний,  $D$  – среднее значение обилия вида (%) для площадок, где этот вид отмечен.

гор Мончетундра, Чунатундра и Хибин, обращенных к озеру Имандра, определялось совместным действием природных и антропогенных факторов. Основные характеристики сообществ лесов и березовых криволесий в разных зонах представлены в таблицах 1 и 2.

### Сообщества фоновой зоны

Собственно **горно-лесной пояс** в средних и нижних частях склонов представлен темнохвойными лесами (площадь 1070 км<sup>2</sup>, что составляет 12,7 %), в которых увеличение увлажненности и относительного богатства почвенных условий происходит в направлении к подошве склонов. Наиболее частыми являются ельники с сосной кустарничково-зеленомошные (группа ассоциаций ***Piceeta obovatae fruticulosо-hylocomiosa***, табл. 1, группа 1), представленные сообществами ассоциаций: *ельник чернично-зеленомошный*, *ельник чернично-воронично-зеленомошный* и *ельник бруснично-мелкотравно-зеленомошный*. Они занимают 470 км<sup>2</sup>, что составляет 5,6 % от общей площади изученной территории и 23 % от площади лесов на ней.

В ельниках кустарничково-зеленомошных средняя высота древесного яруса составляет около 15 м, сомкнутость – 0,3, имеется подрост *Picea obovata*, *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris* с покрытием 20 % и подлесок *Sorbus gorodkovii*, *Juniperus sibirica* с покрытием до 10 %. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса ненарушенных сообществ составляет в среднем 65 %. Доминанты – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum*. С высоким постоянством (константные) отмечены следующие виды: *Linnaea borealis*, *Avenella flexuosa*, *Lycopodium annotinum*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaepericlymenum suecicum*. Моховой покров сплошной (среднее ПП 80 %), доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* с постоянным участием видов родов *Dicranum*, *Polytrichum* и *Barbilophozia*. Лишайники встречаются постоянными вкраплениями в моховой покров (*Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*, *C. arbuscula*, *C. sulphurina* и др.), местами формируют пятна. Среди эпифитных лишайников наиболее часто встречаются виды родов *Bryoria*, *Alectoria*, *Hypogymnia*, *Parmeliopsis*. Видовое разнообразие растений наземных ярусов ельников кустарничково-зеленомошных является максимальным для лесных сообществ исследуемой территории. Средняя видовая насыщенность составляет 31,7, при этом наибольшее разнообразие здесь достигается за

Таблица 1. Характеристика сообществ горно-лесного пояса на макросклонах к озеру Имандра в разных зонах загрязнения

Группы ассоциаций	Горно-лесной пояс на макросклонах к озеру Имандра в разных зонах загрязнения														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
Зоны	фоновая					буферная					импактная				
	22	5	24	20	11	13	12	9	7	13					
Ельнички с сосной кустарничково-зеленомошн	Ельнички с сосной кустарничково-зеленомошн	Ельнички с березой кустарничково-зеленомошн-лишайниковые	Ельнички кустарничково-печеночниковые	Березово-еловые кустарничково и травяно-кустарничковые леса	Ельнички кустарничково-травяно-корковолишайниковые	Ельнички с березой кустарничково-травяные	Ельнички с сосной и березой кустарничково-корковолишайниковые	Ельнички с березой кустарничково-корковолишайниковые	Березовые редколесья с ивой кустарничковые	Березовые редколесья полувывесочные					
Номер порядковый	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
Число описаний	267 ± 62	259 ± 83	242 ± 57	243 ± 57	290 ± 56	258 ± 53	234 ± 33	257 ± 33	241 ± 37	209 ± 42					
Средняя высота над ур. моря, м	15,7 ± 2,1	15,4 ± 2,1	14 ± 2,2	15,2 ± 1,8	10 ± 4,4	11,6 ± 1,2	10,3 ± 2,3	11,3 ± 1,9	13,5 ± 2,5	13,0 ± 2,6					
Средняя высота подроста и кустарникового яруса, м	2,4 ± 1,3	4,5 ± 0,8	3,2 ± 1,7	2,7 ± 1,6	2,4 ± 0,6	2,3 ± 0,7	2,8 ± 1,0	2,7 ± 0,9	2,7 ± 0,6	2,1 ± 0,7					
Средняя сомкнутость древостоя (ярус А)	0,28 ± 0,11	0,24 ± 0,13	0,22 ± 0,07	0,19 ± 0,06	0,09 ± 0,01	0,32 ± 0,19	0,14 ± 0,06	0,13 ± 0,04	0,08 ± 0,04	0,09 ± 0,05					
Средняя сомкнутость подроста и кустарникового яруса (ярус В)	0,23 ± 0,09	0,24 ± 0,13	0,24 ± 0,12	0,23 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,24 ± 0,14	0,35 ± 0,12	0,33 ± 0,12	0,34 ± 0,09	0,22 ± 0,11					
Среднее покрытие, %															
Травы и кустарнички	65 ± 12,1	43 ± 14,4	75 ± 11,3	65 ± 12,5	54 ± 10,1	62 ± 9,3	31 ± 15,1	51 ± 17,2	52 ± 13,3	16 ± 10,2					
мхи	81 ± 11,6	44 ± 13,2	60 ± 15,8	21 ± 12,9	11 ± 4,9	21 ± 18,9	15 ± 7,7	6 ± 4,7	7 ± 5,0	31 ± 15,5					
лишайники	3,5 ± 2,2	53 ± 14,4	14 ± 2,2	8 ± 5,3	53 ± 9,7	12 ± 1,2	62 ± 14,7	8,4 ± 9,1	1,7 ± 0,8	3,8 ± 1,7					
Среднее значение KS, %	51,6 ± 7,7	37,9 ± 4,3	47,6 ± 7,4	50,7 ± 7,0	47,6 ± 8,4	44,5 ± 9,0	44,2 ± 8,1	45,7 ± 7,4	53,1 ± 6,1	57,0 ± 8,7					
Средняя насыщенность видов наземного покрова, общая	31,7	27,4	22,7	21,5	22,3	24,9	21,6	18,8	21,6	9,5					
травяно-кустарничковый ярус	15 ± 4,9	7,6 ± 2,3	13,4 ± 5,1	11,8 ± 3,3	11,3 ± 2,7	12,3 ± 2,7	11,5 ± 3,8	12 ± 3,1	16 ± 7,0	6,8 ± 2,7					
мхи	8,8 ± 4,9	6,8 ± 1,4	4,5 ± 2,7	4,5 ± 2,2	4,2 ± 1,0	5,8 ± 2,1	4,1 ± 2,3	2 ± 1,3	2,9 ± 1,9	1,3 ± 0,6					
лишайники	7,9 ± 2,2	13 ± 3,2	4,8 ± 2,1	5,2 ± 2,0	6,8 ± 2,0	6,8 ± 2,3	6 ± 3,0	4,2 ± 2,4	2,6 ± 1,5	1,4 ± 0,9					
Деревья *															
<i>Betula pubescens</i>	III/0,1	II/0,2	III/+	V/0,1	II/+	III/0,1	II/0,1	I/+	IV/0,1	I/+					
<i>Picea obovata</i>	V/0,2	V/0,2	IV/0,2	V/0,1	V/0,2	V/0,1	V/0,1	I/0,1	IV/+	I/+					
<i>Pinus sylvestris</i>	III/0,2		II/+				II/0,1			I/+					
Подрост деревьев и кустарники															
<i>Betula pubescens</i>	V/14	IV/16	V/13	V/13	V/17	V/16	V/12	V/13	V/13	V/14					

Продолжение табл. 1

<i>Picea obovata</i>	V/5	IV/7	V/5	V/7,4	V/7	V/7	V/5,5	V/10	IV/1,6	
<i>Pinus sylvestris</i>	I/+	I/+		II/1	II/4		II/3,7	III/1,5		
<i>Juniperus sibirica</i>	III/1,2	III/2	III/1,5	III/2,5	III/1	III/1	III/3	III/2	III/1,4	II/0,2
<i>Sorbus gorodkovii</i>	IV/7		III/1	III/1	II/+	IV/2,4		III/0,6	IV/0,7	II/0,2
<i>Salix caprea</i>			II/0,7	III/2,2	II/+			III/0,5	II/6	II/0,2
Травы и кустарнички										
<i>Angelica sylvestris</i>	I/+		I/+					I/+	III/+	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>			I/0,6				I/+	II/2,2		
<i>Arctous alpina</i>		I/1	I/+			I/+	I/+	II/+	I/+	I/+
<i>Avenella flexuosa</i>	V/10	V/4,5	V/11	V/14	V/18	V/14	IV/12	V/7	V/8	V/2
<i>Betula nana</i>	I/1		II/1		I/1	I/+	I/2	I/1	I/+	I/+
<i>Calamagrostis canescens</i>	+/3		I/1	I/+		I/+		II/+	I/+	II/+
<i>C. lapponica</i>				I/1						
<i>Calluna vulgaris</i>	+/2		I/1,6	I/+	II/5	I/+	I/+	III/2	I/+	
<i>Carex bigelowii</i>			I/+		I/+		I/+	II/1		
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	I/+		II/1	III/3	I/+	II/+	II/1	I/+	III/4	III/+
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	IV/6	I/+	IV/5	VI/9	IV/10	V/13	III/5	III/1	II/+	II/+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	I/+		I/+	I/+				I/+	III/+	
<i>Deschampsia cespitosa</i>	I/+		I/+	I/+	I/1		I/1			II/7
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	I/+		I/1					II/+		
<i>D. complanatum</i>	I/+	I/+	II/3	II/3	III/3	VI/2	II/1	V/1	I/+	II/+
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	V/11	V/16,6	V/11	V/12	V/16	V/14	V/16	V/17	V/12	VI/6
<i>Equisetum sylvaticum</i>	III/+		I/+	III/+		I/+	I/+		II/+	I/+
<i>Geranium sylvaticum</i>	III/+		II/1	I/+	II/+	I/+	I/+	I/+	VI/2	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	III/2		I/+	II/2	II/2	II/2	I/1		II/1	
<i>Ledum palustre</i>	II/5	V/3,2	III/6	II/4	III/4	II/3	III/3	VI/5	V/6	III/+
<i>Linnaea borealis</i>	V/+	II/+	III/1	IV/+	II/2	III/1	III/2	VI/1	VI/+	I/+
<i>Loiseleuria procumbens</i>	I/+		I/+					II/+		
<i>Luzula pilosa</i>	I/+		I/+	I/+	I/+	I/+	I/+		I/+	
<i>Lycopodium annotinum</i>	IV/1		III/1	II/+	II/+	3/+	II/+			
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	IV/1	I/0,3	II/+	I/+		II/+	I/+			I/+
<i>Orthilia secunda</i>	III/+		II/+	II/+	II/+	II/+	II/+	II/+	III/+	
<i>Phyllocoe caerulea</i>	I/1		I/2	I/+	I/+	I/+	I/+	II/+	I/+	
<i>Pyrola media</i>	I/+		I/+	I/+	I/+	I/+	I/+	II/+	III/+	I/+
<i>Solidago virgaurea</i>	III/3	I/0,3	II/1	II/+	II/+	II/+	II/+	III/+	III/+	
<i>Trientalis europaea</i>	IV/+	I/+	II/+	II/+	II/1	IV/+		I/+	II/+	

Продолжение табл. 1

<i>Trollius eugoraeus</i>	II/+	V/17	V/28	I/+	V/28	I/+	V/34	V/27	V/29	V/21	I/+	V/2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V/27	V/17	V/28	I/+	V/28	I/+	V/34	V/27	V/29	V/21	I/+	V/2
<i>V. uliginosum</i>	IV/3	IV/1	IV/37	IV/8	IV/3	IV/8	IV/8	III/5	III/1	V/2	V/2	III/2
<i>V. vitis-idaea</i>	V/13	V/8.2	V/7	V/9	V/7	V/9	V/9	V/7	V/6	V/6	V/9	II/2
Мохообразные												
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	I/2		II/5	II/11	II/2	II/11	II/11	II/1	I/+			
<i>B. lycopodioides</i>	IV/9	III/11	II/9	III/8	III/8	III/8	III/8	VI/9	II/11	II/1	I/+	I/+
<i>Calypogeia integristipula</i>	I/+			II/+	I/+	II/+	II/+		I/+			
<i>Sephalozia bicuspidata</i>	I/+		I/12	II/5	I/+	II/5	II/5		I/+			
<i>Dicranum flexicaule</i>	II/1,5	I/+							I/+			
<i>D. fuscescens</i>	I/+	I/1						I/+				
<i>D. majus</i>	III/4		I/+					I/2				
<i>D. polysetum</i>	I/+											
<i>D. scoparium</i>	VI/5	II/3	II/3	II/+	II/+	II/+	II/+	II/3	II/1			
<i>Hypocomium splendens</i>	IV/15	III/8	I/+	I/1	I/1	I/1	I/1	I/+			I/+	
<i>Lophozia</i> sp.	I/+	II/+	I/3	I/1	I/1	II/7	II/7	I/+	II/8	I/+	I/+	
<i>Orthocaulis attenuatus</i>			I/+			II/+	II/+		I/+			
<i>O. floerkei</i>	I/+		I/1	II/1	II/1	II/+	II/+		II/+			
<i>O. kunzeanus</i>			I/+	I/+	I/+	II/+	II/+			I/+		
<i>Pleurozium schreberi</i>	V/41	V/36	II/8	I/2	I/2	II/4	II/4	II/4	I/+	I/+		
<i>Pohlia nutans</i>	III/+	I/+	IV/6	VI/6	VI/6	VI/5	VI/5	V/1	V/10	III/4	V/6	VI/21
<i>Polytrichum commune</i>	II/+		II/1	I/+	I/+	I/+	I/+	II/+	II/1			
<i>P. juniperinum</i>	III/+	III/+	II/+	II/1	II/1	II/1	II/1	II/+	II/1		I/+	I/+
<i>P. hyperboreum</i>			I/1	I/+	I/+	I/+	I/+	I/1	I/1		I/+	I/+
<i>P. strictum</i>	III/1	I/+	I/+	I/+	I/+	I/+	I/+				I/+	
<i>Ptilidium ciliare</i>	III/2	III/1	I/1	II/+	II/+	II/+	II/+	II/+	II/+			
Лишайники												
<i>Bryoria simplicior</i>	I/+	II/+	I/+									
<i>Cetraria ericetorum</i>				I/+	I/+			I/+	II/1			
<i>C. islandica</i>	I/+	I/5	III/1	III/3	III/3	V/4	V/4	III/4	III/10	III/+	I/+	I/+
<i>Cetrariella delisei</i>			I/1	III/+	III/+	I/+	I/+	I/+	I/1			
<i>Cladonia amaurograea</i>	II/+		I/+	I/+	I/+	I/+	I/+				I/+	
<i>C. arbuscula</i>	III/1	V/6	II/+	II/1	II/1	VI/2	VI/2	II/1	III/1	I/+	I/+	
<i>C. cariosa</i>			I/+					I/+	II/1	I/+		
<i>C. carneola</i>	I/+		I/+	I/+	I/+				I/+	II/+		
<i>C. cenotea</i>	I/+	I/+	II/2	I/1	I/1				I/+		I/+	

Окончание табл. 1

<i>C. chlorphaea</i>	I/+		I/+	II/10	II/1	II/3	II/+	II/+	
<i>C. coccifera</i>	I/+	II/1	I/+				II/+		I/+
<i>C. cornuta</i>	II/+	III/+	II/+	II/+	II/+	II/+	II/+	I/+	I/+
<i>C. crispata</i>	III/+	V/2	III/1	III/+	III/+	III/3	III/3	II/+	I/+
<i>C. deformis</i>	I/+	II/+	II/2	III/6	II/+	III/11	II/1		I/+
<i>C. еstосуна</i>	II/1	I/1		I/+					
<i>C. fimbriata</i>	I/+		I/+	I/+	I/+	II/+	I/+		
<i>C. gracilis</i>	II/1	II/3	II/+	II/+	II/1	II/+	I/1		
<i>C. macroceras</i>	I/+	III/2	I/+	I/+	I/+	II/+			I/+
<i>C. pleurota</i>	I/+	I/+	I/+	II/+	II/+	II/+	III/+	I/+	I/+
<i>C. pyxidata</i>	I/+		I/+	II/+	I/+	I/+			
<i>C. rangiferina</i>	III/4	IV/5	I/+	I/+	II/+	I/+	I/+		
<i>C. stellaris</i>	III/2	V/36	II/+	II/+	I/+	II/+	I/1		
<i>C. subulata</i>	I/+								
<i>C. sulphurina</i>	III/+	II/+	III/2	II/1	III/+	II/1	II/+		
<i>C. uncialis</i>	I/+	IV/1	I/+	II/1	I/+	II/1	II/+		I/+
<i>Flavocetraria nivalis</i>		II/+	I/+	I/+	II/+	I/1	II/1	III/+	
<i>Hypogymnia physodes</i>	III/+	III/1			I/+				
<i>Nephroma arcticum</i>	II/1	IV/4							
<i>Trapeilopsis granulosa</i>			I/5	II/7	II/4	III/31	II/5		I/1

Примечание. Здесь и в табл. 2 римские цифры в числителе – постоянство, арабские в знаменателе – среднее проективное покрытие (в процентах), \* средняя сомкнутость древо-стоя. Приведены виды с величиной покрытия более 1 % и значением постоянства не менее II хотя бы в одной из описанных групп ассоциации.

Таблица 2. Характеристика сообществ пояса березовых криволесий на макросклонах к озеру Имандра в разных зонах загрязнения

Группа ассоциаций	Березовые криволесья и редколесья кустарничково-лишайниковые	Березовые криволесья и редколесья кустарничково-зеленомошные	Березовые криволесья и редколесья кустарничково-корковолишайниковые	Березовые криволесья и редколесья кустарничковые	Березовые криволесья с ивой полумертвопородные корковолишайниково-полиевые
	11	12	13	14	15
Номер порядковый	11	12	13	14	15
Зоны	фоновая		буферная		импактная
Число описаний	7	5	5	5	8
Средняя высота над ур. моря, м	366 ± 39	415 ± 36	361 ± 63	388 ± 77	321 ± 41
Средняя высота древесного яруса, м	0	4	1,8	2	0
Средняя высота подроста и подлеска, м	2,3 ± 0,75	2,5 ± 0,7	3,4 ± 1,1	2,2 ± 1,1	1,9 ± 0,68
Средняя сомкнутость древостоя (ярус А)	<0,01	0,03	<0,01	<0,01	0
Средняя сомкнутость подроста и подлеска (ярус В)	<0,1	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,09	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,01
Среднее покрытие, %					
травы и кустарнички	51 ± 10,3	60 ± 7,2	38 ± 13,4	68 ± 18,2	17 ± 25,2
мхи	23 ± 19	81 ± 3,6	25 ± 14,8	10 ± 8,0	10 ± 6,8
лишайники	53 ± 11,8	13 ± 3,7	60 ± 8,8	16 ± 9,2	50 ± 4,0
Среднее значение KS	38,0 ± 7,2	34,2 ± 6,3	30,2 ± 7,3	34,1 ± 5,6	40,6 ± 8,7
Средняя насыщенность видов наземного покрова, общая	27,2	34,2	17,6	24,2	14,6
травяно-кустарничковый ярус	11 ± 2	14,6 ± 3	7,6 ± 2	13,2 ± 3,4	9,5 ± 1,1
моховой ярус	5,4 ± 3	9,4 ± 3	2,8 ± 1,4	5,2 ± 3	1,1 ± 0,7
лишайниковый ярус	10,8 ± 5	10,2 ± 7	7,2 ± 4,2	5,8 ± 3,4	4 ± 2,5
Деревья*					
<i>Betula pubescens</i> ssp. <i>czerepanovii</i>	II/<0,01	V/0,02		II/<0,01	0
<i>Picea obovata</i>	0	II/0,01	I/<0,01	I/<0,01	0
<i>Pinus sylvestris</i>	II/<0,01	II/0,01	0	0	0
Подрост деревьев и кустарники					
<i>Betula pubescens</i> ssp. <i>czerepanovii</i>	II/4,5	IV/9,3	IV/18	III/6	IV/7,9
<i>Juniperus sibirica</i>		IV/3,2		V/2,2	IV/1,8
<i>Salix caprea</i>					III/1,4
<i>S. glauca</i>				II/1,4	
<i>S. phylicifolia</i>					II/0,7
<i>Sorbus gorodkovii</i>		II/0,1		II/1,5	
Травы и кустарнички					
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	I/0,6	I/0,2	I/1	I/6	V/5
<i>Arctous alpina</i>	II/4	II/1	III/9	II/3	II/1
<i>Avenella flexuosa</i>	IV/1,5	III/10	V/11	IV/2,4	IV/2,2
<i>Betula nana</i>	V/20	IV/24	II/2	IV/23	IV/0,5
<i>Calluna vulgaris</i>	III/7	II/2,2		I/1	II/0,8
<i>Carex bigelowii</i>	I/0,6	I/+	II/4	I/3	II/0,6
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	I/+	I/+	II/1,6	II/2	I/0,1
<i>D. complanatum</i>	I/0,1		II/3,2	I/+	II/0,6
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	V/8	V/16	I/2	II/4,2	IV/8
<i>Juncus trifidus</i>	III/4	II/0,6	II/3	I/5	III/0,6
<i>Ledum palustre</i>	III/3,1	I/1		I/8	IV/0,6
<i>Loiseleuria procumbens</i>	II/0,5	I/+	I/0,6	I/1	I/0,3

## Окончание табл. 2

Номер порядковый	11	12	13	14	15
<i>Lycopodium annotinum</i>	I/0,4	V/0,8		I/+	I/0,1
<i>Phyllodoce caerulea</i>	III/3,1	IV/5,4	I/2	III/3,2	II/0,8
<i>Solidago virgaurea</i>	II/0,3	III/2,2		I/1	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	III/6,3	V/17	III/8,4	IV/5,4	IV/1,8
<i>V. uliginosum</i>	V/8,3	IV/8	II/1,2	V/4	IV/0,5
<i>V. vitis-idaea</i>	IV/1,9	III/4,8	IV/2,2	IV/12	II/2,4
Мохообразные					
<i>Andreaea rupestris</i>	III/0,3	II/0,4		I/1	
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	I/+	II/+		I/1	
<i>Cephalozia bicuspidata</i>		II/+		I/1	
<i>Dicranum flexicaule</i>	I/+	II/3,2			
<i>D. scoparium</i>	II/2,5	II/3		II/+	
<i>Hylocomium splendens</i>	III/4,5	IV/9,5			
<i>Pleurozium schreberi</i>	III/8,4	IV/42,5		I/0,2	
<i>Pohlia nutans</i>	I/0,4	I/+	V/21	V/5	IV/7,5
<i>Polytrichum commune</i>	II/2,3			I/+	
<i>P. piliferum</i>	I/0,1	I/+	I/2		
<i>Racomitrium microcarpon</i>	III/5,1	I/2			I/0,5
Лишайники					
<i>Alectoria ochroleuca</i>	II/0,6	I/+	II/3,1		
<i>Cetraria ericetorum</i>		I/2			I/0,9
<i>C. islandica</i>	V/21,0	I/0,4	I/0,2	II/0,23	IV/8,8
<i>Cetrariella delisei</i>			II/1,6	II/3,2	I/0,1
<i>Cladonia arbuscula</i>	V/4,6	II/1,3	I/2	II/2,5	
<i>C. coccifera</i>	III/+	I/+	I/0,2	II/3,2	
<i>C. deformis</i>		I/1	II/0,2	II/0,2	I/0,9
<i>C. rangiferina</i>	II/0,4			I/1	
<i>C. stellaris</i>	IV/6,8	I/1,5	I/5	I/0,4	
<i>Flavocetraria nivalis</i>	V/8,4	I/0,2	III/9,0	II/2,5	II/4,1
<i>Stereocaulon alpinum</i>			I/0,2	I/1,4	I/0,5
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	I/0,3		III/42	II/1,2	V/31

счет травяно-кустарничкового яруса. Среднее значение индекса Сьеренсена для ельников кустарничково-зеленомошных составляет 51,6 (табл. 1).

Ельники с березой кустарничковые зеленомошно-лишайниковые (группа ассоциаций ***Piceeta obovatae hylocomioso-cladinosa***, табл. 1, группа 2), занимают 600 км<sup>2</sup>, или 7 % от площади исследуемой территории, наибольшая площадь у сообществ ассоциации ельник чернично-вороничный зеленомошно-лишайниковый. Древесный ярус из ели, местами с березой, средняя сомкнутость – 0,2. В подросте – береза, ель, изредка встречается сосна и осина. В подлеске отмечен в незначительном количестве можжевельник. Сообщества характеризуются меньшим по сравнению с кустарничково-зеленомошными ельниками покрытием травяно-кустарничкового яруса (43 %) с преобладанием

*Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum* и высоким средним покрытием мохообразных и лишайников, представленных примерно в равных долях (45 и 55 %). В моховом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi*, постоянно встречаются *Ptilidium ciliare*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*. Из лишайников преобладает *Cladonia stellaris*, местами довольно обильны *C. arbuscula*, *C. gracilis*, *Nephroma arcticum*, константны *Cladonia crispata*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *C. sulphurina*, *C. macroceras*, *C. cornuta*, *Flavocetraria nivalis*, из эпифитных лишайников – *Bryoria simplicior*. Видовое разнообразие наземного покрова сообществ данной группы ассоциаций меньше, чем предыдущей. Видовая насыщенность – 27,4. Среднее значение индекса Сьеренсена для ельников зеленомошно-лишайниковых существенно меньше по сравнению с предыдущей группой и составляет 37,9, что

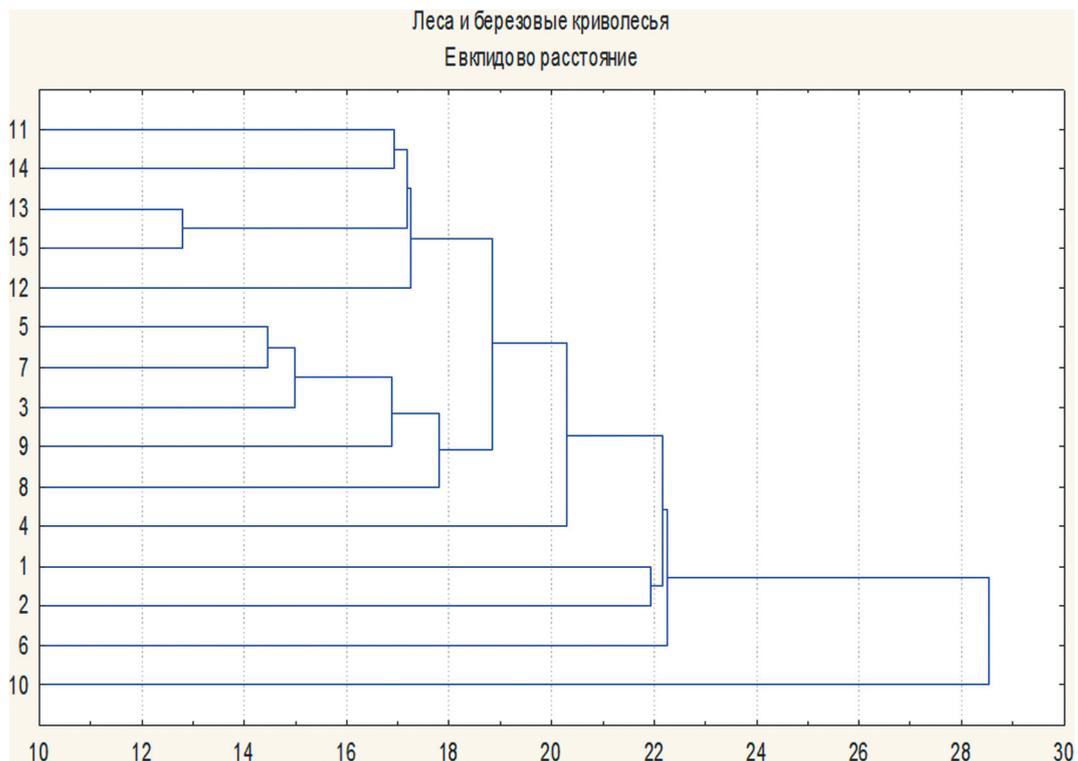


Рис. 3. Результаты кластерного анализа лесных сообществ и березовых криволесий.

1. Ельники с сосной кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).
2. Ельники с березой кустарничковые (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Ledum palustre*) зеленомошно-лишайниковые (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Cetraria islandica*, *Cladonia* spp.).
3. Ельники кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*)-печеночниковые (*Barbilophozia* spp., *Lophozia* spp., *Orthocaulis* spp.).
4. Березово-еловые кустарничковые (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*) и травяно (*Avenella flexuosa*)-кустарничковые леса.
5. Ельники кустарничковые (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*) травяно (*Avenella flexuosa*)-корковолишайниковые (*Trapeliopsis granulosa*, *Cladonia deformis*).
6. Ельники с березой кустарничково (*Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*)-травяные (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Avenella flexuosa*).
7. Ельники с сосной и березой кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*)-корковолишайниковые (*Trapeliopsis granulosa*).
8. Ельники с березой кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*)-корковолишайниковые (*Trapeliopsis granulosa*).
9. Березовые редколесья с ивой кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *V. vitis-idaea*).
10. Березовые редколесья полумертвопокровные полиевые (*Pohlia nutans*).
11. Березовые криволесья и редколесья кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Betula nana*, *Calluna vulgaris*)-лишайниковые (*Flavocetraria nivalis*, *Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*).
12. Березовые криволесья и редколесья кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Betula nana*)-зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).
13. Березовые криволесья и редколесья кустарничково (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex bigelowii*, *Juncus trifidus*, *Avenella flexuosa*)-корковолишайниковые (*Trapeliopsis granulosa*, *Cladonia deformis*).
14. Березовые криволесья и редколесья кустарничковые (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctostaphylos uva-ursi*).
15. Березовые криволесья с ивой полумертвопокровные корковолишайниковые (*Trapeliopsis granulosa*)-полиевые (*Pohlia nutans*).

говорит о большей неоднородности ее состава (табл. 1).

О пирогенных нарушениях сообществ данной группы ельников свидетельствует наличие углей в слое подстилки, а также особенности

видового состава наземного яруса, в частности, бедность флоры сосудистых растений в целом, отсутствие в качестве содоминантов видов мезофильного разнотравья (*Gymnocarpium dryopteris*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium*

*sylvaticum*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др.), а также меньшая доля зеленых мхов в сложении мохово-лишайникового покрова по сравнению с лесами кустарничково-зеленомошного типа [Никонов и др., 2004]. Результаты кластерного анализа подтвердили близость двух этих групп ассоциаций (группы 1 и 2) и их обособленность от сообществ буферной и импактной зоны (рис. 3).

В ненарушенных местообитаниях верхних частей склонов горных массивов и на их вершинах выше 350–400 м над ур. моря обычно расположены **березовые криволесья и редколесья**, переходящие в горные тундры. Площадь березовых криволесий здесь сравнительно невелика – всего 1,8 % от общей площади исследованной территории, что составляет около 150 км<sup>2</sup>.

Березовые криволесья и редколесья кустарничково-лишайниковые (группа ассоциаций **Parvo-Betuleta fruticuloso-eucladinosa**, табл. 2, группа 11) характерны для ненарушенных территорий. Включают следующие ассоциации: *ерниково-цетрариевые*, *вересково-ерниково-цетрариевые*, *чернично-воронично-зеленомошно-кладониевые* и *чернично-ерниково-зеленомошно-кладониевые березовые криволесья*. Древесный ярус сильно разрежен (сомкнутость менее 0,1), состоит из отдельных берез с искривленной формой ствола высотой до 2 м с примесью сосны. Выходы коренных пород определяют горизонтальную структуру наземных ярусов. В травяно-кустарничковом покрове (ПП 50 %) обычны *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Calluna vulgaris*, *Juncus trifidus* и *Vaccinium myrtillus*. Мохообразные (*Racomitrium microcarpon*, *Tetralophozia setiformis*, *Hylocomium splendens*) часто растут на скальных обнажениях, сомкнутость мохового покрова чаще не превышает 20 %. Обильны кустистые лишайники (*Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia stellaris*), формирующие покрытие до 55 %. Видовая насыщенность 27,2. Среднее значение  $KS = 38$ , что свидетельствует о разнородности состава ассоциаций данной группы (табл. 2).

Березовые криволесья и редколесья кустарничково-зеленомошные (группа ассоциаций **Parvo-Betuleta fruticuloso-hylocomiosa**, табл. 2, группа 12) преобладают по площади и включают сообщества ассоциаций: *чернично-воронично-зеленомошные* и *ерниково-зеленомошные березовые криволесья*. В древесном ярусе высотой около 4 метров – береза с примесью сосны и ели, в кустарничковом часто отмечен можжевельник,

а также рябина, реже отдельные виды ив. Травяно-кустарничковый ярус имеет высокое проективное покрытие – около 60 %, преобладают *Betula nana* и характерные лесные кустарнички, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Мохово-лишайниковый покров также хорошо выражен и представлен преимущественно зелеными мхами – около 60 % покрытия, а лишайниками – более чем на 30 %. Видовая насыщенность (34,2) по сравнению с предыдущей группой несколько выше за счет разнообразия видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

Рядом с сообществами этих ассоциаций встречаются фрагменты *ерниково-долгомощных криволесий*. В них имеется подрост березы с примесью ели, в травяно-кустарничковом ярусе, наряду с *Betula nana*, обилён луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), в моховом – виды рода *Polytrichum*, что свидетельствует о постпирогенном характере формирования данных участков.

Среднее значение индекса Сьеренсена для кустарничково-зеленомошных криволесий невысоко и составляет 38. Описанные нами группы ассоциаций березовых криволесий схожи с выделенными ранее в Хибинах типами сообществ на бесснежных горных склонах и коренных обнажениях: толокнянково-лишайниковыми, воронично-цетрариевыми, воронично-кладониевыми и кустарничково-зеленомошными криволесьями [Аврорин и др., 1936; Королева, 2011].

#### Сообщества буферной зоны

Сообщества этой зоны подвергаются аэротехногенному загрязнению, несмотря на значительное удаление от источника выбросов – 20–40 км. Уровень загрязняющих веществ в горизонте подстилки превышает контрольные измерения на два порядка (рис. 1). Следствием являются многочисленные нарушения состава и структуры растительности. Расположенные в нижних и средних частях склонов **лесные сообщества** (ельники кустарничково-зеленомошные) буферной зоны замещаются производными вариантами из сочетаний сосновых, еловых и березовых лесов. Кроны елей разрежены, степень дефолиации варьирует от 50 до 20 %. Замедление темпов апикального прироста проявилось в уменьшении высоты деревьев на 20 % по сравнению с фоновыми условиями. Высота древесного яруса снижается с 15 до 11 м, сомкнутость крон – с 0,25 до 0,18 (табл. 1). Средняя величина радиального прироста стволов ели для буферной зоны в целом составила

0,45 ± 0,2 мм, что вдвое меньше, чем прирост в фоновой зоне (0,80 ± 0,37 мм) [Черненкова, Бочкарев, 2013]. Состав подроста и подлеска не отличался от ненарушенных сообществ, представлен мелколиственными породами деревьев и кустарников (береза, осина, рябина, ива) с сомкнутостью крон 0,25. Ценолитическое разнообразие сообществ буферной зоны увеличивалось за счет повышения мозаичности напочвенного покрова.

Наиболее распространенными в буферной зоне являются ельники кустарничково-печеночниковые, приуроченные к пологим горным склонам и неглубоким речным долинам (группа ассоциаций *Piceeta obovatae fruticuloso-barbilophoziosa* (табл. 1, группа 3), площадь 152 км<sup>2</sup>, которые можно рассматривать как результат антропогенной трансформации сообществ группы ассоциации *Piceetum obovatae fruticuloso-hylocomiosum*). Древостой сомкнутостью 0,2 составлен елью со значительной примесью березы в подросте, в подлеске помимо рябины и можжевельника могут встречаться ивы *Salix caprea*, *S. phylicifolia*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 75 %) доминируют голубика и черника. В моховом покрове доминантами выступают широко распространенные виды печеночников (*Barbilophozia lycopodioides*, *B. hatcheri*, *Lophozia sp.*, *Cephalozia bicuspidata*), постоянно присутствуют *Pohlia nutans* и *Pleurozium schreberi*. Покрытие лишайников небольшое, в среднем около 14 %, встречаются виды рода *Cladonia*, среди константных *C. sulphurina* и *C. crispata*. В кустарничково-печеночниковых ельниках видовая насыщенность наземных ярусов в среднем 22,7. Среднее значение *KS* равно 47,6 (табл. 1).

Березово-еловые кустарничковые и травяно-кустарничковые леса (группа ассоциаций *Betuleto-Piceeta obovatae fruticulosa* и *fruticuloso-deschampsiosa* (табл. 1, группа 4), площадь около 80 км<sup>2</sup>) отличаются от предыдущей группы снижением покрытия мохообразных до 21 %. Мохообразные (*Barbilophozia hatcheri*, *B. lycopodioides*) или вкраплены в почти сплошной покров кустарничков, или произрастают в специфических условиях – на скоплениях мелкозема растут *Pohlia nutans*, *Calypogeia integristipula*, *Polytrichum piliferum*, в сырых понижениях обнаружены виды рода *Sphagnum* (*S. fallax*, *S. lindbergii*, *S. russowii*). Средняя видовая насыщенность 21,5, среднее значение *KS* 50,7.

Реже встречаются сообщества групп ассоциаций ельники кустарничковые

травяно-корковолишайниковые (*Piceeta obovatae fruticuloso-deschampsioso-cladinoso-trapeliosa*, табл. 1, группа 5), ельники с березой кустарничково-травяные (*Piceeta obovatae fruticuloso-deschampsiosa*, табл. 1, группа 6) и ельники с сосной и березой кустарничково-корковолишайниковые (*Piceeta obovatae fruticuloso-cladinoso-trapeliosa*, табл. 1, группа 7), различающиеся по составу древесного яруса, а также по покрытию травяно-кустарничкового яруса (от 30 до 80 %), мохового (от 11 до 60 %) и лишайникового (от 8 до 42 %) покрова. Общим является доминирование *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Avenella flexuosa* и высокое постоянство *V. vitis-idaea*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis*, *V. uliginosum*. Величина среднего значения *KS* различается в небольших пределах – от 44,2 до 47,6 (табл. 1).

Кластерный анализ объединил группы ассоциаций лесов буферной зоны (рис. 3, гр. 3, 5 и 7) в отдельный кластер по составу и обилию видов наземного покрова. Разреженные порослевые березовые леса кустарничково-травяные (гр. 6) имели более близкое расстояние с фоновыми ельниками (гр. 1 и 2) из-за сходства состава травяно-кустарничкового яруса.

В составе **березовых криволесий и редколесий** в буферной зоне средней степени нарушенности наибольшую площадь занимают кустарничково-корковолишайниковые (*Parvo-Betuleta fruticuloso-cladinoso-trapeliosa*, табл. 2, группа 13) и кустарничковые (*Parvo-Betuleta fruticulosa*, табл. 2, группа 14) сообщества, покрывающие в сумме 160 км<sup>2</sup>, то есть около 2 % от площади исследуемой территории. В составе первой группы ассоциаций – *толокнянково-воронично-кладониевые* и *корково-лишайниковые*, *луговиково-ситниковые корково-лишайниковые березовые криволесья*, в составе второй – *ерниковые* и *толокнянковые елово-березовые редколесья*, распространенные на россыпях щебнистого и (или) каменистого элювия и выходах кристаллического фундамента.

Средняя высота деревьев (береза и ель) – не более 2 м. В подросте – береза, ель, реже сосна, в подлеске – можжевельник (табл. 2), при этом жизненное состояние подроста сравнительно лучше, чем взрослых деревьев. В травяно-кустарничковом ярусе доминантами выступают *Vaccinium myrtillus*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Carex bigelowii*, *Juncus trifidus*; покрытие варьирует от 30 до 70 % за счет кустарничков. Проективное

покрытие мохообразных резко снижается по сравнению с ненарушенными местообитаниями и в среднем составляет от 10 до 25 %, повсеместно встречается *Pohlia nutans*. Среди лишайников (среднее ПП 15–60 %) доминируют напочвенный корковый вид *Trapeliopsis granulosa* и кустистые *Flavocetraria nivalis*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia arbuscula*, *C. stellaris*, а также виды рода *Stereocaulon*. Индекс Сьеренсена для березовых криволесий этой зоны меньше, чем для фоновой зоны, и составляет 30,2 и 34,1 для 13 и 14 групп.

Кластерный анализ отделил сообщества березовых криволесий (гр. 11–15) от сообществ лесного пояса в отдельную группу, однако не выявил четких различий сообществ березовых криволесий нарушенных местообитаний от сообществ фоновой и буферной зоны (рис. 3).

#### Сообщества импактной зоны

Окрестности в радиусе 5 км от металлургического комбината (рис. 2, профили 1, 2) сохраняют, в соответствии с классификацией Б. В. Виноградова [1998], облик территории экологического бедствия и катастрофы, особенно при экстремальной техногенной нагрузке при концентрации тяжелых металлов в почве, превышающей контрольные измерения на два-три порядка (рис. 1). Для почв этой зоны характерно, помимо многократного превышения содержания соединений тяжелых металлов, существенное обеднение элементами питания, полное разрушение структуры органо-генного горизонта, сопровождающееся интенсивными процессами смыва и выветривания его с поверхности почвы, местами полное исчезновение (разрушение) всего почвенного покрова.

На плоских и пологих поверхностях террас в этой зоне на высоте 190–250 м над ур. моря распространены сильно трансформированные **лесные экосистемы**, представленные сочетанием трех типов сообществ: ельников с березой кустарничковых корково-лишайниковых (***Piceeta obovatae fruticuloso-cladinoso-trapeliosa***, табл. 1, группа 8), березовых с ивой редколесий кустарничковых (***Saliceto-Betuleta fruticulosa***, табл. 1, группа 9) и березовых редколесий полумертвопокровных корковолишайниково-полиевых (***Betuleta pohliosio-cladinoso-trapeliosa***) (табл. 1, группа 10). Их площадь в целом весьма значительна – около 190 км<sup>2</sup>.

Хвойные деревья 1-го яруса практически выпали из состава древостоя, часть их

продолжает стоять в усохшем или усыхающем состоянии, другая часть формирует валеж. Это, в совокупности с большим количеством грубого органического материала на поверхности почвы, представляет высокую пожарную опасность и периодически воспламеняется. Сокращение продолжительности жизни хвои, массовый некроз ассимилирующей поверхности, уменьшение размеров побегов и самой хвои привели к резкому снижению показателя жизненного состояния деревьев. Величина радиального прироста сократилась втрое – с  $0,80 \pm 0,37$  мм на контрольных участках (70 км) до  $0,28 \pm 0,2$  мм в импактной зоне (10 км) [Черненкова, Бочкарев, 2013]. Средняя высота деревьев на расстоянии 10 км от источника выбросов снизилась на 20 % по сравнению с сообществами в фоновой зоне (табл. 1). В составе подроста и подлеска сохранились в сильно угнетенном состоянии все основные виды деревьев и кустарников (ель, береза, осина, сосна, рябина, можжевельник, ива козья).

Травяно-кустарничковый ярус сообществ импактной зоны фрагментарен, его покрытие в крайнем варианте (березняки полумертвопокровные полиевые) немногим больше 15 %. Преобладают *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*, чаще других встречаются *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Avenella flexuosa*. Лишайники и мохообразные распространены спорадически и представлены характерными для инициальных стадий сукцессий видами, поселяющимися на минерализованной поверхности почвы. Покрытие мохообразных в среднем 15 %, с наибольшим постоянством встречается *Pohlia nutans*. Покрытие лишайников, распространенных главным образом на камнях и почве, в среднем 4 %. Показатели видового разнообразия снижены (12 и 6,8 вида). Исключение составляют кустарничковые разреженные порослевые березовые леса с ивой (гр. 9), в которых за счет разнообразия видов сосудистых растений насыщенность травяно-кустарничкового яруса максимальна и составляет 16 видов (табл. 1), что дало объяснение близости их при кластеризации к лесам буферной зоны (рис. 3, гр. 3, 5, 7).

Березовые редколесья полумертвопокровные корковолишайниково-полиевые (***Betuleta pohliosio-cladinoso-trapeliosa***) сформировались при уровнях загрязняющих веществ в верхнем слое почвы, превышающих в 1000 раз контрольные измерения (рис. 1). Из-за пролонгированного действия соединений тяжелых металлов в окружающей среде восстановление растительности

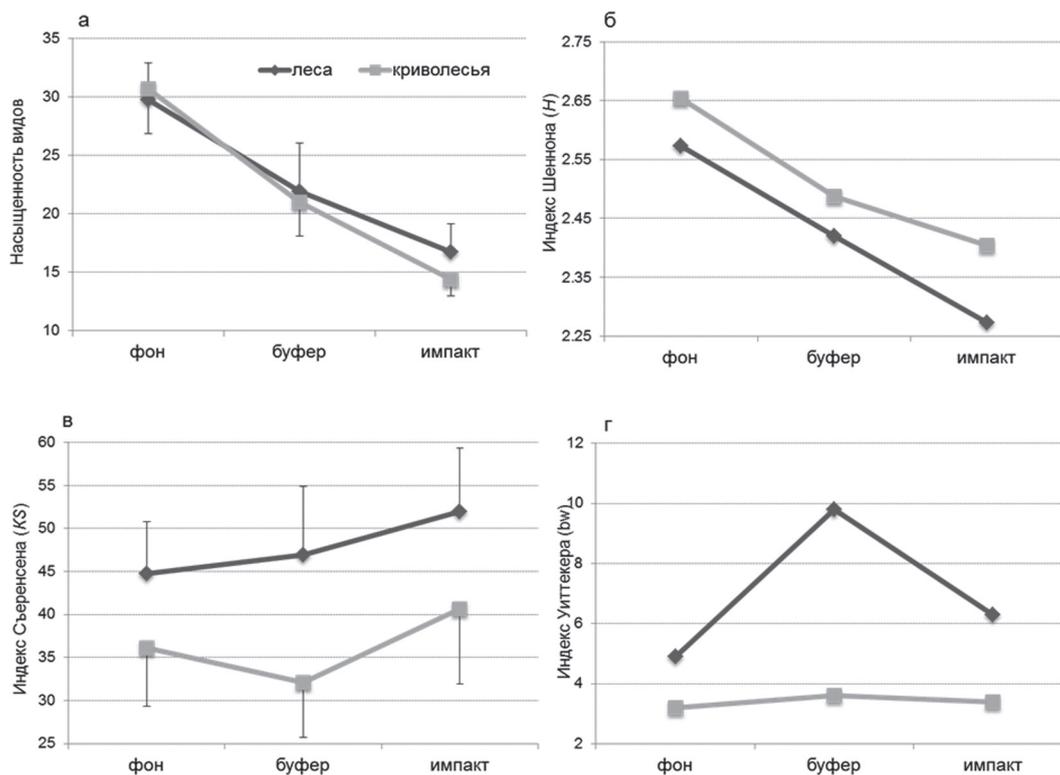


Рис. 4. Изменение показателей видового и ценотического разнообразия в сообществах березовых криволесий и лесов в фоновой, буферной и импактной зонах:

а – насыщенность видов на площадках 20 × 20 м; б – индекс Шеннона; в – коэффициент сходства (индекс Сьеренсена); г – индекс Уиттекера

данных местообитаний идет исключительно за счет порослевой березы и ивы [Черненко-ва и др., 2011]. Видовая насыщенность (9,5) минимальна по сравнению с другими группами лесов и березовых криволесий, количество мохообразных и лишайников снижено (в среднем 1,3 и 1,4 вида). В напочвенном покрове увеличение покрытия происходит за счет *Pohlia nutans*, что также отмечено для сосняков импактной зоны, наблюдавшихся с точки зрения восстановительной сукцессии [Ярмишко и др., 2011]. Индекс Сьеренсена составил максимальную величину по сравнению со всеми ранее рассматриваемыми группами – 57, что говорит об относительной однородности весьма скудного видового состава полумертвопокровных полиевых редколесий (табл. 1). Кластерный анализ подтвердил совершенно обособленное положение этих сообществ (рис. 3, гр. 10).

В сходной ситуации после сокращения промышленных выбросов в окрестностях Среднеуральского медеплавильного комбината М. Р. Трубина с соавт. [2014] рассматривают отсутствие положительных изменений в состоянии растительности как свидетельство справедливости инерционной гипотезы, при которой основным механизмом

стабильности выступает медленное очищение почвы от металлов.

В поясе **березовых криволесий** наиболее распространен тип березовых криволесий с ивой полумертвопокровных полиевых (*Saliceto-Betuleta pohliosa*, табл. 2, группа 15), переходящих местами в пустоши, стланиковое редколесье и гольцы и отмеченных на россыпях щебнистого и (или) каменистого элювия и выходах кристаллического фундамента. Площадь их составляет около 30 км<sup>2</sup> (0,37 %). Проективное покрытие трав и кустарничков – не более 20 %. Встречаются *Arctostaphylos uva-ursi*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Betula nana*, *Avenella flexuosa*, *Carex bigelowii*, *Ledum palustre*, *Phyllodoce caerulea*. Покрытие мохового покрова около 10 %, в основном это мхи – *Pohlia nutans* и виды рода *Racomitrium*. Покрытие лишайников составляет 6 %, отмечены в основном *Cetraria islandica*, *Trapeliopsis granulosa*, а также виды родов *Stereocaulon* и *Cladonia*. Форма роста видов рода *Cladonia* представлена первичными слоевищами без подцелиев или только с их зачатками. Показатели видового разнообразия здесь также невелики: видовая насыщенность в среднем 14,6 при

значительных изменениях видового состава травяно-кустарничкового яруса по сравнению с фоновыми сообществами. Индекс Сьеренсена здесь так же, как и в лесных сообществах импактной зоны, составил максимальную величину ( $KS = 40,6$ ) по сравнению со всеми ранее рассматриваемыми группами березовых криволесий (табл. 2).

При обобщении изменения показателей фиторазнообразия в окрестностях комбината «Североникель» выявлен ряд особенностей дигрессионной динамики сообществ березовых криволесий и еловых лесов. В частности, в сообществах разных высотных поясов отмечена общая тенденция снижения *альфа-разнообразия* по градиенту загрязнения. В ненарушенных еловых лесах и березовых криволесьях фоновых условий видовая насыщенность составляла 29,5 и 30,7 соответственно; в буферной зоне в ельниках – 22,6, в поясе березовых криволесий – 20,9; в импактной зоне в лесах – 16,6, в березовых криволесьях – 14,6 (рис. 4, а).

Аналогичная картина наблюдалась по изменению величины индекса Шеннона, основанного на относительном обилии видов и учитывающего одновременно и выровненность, и видовое богатство. Индекс последовательно уменьшался с приближением к источнику загрязнения, как в лесах, так и в криволесьях, что согласуется с наблюдаемым уменьшением видового разнообразия на площадках и увеличением выровненности за счет содоминирования небольшого числа видов при загрязнении (рис. 4, б).

Анализируя значения коэффициента Сьеренсена ( $KS$ ), необходимо отметить, что средняя величина индекса сходства видового состава для сообществ обоих поясов изменялась по-разному. В лесном поясе среднее значение  $KS$  в группах ассоциаций фоновой зоны различалось значительно (51,6 и 37,9), последовательно увеличиваясь в направлении от буферной к импактной зоне от 44,5 до 57,0. Для березовых криволесий наблюдался разброс значений  $KS$  в фоновой и буферной зоне от 30,2 до 38,0 и увеличение в импактной до 40,6. Увеличение этого показателя в импактной зоне связано с элиминированием большого числа видов и увеличением однородности видового состава сообществ за счет устойчивых к загрязнению сосудистых растений и отдельных видов мхов (рис. 4, в).

Другой показатель *бета-разнообразия*, мера Уиттекера, для еловых лесов имел общую тенденцию увеличения, что говорит о возрастании различий между исследованными сообществами в направлении к источнику загрязнения. Пик подъема в буферной зоне этого

показателя в лесных сообществах свидетельствует об увеличении общего видового богатства, как следствии увеличения типологического, при сохранении среднего числа видов на площадках. Увеличение типологического разнообразия в буферной зоне в данном случае, вполне возможно, является следствием восстановительной сукцессии надценотического уровня в ответ на снижение выбросов ГМК, начавшееся в 1990-е годы. В березовых криволесьях значения меры Уиттекера менялись по градиенту загрязнения незначительно (рис. 4, д). Таким образом, наши данные не подтверждают полностью имеющиеся данные об увеличении бета-разнообразия при аллогенных сменах сообществ в условиях промышленного загрязнения [Ruotsalainen, Kozlov, 2006; Zvereva et al., 2008; Трубина, Воробейчик, 2012]. Отсутствие единой закономерности связано с особенностями условий техногенного загрязнения и разными методическими подходами исследований «импактных регионов» [Воробейчик, Козлов, 2012].

*Ценотическое разнообразие* сообществ в автоморфных условиях изменялось по-разному для поясов криволесий и лесов (табл. 1, 2). В березовых криволесьях наблюдалось сокращение количества групп ассоциаций по градиенту загрязнения от 2 до 1. Для лесного пояса характерно увеличение числа групп ассоциаций в буферной зоне (почти втрое по сравнению с фоном) и сокращение в импактной зоне.

Характерно также, что граница лесов и пояса березовых криволесий в импактной зоне располагается на 30–70 м ниже по сравнению с ее положением в ненарушенных местообитаниях. Так, в ненарушенных местообитаниях березовые редколесья фиксировались на средней высоте над ур. моря равной 398 м, в буферной зоне – 374 м, а в импактной зоне – 321 м. Лесные сообщества – на высоте соответственно 265, 243 и 227 м над ур. моря. Это также заметно при оценке границ пояса березовых криволесий и типов еловых лесов с использованием векторизованных изолиний рельефа и наложением соответствующих тематических слоев (профиль 1 в импактной и профиль 13 в фоновой зонах) (рис. 5). Оценка достоверности различий между высотами, на которых выполнены описания сообществ в различных зонах загрязнения, показала, что различия в средних высотах между фоном и буфером как для лесов, так и для криволесий статистически незначимы, но между буфером и импактом для лесов различия значимы на 10%, а для криволесий на 5% уровне значимости соответственно. Различия между фоном и импактной зоной для лесов значимы на 5%,

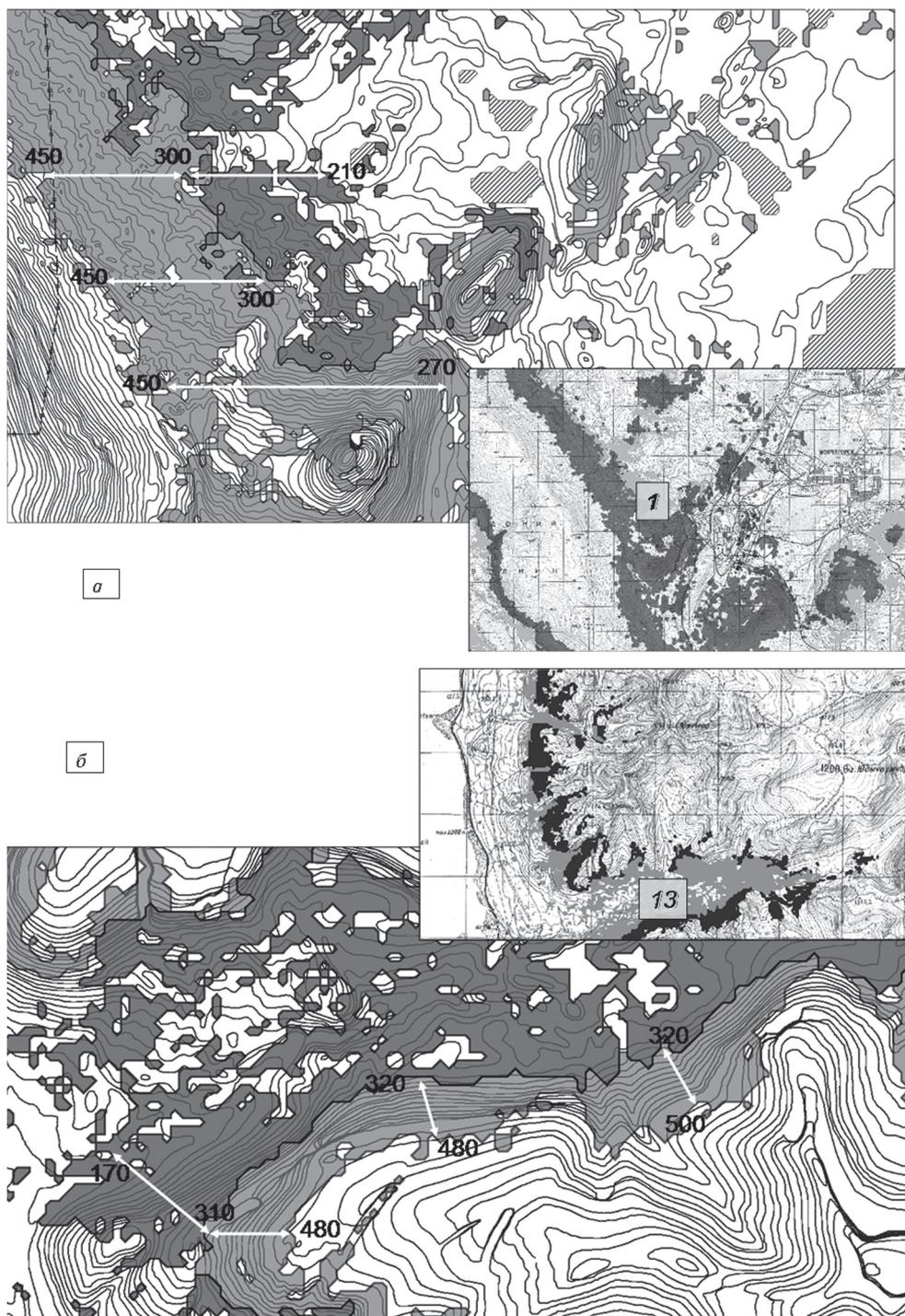


Рис. 5. Фрагменты карты растительности центральной части Мурманской области с расположением пояса еловых лесов и березовых редколесий в пределах импактной (а) и фоновой (б) зон

для криволесий на 1% уровне значимости. При этом состав древесного яруса длительно производных сообществ лесного пояса в импактной зоне, представленных березовыми редколесьями с ивой кустарничковыми (табл. 1, группа 9) и березовыми редколесьями полумертвопокровными полиевыми (табл. 1, группа 10), близок к сообществам пояса березовых криволесий.

Соответственно, полоса лесной растительности сузилась, и ее верхний предел сместился в направлении нижней границы.

### Заключение

Видовое и типологическое разнообразие лесного покрова на макросклонах гор

Мончетундра, Чунатундра и Хибины, обращенных к озеру Имандра, определяется совместным действием природных и антропогенных факторов. Трансформация растительного покрова, изменение его состава и структуры в результате аэротехногенного загрязнения на высотном градиенте проявляется по-разному. С одной стороны, преобразование древесного яруса, сопровождающееся гибелью хвойных деревьев и заменой их на мелколиственные породы, приводит к более значительному преобразованию структуры лесных сообществ нижних и средних частей склонов по сравнению с березовыми криволесьями на верхних отметках рельефа. С другой стороны, изменение состава напочвенного покрова в направлении источника загрязнения в березовых криволесьях происходит более динамично, чем в хвойных лесах. При этом в первую очередь наибольшие преобразования показателей разнообразия и обилия видов касаются мохово-лишайникового покрова.

Травяно-кустарничковый ярус демонстрирует наибольшую устойчивость к техногенному воздействию. Увеличение в лесах буферной зоны видового разнообразия, главным образом сосудистых растений, возможно, является следствием восстановительной сукцессии в ответ на снижение выбросов ГМК, начавшееся в 1990-е годы. Смена зеленомошной синузии на печеночниковую и полиевую в моховом покрове, а кустисто-лишайниковой на корковолишайниковую является проявлением адаптации к техногенной нагрузке на внутриценотическом уровне. Отмеченное увеличение типологического разнообразия в поясе лесов, а также смещение вниз по склону границ распространения лесов и криволесий по мере приближения к источнику загрязнения – это проявление особенностей аллогенной сукцессии в условиях нарушенности природной среды надценотического уровня.

Авторы благодарят Е. А. Игнатову за определение видов мхов, М. Н. Кожина и В. А. Костину за помощь в определении видов сосудистых растений, Л. Г. Исаеву и М. С. Малинину за помощь в определении химического состава проб образцов растений и почв, М. Ю. Пузаченко за выполнение работ по картографическому моделированию, Е. В. Басову и многих других участников полевых работ.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН «Пространственно-временная организация лесов и методы ее картографического отображения»

(№ 0110-2014-0007), а также грантов РФ (№ 15-14-10023) и РФФИ (№№ 14-04-98810 и 16-05-00142 по части методических подходов).

## Литература

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. Вып. 11. М.; Л., 1936. С. 3–95.

Баккал И. Ю., Горшков В. В. Состояние травяно-кустарничкового яруса сухих сосновых лесов Кольского полуострова в условиях атмосферного загрязнения // Проблемы экологии растительных сообществ. СПб., 2005. С. 90–105.

Виноградов Б. В. Основы ландшафтной экологии. М.: ГЕОС, 1998. 418 с.

Воробейчик Е. Л., Козлов М. В. Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология исследований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. № 2. 2012. С. 83–91.

Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Дончева А. В. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М.: Лесная промышленность, 1978. 98 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Пронькина Г. А. Мхи заповедников России // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 280–361.

Королева Н. Е. Основные биотопы горных и зональных тундр Мурманской области // Вестник МГТУ. 2008. Т. 11, № 3. С. 533–542.

Королева Н. Е. Основные биотопы северо-таежных лесов и березовых криволесий Мурманской области: ландшафтное и ботаническое разнообразие, основания для охраны // Вестник МГТУ. 2011. Т. 14, № 4. С. 819–832.

Крючков В. В. Экологический мониторинг на Севере // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты: Кольский фил. АН СССР, 1984. С. 4–15.

Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: КНЦ РАН, 1998. 316 с.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журнал. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.

Никонов В. В., Зайцева И. В., Кобяков К. Н. и др. Коренные (старовозрастные) леса Мурманской области // Природопользование в Евро-Арктическом регионе: опыт XX в. и перспективы. Апатиты: КНЦ РАН, 2004. С. 64–82.

Пузаченко М. Ю., Черненко Т. В., Басова Е. В. Анализ природно-антропогенной неоднородности растительного покрова центральной части Мурманской области // Разнообразие и динамика лесных

экосистем России / Ред. А. С. Исаев. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2012. Книга 1. С. 371–382.

Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л. Сильное промышленное загрязнение увеличивает  $\beta$ -разнообразие растительных сообществ // Доклады Академии наук, 2012. Т. 442, № 1. С. 139–141.

Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В. и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Доклады Академии наук. 2014. Т. 458, № 6. С. 721–725.

Цветков В. Ф., Цветков И. В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.

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

Черненко Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.

Черненко Т. В., Басова Е. В., Бочкарев Ю. Н., Пузаченко М. Ю. Оценка биоразнообразия лесов в зоне влияния горно-металлургического комбината «Североникель» // Лесоведение. 2009. № 6. С. 38–45.

Черненко Т. В., Бочкарев Ю. Н. Динамика еловых насаждений Кольского Севера в условиях воздействия природно-антропогенных факторов среды // Журнал общей биологии, 2013. Т. 74, № 4. С. 283–303.

Черненко Т. В., Кабиров Р. Р., Басова Е. В. Восстановительные сукцессии северотаежных ель-

ников при снижении аэротехногенной нагрузки // Лесоведение. 2011. № 6. С. 49–66.

Черненко Т. В., Пузаченко М. Ю., Басова Е. В., Королева Н. Е. Ценотическое разнообразие и картографирование растительного покрова центральной части Мурманской области // Геоботаническое картографирование, 2015. СПб.: Бостон-спектр, 2015. С. 78–94.

Ярмишко В. Т., Горшков В. В., Лянгузова И. В., Баккал И. Ю. Экологический мониторинг лесных экосистем Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // Региональная экология. 2011. № 1–2 (31). С. 21–30.

Gorshkov V. V. The state of moss-lichen cover in polluted and unpolluted pine forests of the Kola peninsula // Aerial pollution in Kola Peninsula, St. Petersburg; Apatity, 1993. P. 290–298.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N. et al. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. 2009. Vol. 18. P. 1–63.

Ruotsalainen A. L., Kozlov M. V. Fungi and air pollution: is there a general pattern? // New topics in environmental research (ed. by D. Rhodes). Nova Science Publishers, Hauppauge, NY. 2006. P. 57–103.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Zvereva E., Toivonen E., Kozlov M. V. Changes in species richness of vascular plants under the impact of air pollution: a global perspective // Global Ecol. Biogeogr. 2008. № 17. P. 305–319.

Поступила в редакцию 23.09.2016

## References

Avrorin N. A., Kachurin M. Kh., Korovkin A. A. Materialy po rastitel'nosti Khibinskih gor [Material on the vegetation of the Khibinsky mountains]. Tr. SOPS AN SSSR. Ser. Kol'skaya [Proceed. of the Council for Study of Productive Forces, Acad. of Sci. of the USSR. The Kola Series]. Iss. 11. Moscow; Leningrad, 1936. P. 3–95.

Bakkal I. Yu., Gorshkov V. V. Sostoyanie travyano-kustarnichkovogo yarusa sukhikh osnovnykh lesov Kol'skogo poluostrova v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya [State of the grass-shrub layer of dry pine-forests under air pollution in the Kola Peninsula]. Problemy ekologii rastitel'nykh soobshchestv [Problems of Plant Communities Ecology]. St. Petersburg, 2005. P. 90–105.

Cherepanov S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring countries]. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1995. 990 p.

Chernen'kova T. V. Reaktsiya lesnoi rastitel'nosti na promyshlennoe zagryaznenie [Forest vegetation response to industrial pollution]. Moscow: Nauka, 2002. 191 p.

Chernen'kova T. V., Puzachenko M. Yu., Basova E. V., Koroleva N. E. Tsenoticheskoe raznoobrazie i kartografirovaniye rastitel'nogo pokrova tsentral'noi chasti Murmanskoi oblasti [Cenotic diversity and mapping of the plant cover in the central part of the Murmansk

region]. Geobotanicheskoe kartografirovaniye, 2015 [Geobotanical Mapping]. St. Petersburg: Boston-spektr, 2015. P. 78–94.

Chernen'kova T. V., Basova E. V., Bochkarev Yu. N., Puzachenko M. Yu. Otsenka bioraznoobraziya lesov v zone vliyaniya gorno-metallurgicheskogo kombinata "Severonikel'" [Assessment of forest biodiversity in the impact zone of the Severonickel Smelter Complex]. Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]. 2009. No. 6. P. 38–45.

Chernen'kova T. V., Kabirov R. R., Basova E. V. Vosstanovitel'nye suksessii severotaezhnykh el'nikov pri snizhenii aerotekhnogennoi nagruzki [Restoration successions of northern taiga spruce forests upon reduction of air technogenic load]. Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]. 2011. No. 6. P. 49–66.

Chernen'kova T. V., Bochkarev Yu. N. Dinamika elovykh nasazhdenii Kol'skogo Severa v usloviyakh vozdeistviya prirodno-antropogennykh faktorov sredy [Dynamics of spruce stands of the Kola North under the effects of natural and anthropogenic environmental factors]. Zhurnal obshechei biologii [Biology Bull. Reviews]. 2013. Vol. 74, no. 4. P. 283–303.

Doncheva A. V. Landshaft v zone vozdeistviya promyshlennosti [Landscape of an industry-impacted area]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1978. 98 p.

Dzhongman R. G. G., Ter Braak S. Dzh. F., Van Tongeren O. F. R. Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshaftov [Data analysis in the ecology of communities and landscapes]. Moscow: RASKhN, 1999. 306 p.

Ignatov M. S., Ignatova E. A., Pron'kina G. A. Mkh zapovednikov Rossii [Mosses of nature reserves in Russia]. Sovremennoe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya na zapovednykh territoriyakh Rossii [Current State of Biological Diversity in the Specially Protected Areas of Russia]. Iss. 3. Lishainiki i mokhoobraznye [Lichens and Bryophytes]. Moscow, 2004. C. 280–361.

Koroleva N. E. Osnovnye biotopy gornyykh i zonal'nykh tundr Murmanskoi oblasti [Main biotopes of mountain and zonal tundras of the Murmansk region]. *Vestnik MGTU [Vestnik of MSTU]*. 2008. Vol. 11, no. 3. P. 533–542.

Koroleva N. E. Osnovnye biotopy severo-taevnykh lesov i berezovykh krivolesii Murmanskoi oblasti: landshaftnoe i botanicheskoe raznoobrazie, osnovaniya dlya okhrany [Main biotopes of northern taiga forests and subarctic birch forests in the Murmansk region: landscape and botanical diversity, and a base for protection]. *Vestnik MGTU [Vestnik of MSTU]*. 2011. Vol. 14, no. 4. P. 819–832.

Kryuchkov V. V. Ekologicheskii monitoring na Severe [Ecological monitoring in the North]. Monitoring prirodnoi sredy Kol'skogo Severa [Ecological Monitoring of the environment of Kola North]. Apatity: Kol'skii fil. AN SSSR, 1984. P. 4–15.

Lukina N. V., Nikonov V. V. Pitatel'nyi rezhim lesov severnoi taigi: prirodnye i tekhnogennyye aspekty [Nutrients regime of northern taiga forests: natural and technogenic aspects]. Apatity: KSC RAS, 1998. 316 p.

Malyshev L. I. Floristicheskoe raionirovanie na osnove kolichestvennykh priznakov [Floristic zoning based on quantitative characteristics]. *Botan. Zhurnal [Botanical Journal]*. 1973. Vol. 58, no. 11. P. 1581–1588.

Nikonov V. V., Zaitseva I. V., Kobayakov K. N., Smirnov D. Yu., Lukina N. V., Petrov V. N. Korennye (starovozrastnye) lesa Murmanskoi oblasti [Primary (old-growth) forests of the Murmansk region]. Prirodopol'zovanie v Evro-Arkticheskom regione: opyt XX v. i perspektivy [Nature Management in the Euro-Arctic Region: Experience of the 20<sup>th</sup> Century and Prospects]. Apatity: KSC RAS, 2004. P. 64–82.

Puzachenko M. Yu., Chernen'kova T. V., Basova E. V. Analiz prirodno-antropogennoi neodnorodnosti rastitel'nogo pokrova tsentral'noi chasti Murmanskoi oblasti [Analysis of natural and man-induced heterogeneity of the plant cover in the central part of the Murmansk region]. Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii [Diversity and Dynamics of Forest Ecosystems in Russia]. Ed. A. S. Isaev. Moscow: Tov. nauchn. izd. KMK, 2012. B. 1. P. 371–382.

Trubina M. R., Vorobeichik E. L., Khantemirova E. V., Bergman I. E., Kaigorodova S. Yu. Dinamika

lesnoi rastitel'nosti posle snizheniya promyshlennykh vybrosov: bystroe vosstanovlenie ili prodolzhenie degradatsii? [Dynamics of forest vegetation after the reduction of industrial emissions: fast recovery or continued degradation?]. *Doklady Akademii nauk [Doklady Biological Sciences]*. 2014. Vol. 458, no. 6. P. 721–725.

Trubina M. R., Vorobeichik E. L. Sil'noe promyshlennoe zagryaznenie uvelichivaet  $\beta$ -raznoobrazie rastitel'nykh soobshchestv [Severe industrial pollution increases the  $\beta$ -diversity of plant communities]. *Doklady Akademii nauk [Dokl. Biological Sciences]*. 2012. Vol. 442, no. 1. P. 139–141.

Tsvetkov V. F., Tsvetkov I. V. Les v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya [Forest under air technogenic pollution]. Arkhangel'sk, 2003. 354 p.

Vinogradov B. V. Osnovy landshaftnoi ekologii [Fundamentals of landscape ecology]. Moscow: GEOS, 1998. 418 p.

Vorobeichik E. L., Kozlov M. V. Vozdeistvie tochechnykh istochnikov emissii pollyutantov na nazemnye ekosistemy: metodologiya issledovaniy, eksperimental'nye skhemy, rasprostranennyye oshibki [Impact of local polluters on terrestrial ecosystems: methodology of research, experimental design, and typical errors]. *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]*. No. 2. 2012. P. 83–91.

Yarmishko V. T., Gorshkov V. V., Lyanguzova I. V., Bakal I. Yu. Ekologicheskii monitoring lesnykh ekosistem Kol'skogo poluostrova v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya [Ecological monitoring of forest ecosystems under air technogenic pollution in the Kola Peninsula]. *Regional'naya ekologiya [Regional Ecology]*. 2011. No. 1–2 (31). P. 21–30.

Gorshkov V. V. The state of moss-lichen cover in polluted and unpolluted pine forests of the Kola peninsula. *Aerial pollution in Kola Peninsula*. St. Petersburg; Apatity, 1993. P. 290–298.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*. 2009. Vol. 18. P. 1–63.

Ruotsalainen A. L., Kozlov M. V. Fungi and air pollution: is there a general pattern? New topics in environmental research (ed. by D. Rhodes). Nova Science Publishers, Hauppauge, NY. 2006. P. 57–103.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Zvereva E., Toivonen E., Kozlov M. V. Changes in species richness of vascular plants under the impact of air pollution: a global perspective. *Global Ecol. Biogeogr.* 2008. No. 17. P. 305–319.

Received September 23, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Черненкова Татьяна Владимировна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН  
ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, Россия, 117997  
эл. почта: chernenkova50@mail.ru

### **Королева Наталья Евгеньевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Полярно-альпийский ботанический сад-институт  
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН  
Ботанический сад, Кировск 6, Мурманская область,  
Россия, 184256  
эл. почта: flora012011@yandex.ru

### **Боровичев Евгений Александрович**

и. о. старшего научного сотрудника, к. б. н.  
Институт проблем промышленной экологии Севера  
Кольского научного центра РАН  
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл.,  
Россия, 184209  
старший научный сотрудник  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910

эл. почта: borovichyok@mail.ru  
тел.: (81555) 79771

### **Мелехин Алексей Валерьевич**

научный сотрудник, к. б. н.  
Полярно-альпийский ботанический сад-институт  
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН  
Ботанический сад, Кировск 6, Мурманская область,  
Россия, 184256  
эл. почта: melihen@yandex.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Chernen'kova, Tatiana**

Centre for Ecological Problems and Productivity of Forests,  
Russian Academy of Sciences  
84/32, bldg 14, Profsoyuznaya St., 117997 Moscow, Russia  
e-mail: chernenkova50@mail.ru

### **Koroleva, Natalia**

Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,  
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences  
Botanical Garden, 184256 Kirovsk 6,  
Murmansk Region, Russia  
e-mail: flora012011@yandex.ru

### **Borovichev, Evgeny**

Institute of North Industrial Ecology Problems,  
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences  
14a, Academgorodok, 184209 Apatity, Murmansk Region  
Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: borovichyok@mail.ru  
tel.: (81555) 79771

### **Melekhin, Aleksey**

Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,  
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences  
Botanical Garden, 184256 Kirovsk 6,  
Murmansk Region, Russia  
e-mail: melihen@yandex.ru

УДК 581.93:581:582.475:630.228.7 (470.22)

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В КУЛЬТУРАХ ЛИСТВЕННИЦЫ И ЗОНАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКАХ НА ГРАНИЦЕ СРЕДНЕЙ И ЮЖНОЙ ПОДЗОН ТАЙГИ

Н. И. Рыжкова, А. М. Крышень, Н. В. Геникова, Ю. В. Преснухин,  
Ю. Н. Ткаченко

Институт леса Карельского научного центра РАН

Приведены результаты исследования 80-летних культур лиственницы сибирской и ельников разного возраста, произрастающих в Северном Приладожье на границе подзон средней и южной тайги. Всего обследовано шесть лесных участков (ЛУ), расположенных в непосредственной близости друг к другу. После создания культур лиственницы финскими фермерами в 30-е годы прошлого столетия лесные сообщества развивались без серьезного вмешательства человека. Видовой состав лиственничника определялся нами в пределах постоянной пробной площади (ППП), на остальных ЛУ – в пределах границ естественных выделов лесных сообществ, которые по площади сопоставимы с размером ППП лиственничника. Анализ таксационных показателей древостоев исследованных ЛУ свидетельствует о том, что культуры лиственницы сибирской хорошо адаптировались и успешно конкурируют с елью и сосной. Условия, созданные ею, оказались в целом благоприятными для многих видов напочвенного покрова – число видов высших растений в лиственничнике практически в два раза выше, чем в соседних зональных ельниках кисличного и черничного типов. Кроме того, напочвенный покров лиственничника имеет более сложное строение – с первым ярусом из видов, предпочитающих светлые леса с плодородными почвами, и вторым ярусом, состоящим из теневыносливых видов; снизилось, по сравнению с ельниками, проективное покрытие мохового покрова при увеличении числа видов мхов. В то же время при резкой разнице в числе видов экологическая и эколого-ценотическая структура исследованных сообществ отличается незначительно – прирост числа видов в лиственничнике произошел за счет разных экологических групп. Отмечено увеличение числа видов, типичных для южной тайги. В целом участие лиственницы в составе древостоя зональных среднетаежных сообществ ельников оказывает более значительное влияние на структуру напочвенного покрова, чем экологические факторы, сильно варьирующие в пределах исследованной территории.

Ключевые слова: *Larix sibirica* Ledeb.; *Picea abies* (L.) H. Karst.; почва; разнообразие сосудистых растений; интродукция; структура напочвенного покрова.

**N. I. Ryzhkova, A. M. Kryshen', N. V. Genikova, Yu. V. Presnukhin, Yu. N. Tkachenko. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE GROUND COVER STRUCTURE IN SIBERIAN LARCH CULTURES AND ZONAL SPRUCE FORESTS ON THE BORDER OF MIDDLE AND SOUTHERN TAIGA**

80-year-old Siberian larch plantations and spruce forests of different age situated on the border of southern and middle taiga subzones in the Northern Ladoga area were stud-

ied. Six forest sites situated in a landscape with fairly uniform ecological conditions were surveyed. Since their planting in the 1930s by Finnish foresters, the larch communities have been developing without noticeable human interventions. The species composition of the larch stand was studied within the boundaries of a permanent sample plot, and in other forest sites within natural forest community units comparable in size to the permanent sample plot in the larch stand. Analysis of the forest stand characteristics showed that the Siberian larch plantations are well adapted and quite competitive compared with spruce and pine stands. The conditions generated by Siberian larch proved to be quite favorable for many species of the ground cover: the number of vascular plant species was nearly twice higher in the larch forest than in the neighboring zonal spruce stands of the wood sorrel and bilberry types. Furthermore, the ground cover structure in the larch stand was more complex: first layer comprised species which prefer low canopy density and fertile soils; the second layer harboured shade tolerant plant species; the percent cover of mosses decreased compared to spruce stands, although the number of moss species and their patchiness increased. In spite of the markedly different number of species, the ecological and ecological-coenotic structures of the studied forest communities differed insignificantly. The number of species in the larch stand increased owing to both shade-tolerant and light-demanding species. The improved soil fertility in the larch forest resulted in an increase in the number of meso-eutrophic species that are typical of southern taiga. Generally speaking, the ground cover diversity in the introduced larch forest was much higher than the diversity in the zonal forest within the study area, although the ecological and coenotic structure was quite similar.

**Key words:** *Larix sibirica* Ledeb.; *Picea abies* (L.) H. Karst.; soil; diversity of vascular plants; introductions; ground cover structure.

## Введение

Особые качества древесины, способность переносить низкие температуры, быстрый рост и другие особенности сделали виды рода *Larix* Mill. перспективными для культивирования в северных областях, в том числе и за пределами его естественного ареала. Разведение лиственницы в Республике Карелия началось в середине XIX века – сначала с целью озеленения, затем было принято решение сажать ее в виде примеси к культурам сосны [Дробов, 1914]. Со второй четверти XX века лесные культуры создавали уже в производственном масштабе, всего за период с 1937 по 1975 гг. было создано более 9,5 тыс. га культур лиственницы [Сбоева, 1961; Соколов, 2006]. В настоящее время на территории Республики Карелия лиственница занимает менее 1 % от лесопокрытой площади [Лесной план..., 2008], образуя естественные древостои только на самом востоке по границе с Архангельской областью.

При создании культур лиственницы с давних пор ведется дискуссия в основном вокруг ее приверженности к особым почвенным условиям [Фокель, 1766; Поле, 1906; Сукачев, 1934; Тимофеев, 1968; Соколов, 2006; Martinsson, Lesinski, 2007; Неверов, Беляев, 2014 и др.] или отношений с другими древесными породами [Ситдииков, 1987; Хайретдинов, 1990; Карасева, 2004; Бастаева, 2007]. Несмотря на то что

изучению лиственницы посвящено множество работ отечественных и зарубежных лесоводов, сведений о ее влиянии на состав и структуру напочвенного покрова немного [Демьянов, 1982, 1989; Сухенко и др., 2012; Гончарова, Собачкин, 2013], особенно западнее границы ее естественного распространения. По данным палеоботанических исследований [Kuosmanen et al., 2014, 2015; Wagner et al., 2015], в раннем голоцене лиственница имела более широкое распространение, произрастая как в европейской части России, так и в Финляндии и Швеции. Причины «ухода» лиственницы с территории Фенноскандии до конца не выяснены. Ряд исследователей [Ананьев и др., 2007; Лаур, Царев, 2012; Кищенко, 2015] отмечают низкую возобновительную способность как лиственничных культур, так и естественных лиственничников на границе ареала. Нами на всей исследованной площади лиственничника [Рыжкова и др., 2014] были обнаружены лишь единичные сеянцы лиственницы двух лет и полное отсутствие ее подроста.

В данной работе мы исследовали различия в составе напочвенного покрова лиственничника, искусственно созданного в 1935 г., и соседствующих с ним ельников, как естественного, так и искусственного происхождения. Результаты исследований приблизят нас к пониманию механизмов формирования лесных растительных сообществ – фактически 80 лет назад финскими фермерами невольно был заложен

эксперимент, впоследствии поддержанный властями Республики Карелия, организовавшими здесь особо охраняемую природную территорию. Лиственничник, как и соседствующие с ним зональные ельники, формировался под влиянием естественных факторов. Это дает нам возможность выявить изменения в составе сообщества, вызванные доминированием в древесном ярусе лиственницы.

## Объекты и методы

Исследования проводились в Северном Приладожье вблизи российско-финляндской границы на границе южной и средней подзон тайги [Гнатюк и др., 2011]. На этой территории в первой половине прошлого века существовали фермерские хозяйства (территория принадлежала Финляндии), где в 1935 г. были созданы культуры лиственницы сибирской, сосны сибирской и ели европейской. История создания культур, к сожалению, неизвестна, наши запросы в архивы Финляндии не дали результатов, и это косвенно указывает на то, что посадки создавались частными лицами и, скорее всего, в коммерческих целях. После создания культур лиственницы и сосны сибирской сообщества развивались спонтанно и не испытывали серьезных внешних воздействий. В настоящее время они вошли в состав регионального ботанического памятника природы [Рыжкова и др., 2014], при этом на смежной территории, прилегающей к ООПТ, активно ведется лесозаготовительная деятельность.

Исследовали видовой состав сосудистых растений лесных участков различных типов: лиственничника кисличного, ельников черничных и кисличных (рис. 1).

Обследование лесных участков проводили в соответствии с общепринятыми в лесной таксации методами [Анучин, 1982; Поляков, 1998]. При таксации насаждений применяли следующие приборы: высотомер Suunto PM-5 (Finlandia); мерная вилка (Halglof Sweden); реласкоп-полнотомер (Finlandia); возрастной бурав Пресслера (Mora Sweden). Тип леса определяли по преобладающей породе и основному представителю напочвенного покрова, учитывая основные положения лесной типологии В. Н. Сукачева [Сукачев, Зонн, 1961].

Сообщества различаются по составу древесного яруса, принадлежности к типу леса, характеристикам древостоя, а именно по высоте и диаметру деревьев, по полноте, а также по возрасту (табл. 1).

На каждом ЛУ заложили полнопрофильные разрезы, выполнили морфологическое описание. Из каждого генетического горизонта отобрали образцы для определения физико-химических свойств почвы (гидролитическая кислотность, сумма обменных оснований, степень насыщенности основаниями, обменная кислотность, содержание подвижных соединений элементов минерального питания) по общепринятой методике [Аринушкина, 1970]. Химические анализы проводили в лаборатории лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН.

Подвижный калий определяли методом атомно-эмиссионной спектрофотометрии (спектрофотометр AA-7000 (Shimadzu, Япония)) в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН.

**Лиственничник кисличный** (ЛУ № 1) – культуры лиственницы, созданные в 1935 г., представляют собой сложное насаждение с лиственницей, сосной, березой в первом

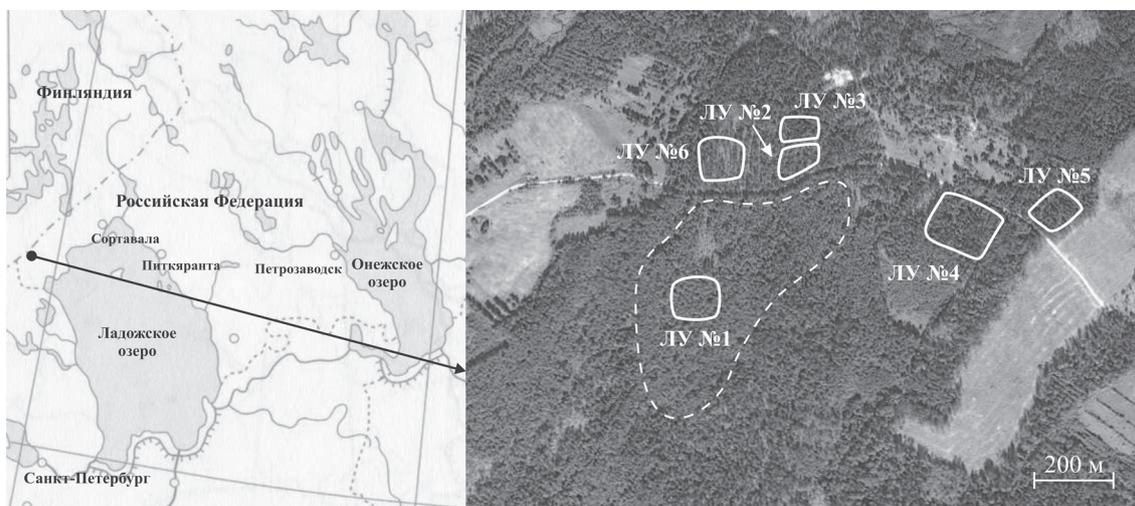


Рис. 1. Расположение ЛУ, номер участка на рисунке соответствует номеру в таблице 1

Таблица 1. Таксационная характеристика ЛУ

ЛУ №	Состав	Тип леса	Возраст, лет	Средние		Полнота	Бонитет
				Н, м	D <sub>1,3'</sub> , см		
1	I. 8Л1С1Б	Л. кисл.	80	30	32	0,8	Ia
	II. 10Е		60	14	15	0,4	III
2	6Е (95) 3Е (80) 1Е (125) +С+Б	Е. черн.	95	24	24	0,7	II
3	7Е (100) 3Б (90) +С	Е. кисл.	100	24	26	0,8	II
4	4Е (80) 1Е (120) 2С3Б+К	Е. кисл.	80	26	28	0,8	I
5	I. 4Е (120) 2Е (80) 3С (120) 1Б+Ос	Е. кисл.	120	32	38	0,7	I
	II. 10Е (80)		80	12	12	0,2	V
6	4Е (90) 3Е (110) 3Е (70) +Б+С	Е. черн.	90	26	26	0,8	I

Примечание. Н – высота, D<sub>1,3'</sub> – диаметр на высоте груди, Б – береза, Е – ель, К – кедр (сосна сибирская), Л – лиственница, Ос – осина, С – сосна.

ярусе и елью во втором. Средний диаметр лиственницы составляет 32 см, сосны – 32 см, березы – 26 см, средняя высота – 30, 28 и 25 м соответственно. Второй ярус ели хорошо выражен (более 700 шт./га), средняя высота 14 м, средний диаметр 15 см. Общая полнота 1,2. Класс бонитета для деревьев первого яруса Ia, для второго – III. Подрост ели редкий, неблагонадежный. Подлесок из рябины и малины, очень редкий.

В травяно-кустарничковом ярусе лиственничника кисличного отмечено 45 видов сосудистых растений и 10 видов напочвенных мхов, общее проективное покрытие – 60 %. В напочвенном покрове преобладают *Oxalis acetosella*<sup>1</sup>, *Hepatica nobilis*, *Maianthemum bifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, реже *Dryopteris carthusiana*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum pratense*, *Pteridium latiusculum*. Общее проективное покрытие мохового яруса не превышает 5 %, преобладают *Pleurozium schreberi*<sup>2</sup>, *Sciuro-hypnum oedipodium* и *Rhodobryum roseum*.

Почва подзолистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях<sup>3</sup>.

**Ельник черничный** (ЛУ № 2) – сложный по составу древостой, его древесный ярус сформирован разновозрастной елью с примесью сосны и березы. Часть насаждения сформировалась из елового подроста, а часть поселилась после рубки материнского древостоя (сосны) 70–80 лет назад. Самая многочисленная группа деревьев представлена 95-летней елью со средними диаметром 24 см и высотой 24 м, 80-летние деревья имеют средний диаметр 22 см и среднюю высоту 24 м. Небольшое количество деревьев имеют возраст

125 лет, они отличаются наиболее крупными размерами, средний диаметр и высота – 30 см и 26 м соответственно. Полнота 0,7; II класс бонитета. Подрост отсутствует. Подлесок представлен тремя видами: *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* и *Ribes spicatum*, очень редкий.

В напочвенном покрове ельника черничного произрастает 39 видов сосудистых растений и 4 вида мхов. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышает 30 %. Доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Oxalis acetosella*. Только *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium* и *Avenella flexuosa* имеют проективное покрытие более 1 %, остальные виды растений встречаются единично. Моховой покров хорошо развит, общее проективное покрытие составляет 70 %. Доминирует в покрове *Hylocomium splendens*, гораздо меньшее покрытие имеет *Pleurozium schreberi*.

Почва поверхностно-подзолистая иллювиально-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунный песок).

**Ельник кисличный** (ЛУ № 3) – смешанное елово-березовое сообщество с примесью сосны. Средняя высота ели составляет 24 м, средний диаметр – 26 см, у березы 22 м и 20 см соответственно. Насаждение имеет полноту 0,8; II класс бонитета. Несмотря на низкий уровень грунтовых вод, производительность обследованного древостоя довольно высокая, т. к. участок расположен на пологом склоне и застоя воды не наблюдается. Подрост состоит из ели в возрасте 30–50 лет, 0,5–6 м высотой, около 600 шт./га. Подлесок в виде рябины, смородины и малины редкий.

В напочвенном покрове ельника черничного произрастало 28 видов сосудистых растений и 6 видов мхов. Травяно-кустарничковый ярус развит слабо, общее проективное покрытие составляет 30 %, доминирует *Oxalis acetosella*.

<sup>1</sup> Латинские названия видов сосудистых растений даны по [Кравченко, 2007].

<sup>2</sup> Латинские названия мхов даны по [Ignatov et al., 2006].

<sup>3</sup> Названия почв даны по Р. М. Морозовой [1991].

Проективное покрытие *Melampyrum sylvaticum* и *Fragaria vesca* не превышает 5 %, остальные виды сосудистых растений встречаются редко или единично. Общее проективное покрытие мохового яруса составляет 30 %, преобладает *Hylocomium splendens*. Гораздо меньшее покрытие имеет *Pleurozium schreberi*. Покрытие почвы другими видами мхов не превышает 1 %.

Почва элювиально-поверхностно-глееватая суглинистая, сформированная на озерно-ледниковых отложениях.

**Ельник кисличный** (ЛУ № 4) – представляет собой посадки сосны сибирской, созданные в 1935 году финскими фермерами. Отсутствие ухода привело к тому, что в древостое стала преобладать ель; помимо этих двух видов здесь также произрастают сосна и береза. Средний возраст ели составляет 80 лет, при этом присутствует еще одно поколение ели – 120 лет. Средний диаметр 80-летних деревьев ели составляет 28 см, средняя высота – 26 м. Более старшее поколение ели – 32 см и 26 м соответственно. Сохранившиеся деревья сосны сибирской составляют менее 10 % в древостое, они имеют среднюю высоту 25 м и средний диаметр 28 см. Полнота 0,8; I класс бонитета. Подлесок представлен рябиной, довольно обильный. Подрост ели редкий, высота его колеблется от 0,5 до 6 м, общее количество подроста – 500 шт./га. При обследовании данного участка были найдены упавшие шишки кедра, а также единичные его всходы. Однако подрост кедра отсутствует, что свидетельствует о его нежизнеспособности.

В напочвенном покрове ельника кисличного отмечено 23 вида сосудистых растений и 7 видов мхов. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 30 %. Преобладают *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, реже *Maianthemum bifolium* и *Calamagrostis arundinacea*. Проективное покрытие мохового яруса составляет более 60 %, преобладают *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune*. Стоит отметить, что в микропонижениях доминирует *Sphagnum girgensohnii*, что свидетельствует об избыточном увлажнении. Но, несмотря на это, производительность обследованного участка довольно высокая, что, возможно, связано с проточными почвенно-грунтовыми водами.

Почва поверхностно-подзолистая иллювиально-гумусово-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунные пески).

**Ельник кисличный** (ЛУ № 5) – сложное смешанное елово-сосновое сообщество с березой, небольшой примесью осины и елью во

втором ярусе. Присутствуют два поколения ели – 80 (средний диаметр 24 см, средняя высота 30 м) и 120 лет (38 см и 32 м соответственно). Насаждение высокополнотное, вместе со вторым ярусом полнота составляет 0,9. Класс бонитета для первого яруса равен I, для второго – V. Подрост состоит из ели в возрасте 40–60 лет, 3–6 м высотой, 200 шт./га. Подлесок рябины редкий.

В ельнике кисличном отмечено 22 вида сосудистых растений и 3 вида напочвенных мхов. Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 60 % образован главным образом *Oxalis acetosella*, гораздо меньшее обилие имеет *Hepatica nobilis*. В моховом покрове отмечено всего три вида – *Pleurozium schreberi*, *Cirriphyllum piliferum* и *Dicranum polysetum*, их общее проективное покрытие не превышает 20 %.

Почва поверхностно-подзолистая иллювиально-гумусово-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунные пески).

**Ельник черничный** на элювии коренных пород (ЛУ № 6) – сложное по составу насаждение, представленное тремя поколениями ели (70–110 лет) с примесью сосны и березы. Молодые деревья ели имеют средний диаметр 14 см и среднюю высоту 17 м, 90-летние – 20 см и 22 м, 110-летние – 34 см и 30 м соответственно. Полнота 0,8; I класс бонитета. Подрост представлен 40–60-летней елью высотой 4–6 м, около 200 шт./га.

В напочвенном покрове ельника черничного произрастает 26 видов сосудистых растений и 5 видов мхов. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 30 %. Преобладают *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis epigeios*, реже встречаются *Avenella flexuosa*, *Oxalis acetosella*. Моховой ярус хорошо развит, его общее проективное покрытие составляет 60 %, наибольшее обилие имеют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

Почва поверхностно-подзолистая иллювиально-железистая супесчаная на элювии коренных пород.

Видовой состав лиственничника определяли в пределах ППП (0,25 га), на остальных ЛУ – в пределах границ естественных выделов лесных сообществ, которые по площади примерно равнялись экспериментальному участку лиственничника (рис. 1). При сравнительном анализе сообществ кроме числа видов мы определяли различия в экологической, эколого-ценотической и географической структурах. При анализе географической структуры мы основывались на методе биогеографических координат

Таблица 2. Состав травяно-кустарничкового яруса исследованных сообществ

Вид	Проективное покрытие, %						ЭЦГ	ЭГ		
	ЛУ № 1	ЛУ № 2	ЛУ № 3	ЛУ № 4	ЛУ № 5	ЛУ № 6		СВ	ВЛ	ПБ
<i>Aegopodium podagraria</i>	2	–	–	–	–	–	I	с-сц	М	эв
<i>Angelica sylvestris</i>	1	+	+	–	–	–	I	с-сц	М-Г	эв
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	–	–	–	+	–	II	гел	М	ме-эв
<i>Athyrium filix-femina</i>	+	+	+	–	–	–	I	с-сц	Г	ме
<i>Avenella flexuosa</i>	2	1	–	+	3	7	II	с-гел	К-М	ол
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	10	+	–	5	3	+	II	с-сц	М	ме
<i>C. epigeios</i>	–	–	–	–	–	10	III	с-гел	М	ме-эв
<i>Campanula rapunculoides</i>	+	–	–	–	–	–	II	с-сц	М	ме
<i>C. rotundifolia</i>	–	–	–	–	+	–	IV	гел	М	ме-ол
<i>Carex digitata</i>	5	+	–	–	–	+	I	с-сц	М	ме
<i>C. globularis</i>	–	–	+	–	+	–	IV	с-гел	Г	ме-ол
<i>C. leporina</i>	–	+	–	–	–	–	VII	с-гел	М	ме
<i>Convallaria majalis</i>	2	+	1	–	2	3	I	гел	М	ме
<i>Dactylorhiza maculata</i>	–	+	–	–	–	–	II	с-сц	М-Г	ме-ол
<i>Dryopteris carthusiana</i>	7	+	1	3	+	+	IV	с-сц	М-Г	ме
<i>D. expansa</i>	+	–	–	–	–	–	IV	с-сц	М-Г	ме
<i>D. filix-mas</i>	–	+	1	2	–	–	I	с-сц	М-Г	ме
<i>Equisetum pratense</i>	5	–	–	–	–	–	IV	с-гел	М	ме
<i>E. sylvaticum</i>	–	+	+	2	–	–	IV	с-сц	М	ме
<i>Fragaria vesca</i>	1	+	5	–	–	+	II	с-гел	М	ме-эв
<i>Galium triflorum</i>	+	+	+	–	+	–	I	с-сц	М-Г	ме-эв
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	+	+	–	–	–	II	с-гел	М-Г	ме-эв
<i>Goodyera repens</i>	–	+	–	–	–	+	II	с-сц	М	ме-ол
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	+	+	1	–	–	IV	сц	М-Г	ме-эв
<i>Hepatica nobilis</i>	20	+	1	–	10	3	I	с-сц	М	ме-эв
<i>Linnaea borealis</i>	+	+	–	1	–	+	IV	сц	М	ме
<i>Luzula pilosa</i>	2	1	1	1	1	1	II	с-сц	М	ме
<i>Lycopodium annotinum</i>	+	+	+	+	1	–	II	с-сц	М	ме-ол
<i>Maianthemum bifolium</i>	10	3	–	7	5	5	II	с-сц	М	ме
<i>Melampyrum pratense</i>	–	1	–	–	+	+	II	с-гел	М-Г	ме
<i>M. sylvaticum</i>	+	2	2	1	+	3	II	с-гел	М	ме
<i>Melandrium dioicum</i>	–	+	–	–	–	–	VII	с-гел	М-Г	эв
<i>Melica nutans</i>	+	–	–	–	+	–	I	с-сц	М-Г	ме
<i>Milium effusum</i>	–	+	–	–	–	–	I	с-сц	М-Г	ме-эв
<i>Orthilia secunda</i>	1	+	+	2	–	–	IV	с-гел	М	ме-ол
<i>Oxalis acetosella</i>	30	5	40	20	50	7	I	сц	М-Г	ме
<i>Paris quadrifolia</i>	1	+	+	–	+	–	I	с-сц	М	ме
<i>Phegopteris connectilis</i>	+	–	–	+	–	–	IV	с-сц	М-Г	ме-эв
<i>Poa trivialis</i>	+	+	+	–	–	–	VIII	с-сц	М-Г	ме-эв
<i>Pteridium latiusculum</i>	5	–	–	–	–	+	III	с-гел	К-М	ме-ол
<i>Pyrola media</i>	1	–	–	–	–	–	II	с-сц	М	ме-ол
<i>P. minor</i>	1	–	–	–	–	–	IV	с-сц	М-Г	ме-ол
<i>P. rotundifolia</i>	1	–	–	–	–	–	II	с-сц	М	ме-ол
<i>Ribes spicatum</i>	–	+	+	–	–	–	I	с-сц	М	ме-эв
<i>Rubus arcticus</i>	+	+	–	–	–	–	II	с-гел	М-Г	ме
<i>R. idaeus</i>	+	+	2	+	–	–	II	с-гел	М	эв
<i>R. saxatilis</i>	5	–	–	–	3	1	II	с-гел	М-Г	ме-эв
<i>Solidago virgaurea</i>	2	+	1	+	+	+	II	с-гел	М	ме
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	+	+	+	+	II	с-сц	М	ме
<i>Stellaria holostea</i>	+	–	–	–	–	–	I	гел	М	ме-эв

## Окончание табл. 2

Вид	Проективное покрытие, %						ЭЦГ	ЭГ		
	ЛУ № 1	ЛУ № 2	ЛУ № 3	ЛУ № 4	ЛУ № 5	ЛУ № 6		СВ	ВЛ	ПБ
<i>Trientalis europaea</i>	3	+	+	1	–	2	II	с-сц	М-Г	ме
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	5	1	15	1	20	I	с-гел	М	ме
<i>V. vitis-idaea</i>	1	+	+	2	+	+	IV	с-гел	М	ме-ол
<i>Veronica officinalis</i>	+	+	+	+	–	+	III	с-гел	М	ме-эв
<i>Vicia sepium</i>	–	–	–	–	–	+	VII	с-гел	М	ме
<i>Viola nemoralis</i>	+	+	+	+	–	+	VII	гел	М	ме
<i>V. mirabilis</i>	1	–	–	–	–	+	I	с-сц	М	ме-эв
<i>V. palustris</i>	1	–	–	2	–	–	II	с-сц	М-Г	ме
Количество видов	45	39	28	23	22	26	–	–	–	–
Видов только в данном ЛУ	8	4	0	0	1	2	–	–	–	–
Коэффициент специфичности, %	13	6	0	0	1.5	3	–	–	–	–

*Примечание.* «+» отмечено значение проективного покрытия менее 1 %. Кустарники учитывались в случае, если их высота не превышала высоту травяно-кустарничкового яруса.

Эколого-ценотические группы по М. Л. Раменской [1983] (ЭЦГ): I – «лесные растения, характерные преимущественно для более плодородных лесных почв и хорошо развитого тенистого яруса»; II – «лесные растения, произрастающие на средних по богатству и относительно бедных лесных почвах с более или менее разреженным древостоем»; III – растения открытых и сухих местообитаний; IV – «лесные виды с очень широкой экологической амплитудой»; VII – «преимущественно луговые растения мезо- и гигрофильного ряда»; VIII – «виды, приуроченные преимущественно к берегам пресноводных водоемов: озер, рек, ручьев».

Экологические группы (ЭГ) по отношению к: свету (СВ): гел – гелиофит, с-гел – семигелиофит, с-сц – семисциофит, сц – сциофит; влажности (ВЛ): Г – гигрофит, К-М – ксеро-мезофит, М – мезофит, М-Г – мезо-гигрофит; почвенному богатству (ПБ): ме – мезотроф, ме-ол – мезо-олиготроф, ме-эв – мезо-эвтроф, ол – олиготроф, эв – эвтроф.

Б. А. Юрцева [1968]. При определении экологических характеристик видов мы использовали информацию с сайта «Определитель растений on-line» ([www.plantarium.ru](http://www.plantarium.ru)), где эти характеристики даны с учетом экологических шкал Г. Элленберга, Е. Ландольта и Д. Н. Цыганова.

Для сравнения состава травяно-кустарничкового яруса исследованных сообществ рассчитали коэффициент специфичности, который представляет собой соотношение числа видов, встреченных только в этом сообществе, к общему числу видов, отмеченных во всех шести сообществах (%).

Математическую обработку описаний растительных сообществ проводили в пакете программ Statistica 10.0.

## Результаты и обсуждение

Всего на изученных лесных участках было отмечено 64 вида сосудистых растений (табл. 2) и 14 видов напочвенных мхов (*Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. medium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhodobryum roseum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. oedipodium*, *Sphagnum girgensohnii*).

Из 64 видов сосудистых растений только 7 встречены во всех исследованных лесных сообществах (*Dryopteris carthusiana*, *Luzula*

*pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*, *Oxalis acetosella*).

Число видов, присутствующих только в одном сообществе, варьирует от 0 до 8. Сравнение списков видов исследованных ЛУ с применением коэффициента специфичности показало, что лиственничник кисличный значительно отличается от других сообществ. Так, только в лиственничнике (ЛУ № 1) отмечено 8 видов, или 13 % от общего числа видов (*Aegopodium podagraria*, *Campanula rapunculoides*, *Equisetum pratense*, *Dryopteris expansa*, *Pyrola media*, *P. minor*, *P. rotundifolia*, *Stellaria holostea*). В следующем по величине коэффициента специфичности (6 %) ельнике черничном (ЛУ № 2) отмечено 4 таких вида (*Dactylorhiza maculata*, *Carex leporina*, *Milium effusum*, *Melandrium dioicum*). Только в ельнике черничном на коренном основании (ЛУ № 6) встречено 2 вида (*Vicia sepium*, *Calamagrostis epigeios*), специфичность 3 %. Только в ельнике кисличном (ЛУ № 5) отмечен один вид – *Campanula rotundifolia*, специфичность 1,5 %.

Кластерный анализ (квадрат евклидоваго расстояния, метод ближайших соседей) достаточно четко разделит сообщества по признакам состава и проективного покрытия видов напочвенного покрова на две группы: лиственничник (ЛУ № 1) и все остальные ЛУ (рис. 2). Здесь важно отметить, что в объединенной

Таблица 3. Географическая (широтная) структура ценофлор лесных сообществ

Географические элементы	ЛУ № 1		ЛУ № 2		ЛУ № 3		ЛУ № 4		ЛУ № 5		ЛУ № 6	
	кол-во	%										
<b>Северная группа:</b>	<b>2</b>	<b>4,4</b>	<b>2</b>	<b>5,2</b>	<b>1</b>	<b>3,6</b>	<b>1</b>	<b>4,3</b>	<b>1</b>	<b>4,5</b>	<b>1</b>	<b>3,8</b>
ГА	1	2,2	1	2,6	1	3,6	1	4,3	1	4,5	1	3,8
ГАБ	1	2,2	1	2,6	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
<b>Б</b>	<b>31</b>	<b>68,9</b>	<b>29</b>	<b>74,4</b>	<b>23</b>	<b>82,1</b>	<b>20</b>	<b>87,0</b>	<b>16</b>	<b>72,7</b>	<b>19</b>	<b>73,1</b>
<b>Южная группа:</b>	<b>11</b>	<b>24,4</b>	<b>8</b>	<b>20,5</b>	<b>4</b>	<b>14,3</b>	<b>2</b>	<b>8,7</b>	<b>5</b>	<b>22,7</b>	<b>5</b>	<b>19</b>
БН	5	11,1	6	15,4	3	10,7	2	8,7	4	18,2	2	7,7
Н	6	13,3	2	5,1	1	3,6	0	0,0	1	4,5	3	11,5
<b>П</b>	<b>1</b>	<b>2,2</b>	<b>0</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>	<b>0,0</b>	<b>1</b>	<b>3,8</b>
Всего	45	100	39	100	28	100	23	100	22	100	26	100

Примечание. ГА – гипоарктические виды; ГАБ – гипоарктобореальные виды; Б – бореальные виды; БН – бореонеморальные виды; Н – неморальные виды; П – плюризональные виды.

группе ельников присутствовали сообщества на коренных основаниях и на морене, отличающиеся по механическому составу почвы и степени увлажнения. И эти биотопические факторы сыграли значительно меньшую роль в формировании структуры напочвенного покрова, чем состав древостоя.

Анализ экологической структуры напочвенного покрова показал, что на всех исследованных лесных участках преобладают семигелиофиты, наибольшее их число отмечено в сообществе с посадками лиственницы (22 вида), минимальное – в высокополнотном ельнике (ЛУ № 5) – 12 видов. При этом и количество теневыносливых растений в лиственничнике (16 видов) в два раза больше, чем на других ЛУ (по 6–7 видов). Стоит отметить, что 15 из 16 теневыносливых видов в лиственничнике кисличном относятся к группе видов, характерных для более плодородных и средних по богатству лесных почв (по системе эколого-ценотических

групп М. Л. Раменской [1983]). И только *Pyrola minor* относится к видам с широкой экологической амплитудой.

По отношению к плодородию местообитаний во всех лесных сообществах наибольшее количество видов относится к группе мезотрофов (13–22). Количество мезо-эвтрофных видов наиболее высокое в лиственничнике (12 видов).

Анализ географической структуры ценофлор показал, что на всех ЛУ преобладают зональные бореальные виды (68–87 %) (табл. 3).

При этом из 13 видов южной группы, отмеченных в лесных сообществах, 11 произрастают в лиственничнике кисличном, причем 3 из них (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Campanula rapunculoides*) встречаются только здесь.

Нами ранее проводилось сравнение видового состава и экологической структуры объединенных парциальных флор на изученной территории в следующих типах биотопов: лес, вырубка, дорога и луг [Геникова и др., 2014]. Исследования показали, что антропогенная трансформация ландшафтов в целом ведет к увеличению флористического богатства территории и способствует синантропизации локальной флоры. При этом в лесных сообществах не было отмечено внедрение нелесных видов, в том числе и в лиственничнике, где наблюдалось максимальное видовое разнообразие из лесных сообществ, но полностью, так же как и в ельниках, отсутствовал синантропный комплекс, в массе представленный на соседних вырубке, дороге и лугах.

Почему в лиственничниках, по сравнению с ельниками, значительно большее видовое разнообразие напочвенного покрова? Во-первых, поскольку изменился состав древесного

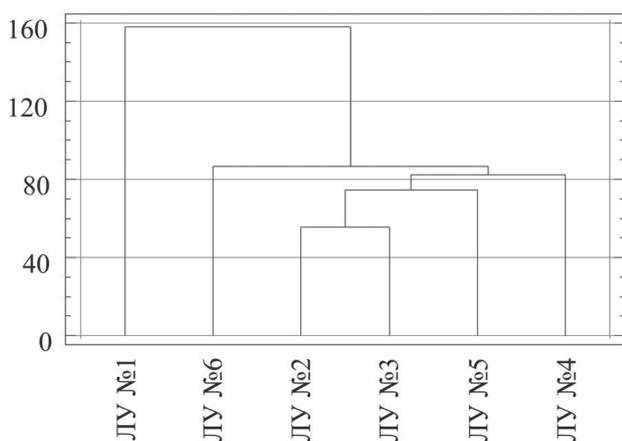


Рис. 2. Кластерный анализ исследованных ЛУ (квадрат евклидова расстояния, метод ближайших соседей, пояснения в тексте).

Таблица 4. Агрохимические показатели почв ЛУ

Горизонт	Глубина, см	C	N	pH <sub>КСЛ</sub>	ГК	S	V, %	K <sub>2</sub> O	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	Индекс плодородия, мг-экв на 100 г почвы
		%			мг-экв на 100 г почвы			мг-экв на 100 г почвы		
ЛУ № 1 – почва подзолистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях										
A <sub>0</sub>	0–1	7,8	0,5	5,8	39,1	47	54,6	103,8	20,6	24
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	1–2	0,7	0,3	5,5	18,2	33,2	64,7	17	10,4	
A <sub>2</sub> B	2–17	0,6	0,1	4,9	7,3	3,3	30,8	2	0,2	
ЛУ № 2 – почва поверхностно-подзолистая иллювиально-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунный песок)										
A <sub>0</sub>	0–6	15,7	0,4	4,6	6,8	0,9	11,3	102,3	19,7	0,4
A <sub>2</sub> B <sub>f</sub>	6–18	0,8	0,1	4	53,3	47,3	47,1	1,5	0,4	
ЛУ № 4 – почва поверхностно-подзолистая иллювиально-гумусово-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунный песок)										
A <sub>0</sub> T	0–2	21	0,42	5,1	76,8	35,6	31,7	168,7	44,5	15
B <sub>nf</sub>	2–5	2,18	0,49	4,9	38,7	следы	следы	13,7	2,6	
ЛУ № 5 – почва поверхностно-подзолистая иллювиально-гумусово-железистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях (валунный песок)										
A <sub>0</sub> T	0–2	19,2	0,27	5,1	67,3	36,2	35	147,3	36,8	10
B <sub>nf</sub>	2–5	4,6	0,5	4,6	77,9	10,9	12,2	54,4	10,9	

Примечание. С – содержание углерода в почве; N – содержание азота в почве; ГК – гидролитическая кислотность; S – сумма поглощенных оснований; V – степень насыщенности почв основаниями; K<sub>2</sub>O – обменный калий в почве, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – подвижные соединения фосфора в почве.

яруса, это привело к увеличению гетерогенности условий под пологом и, соответственно, мозаичности напочвенного покрова. Во-вторых, лиственница в составе древостоя влияет на состав и обилие видов напочвенного покрова через изменение физико-химических свойств почвы, существенно улучшая ее плодородие за счет повышения содержания питательных веществ [Ilvessalo, 1923]. Благодаря особенностям химического состава опада в лиственничнике процесс накопления подстилки идет менее активно (в сравнении с сосной и елью), что в свою очередь обуславливает большую интенсивность биологического круговорота [Решетникова, 2015]. Б. Ф. Говоренков [1973] установил, что лиственничная хвоя содержит больше азота, чем даже многие лиственные породы лесной зоны. Помимо этого отмечена высокая заселенность лиственничной подстилки микроорганизмами и беспозвоночными, играющими важную роль в трансформации органических остатков [Карпачевский, 1981; Безкоровайная, Вишнякова, 1996; Безкоровайная, Яшихин, 2003 и др.]. Почвоулучшающая роль лиственницы проявляется и в увеличении содержания гумуса, поглощенных оснований, а также азота и фосфора в почве, при этом наблюдается снижение обменной и гидролитической кислотности [Говоренков, 1973; Редько, Мьякёнен, 2003; Тарасов, Тарасова, 2010; Ключников и др., 2011].

На исследованном участке по основным характеристикам почва лиственничника (ЛУ № 1) близка к почвам ЛУ №№ 2, 4, 5 – они сходны по степени выраженности гумусово-иллювиального процесса. Основная часть органического вещества сосредоточена в подстилке, а в минеральной части профиля содержание углерода постепенно убывает с глубиной. Аналогично и распределение азота в почвах всех ЛУ – наблюдается постепенное снижение его содержания по профилю без накопления в иллювиальном горизонте. В таблице 4 не приведены данные элювиальных и иллювиальных горизонтов, т. к. они чаще всего показывают однообразное изменение параметров от аккумулятивных горизонтов к породе, и кроме того, с точки зрения влияния лиственницы на травяно-кустарничковый ярус через изменения почвенных характеристик важнее характеристики верхних горизонтов. Мы исключили из дальнейшего обсуждения ЛУ № 6, расположенный на выходах коренных пород в отличие от всех остальных ЛУ, почвы которых формировались на озерно-ледниковых отложениях, и ЛУ № 3, где почва элювиально-поверхностно-глеватая суглинистая переувлажненная.

В таежной зоне азот и сумма обменных оснований являются факторами, определяющими продуктивность лесных почв [Чертов, 1981]. Поэтому целесообразно воспользоваться индексом плодородия, предложенным О. Г. Чертовым [1981], который принято рассчитывать

для  $A_0$ . Индекс плодородия, представляющий собой произведение общего азота на сумму обменных оснований, в лиственничнике в 1,5 и более раз выше, чем в еловых сообществах (табл. 4).

Почва лиственничника по сравнению с большинством участков соседних ельников несколько менее кислая, содержит больше обменных оснований, и степень насыщенности ими выше (табл. 4). Лесная подстилка на данном участке имеет менее кислую реакцию, что в сочетании с относительно благоприятным световым режимом приводит к более активному разложению, вследствие чего содержание углерода в ней снижается, а азота увеличивается (табл. 4).

При обследовании лиственничных насаждений за пределами ее западной границы распространения (в Ленинградской области) А. А. Ниценко [1959] выявил «виды-спутники» лиственницы: *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Lathyrus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium latiusculum*, *Rubus saxatilis*, *Veronica chamaedrys*, *Viola mirabilis*. «Виды-спутники» лиственницы составляют флористическое ядро лиственничников кисличных (разнотравных), встречающихся и на северо-востоке европейской части России [Сукачев, 1934; Ниценко, 1959]. Сходство исследованных нами культур лиственницы с естественными лиственничниками заключается также и в том, что роль таежных кустарничков в напочвенном покрове не столь значительна, как в ельниках и сосняках, а в травяном покрове выделяются ярусы высоких злаков и мелкотравья. Помимо этого, при относительно высоком видовом разнообразии мхов сам моховой покров менее развит, и его общее проективное покрытие, как правило, не превышает 25 %.

## Заключение

Анализ таксационных показателей исследованных лесных участков позволяет говорить о том, что лиственница сибирская в культурах, созданных в 1935 г., хорошо адаптировалась к местным условиям среды и успешно конкурирует с елью и сосной. При этом условия биотопа, созданного ею, оказались в целом благоприятными для многих видов напочвенного покрова – число видов высших растений в лиственничнике практически в два раза выше, чем в соседних ельниках кисличного и черничного типа. Кроме того, напочвенный покров лиственничника имеет более сложное

строение – с первым ярусом из видов, предпочитающих светлые леса с плодородными почвами, и вторым ярусом, состоящим из теневыносливых видов. При этом произошло изменение мохового покрова (снизилось проективное покрытие) при увеличении числа видов и мозаичности покрова. При видимых резких отличиях в числе видов экологическая и эколого-ценотическая структура исследованных сообществ отличается незначительно – прирост числа видов произошел за счет как теневыносливых, так и светолюбивых видов. Улучшение плодородия почв в лиственничнике привело к увеличению числа мезо-эвтрофных видов, типичных для южной тайги, которые, в свою очередь, отмечались В. Н. Сукачевым и А. А. Ниценко как спутники лиственницы в пределах европейской части ее естественного ареала.

*Выражаем благодарность за содействие в сборе материала Е. Э. Костиной; О. Н. Бахмет и Н. Г. Федорец за консультации и помощь в описании и определении почв; Е. П. Гнатюк и М. А. Бойчук за помощь в определении видов сосудистых растений и мхов.*

*Исследования выполнены в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (проекты № 0220-2014-0002 и № 0220-2015-0014 программы Президиума РАН).*

## Литература

- Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
- Ананьев В. А., Раевский Б. В., Грабовик С. И. Зеленая гармония леса // Природа глазами ученых. 2007. № 1. С. 9–15.
- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. Уч. пособие для вузов по спец. «Агрохимия и почвоведение». М.: Моск. ун-т, 1970. 487 с.
- Бастаева Г. Т. Рост и состояние искусственных лесных ценозов в условиях Оренбуржья: дис. ... канд. с.-х. наук. Оренбург, 2007. 190 с.
- Безкоровайная И. Н., Вишнякова З. В. Участие почвенной биоты в деструкции подстилок в лесных культурах // Лесоведение. 1996. № 2. С. 53–61.
- Безкоровайная И. Н., Яшихин И. Н. Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных в хвойных и лиственных культурах // Экология. 2003. № 1. С. 56–62.
- Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Рыжкова Н. И. Формирование состава растительных сообществ в условиях антропогенно фрагментированного ландшафта у границы южной и средней тайги // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 27–35.
- Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Кузнецов О. Л. Биогеографическая характеристика приграничной

Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2011. Вып. 12, № 2. С. 12–22.

Говоренков Б. Ф. Фитомасса и круговорот элементов в культурном лиственничнике и естественном сосняке Линдуловской рощи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1973. 27 с.

Гончарова И. А., Собачкин Р. С. Влияние густоты древостоя на структуру напочвенного покрова в разнотравных молодняках лиственницы сибирской искусственного происхождения // Вестник КрасГАУ. 2013. № 3. С. 49–53.

Демьянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 62, № 4. С. 500–507.

Демьянов В. А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1309–1316.

Дробов В. К вопросу о произрастании сибирской лиственницы в пределах Олонецкой губернии // Известия общества изучения Олонецкой губернии. Петрозаводск: Олонецкая губернская типография, 1914. Т. 3, № 3. С. 113–129.

Карасева М. А. Эколого-физиологические и агротехнические основы выращивания культур лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Led.) в Среднем Поволжье: дис. ... докт. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2004. 370 с.

Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-ть, 1981. 264 с.

Кищенко И. Т. Лиственница сибирская на западной границе ареала // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 2. С. 55–65. doi: 10.15393/j1.art.2015.4142

Ключников М. В., Парамонов Е. Г., Трофимов И. Т. Влияние лиственницы на свойства черноземов южных в засушливой степи // Мир науки, культуры, образования, 2011. № 1. С. 351–353.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.

Лаур Н. В., Царев А. П. Исследование генетических ресурсов *Larix sukaczewii* на западном пределе ее естественного ареала // Ученые записки ПетрГУ. 2012. № 4 (125). С. 82–86.

Лесной план Республики Карелия: утвержден Главой Республики Карелия от 31 декабря 2008 г. № 975 – р. Петрозаводск. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gov.karelia.ru/Legislation/lawbase.html?lid=3693> (дата обращения: 22.06.2015).

Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.

Неверов Н. А., Беляев В. В. Влияние геоэкологических факторов среды на распространение лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) в Архангельской области // Вестник САФУ. 2014. № 4. С. 90–97.

Ниценко А. А. Линдуловская лиственничная роща // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 9. С. 1249–1260.

Определитель растений on-line [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantarium.ru> (дата обращения: 22.06.2015).

Поле Р. О лесах северной России. СПб., 1906.

Поляков А. Н. Практикум по лесной таксации и лесоустройству: учебное пособие для средних специальных учебных заведений. М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. 240 с.

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

Редько Г. И., Мьякёнен Э. Линдуловская лиственничная роща. Хельсинки: НИИЛФ, 2003. 90 с.

Решетникова Т. В. Формирование органического вещества почвы в культурах основных лесобразующих пород Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2015. 16 с.

Рыжкова Н. И., Крышень А. М., Преснухин Ю. В., Ткаченко Ю. Н. Состояние насаждений *Pinus sibirica* и *Larix sibirica* в Лахденпохском районе Республики Карелия // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 6. С. 163–165.

Сбоева Р. М. Некоторые итоги внедрения в производство быстрорастущих и хозяйственно ценных пород в условиях Карелии // Восстановление и защита леса в Карельской АССР. Петрозаводск, 1961. С. 75–85.

Ситдииков Р. Г. Повышение продуктивности лесов при выращивании лесных культур лиственницы // Повышение продуктивности лесов Южного Урала. Ульяновск. 1987. С. 53–57.

Соколов А. И. Лесовосстановление на вырубках Северо-Запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 215 с.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к исследованию типов леса. М.: АН СССР, 1961. 104 с.

Сухенко Н. В., Бочковская В. С., Ковылина О. П. Изучение видового состава живого напочвенного покрова в искусственных фитоценозах лиственницы сибирской о. Татышева // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки: сборник статей студентов, аспирантов и молодых ученых по итогам Всероссийской научно-практической конференции. Красноярск: СибГТУ, 2012. Т. 1. С. 42–44.

Тарасов П. А., Тарасова А. В. Сравнительная оценка влияния культур светлохвойных пород на свойства дерново-карбонатной почвы // Хвойные бореальной зоны. 2010. № 3/4. С. 284–288.

Тимофеев В. П. Выращивание лиственницы // Внедрение лиственницы в лесные культуры. М.: Лесн. пром-ть, 1968. С. 18–64.

Фокель Ф. Г. Описание естественного состояния растущих в северных российских странах лесов с различными примечаниями и наставлениями, как оные разводить. СПб.: Госадмиралтействколлегия, 1766. 372 с.

Хайретдинов А. Ф. Лесные культуры в повышении продуктивности лесов // Повышение продуктивности рекреационных лесов Южного Урала. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1990. 277 с.

Чертов О. Г. Экология лесных земель. Почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л.: Наука, 1981. 191 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 234 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

*Ilvessalo L.* Raivolan lehtikuusimetsä. Referat: Der Larchenwald bei Raivola. *Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae*. 1923. 5 (2). 119 p.

*Martinsson O., Lesinski O.* Siberian larch – Forestry and Timber in a Scandinavian Perspective. *Jamtlands: liLU*, 2007. 90 p.

*Kuosmanen N., Fang R., Bradshaw R.* Role of forest fires in Holocene stand-scale dynamics in the unmanaged taiga forest of northwestern Russia. *The Holocene*, 2014. November vol. 24, 11. P. 1503–1514. doi: 10.1177/0959683614544065

*Kuosmanen N., Seppä H., Reitalu T. et al.* Long-term forest composition and its drivers in taiga forest in NW Russia // *Veget Hist and Archaeobot*, 2015. doi: 10.1007/s00334-015-0542-y

*Wagner S., Litt T., Goñi M., Petit R.* History of *Larix decidua* Mill. (European larch) since 130 ka // *Quaternary Science Reviews*, 2015. No. 124. P. 224–247. doi: 10.1016/j.quascirev.2015.07.002

Поступила в редакцию 24.10.2016

## References

*Anuchin N. P.* Lesnaya taksatsiya [Forest inventory]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982. 552 p.

*Anan'ev V. A., Raevskii B. V., Grabovik S. I.* Zelenaya garmoniya lesa [Green harmony of a forest]. *Priroda glazami uchenykh [Nature through Scientists' Eyes]*. 2007. No. 1. P. 9–15.

*Arinushkina E. V.* Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochvy [Manual on chemical analysis of soils]. Moscow: Mosk. gos. univ., 1970. 487 p.

*Bastaeva G. T.* Rost i sostoyanie iskusstvennykh lesnykh tsenozov v usloviyakh Orenburzh'ya [Growth and state of artificial forest communities in Orenburg]: Summary of PhD (Cand. of Agric.) thesis. Orenburg, 2007. 190 p.

*Bezkorovainaya I. N., Vishnyakova Z. V.* Uchastie pochvennoi bioty v destruktzii podstilok v lesnykh kul'turakh [Soil biota participation in litter destruction of forest plantations]. *Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]*. 1996. No. 2. P. 53–61.

*Bezkorovainaya I. N., Yashikhin I. N.* Vliyaniye gidrotermicheskikh uslovii pochvy na kompleksy bespozvonochnykh v khvoinykh i listvennykh kul'turakh [Effect of hydrothermal conditions of soils on complexes of the invertebrates in coniferous and larch forest plantations]. *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]*. 2003. No. 1. P. 56–62.

*Chertov O. G.* Ekologiya lesnykh zemel' [Forest lands ecology]. Pochvenno-ekologicheskoe issledovanie lesnykh mestoobitaniy [Soil and Ecological Research of Forest Habitats]. Leningrad: Nauka, 1981. 191 p.

*Dem'yanov V. A.* Vliyaniye *Larix gmelinii* (Pinaceae) na stroeniye rastitel'nogo pokrova na verkhnei granitse drevesnoi rastitel'nosti [The *Larix gmelinii* (Pinaceae) influence on vegetation cover structure on the top line of tree vegetation]. *Bot. Zhurn. [Botanical Journal]*. 1982. Vol. 62, no 4. P. 500–507.

*Dem'yanov V. A.* Struktura tsenogenogo polya na primere grupp derev'ev *Larix sibirica* (Pinaceae) [Structure of a cenogenic field of the *Larix sibirica* (Pinaceae) groups]. *Bot. Zhurn. [Botanical Journal]*. 1989. Vol. 74, no 9. P. 1309–1316.

*Drobov V.* K voprosu o proizrastanii sibirskoi listvennitsy v predelakh Olonetskoj gubernii [On the question of the Siberian larch growing on the territory of Olonets province]. *Izvestiya obshchestva izucheniya Olonetskoj gubernii [Proceed. of the Society for Olonets Government Study]*. Petrozavodsk: Olonetskaya gubernskaya tipografiya, 1914. Vol. 3, no. 3. P. 113–129.

*Fokel' F. G.* Opisanie estestvennogo sostoyaniya rastushchikh v severnykh rossiiskikh stranakh lesov s razlichnymi primechaniyami i nastavlenniyami kak onye razvodit' [Description of the natural state of forests growing in the northern Russia with different notes and instructions on how they are to be cultivated]. St. Petersburg: Gosadmiralteistvkollegiya, 1766. 372 p.

*Genikova N. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M., Ryzhkova N. I.* Formirovaniye sostava rastitel'nykh soobshchestv v usloviyakh antropogenno fragmentirovannogo landshafta u granitsy yuzhnoi i srednei taigi [Formation of plant communities composition in an anthropogenically fragmented landscape at the southern/middle taiga interface]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 2. P. 27–35.

*Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M., Kuznetsov O. L.* Biogeograficheskaya kharakteristika prigranichnoi Karelii [Biogeographical characteristics of near-border Karelia]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2011. Vol. 12, no. 2. P. 12–22.

*Govorenkov B. F.* Fitomassa i krugovorot elementov v kul'turnom listvennichnike i estestvennom sosnyake Lindulovskoi roshchi [Phytomass and elements circulation in an artificial larch plantation and in a natural pine forest of the Lintula Larch Forest]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad, 1973. 27 p.

*Goncharova I. A., Sobachkin R. S.* Vliyaniye gustoty drevostoya na strukturu napochvennogo pokrova v raznogustotnykh molodnyakakh listvennitsy sibirskoi iskusstvennogo proiskhozhdeniya [Forest stand density influence on ground cover structure of the Siberian larch in young artificial plantations of different density]. *Vestnik KrasGAU [The Bulletin of KrasGAU]*. 2013. No. 3. P. 49–53.

*Karaseva M. A.* Ekologo-fiziologicheskie i agrotekhnicheskie osnovy vyrashchivaniya kul'tur listvennitsy sibirskoi (*Larix sibirica* Led.) v Srednem Povolzh'e [Ecological-physiological and agrotechnical bases of the Siberian larch (*Larix sibirica* Led.) cultivation in the Middle Volga Region]: Summary of PhD (Cand. of Agric.) thesis. Ioshkar-Ola, 2004. 370 p.

*Karpachevskii L. O.* Les i lesnye pochvy [Forest and forest soils]. Moscow: Lesn. prom-st', 1981. 264 p.

*Khairtdinov A. F.* Lesnye kul'tury v povyshenii produktivnosti lesov [Forest plantations as a means of forest productivity increasing]. *Povysheniye produktivnosti rekreatsionnykh lesov Yuzhnogo Urala [Increasing Productivity of Recreational Forests of the Southern Urals]*. Ufa: Bashk. kn. izd-vo, 1990. 277 p.

- Kishchenko I. T. Listvennitsa sibirskaya na zapadnoi granitse areala [Siberian larch at the western limit of its areal]. *Printsipy ekologii [Principles of the Ecology]*. 2015. Vol. 4, no. 2. P. 55–65. doi: 10.15393/j1. art. 2015.4142
- Klyuchnikov M. V., Paramonov E. G., Trofimov I. T. Vliyanie listvennitsy na svoistva chernozemov yuzhnykh v zasushlivoi stepi [Influence of the larch on the chernozem soils of south and arid steppes]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya [The World of Science, Culture, and Education]*. 2011. No. 1. P. 351–353.
- Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [Abstract of flora in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 403 p.
- Laur N. V., Tsarev A. P. Issledovanie geneticheskikh resursov *Larix sukaczewii* na zapadnom predele ee estestvennogo areala [Genetic resources research of the *Larix sukaczewii* at the western limit of its natural areal]. *Uchenye zapiski PetGU [Proceed. of Petrozavodsk St. Univ.]*. 2012. No. 4 (125). P. 82–86.
- Lesnoi plan Respubliki Kareliya [Forestry plan of the Republic of Karelia]: utverzhen Glavoi Respubliki Kareliya ot 31 dekabrya 2008 g. № 975 – p [№ 975 – p dated 31.12.2008, approved by the Head of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk. URL: <http://www.gov.karelia.ru/Legislation/lawbase.html?lid=3693> (accessed: 22.06.2015).
- Morozova R. M. Lesnye pochvy Karelii [Forest soils in Karelia]. Leningrad: Nauka, 1991. 184 p.
- Neverov N. A., Belyaev V. V. Vliyanie geoekologicheskikh faktorov sredy na rasprostranenie listvennitsy sibirskoi (*Larix sibirica*) v Arkhangel'skoi oblasti [Influence of geocological factors on the expansion of the Siberian larch (*Larix sibirica*) in the Archangelsk Region]. *Vestnik SAFU [Vestnik of Northern (Arctic) Federal Univ.]*. 2014. No. 4. P. 90–97.
- Nitsenko A. A. Lindulovskaya listvennichnaya roshcha [The Lintula Larch Forest]. *Bot. Zhurn. [Botanical Journal]*. 1959. Vol. 44, no. 9. P. 1249–1260.
- Opredelitel' rastenii on-line [On-line key to plants]. URL: <http://www.plantarium.ru>. (accessed: 22.06.2015).
- Pole R. O lesakh severnoi Rossii [On the forests of the Northern Russia]. St. Petersburg, 1906.
- Polyakov A. N. Praktikum po lesnoi taksatsii i lesoustroistvu [Methodical instructions on forest inventory and forest management]: uchebnoe posobie dlya srednikh spetsial'nykh uchebnykh zavedenii [Manual for Secondary Specialized Colleges]. Moscow: VNIITSlesresurs, 1998. 240 p.
- Ramenskaya M. L. Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of the flora of the Murmansk region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1983. 216 p.
- Red'ko G. I., Myalkenen E. Lindulovskaya listvennichnaya roshcha [The Lintula Larch Forest]. Helsinki: NIILF, 2003. 90 p.
- Reshetnikova T. V. Formirovanie organicheskogo veshchestva pochvy v kul'turakh osnovnykh lesobrazuyushchikh porod Sibiri [Soil organic matter formation in forest plantations of the main forest-forming species in Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Krasnoyarsk, 2015. 16 p.
- Ryzhkova N. I., Kryshen' A. M., Presnukhin Yu. V., Tkachenko Yu. N. Sostoyanie nasazhdenii *Pinus sibirica* i *Larix sibirica* v Lakhdenpohskom raione Respubliki Kareliya [*Pinus sibirica* and *Larix sibirica* stands in the Lakhdenpohsky district of the Republic of Karelia]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 6. P. 163–165
- Sboeva R. M. Nekotorye itogi vnedreniya v proizvodstvo bystrorastushchikh i khozyaistvenno tsennyykh porod v usloviyakh Karelii [Some results of the introduction of fast-growing and economically valuable species in Karelia]. Vosstanovlenie i zashchita lesa v Karel'skoi ASSR [Forest Regeneration and Protection in the Karelian ASSR]. Petrozavodsk, 1961. P. 75–85.
- Sitdikov R. G. Povyshenie produktivnosti lesov pri vyrashchivanii lesnykh kul'tur listvennitsy [Increasing forest productivity while cultivating larch plantations]. Povyshenie produktivnosti lesov Yuzhnogo Urala [Increasing Forest Productivity of the Southern Urals]. Ul'yanovsk, 1987. P. 53–57.
- Sokolov A. I. Lesovosstanovlenie na vyrubkakh Severo-Zapada Rossii [Forest regeneration on felled sites in the North-West Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 215 p.
- Sukachev V. N. Dendrologiya s osnovami lesnoi geobotaniki [Dendrology and basics of forest geobotany]. Leningrad: Goslestekhzidat, 1934. 614 p.
- Sukachev V. N., Zonn C. B. Metodicheskie ukazaniya k issledovaniyu tipov lesa [Guide to forest types study]. Moscow: AN SSSR, 1961. 104 p.
- Sukhenko N. V., Bochkovskaya V. S., Kovylyina O. P. Izuchenie vidovogo sostava zhivogo napochvennogo pokrova v iskusstvennykh fitotsenozakh listvennitsy sibirskoi o. Tatysheva [Study of the species composition in the ground cover of the Siberian larch artificial plantations on the Tatyshev island]. Molodye uchenye v reshenii aktual'nykh problem nauki: sbornik statei studentov, aspirantov i molodykh uchenykh po itogam Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii [Young Scientists Contribution to Solving Current Scientific Problems: Proceed. of the All-Russian Scientific and Practical Conf.]. Krasnoyarsk: SibGTU, 2012. Vol. 1. P. 42–44.
- Tarasov P. A., Tarasova A. V. Sravnitel'naya otsenka vliyaniya kul'tur svetlokhvoinykh porod na svoistva derno-karbonatnoi pochvy [Comparative analysis of light coniferous species influence on sod-calcareous soil]. *Khvoinye boreal'noi zony [Conifers of the Boreal Zone]*. 2010. No. 3/4. P. 284–288.
- Timofeev V. P. Vyrashchivanie listvennitsy [Cultivation of the larch]. Vnedrenie listvennitsy v lesnye kul'tury [Larch Introduction in Forest Plantations]. Moscow: Lesn. prom-st', 1968. P. 18–64.
- Yurtsev B. A. Flora Suntar-Khayata [Flora of the Suntar-Hayata]. Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Problems of the Mountain Landscapes History in the North-East Siberia]. Leningrad: Nauka, 1968. 234 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.
- Ivessalo L. Raivolan lehtikuusimetsa. Referat: Der Larchenwald bei Raivola. Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae. 1923. 5 (2). 119 p.
- Martinsson O., Lesinski O. Siberian larch – Forestry and Timber in a Scandinavian Perspective. Jamtlands: IILU, 2007. 90 p.

*Kuosmanen N., Fang R., Bradshaw R.* Role of forest fires in Holocene stand-scale dynamics in the unmanaged taiga forest of northwestern Russia. *The Holocene*, 2014. November vol. 24, 11. P. 1503–1514. doi: 10.1177/0959683614544065

*Kuosmanen N., Seppä H., Reitalu T., Alenius T., Bradshaw R. H. W., Clear J. L., Filimonova L., Kuznetsov O., Zaretskaya N.* Long-term forest composition

and its drivers in taiga forest in NW Russia. *Veget Hist and Archaeobot*, 2015. doi: 10.1007/s00334-015-0542-y

*Wagner S., Litt T., Goñi M., Petit R.* History of *Larix decidua* Mill. (European larch) since 130 ka. *Quaternary Science Reviews*, 2015. No. 124. P. 224–247. doi: 10.1016/j.quascirev.2015.07.002

Received October 24, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Рыжкова Нина Ивановна**

младший научный сотрудник  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ryzhkova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Крышень Александр Михайлович**

директор, д. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kryshen@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Геникова Надежда Васильевна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: mylazydays@mail.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Преснухин Юрий Владимирович**

старший научный сотрудник, к. с-х. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: presnuthin@mail.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Ткаченко Юлия Николаевна**

ведущий почвовед лаб. лесного почвоведения  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. адрес: tkachenko@krc.karelia.ru  
тел.: +79114033592

## CONTRIBUTORS:

### **Ryzhkova, Nina**

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

### **Kryshen', Alexandr**

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

### **Genikova, Nadezhda**

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

### **Presnukhin, Yury**

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

### **Tkachenko, Yulia**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: tkachenko@krc.karelia.ru  
tel.: +79114033592

УДК 631.4:57.044 (470.2)

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЧВ И ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА КАРЕЛО-КОЛЬСКОГО РЕГИОНА

**Н. Г. Федорец, О. Н. Бахмет**

*Институт леса Карельского научного центра РАН*

Рассматриваются особенности формирования почв и почвенного покрова на территории Карело-Кольского региона. Прослежена связь протекающих процессов почвообразования с климатом, почвообразующими породами, рельефом местности и растительным покровом. В зональном аспекте показана специфика почвообразования и дана подробная характеристика сформировавшихся почв и строения почвенного покрова Кольского полуострова и Карелии. На основании Классификации почв России (2004 г.) на Кольском полуострове выделены 12 типов почв, которые объединяются в 6 отделов и 3 ствола. На территории Карелии выделены 15 типов почв, которые входят в 7 отделов и 3 ствола, что свидетельствует о большем разнообразии в составе почвенного покрова.

**Ключевые слова:** почвы; почвенный покров; Кольский полуостров; Карелия; факторы почвообразования; классификация почв.

### **N. G. Fedorets, O. N. Bakhmet. PECULIARITIES OF SOIL AND SOIL COVER FORMATION IN THE KARELIA – KOLA REGION**

The factors behind the formation of soils and the soil cover in the Karelia-Kola region are considered. The connections of the ongoing soil formation processes with the climate, parent rocks, terrain, and plant cover are traced. The zonal specificity of soil formation is demonstrated, and the existing soils and structure of the soil cover in the Kola Peninsula and Karelia are characterized in detail. According to the Russian Soil Classification (2004), Kola Peninsula soils fall into 12 types belonging to 6 divisions and 3 trunks. The territory of Karelia has 15 soil types within 7 divisions and 3 trunks, proving the diversity of soils in the soil cover is higher.

**Key words:** soils; soil cover; Kola Peninsula; Karelia; soil formation factors; soil classification.

---

### **Введение**

Почвы, как природные тела, покрывающие поверхность земной суши, состоят из определенной совокупности генетических горизонтов, развивающихся в процессе почвообразования из материнской породы под воздействием биологических и климатических факторов.

Свойства почвы изменяются с глубиной, отражая превращение и перемещение веществ в ходе почвообразования. В природе не существует физически определенных границ между смежными почвами. Смена одних почв другими происходит постепенно, выражаясь в исчезновении одних признаков и появлении других. Четкие границы возможны только

при резкой смене экологической обстановки, например, выходе горных пород на дневную поверхность.

Различие в соотношении тепла и влаги обуславливает закономерное изменение природных условий с географической широтой и абсолютной высотой местности, т. е. проявление широтной и вертикальной зональности. Горизонтальные почвенные зоны не образуют сплошных полос, совпадающих с климатическими поясами, поскольку различаются рельеф, почвообразующие породы, растительность и другие факторы [Соколов, 1997]. В своих пределах почвенные зоны неодинаковы по степени и полноте развития преобладающего в них типа почв. Растительные сообщества (лес, болото, луг), находящиеся в одной зоне, характеризуются неодинаковым гидротермическим режимом, что также оказывает влияние на состав почвенного покрова. Подобное влияние может быть настолько велико, что появляются условия для развития другого типа почв. Таким образом, различные элементы рельефа в пределах одной зоны отличаются по гидротермическому режиму и способствуют формированию почв различного таксономического уровня. В каждой почвенной зоне имеются интразональные и азональные почвы, образование которых связано с особенностями почвообразующих пород, их гранулометрическим и химическим составом. Рыхлые отложения (пески, глины) и кристаллические породы неодинаково удерживают и фильтруют влагу, обладают различными тепловыми свойствами. Химический состав почвообразующих пород может влиять не только на разложение органического вещества, но и изменять ход минерального выветривания в почве [Глазовская, 1981]. Почвенный покров представляет собой сложную природную систему, обладающую соподчиненным типом строения, сложившимся в результате истории развития и взаимодействия эндогенных и экзогенных, биологических и геологических факторов. Процесс дифференциации почвенного покрова и характер связей его компонентов определяется всей суммой биоклиматических и геологических условий [Фридланд, 1984]. Сложность покрова зависит от рельефа, растительности, микроклимата, контрастность – от литологии почвообразующих пород.

Почвенный покров динамичен во времени и пространстве. Временная динамичность этой системы выражается эволюцией почв и структуры почвенного покрова, а пространственная выражена изменением свойств почвенных индивидуумов в различных направлениях горизонтальной плоскости. В местах динамического

равновесия формируются однородные ареалы почв. Однородных территорий по почвенному покрову практически не существует, поэтому оценка по одному какому-либо типу почв всегда условна.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ сформировавшихся почв и почвенного покрова Карелии и Кольского региона в связи с природными почвообразующими факторами.

## **Материалы и методы**

Данные по факторам почвообразования, почвенному покрову и свойствам почв Кольского полуострова изложены на основании литературных источников [Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2001, 2004, 2013; Переверзев и др., 2002].

В Карелии на протяжении нескольких десятилетий авторами проводились натурные исследования, часть их изложена в данной работе. Таксономическая принадлежность почв дана по современной российской классификации [Классификация..., 2004; Острикова, 2008].

## **Результаты и обсуждение**

### *Геологическое строение территории*

Карело-Кольский регион располагается на Восточно-Европейской платформе, в восточной части Балтийского щита, характеризующегося повсеместным распространением древнейших кристаллических пород докембрийского возраста.

Территория Кольского полуострова занимает северо-восточную часть Балтийского кристаллического щита, сложенного древними породами архейского и протерозойского возраста [Полканов, 1936, 1937], центральную часть полуострова занимают протерозойские осадочно-метаморфические комплексы. В Беломорском районе распространены архейские гнейсы различного состава, интенсивно магматизированные олигоклазовыми и микроклиновыми гранитами и сравнительно небольшим количеством протерозойских образований [Минеральные месторождения..., 1981].

Древние кристаллические породы почти повсеместно перекрыты рыхлыми четвертичными отложениями различной мощности [Лаврова, 1960]. Они отсутствуют лишь на вершинах гор, прибрежных скалах и крутых склонах северного побережья.

Преобладающая часть Карелии расположена в области карелид [Кратц, 1963], сложенных протерозойскими породами, залегающими

на размытом складчатом архейском основании. На северо-западе карелиды граничат с беломорским массивом архейских складчатых структур, на юге протерозойские породы уходят под более молодые кембрийские. Архейские породы представлены гранитами, гранитогнейсами и кристаллическими сланцами. Среди протерозойских пород встречаются как осадочные (известняки, песчаники, глинистые сланцы), так и магматические и метаморфические (граниты, диабазы, кварциты, мрамор и др.). Большинство коренных пород покрыто толщей четвертичных отложений, но выходы их на поверхность встречаются часто. Четвертичные отложения имеют мощность от нескольких сантиметров до 150 м в депрессиях рельефа [Герасимов, Марков, 1939].

#### *Почвообразующие породы*

В качестве почвообразующих пород на территории Кольского полуострова почти повсеместно выступают моренные отложения. По литологическому составу эти породы отличаются значительным содержанием валунного материала, преобладанием песчаных фракций разной размерности, несортированностью и отсутствием слоистости. Гранулометрический состав отложений отличается большим разнообразием, особенно в отношении содержания фракций крупнее 1 мм. В мелкозем преобладает фракция 0,25–0,05 мм. Содержание физической глины (частиц < 0,01 мм) колеблется от нескольких до 10–15 %. Моренные отложения суглинистого и глинистого состава встречаются крайне редко, в основном на побережьях Баренцева и Белого морей. Флювиогляциальные породы встречаются часто, они образуют озювые гряды, дельты ледниковых потоков и зандровые равнины.

Элювиально-делювиальные породы приурочены к вершинам и крутым склонам больших возвышенностей и гор, лишенных моренного покрова, и представлены они в основном песками и супесями с большим количеством обломочного материала. На побережье Белого моря распространены песчаные породы, представляющие собой элювий красноцветных терских песчаников. Химический состав почвообразующих пород зависит от их минералогического состава и степени выветрелости. Для условий Кольского полуострова характерны полимиктовость и слабое химическое выветривание рыхлых отложений, благодаря чему песчаные породы отличаются богатым химическим составом. Песчаные породы разного происхождения на Кольском полуострове достаточно близки по

химическому составу, но значительно отличаются от моренных отложений северной Карелии [Переверзев, 2004].

На территории Карелии в почвообразование вовлечены как коренные породы, так и четвертичные отложения. Из четвертичных наносов наибольшее распространение имеют моренные отложения Валдайского оледенения различного литологического состава. В пределах северной части региона морена характеризуется грубым песчаным гранулометрическим составом с большим количеством валунов, в основном кислых пород (гранитов и гранитогнейсов).

В южной и особенно юго-восточной частях Карелии широкое распространение получила суглинистая морена, которая характеризуется высоким содержанием пылеватых и илистых частиц. По минералогическому и химическому составу суглинистая морена близка к супесчаным отложениям.

В тесной связи с моренными образованиями находятся водно-ледниковые наносы, слагающие озы, камы и зандровые равнины, наиболее распространенные в южной части Карелии. Они представлены песками разной зернистости, часто с включениями гравия. Песчаные отложения характеризуются полимиктовостью и состоят из кварца (50–80 %), калиевого полевого шпата (10–20 %), бесцветной слюды (1–2 %), плагиоклаза, сфена, роговой обманки, эпидота, в тонких фракциях встречаются гидрослюды, илистые частицы состоят в основном из гидрослюд и каолинита. Физические свойства песков способствуют интенсивному развитию элювиальных процессов. Полимиктовость их химического состава препятствует подзолообразованию, поэтому на этих песках формируются почвы с маломощным подзолистым горизонтом – поверхностно-подзолистые почвы [Морозова, 1991], а иногда подбуры.

Из позднеледниковых отложений на территории Карелии встречаются ленточные глины и суглинки, они приурочены к крупным депрессиям рельефа (Шуйская, Ладвинская и Олонская равнины). Эти отложения содержат 30–40 % пылеватых частиц и 10–20 % ила. Пылеватые частицы ленточных глин состоят главным образом из кварца (40–50 %) и мусковита (30–40 %), присутствуют полевой шпат (10 %) и другие минералы [Марченко, 1962]. Илистые частицы состоят на 60 % из каолинита и на 25 % из гидрослюд, присутствуют биотит, кварц, в незначительных количествах другие минералы.

В связи с низкими абсолютными отметками поверхности, а следовательно, высоким уровнем грунтовых вод, на этих отложениях развито

грунтовое и поверхностное оглеение. Поскольку глины имеют малую водопроницаемость, растворимые вещества в профиле сформировавшихся на них почв перемещаются слабо.

Из позднеледниковых отложений наибольшее распространение имеет торф, занимающий более 20 % региона [Бискэ, 1959; Морозова, 1991; Федорец и др., 2000].

### *Рельеф*

Рельеф – важный фактор формирования почвенного покрова, поскольку с ним связано распределение тепла, влаги, растительности и животного мира. С определенными формами рельефа связаны определенные типы рыхлых отложений. Почвы, образовавшиеся в одной биоклиматической зоне, но на различных элементах рельефа, различаются по всей совокупности факторов почвообразования или по большинству из них (при одинаковой литологии и возрасте). Прямое воздействие рельефа на процесс почвообразования заключается в плоскостном смыве тонких частиц на пологих склонах, появлении смытых и намывных почв у подножия склонов. Вместе с тонкими частицами вымывается и гумус, поэтому почвы на склоне бедны органическим веществом, а у подножия склонов гумус накапливается, и формируются гумусово-иллювиальные подзолы. Влияние рельефа может быть настолько велико, что в пределах одной почвенной зоны на различных элементах рельефа формируются почвы, относящиеся к различным типам.

Дочетвертичный рельеф Кольского полуострова сформировался под влиянием главным образом тектонического фактора. Последующие рельефообразующие процессы (выветривание, денудация, аккумуляция), не затрагивая крупные черты рельефа, способствовали созданию более мелких форм [Лаврова, 1960]. Моренные отложения нивелировали рельеф подстилающих пород, не уничтожив его характерных черт. Подразделение Мурманской области по рельефу представлено в ряде работ [Рихтер, 1936, 1958; Маляревский, 1964].

Рельеф Карелии характеризуется значительной пересеченностью и сложностью строения. Основные его формы определились в дочетвертичное время. Тектонические и денудационные процессы, сочетающиеся с медленными колебательными движениями, привели к образованию крупных и мелких трещин, разломов и грабенов, к числу которых относятся крупные озера: Пяозеро, Топозеро, Выгозеро, Сегозеро, Онежское и Ладожское, а также Белое море и Финский залив Балтийского моря.

Многочисленные разломы определили черты современного рельефа.

Действие ледника сказалось на сглаживании выступающих вершин кристаллических гряд, углублении и расширении отрицательных форм рельефа (ледниковое выпахивание), перераспределении и накоплении рыхлого материала. Все это привело к частой смене сельг и невысоких холмов узкими и неглубокими понижениями, что придает поверхности сильно пересеченный вид.

Рельеф территории Карелии холмисто-равнинный с преобладающим колебанием отметок от 5 до 250 м над уровнем моря. Наиболее возвышенная – северо-западная часть, где расположены южные отроги хребта Маанселькя и отметки достигают 600 м н. у. м. [Бискэ, 1959]. С отступлением ледника и деятельностью послеледниковых вод связано формирование песчаных волнистых равнин. Шуйская, Олонецкая и Ладвинская представляют собой древнеозерные равнины, сложенные ленточными глинами.

Макрорельеф определяет природные особенности отдельных геоморфологических провинций: в Северном Приладожье и Заонежье значительно теплее, т. к. они защищены от северных ветров. Здесь под разнотравными еловыми лесами развиваются своеобразные почвы, близкие по своим характеристикам к бурым лесным более западных областей Европы.

С рельефом связано перераспределение влаги и растворимых веществ в почве. На вершинах гряд и в верхних частях склонов формируются автоморфные почвы, преобладают элювиальные процессы. В нижних частях склонов, где существует приток влаги, образуется хорошо выраженный железисто-гумусовый иллювиальный горизонт, а у подножий – гумусовый. При этом происходит и накопление неразложившейся массы лесной подстилки, а также развиваются процессы оглеения, так как уровень почвенно-грунтовых вод поднимается до 1 м и выше. Еще более активно протекает глеевый процесс на плоских равнинах, сложенных ленточными глинами. В депрессиях рельефа широко развито торфонакопление и образуются органогенные болотные почвы.

### *Климат*

Климатические условия Карело-Кольского региона отличаются значительной неустойчивостью из-за поступления континентальных и морских (атлантических, арктических) воздушных масс, влияния близлежащего Белого и Баренцева морей. Средняя годовая температура составляет около 0 °С, годовая сумма

осадков около 400 мм, причем около 70 % осадков приходится на теплый период. Продолжительность прохладного, облачного и дождливого лета составляет 70–80 дней, средняя температура самого теплого месяца (июля) равна +14 °С. В результате испарение воды на территории региона незначительно, и большая часть осадков трансформируется в поверхностный сток. Обилие влаги, водонепроницаемость пород и наличие многочисленных впадин и понижений рельефа обуславливают широкое распространение на территории поверхностных вод. Типичным элементом рельефа территории являются многочисленные болота, как верховые, так и преобладающие низинные, располагающиеся в замкнутых котловинах.

Климат Кольского полуострова определяется его географическим положением за полярным кругом и между европейским материком с юга и Арктическим бассейном с севера, а также близостью теплого сектора Атлантики. Значительное влияние на климат оказывает проходящее у северных берегов полуострова теплое Нордкапское течение в Баренцевом море. Высокоширотное положение между 66° и 69° с. ш. обуславливает небольшой по сравнению с умеренными широтами приход солнечной радиации. После окончания полярной ночи долго сохраняется снежный покров, который отражает до 80 % солнечной радиации обратно в атмосферу.

Б. А. Яковлев [1961] выделил на территории Мурманской области пять климатических районов. Для небольшой зоны, примыкающей к Кольскому заливу, характерен наиболее мягкий приморский климат. Вся северная часть области, включающая Мурманское побережье, отличается типично морским муссонным климатом. Центральную часть Кольского полуострова отличает наиболее континентальный климат. Климатические особенности горных районов (Хибинские и Ловозерские тундры) формируются под воздействием циркуляционных факторов. Климат Терского побережья находится под влиянием Белого моря.

На территории Карелии в соответствии с различием климатических условий А. А. Романов [1961] выделил следующие климатические зоны: северную, среднюю, южную и юго-западную. Северная климатическая зона отличается относительно суровым климатом, коротким вегетационным периодом, поздним наступлением весны и ранним наступлением осени. Средняя зона занимает обширную территорию Карелии, расположенную в основном между 64°30' и 63° с. ш., которая отличается большой расчлененностью рельефа и почти

сплошной облесенностью. Здесь проходит граница между северной и средней тайгой, со среднегодовой изотермой +1,5°.

Южная зона включает территорию восточного, северного и западного Прионежья. Данная территория отличается более ранним наступлением весны и поздним наступлением осени, повышенной температурой воздуха в летний период, обуславливающей некоторые особенности почвообразования. Юго-западная зона включает всю северную часть и большую часть северо-востока Приладожской низменности. Эта территория испытывает сильное воздействие воздушных масс, идущих с Ладожского озера, поэтому по сравнению с другими климатическими зонами Карелии отличается наибольшим количеством выпадающих осадков, более высокой температурой воздуха и более длинным вегетационным периодом. Первые две зоны относятся к северной части республики, которая отличается меньшим количеством выпадающих осадков и испарением по сравнению с южными климатическими зонами.

#### *Растительность*

Растительный покров Кольского полуострова подчиняется четко выраженной зональности, заключающейся в смене с севера на юг растительных зон – тундры и тайги. Северная часть лесной зоны представлена березовым редколесьем и составляет подзону лесотундры. Она простирается с северо-запада на юго-восток в виде полосы шириной от 20 до 100 км с очень извилистыми границами [Раменская, 1983]. Господствующие растительные группировки в лесотундре – лишайниковые и кустарничковые березовые редколесья, которые здесь являются основными ландшафтообразующими единицами растительного покрова. В западной части полуострова, отличающейся более мягким морским климатом, преобладают кустарничковые и лишайниково-кустарничковые березняки. В районах с сильно расчлененным рельефом проявляется вертикальная поясность: вершины и северные склоны возвышенностей покрыты тундровой растительностью, а южные склоны и равнинные пространства – березовыми редколесьями. По долинам крупных рек березовые леса заходят далеко в тундровую зону. Южнее, в подзоне северной тайги, преобладают еловые леса, преимущественно зеленомошные и воронично-черничные. Наиболее сухие и бедные местообитания занимают сосновые леса. Среди них выделяются две группы: сосняки моховые и сосняки лишайниковые, которые приурочены к повышенным элементам

рельефа. В хвойных лесах заметную роль играет береза [Некрасова, 1961].

Современный растительный покров Карелии сформировался в голоцене. Освободившиеся от ледника участки суши первоначально были заняты тундровой растительностью, затем появились леса с преобладанием ивы и березы. Уже в раннем голоцене появилась сосна [Доктуровский, 1930; Герасимов, 1932]. В этот период начинают широко развиваться торфообразование, физическое выветривание минералов и элювиальный процесс. В среднем голоцене при дальнейшем потеплении климата всю территорию республики заняли еловые леса, а в южной части появились широколиственные липовые и дубовые леса с хорошо развитым травяным покровом. В этот период активно происходили элювиальный и глеевый процессы почвообразования. В южной части Карелии довольно широкое развитие получил гумусово-аккумулятивный процесс не только на лугах, но и в лесах, главным образом за счет смены пород при вырубке древостоев.

Основными лесообразующими породами в Карелии в настоящее время являются сосна, европейская ель, береза, ольха. Сосновые леса занимают 61 % площади; еловые – 28; березовые – 9,4; осиновые и ольховые – 1,6 [Волков, 2008]. По характеру растительного покрова территория Карелии делится на северную и среднюю подзоны таежной зоны, граница между ними проходит примерно по 63° с. ш. Северотаежные леса характеризуются низкой производительностью (V класс бонитета). Производительность лесов среднетаежной подзоны значительно выше (III–IV классы бонитета). Формирование флоры, ее состав и распространение растительных ассоциаций указывают на ряд особенностей почвенного покрова. Если в северотаежной подзоне под лишайниковыми и моховыми лесами с небольшим запасом фитомассы и опада формируются в основном маломощные подзолы с укороченным профилем, то в среднетаежной подзоне на супесчаных и суглинистых отложениях в составе напочвенного покрова появляются травы, начинает формироваться гумусово-аккумулятивный горизонт, а подзолистый горизонт не имеет сплошного распространения. Почвенными процессами затронута значительная толща почвообразующих пород.

В настоящее время в связи интенсивной концентрированной рубкой древостоев и зарастанием вырубленных площадей травмами гумусово-аккумулятивный процесс получил широкое распространение. При естественном восстановлении лесов максимального

развития гумусово-аккумулятивный процесс достигает в 25-летних березовых насаждениях с хорошо развитым травяным покровом.

#### *Почвы и почвенный покров Карело-Кольского региона*

Почвенный покров региона сравнительно молод. На Кольском полуострове на коренных породах и крутых склонах, лишенных рыхлых отложений, он нередко отсутствует, а растительности в таких местах также нет. Лишь по трещинам скальных пород, где скапливается мелкозем, поселяются кустарнички, мхи и угнетенные деревца сосны и березы. Только там, где есть хотя бы небольшой чехол рыхлых отложений, происходит формирование почв. В почвенном покрове тундровой зоны на автоморфных позициях доминируют почвы, объединяемые в отдел альфегумусовых почв [Классификация..., 2004], среди которых преобладают подзолы с профилем O–E–BHF–C. Эти почвы сформировались на породах ледникового происхождения (моренных, морских) и элювиально-делювиальных, песчаного и супесчаного гранулометрического состава и имеют подзолистый горизонт мощностью 4–6 см. Данные валового химического состава и распределения по профилю оксалаторастворимых соединений алюминия и железа демонстрируют четкую профильную дифференциацию элювиально-иллювиального типа. Почвы, в которых отсутствует подзолистый горизонт E, относятся к тому же отделу альфегумусовых почв, что и подзолы, но выделяются в самостоятельный тип подбуров с профилем O–BHF–C. На рассматриваемой территории формирование подбуров обязано проявлению двух факторов. В зональных и среднегорных тундрах причиной образования подбуров служит затрудненный внутренний дренаж, связанный с близким залеганием коренных пород. В Ловозерских и Хибинских горах формирование подбуров обусловлено литогенным фактором – богатым химическим составом почвообразующих пород (элювия нефелиновых сиенитов). Эти почвы являются компонентом структуры почвенного покрова в зональных тундрах и могут создавать достаточно обширные ареалы в горных экосистемах.

Криогенные процессы на Кольском полуострове имеют локальный характер. В этих случаях образуются пятна морозного выпучивания – излияния на поверхность почвы переувлажненной минеральной массы. Так формируются гомогенные почвы пятен с недифференцированным профилем среди зональных автоморфных

почв, в основном альфегумусовых подзолов. Эти почвы можно отнести к типичным криоземам с профилем O–KR–C. В тундровой зоне господствующим типом почвообразующих пород является основная морена с высоким содержанием валунного материала [Лаврова, 1960]. На ней сформировались подзолы с укороченным профилем («карликовые» подзолы). В связи с хорошо выраженным мезорельефом территории почвенный покров носит комплексный характер: выпуклые элементы рельефа с автоморфными почвами перемежаются заболоченными низинами. Для нижних частей склонов характерны торфяно-подзолы глеевые, в профиле которых мощность органо-генного (торфянистого) горизонта превышает 10 см, часто достигая 30–40 см. В микропонижениях на скальных выступах формируются торфяно-литоземы – почвы, в профиле которых основным горизонтом является торфянистый слой, лежащий непосредственно на скальной породе, мощность его обычно составляет 15–20 см. На контакте с коренной породой образуется органо-минеральный горизонт мощностью 2–3 см, обогащенный органическим веществом. Заболоченные низины заняты торфяными почвами разного генезиса. В ботаническом составе торфов олиготрофных почв преобладают остатки верховых сфагновых мхов. Эутрофные торфяные почвы сложены низинными торфами с минимальным участием или полным отсутствием остатков сфагновых мхов.

Аллювиальные речные отложения как почвообразующие породы на территории Кольского полуострова встречаются редко, они приурочены к более или менее выраженным речным поймам. Здесь формируются серогумусовые аллювиальные почвы. Морфологическое строение их довольно однотипно: под маломощной подстилкой залегает дерновый горизонт АУ, под которым располагается песчаная толща буровато-серого цвета, не дифференцированная на генетические горизонты. Профиль почв маломощный, минеральный материал хорошо сортирован. Почвы кислые, дерновый горизонт высокогумусированный. Иногда на глубине 35–50 см встречается погребенный торфянистый слой.

В пределах лесной зоны Кольского полуострова на песчаных породах сформировались альфегумусовые подзолы с типичным для них профилем: O–E–BHF(BF, BH)–C. Иллювиально-железистые подзолы занимают более сухие местоположения под кустарничковыми, кустарничково-лишайниковыми и лишайниковыми сосняками. В более увлажненных местоположениях развиты иллювиально-гумусовые

подзолы, они занимают разные позиции по рельефу и степени увлажнения. Эти почвы распространены как в подзоне березовых редколесий, так и в подзоне северотаежных еловых и сосновых лесов. Общим типовым признаком подзолов является интенсивная аккумуляция гумуса в иллювиальном горизонте BHF, причем содержание его здесь выше, чем в вышележащем подзолистом горизонте E. В этом ряду почв, различающихся по степени увлажнения, крайнее положение занимают торфяно-подзолы. Эти почвы также отличаются хорошо выраженным элювиально-иллювиальным перераспределением гумуса и химических элементов, но от типичных подзолов отличаются более мощным (10–50 см) оторфованным органо-генным горизонтом и темной окраской иллювиального горизонта за счет большого количества вымытого гумуса.

Формирование глееземов в лесной зоне Кольского полуострова происходит на почвообразующих породах более тяжелого, чем пески и супеси, гранулометрического состава – от легких суглинков до глин. Широко распространены на территории лесной зоны Кольского полуострова торфяные почвы, среди которых преобладают почвы мезотрофных и эутрофных болот. На обширных аккумулятивных равнинах, особенно в восточной части Кольского полуострова, распространены болота аапа-типа, поверхность которых характеризуется ясно выраженным грядово-мочажинным микрорельефом [Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2001, 2004, 2013; Переверзев и др., 2002].

По сочетанию природных условий и характеру почвообразования на территории Карелии А. И. Марченко [1962] выделил две почвенные зоны: северную (северная и средняя климатические) и южную (южная и юго-западная). Граница между ними проходит около 63° с. ш. и практически соответствует современной условной границе между северной и среднетаежной подзонами. По почвенному районированию Карелия относится к зоне подзолистых почв.

Природные условия Карелии с ее умеренно холодным и влажным климатом, преимущественным распространением почвообразующих пород легкого гранулометрического состава и преобладанием хвойных лесов обусловили широкое распространение элювиально-иллювиального процесса почвообразования. Почвенный покров Карелии образован макро- и мезосочетаниями почв, принадлежащих по региональной классификации почв [Морозова, 1991] к подзолисто-му, буроземно-му, болотно-подзолисто-му и болотному типам. Весной и осенью в почвах легкого гранулометрического состава

складывается промывной водный режим, способствующий подзолообразовательному процессу. В почвах тяжелого гранулометрического состава создается временное или постоянное переувлажнение, что обуславливает развитие процесса глееобразования. Опад хвойных лесов беден зольными элементами, отношение углерода к содержанию золы в опаде сосновых лесов составляет 90–100, а в опаде еловых 50–60. Недостаток оснований, высокое содержание воскоsmол и лигнинов тормозят активность микрофлоры и обуславливают медленную гумификацию и минерализацию опада. Запас лесной подстилки на поверхности почв в 30–50 раз превышает количество опада. Разложение и гумификация органических остатков сопровождаются вымыванием из них низкомолекулярных, гуминовых и фульвокислот. При обогащенности почвообразующих пород железосодержащими минералами эти кислоты связываются с железом и алюминием, выносятся вниз по профилю и выпадают в осадок, образуя иллювиальный Al-Fe-гумусовый горизонт. Органо-железистые и органо-алюминиевые комплексы в виде тонких пленок осаждаются на поверхности минеральных частиц, придавая им бурый цвет различной интенсивности. На породах, бедных основаниями и железосодержащими минералами, образуются подзолистые почвы, а на породах, богатых основаниями и железосодержащими минералами, образуются буроземы [Таргульян, 1971]. На песках часто распространены альфегумусовые языковатые подзолы, на слоистых песках в профиле подзолов образуются псевдофибры – железистые ржавые полосы. На породах глинистого и суглинистого гранулометрического состава формируются текстурно-дифференцированные подзолисто-глеевые почвы. Большая влагоемкость и низкая водопроницаемость тяжелых пород способствует переувлажнению верхних горизонтов почв, особенно в весенний и осенний периоды, когда низка испаряемость влаги из почвы. В этих условиях создается восстановительная обстановка, соединения железа и марганца переходят в раствор. Восстановительные условия среды способствуют разрушению почвенных минералов и растворению продуктов распада. По трещинам и корневым ходам они перемещаются вниз по профилю, где по мере нейтрализации осаждаются на стенках пор и трещин. Часть растворимых соединений железа и марганца при высыхании почвы выпадает в виде железо-марганцевых конкреций в иллювиальном горизонте. Если почвообразующая порода глинистая, в почве наблюдается образование верхнего отбеленного горизонта

и отсутствие выраженного иллювиального, что характерно для подзолисто-глеевых почв. На плоских слабо дренированных суглинистых и глинистых равнинах с постоянным горизонтом верховодки формируются торфяно-глеевые и торфяные болотные почвы.

В Карелии на рыхлых четвертичных отложениях в автоморфных условиях распространены различные виды подзолов и подзолистых почв – 60,8 % площади (табл.), на элюво-делювии основных пород или морене с большим участием этих пород – буроземы (0,9), на коренных породах – подбуры (0,8) или слабо развитые почвы: торфяно-литоземы, сухоторфяно-литоземы, литоземы грубогумусовые и др. (1,3). В полугидроморфных условиях формируются различные виды подзолов глеевых и торфяно-подзолов глеевых. Среди них преобладают песчаные и супесчаные разновидности, на долю почв суглинистого и глинистого состава приходится менее 6 % площади. Из болотных почв наиболее распространены торфяные олиготрофные (10,8 %). Площадь эутрофных торфяных почв не превышает 1 % от общей земельной площади. Вследствие значительной протяженности республики по направлению с севера на юг происходит смена биоклиматических подзон от северной тайги к средней. Резкой смены процессов почвообразования в этой связи не наблюдается, что объясняется широким распространением пород легкого гранулометрического состава, общностью физических и химических свойств которых (низкая влагоемкость, высокая водопроницаемость, бедность элементами питания, богатство первичными минералами) в северной и средней тайге перекрываются изменения биоклиматических показателей. Однако в процессах почвообразования, а следовательно, и в почвенном покрове, некоторые различия наблюдаются (табл.). В северотаежной подзоне широко распространены иллювиально-гумусовые подзолы, занимающие не только понижения, как это имеет место в среднетаежной подзоне, но и выположенные склоны моренных гряд и холмов. Это связано с близким залеганием кристаллических пород, препятствующих свободной фильтрации влаги. Кроме того, наличие песчаных почвообразующих пород грубого гранулометрического состава способствует развитию гумусово-иллювиального процесса.

Низкие температура воздуха и биологическая активность почв, краткость вегетационного периода обусловили накопление на поверхности почв мощной лесной подстилки. Запас лесной подстилки в сосновых лесах в северотаежной подзоне почти в полтора раза выше,

Распределение типов почв в северо- и среднетаежной подзонах Карелии

Почвы	Северотаежная подзона		Среднетаежная подзона		Всего	
	тыс. га	%	тыс. га	%	тыс. га	%
Подзолистые, подзолы	5269,4	57,9	3878,1	65,4	9147,5	60,8
Подзолы глеевые, торфяно-подзолы глеевые	1794,7	19,6	860,5	14,5	2655,2	17,7
Торфяные олиготрофные	1276,9	14,0	350,1	5,9	1627,0	10,8
Торфяные мезотрофные [Морозова, 1991]	585,7	6,5	643,6	10,8	1229,3	8,2
Торфяные эутрофные	44,1	0,5	45,3	0,8	89,4	0,6
Торфоземы	1,1	0,01	17,1	0,3	18,2	0,1
Итого органогенные торфяные	1907,8	21,0	1056,1	17,8	2963,9	19,7
Буроземные	-	-	136,4	2,3	136,4	0,9
*Аллювиальные, в т. ч. маршевые	55,2	0,6	0,4	Сл.	52,9	0,3
Подбуры	77,2	0,9	-	-	77,2	0,55
Всего	9101,6	100	5929,8	100	15031,3	100

Примечание. \*Отдел [Классификация..., 2004].

чем в среднетаежной. Органогенный горизонт в условиях повышенной влажности и низких температур продуцирует большое количество растворимых органических веществ, способствующих сильному оподзоливанию и накоплению органоминеральных компонентов в иллювиальном горизонте, тем более что близкое подстилание коренных пород препятствует выносу их за пределы почвенного профиля. В этих условиях иллювиальный горизонт уплотняется, в нем образуются ортзандовые прослойки или зерна ортштейна. Подзолы с ортзандовыми и ортштейновыми горизонтами очень характерны для северной тайги. Если на территории всей республики подзолы иллювиально-гумусовые занимают 30 % площади, то в северотаежной подзоне – около половины всей территории. Подзолы иллювиально-железистые, развивающиеся в более сухих местообитаниях, занимают меньшую площадь (8,5 %), в то время как на всей территории республики их доля составляет 23 %. Для почвенного покрова северотаежной подзоны характерно широкое распространение глееподзолистых суглинистых почв, занимающих дренированные местоположения вдоль рек, впадающих в Белое море [Федорец и др., 2000],

В связи с более холодным климатом, низкой испаряемостью, а следовательно, высоким коэффициентом увлажнения, торфяно-подзолы глеевые и болотные почвы занимают более 40 % площади северотаежной подзоны, при этом среди торфяных почв преобладают торфяные олиготрофные (14 %), эутрофные встречаются отдельными массивами. Характерной особенностью почвенного покрова

северотаежной подзоны является наличие вертикальной зональности. На высоте более 500 м над уровнем моря распространены слабообразованные почвы и подбуры грубогумусированные, сформировавшиеся под тундровым редколесьем, на тонком слое моренных отложений или элювии кристаллических пород. Почвы имеют маломощный профиль, их слагают минеральные слои различного гранулометрического состава от щебня до глин. Лесная подстилка в этих почвах оторфована и зачастую располагается прямо на кристаллическом фундаменте, образуя маломощную торфяную залежь. Существенным фактором формирования этих почв является склоновый сток, с которым выносятся органическое вещество и тонкие илистые частицы. Ниже 500 м над уровнем моря распространены подбуры оподзоленные, отличающиеся от подзолистых почв меньшей степенью оподзоленности, коротким профилем, накоплением большого количества гумуса в иллювиальном горизонте, коричневатой окраской всего профиля. Большое влияние на формирование почвенного покрова северотаежной подзоны оказала близость Белого моря. Современная трансгрессия и регрессия морских вод и связанная с ними увлажненность почв в приливно-отливной зоне способствовали формированию своеобразных маршевых почв, характеризующихся слабо дифференцированным морфологическим профилем, низкой кислотностью в верхних горизонтах почв и появлением щелочной реакции на глубине 10–15 см. Эти почвы содержат много хлора, серы, водорастворимых минеральных веществ, что не характерно для зоны подзолистых почв.

Они богаты органическим веществом по всему профилю, поскольку минеральные слои чередуются с прослойками водорослей. На них чаще всего произрастают злаковые луга, поэтому у них хорошо развит дерновый горизонт. Весь профиль маршевых почв оглеен, чаще всего они имеют глинистый гранулометрический состав. При застое поверхностных и грунтовых вод формируются торфяно-глеявые илистые почвы с признаками засоления или осолодения. На побережье Белого моря маршевые почвы чередуются со слабо развитыми на выходах скальных пород. Слабо развитые почвы могут быть представлены только дерниной под злаковым разнотравьем или лесной подстилкой под сосновым редколесьем.

В северотаежной подзоне на древнеморских или озерных террасах, сложенных глинами, распространены торфяно-подзолы глеевые. Эти почвы имеют оторфованную лесную подстилку, ниже которой залегает подзолистый оглеенный горизонт.

Как уже отмечалось, резкой смены почвенного покрова при переходе от северо- к среднетаежной подзоне не происходит, однако имеются и свои особенности. В среднетаежной подзоне в связи с лучшими климатическими условиями и большей испаряемостью автоморфные почвы занимают значительно большие площади, чем в северной тайге, а подзолы глеевые и синлитогенные торфяные – почти в два раза меньше площади (22 %), чем в северной (40,5 %). В почвенном покрове среднетаежной подзоны подзолистые почвы и подзолы занимают 2/3 территории. Наиболее распространены подзолы иллювиально-железистые (33,3 %). На долю иллювиально-гумусовых приходится всего 5 % площади, в то время как в северотаежной подзоне они преобладают в почвенном покрове.

Для среднетаежной подзоны, особенно ее южной части, характерно широкое распространение кислых грубогумусных буроземов, формирование которых связано с тем, что почвообразующие породы богаты соединениями железа, кальция и магния. Для условий Карелии буроземы – азональные почвы. Классификационное положение этих почв в настоящее время остается дискуссионным. Р. М. Морозова [1991] отнесла данные почвы к буроземам, отмечая их сравнительно большую мощность и богатство питательными веществами и гумусом. Ряд авторов [Национальный атлас..., 2011] в настоящее время считают, что правильнее эти почвы отнести к подбурям. Преобладание железа и кальция тормозит подзолообразовательный процесс, наиболее характерный для бореальной зоны, весь почвенный профиль

окрашен в буроватый цвет, а иногда имеет коричневатый оттенок. Эти почвы богаты органическим веществом, часто имеют хорошо выраженный гумусовый горизонт.

Своеобразные почвы развиваются на элювии шунгитовых сланцев или морене с большим участием в ее составе шунгитовых пород. Эти почвы почти черной окраски, профиль слабо дифференцирован на горизонты, хорошо выражен лишь гумусово-аккумулятивный горизонт. Имеют высокое плодородие и распространены в основном в Заонежье [Морозова, 1991; Федорец и др., 2000; Федорец, Морозова, 2001]. Для почвенного покрова южной части среднетаежной Карелии характерно распространение подзолистых почв и подзолов на породах супесчаного и суглинистого гранулометрического состава.

## Выводы

В связи со сложным рельефом местности большей части территории Карело-Кольского региона почвенный покров ее характеризуется большой сложностью и комплексностью. Распространение почв тех или иных типов обусловлено сочетанием факторов, важнейшими из которых являются рельеф и степень увлажнения. Эти факторы взаимосвязаны, поскольку под влиянием рельефа происходит распределение внутрипочвенных и поверхностных вод в почвенно-грунтовой толще и формируется ее определенный водный режим.

Почвенный покров автоморфных позиций тундровых территорий Кольского полуострова представлен тремя типами почв: альфегумусовыми подзолами, подбурами, а также криоземами. Все они сформировались на песчаных породах разного происхождения: моренных, морских, флювиогляциальных, озерно-ледниковых и элювии коренных пород. Генетические различия этих почв на уровне типа обусловлены литологическим фактором (подзолы, подбуры, глееземы) или условиями увлажнения (подзолы и торфяно-подзолы).

Для территории Карелии также характерно распространение типов альфегумусовых почв: подзолов и подбуров, которые сформировались на почвообразующих породах различного гранулометрического состава с преобладанием песчаных и супесчаных отложений (морена, флювиогляция и водно-ледниковые наносы). Кристаллические породы выходят на дневную поверхность довольно редко.

Выявлены различия в почвенном покрове северотаежной и среднетаежной подзон Карелии. Для северной тайги характерно

проявление вертикальной зональности, что определило формирование подбуров грубогумусированных и иллювиально-гумусовых, широкое распространение подзолов глеевых. Среди подзолов преобладают иллювиально-гумусовые подтипы, для которых характерен укороченный профиль (активным процессом почвообразования охвачена верхняя 40–60-сантиметровая толща). На побережье Белого моря распространены специфические маршевые почвы, а на древних морских террасах – глееподзолистые.

Почвенный покров среднетаежной подзоны Карелии имеет свои особенности: меньшее распространение почв гидроморфного и полугидроморфного ряда по сравнению с северной тайгой, преобладание в почвенном покрове подзолов иллювиально-железистых, распространение почв буроземного типа. Для буроземных почв и подзолистых почв тяжелого гранулометрического состава характерен хорошо выраженный гумусово-аккумулятивный процесс почвообразования,

На равнинных пространствах и в понижениях рельефа Карело-Кольского региона широко распространены торфяные почвы разного генезиса: эуτροφные и олиготрофные.

Все выявленные типы почв Карело-Кольского региона объединяются в надтиповые группировки: отделы, стволы; описанное многообразие почв охватывается тремя стволами.

На территории Кольского полуострова В. Н. Переверзевым [2013] выделены 12 типов почв (подбуры, подзолы, подзолы глеевые, торфяно-подзолы глеевые, глееземы, аллювиальные серогумусовые, литоземы перегнойные, торфяно-литоземы, сухоторфяно-литоземы, криогенные, торфяные олиготрофные, торфяные эуτροφные), которые объединяются в 6 отделов (альфегумусовые, криотурбированные, литоземы, торфяные, глеевые, аллювиальные) и 3 ствола (постлитогенные, синлитогенные и органогенные).

На территории Карелии нами выделены 15 типов почв (подзолы, подбуры, подзолы глеевые, торфяно-подзолы глеевые, подзолистые, подзолисто-глеевые, буроземы, торфяно-литоземы, литоземы грубогумусовые, сухоторфяно-литоземы, торфяные олиготрофные, торфяные олиготрофные глеевые, аллювиальные серогумусовые (в т. ч. маршевые), торфяные эуτροφные глеевые, торфоземы), которые объединяются в 7 отделов (альфегумусовые, литоземы, структурно-метаморфические, текстурно-дифференцируемые, аллювиальные, торфяные, торфоземы) и 3 ствола (постлитогенные, синлитогенные и органогенные).

*Предоставленный материал был получен при выполнении государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (№ темы 0220-2014-0006).*

## Литература

*Бискэ Г. С.* Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. 305 с.

*Волков А. Д.* Типы леса Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 180 с.

*Герасимов Д. А.* Торф: его происхождение, залегание и распространение. М.; Л.: Гос. науч.-техн. горное изд-во, 1932. 66 с.

*Герасимов И. П., Марков К. К.* Ледниковый период на территории СССР. М.; Л.: АН СССР, 1939. 462 с.

*Глазовская М. А.* Общее почвоведение и география почв. М.: Высшая школа, 1981. 400 с.

*Доктуровский В. С.* Обзор исследований болот в СССР // Почвоведение. 1930. № 4. С. 105–115.

*Классификация и диагностика почв России.* Смоленск: Ойкумена, 2004. 343 с.

*Кратц К. О.* Геология карелид Карелии. М.; Л.: АН СССР, 1963. 210 с.

*Лаврова М. А.* Четвертичная геология Кольского полуострова. М.; Л.: АН СССР, 1960. 233 с.

*Малыревский В. К.* Почвы Кольского полуострова // Природа Мурманской области. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1964. С. 99–114.

*Марченко А. И.* Почвы Карелии. М.; Л.: АН СССР, 1962. 310 с.

*Минеральные месторождения Кольского полуострова / Под ред. Г. И. Горбунова.* Л.: Наука, 1981. 272 с.

*Морозова Р. М.* Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 183 с.

*Национальный атлас почв Российской Федерации.* М.: Астрель; АСТ, 2011. 632 с.

*Некрасова Т. П.* Взаимоотношения сосны и ели в лесах Кольского полуострова и их возобновление. М.: АН СССР, 1961. С. 63–70.

*Никонов В. В., Переверзев В. Н.* Почвообразование в Кольской Субарктике. Л.: Наука, 1989. 168 с.

*Острикова К. Т.* Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 282 с.

*Полканов А. А.* Геологический очерк Кольского полуострова // Тр. Аркт. ин-та. Л., 1936. Т. 53. С. 3–171.

*Полканов А. А.* Краткий очерк дочетвертичной геологии Кольского полуострова // Северная экспедиция. Кольский полуостров: Междунар. геол. конгр. М.; Л., 1937. С. 12–23.

*Переверзев В. Н.* Почвы тундр Северной Фенноскандии. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 127 с.

*Переверзев В. Н.* Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.

*Переверзев В. Н.* Почвообразование на рыхлых и кристаллических породах в Северной Фенноскандии. Апатиты: КНЦ РАН, 2013. 158 с.

*Переверзев В. Н., Свейструп Т. Е., Стрелкова М. С.* Антропогенное изменение подзолистых почв Северной Фенноскандии. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. 164 с.

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

Рихтер Г. Д. Орографические районы Кольского полуострова // Тр. Ин-та физ. географии АН СССР, 1936. Вып. 19. С. 5–48.

Рихтер Г. Д. Физико-географическое описание // Геология СССР. М.: АН СССР, 1958. Т. XXII. Мурманская область. С. 20–41.

Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1961. 140 с.

Соколов И. А. Почвообразование и экзогенез. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 1997. 239 с.

Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. 268 с.

Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н. Почвенный покров лесных ландшафтов Карелии и его антропогенная динамика. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 82 с.

Федорец Н. Г., Морозова Р. М. Плодородие лесных почв Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 114 с.

Фридланд В. М. Структуры почвенного покрова мира. М.: Мысль, 1984. 235 с.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1961. 180 с.

Поступила в редакцию 08.04.2016

## References

Biske G. S. Chetvertichnye otlozheniya i geomorfologiya Karelii [Quaternary deposits and geomorphology of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1959. 305 p.

Dokurovskii V. S. Obzor issledovaniy bolot v SSSR [An overview of mire studies in the USSR]. *Pochvovedenie [Eurasian Soil Science]*. 1930. No. 4. P. 105–115.

Fedorets N. G., Morozova R. M. Plodorodie lesnykh pochv Karelii [Fertility of the forest soils in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 114 p.

Fedorets N. G., Morozova R. M., Bakhmet O. N. Pochvennyi pokrov lesnykh landshaftov Karelii i ego antropogennaya dinamika [Soil cover of the forest landscapes in Karelia and its anthropogenic dynamics]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 82 p.

Fridland V. M. Struktury pochvennogo pokrova mira [Structures of the world's soil cover]. Moscow: Mysl', 1984. 235 p.

Gerasimov D. A. Torf: ego proiskhozhdenie, zaleganie i rasprostranenie [Peat: its genesis, deposits, and distribution]. Moscow; Leningrad: Gos. nauchno-tekhnicheskoe gornoe izd-vo, 1932. 66 p.

Gerasimov I. P., Markov K. K. Lednikovyi period na territorii SSSR [Ice age in the USSR Territory]. Moscow; Leningrad: USSR Acad. of Sci. publishers, 1939. 462 p.

Glazovskaya M. A. Obshchee pochvovedenie i geografiya pochv [General soil science and soil geography]. Moscow: Vysshaya shkola, 1981. 400 p.

Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oikumena, 2004. 343 p.

Kratts K. O. Geologiya karelid Karelii [Geology of the Karelids in Karelia]. Moscow; Leningrad: USSR Acad. of Sci. publishers, 1963. 210 p.

Lavrova M. A. Chetvertichnaya geologiya Kol'skogo poluostrova [Quaternary geology of the Kola Peninsula]. Moscow; Leningrad: USSR Acad. of Sci. publishers, 1960. 233 p.

Malyarevskii V. K. Pochvy Kol'skogo poluostrova [Soils of the Kola Peninsula]. Priroda Murmanskoi oblasti [Nature of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1964. P. 99–114.

Marchenko A. I. Pochvy Karelii [Soils of Karelia]. Moscow; Leningrad: Gosizdat KASSR, 1962. 310 p.

Mineral'nye mestorozhdeniya Kol'skogo poluostrova [Mineral deposits of the Kola Peninsula]. Ed. G. I. Gorbunov. Leningrad: Nauka, 1981. 272 p.

Morozova R. M. Lesnye pochvy Karelii [Forest soils of Karelia]. Leningrad: Nauka, 1991. 183 p.

Natsional'nyi atlas pochv Rossiiskoi Federatsii [National atlas of soils in the Russian Federation]. Moscow: Astrel'; AST, 2011. 632 p.

Nekrasova T. P. Vzaimootnosheniya sosny i eli v lesakh Kol'skogo poluostrova i ikh vozobnovlenie [Relations between the pine and the spruce in the Kola Peninsula forests, and their regeneration]. Moscow: USSR Acad. of Sci. publishers, 1961. P. 63–70.

Nikonov V. V., Pereverzev V. N. Pochvoobrazovanie v Kol'skoi Subarktike [Soil formation in the Kola Subarctic Region]. Leningrad: Nauka, 1989. 168 p.

Ostrikova K. T. Polevoi opredelitel' pochv Rossii [Field guide for soil classification of Russia]. Moscow: Pochv. in-t im. V. V. Dokuchaeva, 2008. 282 p.

Pereverzev V. N., Sveistrup T. E., Strelkova M. S. Antropogennoe izmenenie podzolistykh pochv Severnoi Fennoskandii [Man-induced changes of the podzolic soils in the Northern Fennoscandia]. Apatity: KSC RAS, 2002. 164 p.

Pereverzev V. N. Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova [Forest soils of the Kola Peninsula]. Moscow: Nauka, 2004. 232 p.

Pereverzev V. N. Pochvoobrazovanie na rykhlykh i kristallicheskikh porodakh v Severnoi Fennoskandii [Soil formation on the loose and crystalline rocks in the Northern Fennoscandia]. Apatity: KSC RAS, 2013. 158 p.

Pereverzev V. N. Pochvy tundr Severnoi Fennoskandii [Soils of the Northern Fennoscandian tundras]. Apatity: KSC RAS, 2001. 127 p.

Polkanov A. A. Geologicheskii ocherk Kol'skogo poluostrova [Geological description of the Kola Peninsula]. Tr. Arkt. in-ta [Proceed. of the Arctic Institute]. 1936. Vol. 53. P. 3–171.

Polkanov A. A. Kratkii ocherk dochetvertichnoi geologii Kol'skogo poluostrova [An overview of the Pre-Quaternary geology of the Kola Peninsula]. Severnaya ekskursiya. Kol'skii poluostrov: Mezhdunar. geol. kongr. [Northern Excursion. The Kola Peninsula: Proceed. of the Int. Geol. Congress]. Moscow, Leningrad, 1937. P. 12–23.

*Ramenskaya M. L.* Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of the flora of the Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1983. 216 p.

*Rikhter G. D.* Fiziko-geograficheskoe opisanie [Physical and geographical description]. Geologiya SSSR [Geology of the USSR]. Moscow: AN SSSR, 1958. Vol. XXII. Murmanskaya oblast' [The Murmansk Region]. P. 20–41.

*Rikhter G. D.* Orograficheskie raiony Kol'skogo poluostrova [Orographic districts of the Kola Peninsula]. *Tr. In-ta fiz. geografii AN SSSR [Proceed. of the Inst. of Physical Geography, Acad. of Sci. of the USSR]*. 1936. No. 19. P. 5–48.

*Romanov A. A.* O klimate Karelii [On the climate of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1961. 140 p.

*Sokolov I. A.* Pochvoobrazovanie i ekzogenez [Soil formation and exogenesis]. Moscow: Pochv. in-t im. V. V. Dokuchaeva, 1997. 239 p.

*Targul'yan V. O.* Pochvoobrazovanie i vyvetrивание v kholodnykh gumidnykh oblastiakh [Soil formation and weathering in cold humid regions]. Moscow: Nauka, 1971. 268 p.

*Volkov A. D.* Tipy lesa Karelii [Forest types of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. 180 p.

*Yakovlev B. A.* Klimat Murmanskoi oblasti [Climate of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1961. 180 p.

*Received April 08, 2016*

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Федорец Наталия Глебовна**

заведующая лаб. лесного почвоведения, д. с.-х. н., проф.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910

### **Бахмет Ольга Николаевна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н., доцент  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: obahmet@mail.ru

## **CONTRIBUTORS:**

### **Fedorets, Natalia**

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

### **Bakhmet, Olga**

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

УДК 502:581.5

## ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОРГАНИЗАЦИИ МОНИТОРИНГА СЕВЕРНЫХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ Г. ПЕТРОЗАВОДСКА)

**Н. В. Крутских<sup>1</sup>, Г. С. Бородулина<sup>2</sup>, Н. М. Казнина<sup>3</sup>,  
Ю. В. Батова<sup>3</sup>, П. А. Рязанцев<sup>1</sup>, Г. В. Ахметова<sup>4</sup>,  
С. Г. Новиков<sup>4</sup>, И. Ю. Кравченко<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт геологии Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup> Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

<sup>3</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН

<sup>4</sup> Институт леса Карельского научного центра РАН

На примере г. Петрозаводска изучены геохимический состав снежного покрова, почв и приповерхностных отложений, подземных вод, а также биогеохимические и морфологические особенности растительных сообществ в различных функциональных городских зонах. Исследования атмосферных осадков показали повышенное содержание в них  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ , Fe. Все пробы снега загрязнены нефтепродуктами. Из тяжелых металлов во всех пробах снега выявлено повышенное содержание Си. Практически везде на застроенной территории города имеется устойчивое нитратное загрязнение грунтовых вод, вода многих источников носит следы закисления. Периодически определяются высокие концентрации различных элементов, однако устойчивые аномалии в грунтовых водах города образуют лишь литофильные микроэлементы (В, Ва, Sr, U) природного происхождения. Почвы на территории города подщелочены по всему профилю, характеризуются более высоким содержанием углерода и других элементов минерального питания. По содержанию тяжелых металлов почвы соответствуют допустимой категории загрязнения, однако вблизи промышленных объектов, крупных автодорог, автогазажей выявлены высокие концентрации свинца. По геохимическим данным определены природные и техногенные факторы формирования химического состава почв. Проведено изучение растительных травянистых сообществ, расположенных вблизи промышленных предприятий, включающее анализ видового разнообразия, проективного покрытия видов, морфометрических признаков растений, химического состава. Выявлены показатели, которые могут служить индикаторами загрязнения почв тяжелыми металлами. На основании выполненных исследований сформулирована общая концепция проведения геоэкологического мониторинга г. Петрозаводска.

**Ключевые слова:** урбанизированные территории; геохимические особенности; снеговой покров; подземные воды; почвы; травянистые сообщества; геоэкологический мониторинг.

**N. V. Krutskikh, G. S. Borodulina, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova,  
P. A. Ryazantsev, G. V. Akhmetova, S. G. Novikov, I. Yu. Kravchenko.  
GEOECOLOGICAL BASIS FOR SETTING UP THE MONITORING OF  
URBANIZED AREAS IN THE NORTH (THE EXAMPLE OF PETROZAVODSK)**

The geochemistry of the snow cover, soils and near-surface sediments, subsurface water, as well as biogeochemical and morphological characteristics of plant communities in different functional zones of the city were studied in Petrozavodsk. The studies revealed elevated levels of  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ , Fe in precipitation. All snow samples were contaminated with oil products. Speaking of heavy metals, high content of Cu was detected in all snow samples. Steady nitrate contamination of the groundwater was determined in nearly all built-up areas of the city. Water in many springs had signs of acidification. High concentrations of various elements have been occasionally recorded, but only naturally occurring lithophiles (B, Ba, Sr, U) have formed stable anomalies in the city's groundwater. Soils in the city are alkaline throughout the profile. They are characterized by a high content of carbon and other mineral nutrients. Heavy metal content in the soils falls in the allowable pollution category. High concentrations of lead were, however, revealed near industrial sites, major roads, garages. Based on geochemical data, the natural and anthropogenic factors for the formation of the chemical composition of the soils were determined. Herbaceous plant communities in the vicinity of industrially contaminated areas were studied, including the analysis of species diversity, percent cover of species, morphometric parameters of plants and their chemical composition. The indices that can be used as indicators of heavy metals soil pollution were identified. Based on these studies, the general concept of geo-environmental monitoring of the City of Petrozavodsk was formulated.

**Key words:** urbanized areas; geochemical characteristics; snow cover; subsurface water; soil; herbaceous community; geoecological monitoring.

## **Введение**

Комплексность геоэкологических исследований при проведении мониторинга различных территорий позволяет выявить причинно-следственные связи между явлениями и процессами, протекающими внутри геоэкосистем, отразить их изменения в ходе функционирования, динамики и эволюции. Основой для выделения конкретных параметров мониторинга является геоэкологическая оценка современного и палеосостояния системы, выявление факторов геоэкологического риска, характерных для изучаемой территории. В городах и промышленных центрах происходит техногенная трансформация практически всех компонентов геоэкосистемы. Наиболее измененной в пределах городов является геохимическая функция природной среды, что выражается в загрязнении атмосферного воздуха, поверхностной и подземной гидросферы, приповерхностной части литосферы. Особую группу поллютантов представляют тяжелые металлы. Накапливаясь в различных компонентах экосистемы в избыточных количествах, они оказывают негативное влияние на жизнедеятельность всех живых организмов. В результате изменяется видовой состав и структура биоценозов, а иногда наблюдается и полная их деградация. Опасность

тяжелых металлов усугубляется еще и тем, что они обладают кумулятивным эффектом и способны по пищевым цепям поступать в организм человека, создавая угрозу его здоровью.

Петрозаводск относится к крупным городам, в прошлом с развитой индустриальной структурой. В настоящее время техногенную нагрузку на окружающую среду создают небольшие промышленные производства, преимущественно деревообрабатывающего, пищевого, строительного направлений, увеличенный за последние годы автотранспортный парк, а также расширение застраиваемой территории. Наблюдение и контроль за состоянием компонентов природной среды города является необходимой мерой, позволяющей выявлять факторы экологического риска и своевременно исключать возможность неблагоприятного состояния геоэкосистем.

Целью настоящей работы является разработка принципов организации геоэкологического мониторинга на основе комплексной оценки состояния компонентов природной среды г. Петрозаводска.

## **Материалы и методы**

В рамках разработки методики проведения мониторинга детально изучены геохимические

Таблица 1. Методы химического анализа воды

Параметр	Аналитический метод
pH	Потенциометрическое определение стеклянным электродом
Ca <sup>2+</sup> , Mg <sup>2+</sup> , Fe <sub>общ.</sub> , Mn	Пламенное атомно-абсорбционное спектрометрическое определение
Na <sup>+</sup> , K <sup>+</sup>	Пламенно-фотометрическое определение
Щелочность	Потенциометрическое определение (pH 4,5–4,2)
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Фотометрическое определение с Ва <sup>2+</sup> и сульфоназо III, l = 640 нм
Cl <sup>-</sup>	Фотометрическое определение с роданидом ртути и нитратом железа (III), l = 460 нм
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Фотометрическое определение с гипохлоритом и фенолом, l = 630 нм
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	Фотометрическое определение с сульфаниламидом и N-(1-нафтил)-этилендиамином
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Восстановление до NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> на Cd-Cu редуторе и определение NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>
P <sub>мин</sub>	Фотометрическое определение с молибдатом аммония, l = 882 нм
P <sub>общ.</sub>	Окисление K <sub>2</sub> S <sub>2</sub> O <sub>8</sub> в кислой среде и определение PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>
Перманганатная окисляемость (ПО)	Титриметрическое определение в кислой среде по Кубелю
Al	Фотометрическое определение с хромазуролом S, λ = 500–700 нм
Si	Фотометрическое определение с молибдатом аммония, l = 410 нм
Тяжелые металлы (Pb, Cu, Zn, Cd)	Атомно-абсорбционная спектрометрия с электротермической атомизацией

особенности приповерхностной атмосферы (по снежному покрову), проведены исследования изменения физико-химических свойств городских почв, а также дана интерпретация данных химического состава почв и грунтов, подземных вод. Проведены работы, направленные на изучение применения геофизических методов в исследовании загрязнения почв и грунтов нефтепродуктами. Изучены видовой состав и состояние травянистых сообществ, расположенных в различных функциональных участках города.

Отбор проб атмосферных осадков осуществлялся зимой, т. к. в этот период практически отсутствует ветровая эрозия и поступление химических веществ с поверхности земли. Снежный покров является накопителем веществ, поступающих из атмосферы, которые сохраняются в нем в течение зимы, что позволяет достоверно оценить состояние приземного слоя воздушной среды. Пробы снега отбирались на удалении от автодорог. Аналитическая работа проводилась в лаборатории гидрохимии и гидрогеологии ИВПС КарНЦ РАН. Показатели и методы определения представлены в таблице 1.

При эколого-гидрогеологических исследованиях для изучения техногенной метаморфизации химического состава подземных вод используются методологические положения и приемы, применяемые в геохимии питьевых вод и поисковой гидрогеохимии. Химический анализ проб воды выполнялся в лаборатории гидрохимии и гидрогеологии ИВПС (табл. 1), микрокомпонентный состав анализировался методом ICP-MS (аналитическая лаборатория ИГ КарНЦ РАН).

Изучение физико-химических свойств почв города Петрозаводска проведено по 15 полно-профильным разрезам, заложенным на участках различных категорий землепользования: земли общего пользования, городской и сельской застройки, земли резерва и природно-рекреационной зоны. Были отобраны образцы почв по генетическим горизонтам, в которых определялись кислотно-щелочные показатели, содержание гумуса, сумма обменных оснований, содержание подвижных форм калия и фосфора по общепринятым методикам [Агрохимические методы..., 1975].

Для определения содержания тяжелых металлов осуществляли отбор смешанных почвенных проб из верхнего 10-сантиметрового слоя методом «конверта» 10 × 10 м [Стурман, 2003]. Всего отобрано 96 почвенных образцов на землях различного пользования, в которых определено валовое содержание тяжелых металлов (Pb, Cu, Ni, Zn, Co, Cr, Mn) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (использовалось оборудование ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН). По полученным геохимическим данным рассчитан показатель суммарного загрязнения Zc [Сае и др., 1990] с учетом среднего геометрического коэффициента концентрации и коэффициентов токсичности тяжелых металлов [Водяницкий, 2010].

Согласно методическим рекомендациям, если концентрации тяжелых металлов не превышают фоновые, то исследования на предмет других видов загрязнения не проводятся [Стурман, 2003]. Однако для полной геохимической характеристики дополнительно сделано

опробование верхнего горизонта почв и приповерхностных отложений с площадок 5 × 5 м для определения полного спектра элементов методом ICP-MS. Анализ выполнен в аналитической лаборатории ИГ КарНЦ РАН, методика подробно описана в [Светов и др., 2015]. По полученным геохимическим данным проведен факторный анализ методом главных компонент. Для повышения контрастности выполнено вариационное вращение. Данные химического анализа прологарифмированы для приближения к нормальному закону распределения. При статистической обработке данных использовалась программа Statistica 6.0.

Геофизические работы выполнены с использованием методов удельных электрических сопротивлений (УЭС) и вызванной поляризации (ВП), которые широко применяются при геоэкологических изысканиях [Dahlin, 2010; Vaudelet, 2011]. Измерения осуществлялись при помощи электроразведочной станции «Скала-48».

Изучение влияния техногенного загрязнения почв на видовой состав и состояние растительных сообществ проводили вблизи (на расстоянии 50–100 м) двух промышленных предприятий, длительное время функционировавших на территории г. Петрозаводска, – Онежского тракторного завода (ОТЗ) и судостроительного завода «Авангард». Контролем служил условно чистый участок, расположенный в 20 км к востоку от г. Петрозаводска. Геоботаническое описание сообществ осуществляли по стандартной методике на пробных участках размером 10 × 10 м в период цветения доминирующих видов растений. Классификация жизненных форм дана по Раункиеру [Raunkiaer, 1934], отнесение видов к экологическим группам – по [Горышина, 1979]. Латинские названия видов растений соответствуют сводке С. К. Черепанова [1995]. Содержание тяжелых металлов в органах растений определяли у доминирующих на изученных участках видов растений: *Dactylis glomerata* L. (сем. *Poaceae*) и *Taraxacum officinale* F. H. Wigg. (сем. *Asteraceae*) методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS).

## Результаты исследований

### Снеговой покров

Результаты исследования химического состава снежного покрова на территории г. Петрозаводска показали содержание в нем практически всех компонентов выше фоновых значений (табл. 2). Следует отметить, что в качестве

средних величин были использованы медианные значения, а в качестве фоновых – медианные значения химических показателей зимних атмосферных осадков на участках территории Республики Карелия, удаленных от промышленных центров.

Повышенное содержание в талой снеговой воде ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  связано с использованием песчано-солевой смеси для посыпки дорог. Как известно, в незагрязненных районах хлориды в атмосферных осадках имеют морское происхождение [Бримблкумб, 1988]. Расчеты показали, что сульфаты в исследованных пробах снега находятся не в кислотной, а в солевой форме. Источниками калия, кальция, сульфатов, гидрокарбонатов в зимних атмосферных осадках городской среды являются пылевидные частицы цемента и известняка. Среднее значение pH (6,25) выше равновесного, принятого для атмосферных осадков (5,6) [Израэль и др., 1989], и среднего (4,85) значения, полученного ранее для этого района [Лозовик, Потапова, 2006], что связано с нейтрализацией осадков пылевидными выбросами, содержащими карбонатные и силикатные частицы.

Атмосферные осадки являются существенным источником поступления биогенных элементов и отличаются низким содержанием органического вещества (табл. 2).

Все пробы снега загрязнены нефтепродуктами. Наиболее высокие концентрации зафиксированы в районах Кукковка (0,14 мг/л), Ключевая (0,08 мг/л), Древлянка (0,07 мг/л) и на пр. К. Маркса (0,07 мг/л). В целом загрязнение снежного покрова нефтепродуктами согласуется с транспортной нагрузкой в этих частях города.

Наблюдалось повышенное содержание общего железа в атмосферных осадках в районе ТЭЦ, стадиона «Динамо» и у автовокзала. Средние концентрации  $\text{Fe}_{\text{общ}}$  и Al незначительно превышали фоновые значения (табл. 2).

Среди определяемых металлов Zn, Cu, Pb, Cd можно отметить высокое содержание меди в пробах снега. Максимальная концентрация меди – в районе ТЭЦ (6,1 мкг/л). Среднее значение (1,5 мкг/л) этого элемента выше ПДК (1 мкг/л) для рыбохозяйственных водоемов. Медианные концентрации цинка, свинца и кадмия значительно ниже ПДК.

### Подземные воды

Территория г. Петрозаводска располагается в пределах субартезианского бассейна, включающего наиболее водообильный нижнекотлинский водоносный горизонт, который

Таблица 2. Химический состав снежного покрова

Статистические показатели	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH	Alk мгHCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /л	Fe <sub>общ</sub> мг/л	Al мг/л	Si мг/л	ПО мгО/л	P <sub>мин</sub> мкг/л	P <sub>общ</sub> мкг/л	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> мгN/л	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> мгN/л	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> мгN/л	H/лр мг/л	Zn	Cu	Pb	Cd
	мг/л	мг/л	мг/л	мг/л	мг/л	мг/л																
Минимум	0,04	0,22	0,59	0,03	0,71	0,46	5,92	0,53	0,03	0,02	0,14	0,35	1,00	5,00	0,17	0,0005	0,19	0,05	5,10	0,40	0,10	0,02
Максимум	0,34	0,68	1,39	0,12	3,01	0,98	6,45	3,18	0,14	0,05	0,63	0,67	20,00	30,00	0,34	0,0040	0,27	0,14	8,80	6,10	0,50	0,06
Среднее	0,13	0,41	0,84	0,06	1,26	0,62	6,20	1,53	0,06	0,04	0,42	0,50	6,89	15,33	0,26	0,0011	0,23	0,07	6,81	1,94	0,30	0,03
Медиана	0,09	0,36	0,75	0,04	1,00	0,56	6,25	1,59	0,05	0,04	0,47	0,51	4,00	13,00	0,30	0,0010	0,22	0,06	6,80	1,50	0,30	0,03
Стандартное отклонение	0,09	0,16	0,27	0,03	0,71	0,16	0,16	0,83	0,04	0,01	0,14	0,13	7,41	8,99	0,06	0,0011	0,03	0,03	1,14	1,64	0,12	0,01
Коэффициент вариации	104,5	45,0	36,0	76,0	71,4	27,9	2,5	52,4	75,1	22,0	30,5	24,8	185,2	69,1	21,3	111,2	12,7	47,1	16,8	109,2	40,8	48,4
Фон	0,06	0,18	0,26	0,05	0,70	0,48	4,98	-	0,04	0,03	0,02	1,01	1,5	9	0,09	0,001	0,20	-	-	-	-	-

перекрывает мощной толщей четвертичных отложений. Среди них выделяются онегозерский межморенный водоносный горизонт и грунтовые воды ледниковых и озерно-ледниковых песчаных и супесчаных отложений. Эти воды вскрываются родниками, и население города активно их использует, несмотря на то что статуса источников водоснабжения они не имеют. Воды первых от поверхности водоносных горизонтов особенно уязвимы к загрязнению. Практически вся территория города является областью питания грунтовых вод, и нарушенные условия пород зоны аэрации сказываются на режиме грунтовых вод. Значительные колебания температуры грунтовых вод свидетельствуют о том, что их формирование происходит неглубоко от поверхности земли и водоносный горизонт испытывает существенное влияние климатических и антропогенных факторов.

Показатели химического состава воды также зависят от природных и антропогенных условий: более защищенные горизонты отличаются практически постоянными показателями величины pH, неглубокие горизонты характеризуются либо постоянно кислыми водами, либо резкими колебаниями pH.

Прямыми показателями загрязнения грунтовых вод являются азотные соединения, и в первую очередь нитраты – продукты распада белковых соединений. Единственным геохимическим фактором, влияющим на изменение концентраций соединений азота в подземных водах, является их окислительно-восстановительный потенциал [Крайнов и др., 1991]. Околонеутральные кислородные воды, характерные для грунтовых вод, являются благоприятными для неограниченного роста NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. В условиях низких положительных значений Eh (< +200 мВ) содержание NO<sub>3</sub><sup>-</sup> резко уменьшается, поэтому в межморенных и глубоких водоносных горизонтах, вскрываемых скважинами, наблюдаются невысокие, близкие к фоновым концентрации нитратов и повышенное содержание аммонийной формы азота [Лозовик, Бородулина, 2009].

В грунтовых водах города концентрация NO<sub>3</sub><sup>-</sup> достигает очень высоких значений (200–300 мг/л), при этом нитраты сильно повышают минерализацию и становятся преобладающим анионом. Происходит метаморфизация химического состава подземных вод, и тип воды преобразуется в нитратный. По данным многолетних наблюдений, изменений в лучшую сторону в загрязненных источниках не происходит.

Помимо нитратов компонентами, отражающими влияние хозяйственной деятельности и изменяющими химический тип воды,

являются калий, натрий, хлориды. Показатель Na/K служит одним из важнейших для оценки гигиенического состояния воды. И если в естественных условиях это отношение обычно составляет 10 и более, в загрязненных водах – приближается к 1. Хлориды достигают концентраций 100 мг/л при фоновых не выше 10 мг/л [Бородулина, 2006].

Наиболее ярким примером влияния хозяйственной деятельности на грунтовые воды явилось состояние водных объектов на территории свалки бытовых отходов города. В условиях маловодного 2014 г. речной сток в период летне-осенней межени практически полностью формировался за счет подземного притока. Поэтому химический состав воды дренажных канав и реки Нелуксы, протекающей в районе свалки, в этот период отражал техногенный грунтовый сток, состав которого представлял собой хлоридно-аммиачный щелочной (рН 8) раствор высокой минерализации (3,3 г/л). Среди минеральных форм азота высокой концентрации достигал аммонийный (83 мгN/л) и нитратный (15 мгN/л) азот. Содержание хлор-иона в воде дренажной канавы составило 767 мг/л, калия 330 мг/л, что в сотни раз превышает фоновые значения содержания этих элементов не только в поверхностных, но и в подземных водах верхней, хорошо промытой от растворимых веществ зоны свободного водообмена.

Микрокомпонентный анализ воды городских родников (около 150 проб) показал, что в составе грунтовых вод периодически отмечаются высокие концентрации всех микроэлементов, в том числе тех, которые не образуют аномалий в природных условиях Карелии. Анализ данных выявил значительные колебания во времени и по площади концентраций многих микроэлементов в грунтовых водах и позволил определить наличие аномалий, их природу, интенсивность и устойчивость. Специфика задач по исследованию загрязнения подземных вод требует изучения как распределения отдельных химических элементов и соединений, так и их ассоциаций. Наиболее контрастной (коэффициент концентрации  $K_c > 3$ ) и распространенной по площади на территории города является аномалия, включающая В-Ba-Sr-U, которая усложняется на отдельных участках многими элементами, в том числе Cu, Ni, Rb, Br, V, Pb, Zn, Cd, ZTR. Группа элементов (Pb, Zn, Be, Cr, Co, Cd, Sb, W, Mo, Li, Br) образует на локальных участках менее контрастные аномалии ( $K_c = 1,5-3$ ). Остальные микроэлементы встречаются в значимых концентрациях редко (< 30 %) [Бородулина, 2015].

Характер ассоциации элементов основных аномалий свидетельствует о значительном влиянии на формирование микрокомпонентного состава подземных вод природных факторов – геологического и геоморфологического строения. На северо-западной окраине города родниками дренируются воды флювиогляциальных отложений, ближе к озеру – ледниковых и озерно-ледниковых валдайского комплекса. В долинах рек Лососинки и Неглинки разгружаются воды более глубоких межморенных горизонтов. При значительной фациальной неоднородности отложений, резком изменении мощностей водовмещающих и слабопроницаемых пород, большом количестве эрозионных врезов, техногенной нарушенности верхней части разреза создаются благоприятные условия взаимодействия смежных водоносных горизонтов. Поэтому состав грунтовых вод на территории города в зависимости от расчлененности рельефа, условий и интенсивности разгрузки нижележащих вод в той или иной степени отражает состав последних. Для межледникового горизонта характерна ассоциация элементов с аномальными концентрациями Fe-Mn-Ba-Sr-U. Высокие концентрации Fe и Mn объясняются бескислородными условиями онегозерского водоносного горизонта. В, Ba, Sr – хорошие мигранты в любых условиях. Аномалии U в грунтовых водах города связаны с его рудопроявлениями в коренных породах.

Результаты наблюдения за грунтовыми водами на территории города Петрозаводска позволили выделить группы источников: загрязненные нитратами в концентрациях, постоянно и периодически превышающих ПДК для питьевых вод (45 мг/л); источники с постоянно низкими значениями рН (<6); группа источников, вскрывающих онегозерский межморенный горизонт на водосборной территории р. Лососинки (Fe > 0,3 мг/л); условно чистые источники на границах зеленой зоны города (рис. 1).

#### *Почвенный покров*

Одним из основных концентраторов различных химических загрязняющих веществ в биосфере является почва, которая, с другой стороны, может быть потенциальным источником вторичного загрязнения приземного слоя атмосферы, поверхностных и грунтовых вод. В городских условиях почвы сильно преобразованы, однако выполняют важные экологические функции.

Анализ физико-химических показателей почвенного покрова выявил значительное отличие почвы г. Петрозаводска по химическим

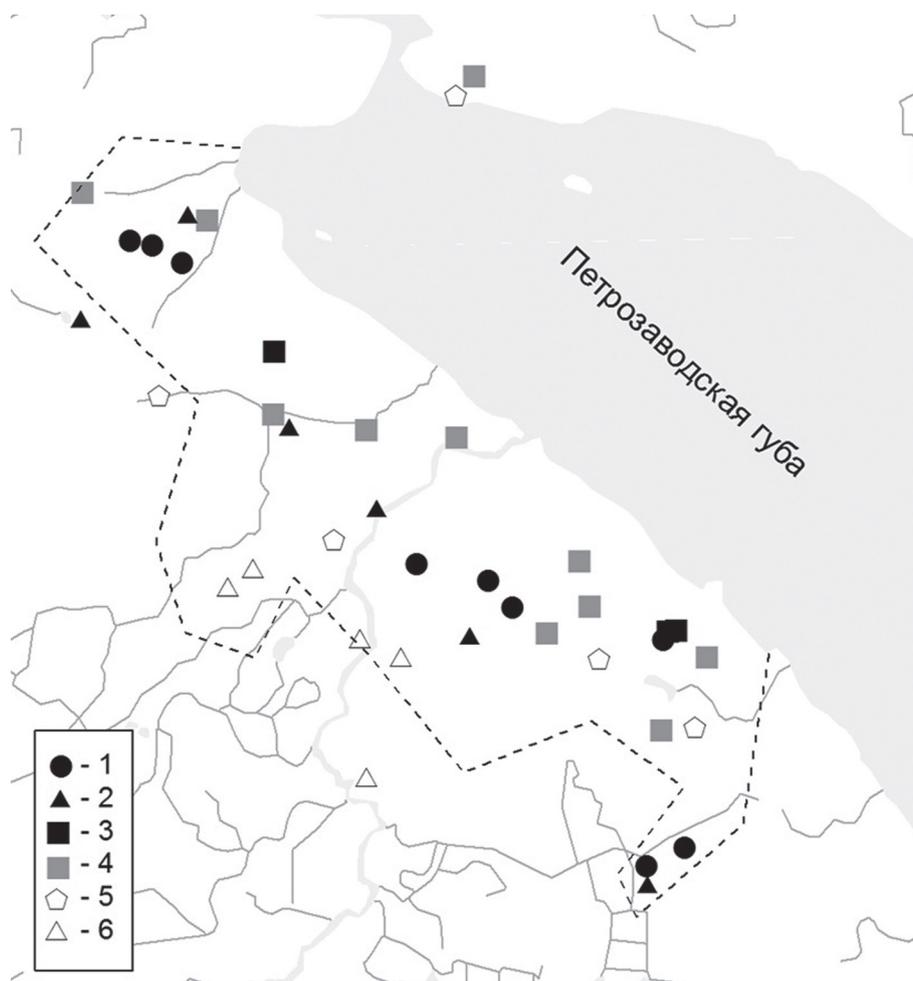


Рис. 1. Расположение наблюдаемых родников на территории г. Петрозаводска: 1–3 – источники, вода которых постоянно не соответствует ПДК (1 – по нитратам, 2 – по рН, 3 – по нитратам и рН); 4 – с периодическими превышениями ПДК по нитратам; 5 – условно чистые; 6 – железистые

характеристикам от естественных почв региона [Морозова, 1991]. Урбанизированная территория характеризуется преимущественно нейтральной и слабощелочной реакцией среды (рН 7–8), тогда как территории с низкой антропогенной нагрузкой (почвы природно-рекреационной зоны) – кислой (рН 3–4). Причины подщелачивания почв можно выделить несколько: попадание с поверхностным стоком и дренажными водами реагентов, которыми посыпают тротуары и дороги в зимний период; высвобождение под воздействием кислотных осадков ионов кальция из обломков строительного мусора; наличие в аэротехногенных выбросах промышленных предприятий щелочных и щелочноземельных металлов; попадание на поверхность почвы машинных масел, которые чаще всего содержат щелочные присадки [Методические указания..., 2003; Федорец, Медведева, 2005]. В целом процесс подщелачивания почвы благоприятно сказывается на ее

свойствах и плодородии, в частности, снижается степень подвижности металлов, что положительно влияет на рост и развитие растений, способствует активизации микробного сообщества. Однако дальнейшее подщелачивание (при рН более 7,5) приводит к нарушению равновесия почвенно-геохимических процессов, ведущих к понижению устойчивости экосистемы и гибели растительности [Методические указания..., 2003].

Также почвы города отличаются более высоким содержанием элементов минерального питания, чем естественные, особенно почвы на землях городской и сельской застройки. Выявлено, что исследуемые почвы характеризуются высокими значениями суммы обменных оснований (до 50 мг-экв./100 г) и степени насыщенности основаниями (до 70–98 %). Однако эти величины сильно варьируют в зависимости от категории земель и степени антропогенной преобразованности почв. Также изучаемые

Таблица 3. Валовое содержание тяжелых металлов в почвах Петрозаводска (n=96), предельно допустимые концентрации и фоновые показатели, мг/кг

Элемент	Среднее (x)	Ср. геом.	Min	Max	Коеф. вариации V, %	ПДК*	ОДК**	Регион. фон [Федорец и др., 2008]
Pb	35,3	23	2,5	441,8	153	32	32	15,5
Cu	35,4	29,1	8	186,7	73	-	33	18,5
Zn	69,8	63,5	18,6	136,4	41	-	55	37,2
Ni	25,9	23,1	5,4	122,2	56	-	20	27,5
Co	10,6	9,8	3,9	32,9	43	-	-	11,6
Cr	29,9	27,4	7,2	79	42	-	-	47,3
Mn	819,4	721,6	268,9	4349,6	64	1500	-	282

Примечание. \*ГН 2.1.7.2041–06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. \*\*ГН 2.1.7.2511–09. Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве.

почвы города, особенно на землях сельской застройки, обогащены подвижными соединениями фосфора (до 200–300 мг/100 г) и калия (до 56 мг/100 г).

Содержание органического углерода является важным показателем качественного состояния почвы. Почвы города более обогащены углеродом (до 18–19 %), чем природные почвы региона. Данная закономерность связана с тем, что зачастую субстрат (органо-минеральные смеси, торфы, удобрения), из которого формируются городские почвы, характеризуется повышенным содержанием органического вещества. Исключение составляют почвы, сохранившие свое естественное строение, для них характерно низкое содержание органического вещества (менее 1 %), свойственное природным почвам. Тем не менее плодородие городских почв невысокое, так как они бедны азотом (менее 0,1 %).

Основными техногенными источниками тяжелых металлов на урбанизированных территориях являются предприятия цветной и черной металлургии, промышленные производства, ТЭЦ, сжигающие уголь, сжигание различных видов топлива, автотранспорт, минеральные и органические удобрения и т. п. В Петрозаводске в настоящее время повышение уровня тяжелых металлов в окружающей среде происходит в основном за счет автотранспорта. Высокие концентрации свинца обусловлены использованием до недавнего времени бензина, содержащего тетраэтилсвинец. Сжигание топлива, главным образом дизельного, способствует накоплению меди в окружающей среде. Многочисленные несанкционированные свалки твердых бытовых отходов также являются поставщиками токсичных веществ. Особенно загрязняют почву тяжелыми металлами батарейки, аккумуляторы, лакокрасочные покрытия, автомобильные покрывки, электропровода и обмотка.

Городские почвы характеризуются низкой (Cu, Ni, Co, Cr, Mn), иногда средней (Zn) и редко сильной (Pb) степенью загрязнения тяжелыми металлами. В среднем содержание Pb, Cu, Zn и Mn выше фоновых показателей, в то время как средние концентрации Ni, Co и Cr не достигают регионального фона [Ахметова, Новиков, 2014; Тяжелые металлы..., 2015; Новиков, 2015]. Статистические данные валового содержания тяжелых металлов в почвах города Петрозаводска отражены в таблице 3.

Анализ пространственного распределения полученных данных показал, что проявляется тенденция к накоплению тяжелых металлов в центральной части города, а также вблизи промышленных зон. В большей степени выявлено накопление поллютантов в почвах на землях категории общего пользования и городской застройки – на территориях, прилегающих к промышленным предприятиям, крупным автодорогам и автогаражам, а также в редких случаях на землях природно-рекреационной зоны (несанкционированные свалки, парк Онежского тракторного завода («Ямка»)) [Новиков, 2015].

Приоритетным загрязнителем почв на территории г. Петрозаводска является свинец. Выявлены высокие концентрации данного элемента относительно ПДК в центральной и западной части города.

В целом по показателю суммарного загрязнения (Zc) почвы на территории г. Петрозаводска имеют низкий уровень загрязнения и относятся к допустимой категории. Умеренно опасная степень загрязнения почвы выявлена лишь на одной пробной площади, заложенной в городском парке «Ямка». Здесь отмечено высокое содержание свинца – бПДК, а также повышены относительно ОДК/ПДК концентрации Cu, Ni и Mn. Это связано с тем, что парк обустроен на бывшей территории завода, профильная деятельность которого неоднократно менялась. В конце XVIII века данная площадка

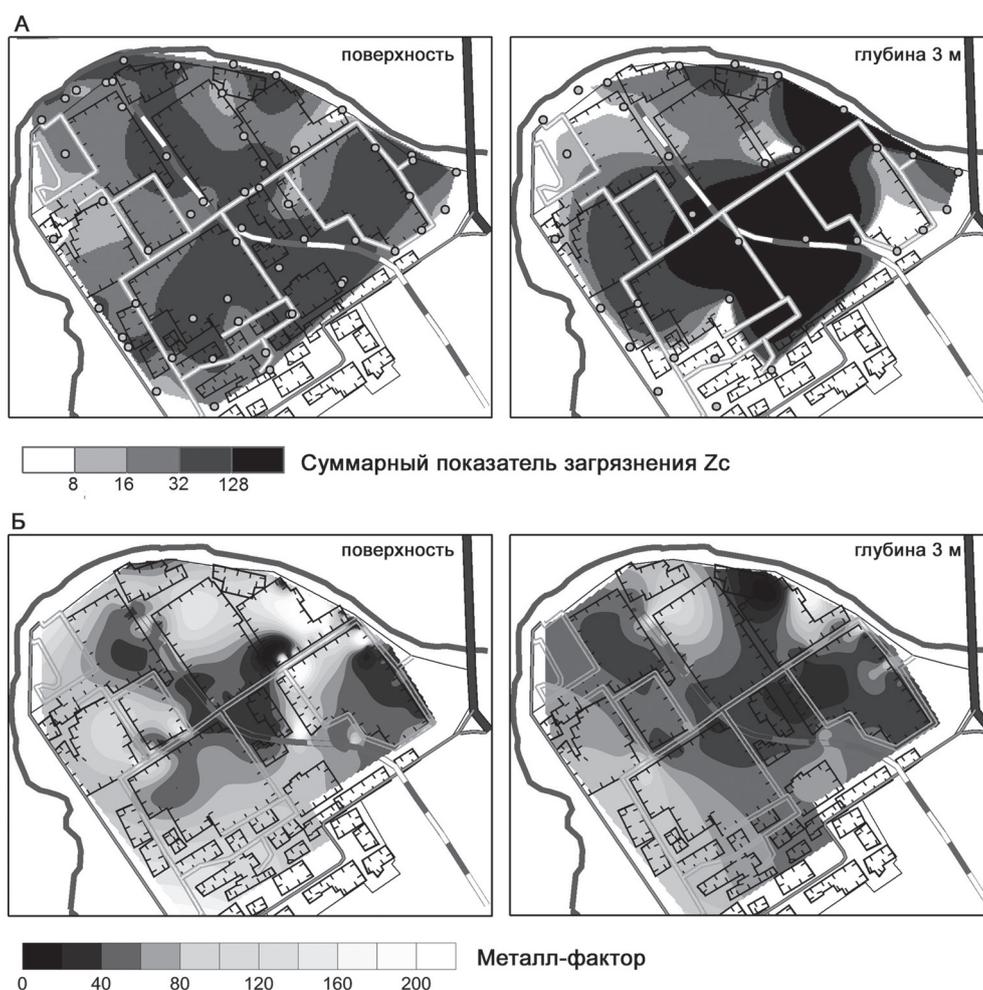


Рис 2. План промышленной площадки в центре г. Петрозаводска: А – распределение суммарного показателя загрязнения Zc, Б – распределение металл-фактора

использовалась под свалку шлаков [Ициксон, Ландратова, 2009].

В пределах самой промышленной площадки проведено детальное геохимическое изучение грунтов и интерпретация результатов с геофизическими наблюдениями. Грунты здесь представляют собой техногенные образования песчаного и супесчаного состава с включением кирпича, металлической арматуры и прочего мусора. Результаты исследований показали значительные концентрации тяжелых металлов, как по площади, так и по профилю. Особенно высокие значения, относительно местного фона, характерны для Pb, Zn, As, Sb, Cu, Cd. Геофизические исследования позволили получить набор значений УЭС и ВП. В результате проведенных работ выявлено наличие взаимосвязи между геофизическими и геохимическими параметрами, установлено, что электроразведочные методы позволяют определить грунты, служащие аккумуляторами для загрязняющих тяжелых элементов (рис. 2). Установлено, что расположение областей загрязнения

определяется не только непосредственным источником, а также строением среды и процессами, происходящими в ней [Рязанцев, Крутских, 2014].

Данные изучения химического состава почв и грунтов города, полученные методом ICP-MS, в целом согласуются с результатами, определенными методом атомной адсорбции. Факторный анализ выявил основные источники и пути распределения элементов, позволил пространственно определить территории максимального и минимального техногенного загрязнения. Так, фактор 1 представлен группой преимущественно литофильных элементов – Sr, Cs, Ba, Cd, Cr, Tl, U, и его факторная нагрузка составляет 44,4 %. Этот фактор коррелирует с геологическим строением территории и отражает состав почвообразующих пород. Для фактора 2 характерны значительные положительные нагрузки на группу халькофильных элементов: Sb, Pb, Sn, Zn, Cu – 14,0 % суммарной дисперсии. Положительные значения фактора приурочены к центральной жилой части

Таблица 4. Морфометрические показатели главного побега у растений *Dactylis glomerata* L.

Участок	Морфометрические показатели					
	высота побега, см	% к контролю	площадь листа, см <sup>2</sup>	% к контролю	длина соцветия, см	% к контролю
Условно-чистый	129,1 ± 3,8	100	9,3 ± 0,5	100	9,6 ± 0,4	100
Вблизи ОТЗ	117,9 ± 2,4	91*	7,4 ± 0,6	80*	10,5 ± 0,8	109
Вблизи завода «Авангард»	104,3 ± 3,3	81*	7,7 ± 0,5	83*	9,4 ± 0,6	98

Примечание. \*Различия с контрольным участком достоверны при  $p < 0,05$ .

города, что в значительной мере связывается с техногенной природой данного фактора. Нагрузка фактора 3 составляет 9,0 %. Этот фактор объединяет такие элементы, как Mo, Ni, Cr. Области с максимальными значениями этого фактора приурочены к трансаккумулятивным ландшафтам. Данный фактор связан как с водной миграцией элементов, так и с составом коренных пород. Таким образом, факторный анализ является инструментом, позволяющим выявлять природные и техногенные ассоциации элементов, что в дальнейшем обуславливает набор исследуемых параметров при геоэкологическом мониторинге.

#### Травянистые сообщества

Флористический анализ травянистых сообществ выявил, что в целом на всех изученных участках произрастает 52 вида травянистых растений, принадлежащих к 18 семействам. При этом техногенно загрязненные территории характеризовались меньшим числом видов по сравнению с контрольным участком. Так, если на контрольном участке зарегистрировано 33 вида травянистых растений, то на территории вблизи завода «Авангард» – 22 вида, а вблизи ОТЗ – 16 видов. Уменьшение числа видов на загрязненных участках главным образом связано с исчезновением наименее устойчивых из них, в частности, представителей семейств *Polygonaceae* и *Rosaceae*. Наиболее же устойчивыми к загрязнению почв оказались виды семейств *Poaceae* и *Asteraceae*.

Преобладающей жизненной формой в травянистых сообществах на всех обследованных территориях, независимо от степени загрязнения почвы, являются многолетние травы. Лишь на контрольном участке нами был обнаружен один однолетний вид – *Galeopsis bifida* Voenn. (сем. *Lamiaceae*). Из экологических групп в изученных травянистых сообществах преобладают мезофиты и мезотрофы, умеренно требовательные к увлажненности почвы и к ее плодородию.

О степени техногенной нагрузки на территории, расположенной вблизи промышленных

предприятий, можно судить по состоянию отдельных видов растений [Злобин, 1985]. К основным видимым изменениям у растений, произрастающих на таких участках, можно отнести: количественные изменения их морфофизиологических признаков, появление различных деформаций органов, общее снижение продуктивности, изменение окраски листьев в результате хлороза, некроза и других причин, раннее пожелтение и опадение листьев, замедление или ускорение развития растений. На участках вблизи промышленных предприятий техногенная нагрузка не оказывала ярко выраженного негативного влияния на рост и развитие доминирующего вида злаков – *Dactylis glomerata* (табл. 4). Тем не менее на наиболее загрязненных участках уменьшалась высота побега и площадь листовой пластинки подфлагового листа. При этом длина соцветия сохранялась на уровне контрольных растений, что, очевидно, можно рассматривать в качестве компенсаторной реакции, способствующей сохранению семенной продуктивности.

Анализ содержания тяжелых металлов в органах растений *Dactylis glomerata* и *Taraxacum officinale* выявил, что при увеличении степени загрязнения почвы количество тяжелых металлов в корнях и побегах растений в большинстве случаев возрастало. При этом в наибольшей степени увеличивалось содержание кобальта, никеля и свинца. Вместе с тем содержание ряда необходимых элементов, например цинка и молибдена, наоборот, снижалось, что, возможно, связано с антагонистическими взаимоотношениями между металлами. Помимо этого нами были выявлены определенные межвидовые различия в содержании металлов. В частности, в корнях растений *D. glomerata* содержание всех изученных металлов оказалось значительно выше (в 2,5–10 раз), чем в корнях *T. officinale*. Кроме того, обнаружено, что у *D. glomerata* содержание всех металлов в подземных органах превосходило их количество в побегах в 2,5–24 раза в зависимости от металла, что свидетельствует о хорошо выраженной барьерной функции корней. В отличие от этого у *T. officinale* концентрация большинства

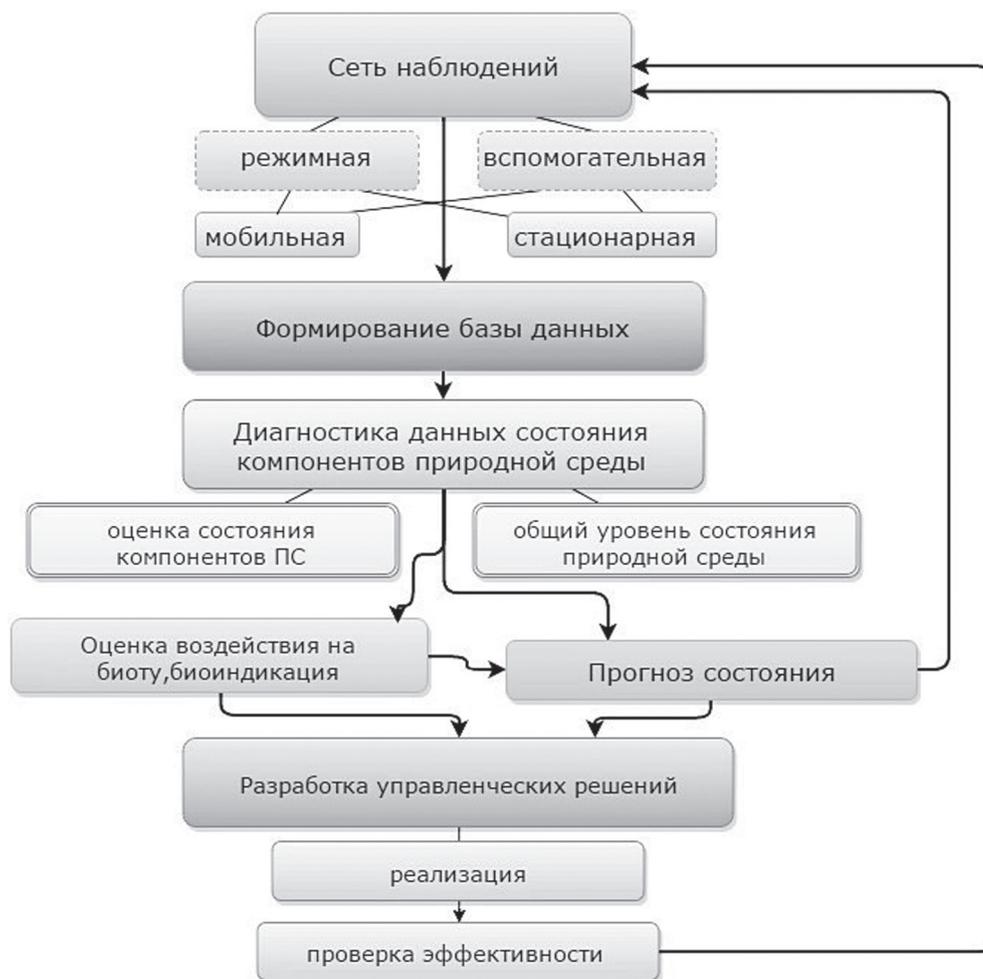


Рис. 3. Блок-схема выполнения мониторинга

изученных элементов в корнях и побегах была практически равной, а количество марганца, цинка и молибдена в надземных органах оказалось даже выше, чем в корнях.

В целом состояние травянистой растительности и отдельных видов растений, произрастающих на загрязненных территориях, может служить индикатором качества окружающей среды, поскольку растения достаточно чутко реагируют на повышение содержания тяжелых металлов в почве и легко поддаются анализу. Вследствие этого оценка состояния травянистых фитоценозов должна быть представлена в геоэкологическом мониторинге как весомый компонент, отражающий трансформацию природной среды.

### Организация геоэкологического мониторинга урбанизированных территорий

Учитывая основные пункты государственного экологического мониторинга, опыт крупных

городов, а также проведенное комплексное исследование, разрабатываемая система геоэкологического мониторинга (ГЭМ) г. Петрозаводска должна базироваться на следующих принципиальных подходах и путях их реализации:

1. Комплексный характер наблюдений, охватывающих различные объекты природной среды, применение совокупности методов исследования.
2. Системный подход с выявлением воздействий различных факторов на компоненты природной среды.
3. Постоянное обновление базы данных ГЭМ по информационно-измерительной сети, которая должна охватывать всю совокупность компонентов природной среды города.
4. Создание наблюдательной сети с учетом возможной динамики трансформации состояния компонентов природной среды города.
5. Обработка данных ГЭМ с использованием ГИС-технологий с возможностью получения информации на любой временной срезу.

6. Возможность прогноза состояния компонентов природной среды.

Общая схема мониторинга урбанизированной территории описывается в виде алгоритма, представленного на рисунке 3.

Реализация первых двух принципов ГЭМ г. Петрозаводска предполагает объединение различных подсистем наблюдений, включающих мониторинг атмосферы, почвенного покрова, водных объектов, а также оценку состояния травянистой растительности. С учетом проведенных исследований основные положения системы мониторинга представлены следующим образом.

*Мониторинг состояния приземной атмосферы* необходимо проводить по нескольким направлениям, включающим определение в атмосферном воздухе концентраций примесей (взвешенные вещества, диоксид серы, оксид углерода, диоксид азота, оксид азота, фенол, формальдегид) на стационарном посту Государственного экологического мониторинга; анализ пространственного распределения загрязнения приземной атмосферы по результатам изучения снежного покрова. Режимные наблюдения рекомендуется проводить 1 раз в год, в конце зимы, по методикам, описанным в работе.

*Мониторинг почв*, в том числе контроль содержания тяжелых металлов, рекомендуется проводить 1 раз в 3 года в соответствии с ГОСТ 17.4.4.02–84, а на территории детских садов, игровых площадок и в зоне отдыха городского населения – не реже 1 раза в 2 года. Особое внимание рекомендуется уделить контролю за содержанием тяжелых металлов в почвах на территории бывшего Онежского тракторного завода, где в настоящее время идет активная застройка жилыми домами, а также на территории улицы Ригачина вблизи промышленной зоны, где выявлены высокие концентрации свинца (до 14 ПДК).

В связи с тем, что большинство городских почв Петрозаводска значительно отличаются по морфологическим и физико-химическим характеристикам от естественных почв региона, рекомендуется проводить наблюдение за изменением этих показателей с периодичностью 1 раз в 10 лет с целью выявления неблагоприятных для живых организмов изменений (в парковых и лесопарковых зонах). Также в проведение мониторинга городских почв необходимо включить исследования структурно-функциональной организации микробиоценоза почв, как одного из важнейших показателей их экологического состояния.

Основными исследуемыми компонентами являются: тяжелые металлы различных классов

опасности (Pb, Zn, Sb, Sn, Cu, Cr, Ni, Cd, Hg), мышьяк (As), нефтепродукты, показатель pH.

Для территорий, находящихся в зоне риска загрязнения почв и грунтов нефтепродуктами, требуется проведение геофизических работ с применением методики покартовой электротомографии.

*Мониторинг подземных вод* необходимо проводить в среднем не менее 1 раза в год, однако периодичность измерений может изменяться в зависимости от смены геоэкологических условий в пределах областей питания подземных вод. Для проведения мониторинга требуется включение в перечень контролируемых показателей не только нормируемых компонентов, но и главных компонентов химического состава воды, поскольку именно макрокомпонентный состав определяет принадлежность воды к тому или иному гидрохимическому типу и имеет существенное значение для оценки происхождения воды и степени трансформации ее состава. Основными пунктами наблюдения являются родники и колодцы в пределах городской территории.

Оценка степени техногенного загрязнения территорий на основе изучения *состояния травянистой растительности* включает в себя флористический анализ территорий, морфометрическое изучение доминирующих в фитоценозах видов растений, анализ содержания тяжелых металлов в органах растений. Сравнение результатов с условно чистым участком позволяет оценить степень трансформации исследуемых территорий. При этом в качестве индикаторов могут служить такие показатели, как количество видов и их проективное покрытие, доля представителей семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, а также высота побега и размер листовой пластинки у доминирующих видов злаков. Наблюдения необходимо проводить ежегодно на одних и тех же участках.

Выделенные подсистемы мониторинга являются обязательным минимумом и основным начальным «стержнем» в общей системе геоэкологического мониторинга города. В дальнейшем целесообразно формирование ГИС мониторинга города и добавление в общую систему дополнительных модулей, например таких, как мониторинг экзогенных процессов, мониторинг здоровья населения и т. д. Для эффективного контроля над состоянием окружающей среды необходимо внедрение схем *геоэкологического менеджмента* в общую систему управления города. Под территориальным геоэкологическим менеджментом понимается система управления геоэкологическими,

а также социально-экономическими показателями в пределах определенной геоэкологической системы. Разработка основных схем управления по стадиям территориального геоэкологического менеджмента, так же как для любых систем управления, основывается на схеме, выраженной в повторении циклов: план – действие – проверка – корректировка [Крутских, 2015]. Мониторинговые исследования в данной схеме закрепляются на этапе «проверка» и должны быть обеспечены целевой программой, ведущей к различным корректирующим мероприятиям.

## Заключение

На основании комплексного исследования сформулирована общая концепция проведения геоэкологического мониторинга г. Петрозаводска, включающая мониторинг атмосферы, почвенного покрова, водных объектов, а также оценку состояния травянистых сообществ, расположенных на техногенно загрязненных территориях. Определены основные параметры и критерии различных подсистем мониторинга. Геоэкологический мониторинг является значимым звеном территориального геоэкологического менеджмента на урбанизированных территориях и инструментом эффективного контроля над состоянием окружающей среды.

Таким образом, исследования, проведенные в Петрозаводске, выявили разноплановые геоэкологические проблемы в пределах каждого компонента природной среды, формирующие определенные свойства геоэкологической системы города. Этот факт обуславливает и диктует необходимость совместного комплексного мониторинга всех компонентов городской среды.

*Работа осуществлялась при поддержке гранта РФФИ 13-05-98817, а также средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по темам №№ 0222-214-0008, 0221-2014-0002, 0220-2014-0006, 01-2013-57011.*

## Литература

*Агрохимические методы исследования почв.* М.: Наука, 1975. 656 с.

*Ахметова Г. В., Новиков С. Г.* Загрязнение свинцом почв различных категорий землепользования на территории города Петрозаводска // *Современные проблемы науки и образования.* 2014. № 1. URL: <http://www.science-education.ru/115-12194> (дата обращения: 26.02.2014).

*Бородулина Г. С.* Качество грунтовых вод на территории г. Петрозаводска // *Экологическая*

*геология: теория, практика и региональные проблемы: мат. Четвертой научно-практической конференции (Петрозаводск, 30.09–2.10.2015).* Воронеж: Научная книга, 2015. С. 18–20.

*Бородулина Г. С.* Качество подземных вод // *Водные ресурсы Республики Карелия и пути их использования для питьевого водоснабжения. Опыт карельско-финляндского сотрудничества.* Петрозаводск; Куопио: КарНЦ РАН, 2006. С. 127–139.

*Бримблум П.* Состав и химия атмосферы. М.: Мир, 1988. 352 с.

*Водяницкий Ю. Н.* Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. М.: Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 164 с.

*Водяницкий Ю. Н.* Формулы оценки суммарного загрязнения почв тяжелыми металлами и металлоидами // *Почвоведение.* 2010. № 10. С. 1276–1280.

*Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

*Злобин Ю. А.* О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов // *Антропогенные процессы в растительности.* Уфа, 1985. С. 89–101.

*Израэль Ю. А., Назаров И. М., Прессман А. Я. и др.* Кислотные дожди. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 206 с.

*Ицксон Е. Е., Лантратова А. С.* Парк Онежского тракторного завода в г. Петрозаводске // *Карелия: энциклопедия: в 3 т. / Под ред. А. Ф. Титова.* Петрозаводск: ПетроПресс, 2009. Т. 2. 346 с.

*Крайнов С. Р., Соломин Г. А., Закутин В. П.* Окислительно-восстановительные условия трансформаций соединений азота в подземных водах (в связи с решением геохимико-экологических проблем) // *Геохимия.* 1991. № 6. С. 882–831.

*Крутских Н. В.* Геоэкологический менеджмент урбанизированных территорий: новые подходы и перспективы // *Экология урбанизированных территорий.* М.: Камертон, 2015. Вып. 4. С. 84–89.

*Лозовик П. А., Потапова И. Ю.* Поступление химических веществ с атмосферными осадками на территории Карелии // *Водные ресурсы.* 2006. Т. 33, № 1. С. 111–118.

*Лозовик П. А., Бородулина Г. С.* Соединения азота в поверхностных и подземных водах Карелии // *Водные ресурсы.* 2009. Т. 36, № 6. С. 694–704.

*Методические указания по оценке городских почв при разработке градостроительной и архитектурно-строительной документации.* Изд. второе, доп. М.: НИИПИ ЭГ, 2003. 43 с.

*Морозова Р. М.* Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.

*Новиков С. Г.* Оценка загрязнения тяжелыми металлами почв различных категорий землепользования на территории города Петрозаводска // *Труды КарНЦ РАН.* 2015. № 1. С. 78–85.

*Рязанцев П. А., Крутских Н. В.* Возможности комплексирования геохимических и геофизических методов при эколого-геологических исследованиях техногенно нагруженных территорий // *Геодинамика и экология Баренц-региона в XXI в.; материалы всероссийской конференции с международным участием.* Архангельск, 2014. С. 235–238.

Сает Ю. Е., Ревич Б. А., Янин Е. П. и др. Геохимия окружающей среды. М.: Недра, 1990. 335 с.

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженина С. Ю. и др. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 7. С. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Стурман В. И. Экологическое картографирование. М.: Аспект Пресс, 2003. 251 с.

Тяжелые металлы в почвах Карелии / Ред. Г. В. Ахметова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 222 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв города Петрозаводска. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 96 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас / Ин-т леса КарНЦ РАН. М.: Наука, 2008. 47 с.

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

Dahlin T., Rosqvist H., Leroux V. Resistivity-IP mapping for landfill applications // First Break. 2010. Vol. 28. P. 101–105.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical geography. Oxford, 1934. 632 p.

Vaudelet P., Schmutz M., Pessel M. et al. Mapping of contaminant plumes with geoelectrical methods. A case study in urban context // Journal of Applied Geophysics. 2011. Vol. 75. P. 738–751.

Поступила в редакцию 15.04.2016

## References

Agrohimicheskie metody issledovaniya pochv [Agrochemical methods of soil research]. Moscow: Nauka, 1975. 656 p.

Ahmetova G. V., Novikov S. G. Zagryaznenie svincom pochv razlichnykh kategoriy zemlepol'zovaniya na territorii goroda Petrozavodsk [Lead contamination in the soils of different land use types in Petrozavodsk]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Problems of Science and Education], 2014. No. 1. URL: <http://www.science-education.ru/115-12194> (accessed: 26.02.2014).

Borodulina G. S. Kachestvo gruntovykh vod na territorii Petrozavodsk [Groundwater quality in Petrozavodsk]. *Ekologicheskaya geologiya: teoriya, praktika i regionalnye problemy* [Environmental Geology: Theory, Practices, and Regional Problems]. Mat. 4 nauchno-prakticheskoy konferentsii [Proceed. of the 4<sup>th</sup> Research and Practice Conf.] (Petrozavodsk, September 30 – October 2, 2015). Voronezh: Naychnaya kniga, 2015. P. 18–20.

Borodulina G. S. Kachestvo podzemnykh vod [Groundwater quality]. *Vodnye resursy Respubliki Kareliya i puti ih ispolzovaniya dlia pitevogo vodosnabzheniya. Opyt karelsko-finliandskogo sotrudnichestva* [Water Resources of the Republic of Karelia and Ways of their Use for Drinking Water Supply. An Experience of Karelian-Finnish Cooperation]. Petrozavodsk; Kuopio: KarRC of RAS, 2006. P. 127–139.

Brimbkumb P. Sostav i himiia atmosfery [Composition and chemistry of the atmosphere]. Moscow: Mir, 1988. 352 p.

Cherepanov S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring countries]. St. Petersburg: Mir i semya, 1995. 990 p.

Fedoretz N. G., Medvedev M. V. Ekologo-mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv goroda Petrozavodsk [Ecological and microbiological assessment of the soils in Petrozavodsk]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005. 96 p.

Fedoretz N. G., Bahmet O. N., Solodovnikov A. N., Morozov A. K. Pochvy Karelii: geohimicheskiy atlas

[Soils of Karelia: geochemical atlas]. Moscow: Nauka, 2008. 47 p.

Goryshina T. K. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1979. 368 p.

Ikikson E. E., Lantratova A. S. Park Onezhskogo traktornogo zavoda v g. Petrozavodsk [Park of the Omega Tractor Plant in the city of Petrozavodsk]. Kareliya: ehnciklopediya. Ed. A. F. Titov. Petrozavodsk: PetroPress, 2009. Vol. 2. 346 p.

Izrael Y. A., Nazarov I. M., Filippov L. M. et al. Kislotnye dozhdii [Acid rain]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1989. 206 p.

Kraynov S. R., Solomin G. A., Zakutin V. P. Okislitel'no-vosstanovitel'nye usloviya transformatsii soedineniy azota v podzemnykh vodakh (v svyazi s resheniem geohimiko-ehkologicheskikh problem) [Redox conditions of nitrogen compounds transformation in the groundwater (in the context of dealing with geochemical and environmental problems)]. *Geokhimiya* [Geochemistry]. 1991. No. 6. P. 822–831.

Krutsikh N. V. Geoekologicheskii menedzhment urbanizirovannykh territoriy: novye podhody i perspektivy [Geoecological management of urban lands: new approaches and prospects]. *Ekologiya urbanizirovannykh territoriy* [Ecology of Urban Lands]. Moscow: Camerton, 2015. Vol. 4. P. 84–89.

Lozovik P. A., Potapova I. Yu. Postuplenie himicheskikh veshchestv s atmosferyimi osadkami na territorii Karelii [Chemical substances input with atmospheric precipitation in Karelia]. *Vodnye resursy* [Water Resources]. 2006. Vol. 33, no. 1. P. 111–118.

Lozovik P. A., Borodulina G. S. Soedineniya azota v poverhnostnykh i podzemnykh vodakh Karelii [Nitrogen compounds in the surface and underground waters of Karelia]. *Vodnye resursy* [Water Resources]. 2009. Vol. 36, no. 6. P. 694–704.

Metodicheskie ukazaniya po ocenke gorodskikh pochv pri razrabotke gradostroitel'noy i arhitekturno-stroitel'noy dokumentatsii, izdanie vtoroe, dopolnennoe [Guidelines for urban soils assessment for development of urban planning, architectural and construction documents. 2<sup>nd</sup> edition, enlarged]. Moscow: NIIPI EG, 2003. 43 p.

Morozova R. M. Lesnye pochvy Karelii [Forest soils in Karelia]. Leningrad: Nauka, 1991. 184 p.

Novikov S. G. Ocenka zagryazneniya tyazhelymi metallami pochv razlichnykh kategoriy zemlepol'zovaniya na territorii pochv Petrozavodsk [Assessment of heavy metal contamination in soils of different land use types in Petrozavodsk]. *Trudy KarNC RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2015. No. 1. P. 78–85.

Ryazancev P. A., Krutskih N. V. Vozmozhnosti kompleksirovaniya geohimicheskikh i geofizicheskikh metodov pri ehkologo-geologicheskikh issledovaniyakh tekhnogenno-nagruzhennykh territoriy [Possible integration of geochemical and geophysical methods in ecological and geological studies of technogenically loaded territories]. *Geodinamika i ehkologiya Barents-regiona v XXI v.* [Geodynamics and Environment of the Barents Region in the XXI century]. Materialy vserossiyskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem [Proceed. of the Conf. with Int. Participation]. Arkhangel'sk, 2014. P. 235–238.

Saet Yu. E., Revich B. A., Yanin E. P. et al. Geohimiya okruzhayushchey sredy [Environmental geochemistry]. Moscow: Nedra, 1990. 319 p.

Svetov S. A., Stepanova A. V., Chazhengina S. Yu., Svetova E. N., Rybnikova Z. P., Mihajlova A. I., Paramonov A. S., Uticyna V. L., Jehova M. V., Kolodej V. S. Precizionnyy (ICP-MS, LA-ICP-MS) analiz sostava gornyh porod i mineralov: metodika i ocenka tochnosti rezul'tatov na primere rannedokembriyskikh mafitovykh kompleksov [Precision geochemical (ICP-MS, LA-ICP-MS) analysis of rock and mineral composition: the method and accuracy estimation in the case study of the Early Precambrian mafic complexes]. *Trudy KarNC RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2015. No. 7. P. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Sturman V. I. Ekologicheskoe kartografirovanie [Ecological mapping]. Moscow: Aspekt Press, 2003. 251 p.

Tyazhelye metally v pochvah Karelii [Heavy metals in the soils of Karelia]. Ed. G. V. Akhmetova. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2015. 222 p.

Vodyanickiy U. N. Tyazhelye metally i metalloidy v pochvah [Heavy metals and metalloids in soils]. Moscow: Pochvennyi in-t im. V. V. Dokuchaeva, 2008. 164 p.

Vodyanickiy U. N. Formuly ocenki summarnogo zagryazneniya pochv tyazhelymi metallami i metalloidami [Assessment formula of total soils pollution with heavy metals and metalloids]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Science]. 2010. No. 10. P. 1276–1280.

Zlobin Y. A. O nekotorykh parametrokh dlya ocenki reakcii cenopopulyatsiy na vliyanie antropogennykh faktorov [On some parameters to assess cenopopulations response to human impact]. *Antropogennyye processy v rastitel'nosti* [Man-induced Processes in Plants]. Ufa, 1985. P. 89–101.

Dahlin T., Rosqvist H., Leroux V. Resistivity-IP mapping for landfill applications. *First Break*. 2010. Vol. 28. P. 101–105.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical geography. Oxford, 1934. 632 p.

Vaudelet P., Schmutz M., Pessel M., Franceschi M., Guerin R., Atteia O., Blondel A., Ngomseu C., Galaup S., Rejiba F., Begassat P. Mapping of contaminant plumes with geoelectrical methods. A case study in urban context. *Journal of Applied Geophysics*. 2011. Vol. 75. P. 738–751.

Received April 15, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Крутских Наталья Владимировна**

старший научный сотрудник, к. г. н.  
Институт геологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: natkrut@gmail.com  
тел.: (8142) 769824

### **Бородулина Галина Сергеевна**

старший научный сотрудник, к. г. -м. н., доцент  
Институт водных проблем Севера Карельского научного  
центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185030  
эл. почта: bor6805@yandex.ru

### **Казнина Наталья Мстиславовна**

старший научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Krutskikh, Natalia**

Institute of Geology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: natkrut@gmail.com  
tel.: (8142) 769824

### **Borodulina, Galina**

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: bor6805@yandex.ru

### **Kaznina, Natalia**

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

**Батова Юлия Валерьевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: batova@krc.karelia.ru

**Рязанцев Павел Александрович**

младший научный сотрудник, к. г.-м. н.  
Институт геологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: chthonian@yandex.ru тел

**Ахметова Гульнара Вялитовна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: akhmetova@krc.karelia.ru

**Новиков Сергей Геннадьевич**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: novikovsergey.nsg@gmail.com

**Кравченко (Потапова) Ирина Юрьевна**

научный сотрудник  
Институт водных проблем Севера Карельского научного  
центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185030  
эл. почта: irina\_potapova@inbox.ru

**Batova, Yulia**

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

**Ryazantsev, Pavel**

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

**Akhmetova, Gulnara**

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

**Novikov, Sergey**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: novikovsergey.nsg@gmail.com

**Kravchenko, Irina**

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: irina\_potapova@inbox.ru

УДК 575.838:594.141

## **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТАКСОНОВ С ПОНИЖЕННЫМ АДАПТИВНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ (НА ПРИМЕРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖЕМЧУЖНИЦ, *MARGARITIFERA*)**

**А. А. Махров<sup>1</sup>, И. Н. Болотов<sup>2</sup>, В. С. Артамонова<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН*

<sup>2</sup> *Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН*

Пресноводные жемчужницы обитают в быстрых и холодных реках и ручьях, занимая экологическую нишу, практически недоступную другим двустворчатым моллюскам. Как следствие, жемчужницы в ненарушенных местообитаниях достигают очень высокой численности, а борьба за существование в популяциях этих моллюсков снижена (исключение – сильный стабилизирующий отбор на приспособление личинок к паразитированию на определенных видах рыб-хозяев). В результате жемчужницы практически утратили адаптивный потенциал и не могут эволюционировать, в том числе при усилении антропогенного влияния на популяцию. Обсуждаются проблемы оценки адаптивного потенциала видов. Сделан вывод об отсутствии «недарвиновских» механизмов эволюции.

**Ключевые слова:** эволюция; иммобилизация; рутинизация; адаптация; моллюски; генетическое разнообразие.

### **A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, V. S. Artamonova. ECOLOGICAL CAUSES AND CONSEQUENCES OF THE FORMATION OF TAXA WITH REDUCED ADAPTIVE POTENTIAL AS EXEMPLIFIED BY FRESHWATER PEARL MUSSELS (*MARGARITIFERA*)**

Freshwater pearl mussels live in rapid, cold rivers and streams, occupying the ecological niche that few of other bivalves fit. Therefore, these mussels are abundant in undisturbed habitats, and there is practically no struggle for existence in their populations (with the exception of strong stabilizing selection for adaptation of larvae to parasitizing on specific host fish species). As a result, freshwater pearl mussels have almost lost their adaptive potential, which prevents their further evolution, including the evolutionary response to human pressure on their populations. Problems encompassed in the assessment of species adaptive potentials are discussed. The assumption on “non-Darwinian” evolutionary mechanisms is rejected.

**Key words:** evolution; immobilization; routinization; adaptation; mollusks; genetic diversity.

## Введение

Представление о том, что виды могут различаться по своей способности к адаптации, возникло давно, хотя изначально его использовали в основном палеонтологи. Важно отметить, что снижение адаптивного потенциала в ходе эволюции обоснованно рассматривают как одну из причин, способных привести к вымиранию видов [Давиташвили, 1969]. В классической работе И. И. Шмальгаузена [1945] различие видов по способности к адаптации не только получило материалистическое объяснение, но и было применено к ныне живущим видам.

Дискуссия о причинах различий в адаптивном потенциале видов в современной литературе все еще продолжается, но реальность самого явления можно считать доказанной [отметим только обзоры и монографии по этой проблеме: Марков, 2000; Ковалев, 2004; Артамонова, Махров, 2008; Попов, 2008; Flegr, 2008; Фридман, Еремкин, 2009; Хлебович, 2012].

Однако в экологических исследованиях должное внимание уделяется только большой группе видов с повышенным адаптивным потенциалом. Примерами могут служить сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* [Берман, 2002] и трехиглая колюшка, *Gasterosteus aculeatus* [Лайус и др., 2013]. Особое внимание уделяется инвазионным видам, которые не только успешно включаются в новые экосистемы, но и видоизменяют их [Решетников, 2009; Карабанов и др., 2010; Дгебуадзе, 2014 и мн. др.].

При разработке природоохранных мероприятий присутствие в экосистемах видов со сниженным адаптивным потенциалом, как правило, не учитывают. Более того, в книге Ю. В. Чайковского [2006] мы даже встретили ничем не аргументированное мнение о том, что в природе существуют «инвалидные» виды, обреченные на вымирание, сохранять которые нецелесообразно.

При обсуждении перспектив выживания популяций традиционно учитывали только их численность [Жизнеспособность..., 1989], а в последние годы для подобных оценок стали применять еще и различные показатели генетического разнообразия [Allendorf, Lusk, 2007].

Между тем в обзорной работе [McKinney, 1997] показано, что есть связь риска вымирания с целым рядом экологических особенностей организмов. Позже выявлено, в частности, что риск вымирания выше у млекопитающих с низким соотношением рождаемости и смертности взрослых особей [Polishchuk, 2002] и большими размерами взрослых животных

[Polishchuk, 2010]. Для ископаемых бентосных морских беспозвоночных показана отрицательная связь риска вымирания с размером ареала [Payne, Finnegan, 2007]. У лососевидных рыб наблюдается тенденция более широкого расселения особей из более крупных приледниковых рефугиумов [Боровикова, Махров, 2014].

Однако известны случаи, когда вид с высокой численностью, достаточно богатым генофондом, высокой плодовитостью, значительным ареалом и не очень большим размером особей не может адаптироваться к изменившейся среде обитания и быстро вымирает. Примером могут служить пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* [Geist, 2010]. Эти моллюски и стали объектом изучения в данной работе. Задачей нашего исследования был анализ эволюционных особенностей пресноводных жемчужниц в связи с их экологическими предпочтениями, выявление возможных причин возникновения следующих отсюда эволюционных ограничений и оценка влияния этих ограничений на способность жемчужниц к адаптации.

## Особенности биологии пресноводных жемчужниц

Основная особенность жизненного цикла пресноводных жемчужниц, как и представителей близкого к ним семейства Unionidae, – паразитирование их личинок (глохидиев) на жабрах рыб [Kat, 1984]. После выхода из жабр рыбы-хозяина молодой моллюск обитает глубоко в грунте, и лишь по достижении им длины 1 см его удастся обнаружить в составе бентоса при традиционных способах сбора материала [Зюганов и др., 1993].

Согласно Смитту [Smith, 2001], семейство Margaritiferidae включает три рода, объединяющие 12 видов, причем все они обитают в Северном полушарии. Из них наиболее широко распространена и лучше всего изучена европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*).

«Если считать географическое распространение, обилие и возраст вида мерой его успеха, то европейская жемчужница должна считаться одним из наиболее успешных видов животных» («If the geographical range, abundance and age of a species are measures of its fitness, then the freshwater pearl mussel must be considered one of the most successful animal species»), – писал Г. Бауэр [Bauer, 1987, p. 691].

Однако в настоящее время ареал и численность всех видов жемчужниц, и особенно европейской жемчужницы, стремительно сокращаются. До XX века основной причиной

сокращения численности жемчужниц был промысел, в XX столетии – нарушение гидрологического режима и загрязнение рек, а в настоящее время вымирание жемчужниц во многих случаях связано с отсутствием рыб – хозяев личинок жемчужниц [Rudzite, 2005; Geist, 2010; Makhrov et al., 2014].

Процессы снижения численности, вызванные сходными причинами, наблюдаются у многих представителей отряда Unionoidea, куда входят жемчужницы [Downing et al., 2010; Lopes-Lima et al., 2015], но даже среди родственных семейств жемчужницы выделяются исключительно высоким темпом вымирания. Какие же особенности жемчужниц приводят к этому?

### **Главная особенность экологии жемчужниц – приуроченность к быстрым и холодным рекам и ручьям**

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности двустворчатые моллюски должны в больших количествах пропускать через себя воду, которая приносит им пищу, уносит отходы, а также способствует распространению глохидиев. Из-за особенностей системы водообмена жемчужницы, в отличие от представителей родственных семейств, вынуждены занимать позицию на течении [Bauer, 2001], хотя обитание в таких условиях ведет к гибели значительной доли глохидиев, уносимых водой с порогов, где обитает жемчужница.

Кроме того, из-за несовершенства системы водообмена жабры жемчужниц, в отличие от жабр других двустворчатых моллюсков, не могут быть заполнены глохидиями полностью. По этой причине жемчужницы отличаются от большинства родственных видов низкой величиной репродуктивного усилия, то есть доли энергии, которую организм направляет на размножение [Naag, 2013].

Эволюционным ответом жемчужниц как на увеличение гибели глохидиев на течении, так и на уменьшение общей массы личинок было увеличение числа глохидиев за счет резкого снижения их размеров [Bauer, 1994; Naag, 2013].

Однако для видов с небольшими глохидиями, в свою очередь, характерно длительное развитие на жабрах рыб-хозяев и небольшое число таких хозяев. Последнее связано с тем, что при длительном развитии личинки на жабрах активизируется иммунитет хозяина, и моллюск вынужден генетически адаптироваться к нему. При этом спектр рыб-хозяев неизбежно сужается.

Таким образом, для жемчужниц характерны мелкие глохидии, которые быстро погибают,

если не прикрепятся к жабрам хозяина, а прикрепившиеся глохидии должны длительно выдерживать защитную реакцию организма рыбы. Обе эти особенности ведут к тому, что выживаемость глохидиев жемчужниц оказывается более низкой по сравнению с той, что характерна для представителей родственных семейств [Akiyama, 2007].

Важно отметить, что выживаемость глохидиев, не прикрепившихся к жабрам, повышается с понижением температуры воды [Jansen et al., 2001; Akiyama, Iwakuma, 2007]. Видимо, этим в значительной степени объясняется приуроченность жемчужниц, возникших в Юго-Восточной Азии [Любас и др., 2012], к холодным рекам и ручьям. Интересно, что даже лаосская жемчужница (*M. laosensis*), обитающая в настоящее время в Юго-Восточной Азии, встречается только в горных реках этого региона [Bolotov et al., 2014].

Обитание на быстром течении, когда большая часть глохидиев просто-напросто уносится из популяции (в плесовые участки рек, где выживание и размножение жемчужниц практически невозможны), видимо, само по себе оказало определенное влияние на эволюцию жемчужниц. Полный аналог такой ситуации – культивирование микроорганизмов в проточной среде. Показано, что в этом случае эволюция идет скачками, поскольку только мутации, сильно влияющие на приспособленность, способны закрепиться в популяции [Рапопорт, 1996]. Неслучайно, видимо, филогения жемчужниц, выявленная с помощью анализа митохондриального гена *COI*, в графическом представлении (Network) напоминает высушающее дерево – это несколько сильно дивергировавших «стволов» с небольшим числом «ветвей» [Araujo et al., 2009; Bolotov et al., 2015, 2016]. От родственных родов жемчужницы отличаются низкой скоростью молекулярной эволюции [Bolotov et al., 2016].

О замедлении эволюционного процесса говорит и морфология жемчужниц, которая крайне консервативна – существовавшие миллионы лет назад формы очень сходны с современными [Bauer, 2001; Любас и др., 2012].

### **Снижение интенсивности борьбы за существование (внутривидовой конкуренции, реакции на уничтожение хищниками и на воздействие неблагоприятных абиотических факторов) у жемчужниц**

После того как жемчужницы попали в необычные для крупных двустворок

местообитания – горные и северные реки и ручьи, у них не стало конкурентов среди других моллюсков. (Только в последнее время, когда жемчужница начала исчезать, бывшие «жемчужные» реки стали заселяться другими двусторчатными моллюсками [Попов, 2014; наши наблюдения], но связано это, судя по всему, не с отсутствием конкурента, а с эвтрофикацией водоемов.)

Кроме того, в таких местообитаниях практически не было животных, использующих жемчужницу как пищевой объект, наличие которых могло бы направить эволюцию жемчужниц по пути совершенствования каких-либо защитных механизмов. Из рассказов жемчугоголов известно, что жемчужницей питается выдра [Опарин, 1976]. Однако в случае, описанном в данном источнике, выдра уничтожила всех особей в небольшом ручье. Ондатра (*Ondatra zibethicus*) на экспериментальном участке уничтожила практически всех жемчужниц длиной менее 75 мм [Zahner-Meike, Hanson, 2001]. Таким образом, в обоих случаях имела место неизбирательная элиминация.

Другие факторы, способные направлять эволюцию животных, также почти не оказывали влияния на жемчужниц. Так, в монографии [Зюганов и др., 1993] указано, что сведений о паразитах жемчужниц в литературе не найдено, и лишь недавно стало известно о паразитировании на некоторых популяциях дальневосточных жемчужниц личинок горчака [Smith, Hartel, 1999; Клишко, 2012; наши наблюдения]. Кроме этого, в одной из рек штата Вашингтон (США) описано заболевание жемчужницы (многочисленные повреждения ноги, которая становилась похожей на губку), однако причины этого заболевания так и остались неизвестными [Pauley, 1968].

В работах Г. Бауэра [Bauer, 1987, 1991] показано, что интенсивность размножения жемчужниц прямо пропорциональна числу взрослых особей и никакого снижения интенсивности размножения при повышении плотности популяции не наблюдается. В одной из цитируемых работ есть замечательный снимок реки, дно которой полностью покрыто жемчужницами (фотография сделана между 1930 и 1940 годами).

Следует, однако, принять во внимание, что у этого явления имеется и обратная сторона. Ведь популяции большинства видов в той или иной степени компенсируют снижение численности усилением размножения, в то время как жемчужницы всегда размножаются с максимально возможной скоростью (репродуктивное усилие у них всегда максимально).

Кроме того, отсутствие какой-либо корреляции между интенсивностью размножения

отдельной особи и плотностью популяции, в которую эта особь входит, имеет большое значение для понимания эволюционной экологии вида. Фактически мы наблюдаем отсутствие конкуренции между взрослыми особями жемчужниц! Отметим, что даже для малоподвижных, а то и вовсе неподвижных гидробионтов описано взаимодействие, в том числе и конкурентное, за счет выделения в воду тех или иных веществ [Северцов, 2008].

Следует признать, что связь между особями наблюдается и в колониях жемчужниц: особи, обитающие в верхней части колонии, часто переходят к гермафродитизму, самая верхняя особь всегда является гермафродитом [Bauer, 1987]. Кроме того, все особи жемчужницы, обитающие на одном участке реки, выметывают глохидии одновременно [Hastie, Young, 2003].

Однако, судя по всему, все эти взаимодействия между особями не носят конкурентного характера; скорее наоборот – они сглаживают любые различия между особями, случайно попавшими в несколько различающиеся условия среды. Например, попадание глохидиев на жабры активизирует иммунную реакцию хозяина, поэтому глохидий, закрепившийся на жабрах первым, мог бы получить значительное преимущество перед другими – фактически подавить конкурентов. Но этого не происходит – генетический анализ показывает, что на жабрах рыбы-хозяина в непосредственной близости друг от друга могут весь период развития провести глохидии – потомки разных самок [Буханова, 2011].

### **Снижение адаптивного потенциала у жемчужниц**

Между тем именно в результате конкуренции разные популяции одного вида адаптируются к разным условиям обитания, и, как следствие, в них начинают преобладать разные варианты генов, влияющих на признаки, важные для выживания в конкретных условиях. Даже в одной популяции нередко появляются генетически различающиеся особи, использующие разные адаптивные стратегии. Формируется, по терминологии С. М. Гершензона [1941], «мобилизационный резерв» популяции: при изменении условий среды велик шанс, что особи хоть с одним из множества генотипов выживут и вид сохранится.

Видимо, именно из-за того, что отдельные особи жемчужницы не конкурируют друг с другом, для популяций этого моллюска при изменении факторов внешней среды очень характерен ответ «все или ничего»: в одних условиях

все особи существуют вполне благополучно и быстро размножаются, а в других – полностью вымирают. Дифференциальное выживание, которое, собственно, и обеспечивает генетическую адаптацию к новым факторам среды, у этого вида практически отсутствует.

Показательно, что у европейской жемчужницы (другие виды рода в этом отношении не изучены) не наблюдается падения численности популяций при приближении к краю ареала, что обычно для большинства видов животных и растений. Самая южная популяция европейской жемчужницы, обитающая в одной из рек Португалии, хотя и пострадала от воздействия человека, до сих пор насчитывает более 5 тысяч особей [Sousa et al., 2013].

Более того, крупнейшая в мире популяция жемчужницы реки Варзуги [Зюганов и др., 1993] расположена на северо-восточном краю ареала вида. Севернее этот моллюск полностью отсутствует [Makhrov et al., 2014], восточнее известна только одна популяция – в реке Индере [А. А. Зотин, личн. сообщ.]. Аналогичным образом популяция реки Солза – самая восточная на южном берегу Белого моря – до изменения среды обитания человеком также была достаточно многочисленной [Беспалая и др., 2007].

Конкретные причины, ограничивающие распространение жемчужницы на восток, пока не ясны. Однако известно, что кумжа и семга обитают и в реках восточнее Варзуги и Солзы [Мартынов, 2007; Махров, 2013], так что отсутствие рыб-хозяев из числа возможных причин можно исключить.

И. Ю. Попов [2014] считает причиной, ограничивающей распространение европейской жемчужницы на восток, отсутствие крупных озер в большинстве водных систем восточной части бассейна Белого моря. По мнению И. В. Вихрева [2013, с. 4], «с востока ареал жемчужницы европейской ограничен широким распространением карбонатных и сульфатных осадочных пород палеозоя, повышающих минерализацию рек».

Однако ограничение по жесткости воды не абсолютно: исключение из этого правила – жемчужницы некоторых рек Британских островов [Попов, 2014]. Таким образом, адаптация европейской жемчужницы к повышенной жесткости воды в принципе возможна. Но на большей части ареала вида этого почему-то не происходит, то есть налицо снижение адаптивного потенциала моллюска.

На севере распространение жемчужницы может быть ограничено климатическими причинами. Так, на Кольском полуострове она не

встречается в зоне тундры и лесотундры. Интересно, что биомасса бентоса в реке Индера (без учета жемчужницы) значительно выше, чем в реках Кольского полуострова, расположенных в зоне тундры и лесотундры [Барышев и др., 2013].

Еще более ярко это снижение проявляется при воздействии на популяции жемчужниц факторов, приводящих к нарушению среды обитания. Так, нами был обследован ручей Жемчужный на Карельском берегу Белого моря. В результате незаконной вырубке леса в верховьях ручья вся популяция жемчужницы (сотни особей) в этом водоеме погибла, ни один моллюск не выжил [Махров и др., 2009].

Другой яркий пример – одна из рек Ленинградской области [Ostrovsky, Popov, 2011]. В ее верхней части обнаружены только разрушенные раковины жемчужниц, погибших, видимо, от какого-то катастрофического изменения условий среды, связанного с деятельностью человека. Однако в нижней части реки живут и воспроизводятся многочисленные колонии этого вида, никакого градиента плотности моллюсков не наблюдается. Для двустворчатых моллюсков других видов (относящихся к семейству Unionidae) описана совсем другая картина: например, они погибают в местах выхода воды из водохранилищ, а ниже по течению их численность постепенно растет [Vaughn, Taylor, 1999].

Предпринятые нами попытки обнаружить какие-либо выраженные генетические различия, отражающие адаптацию жемчужниц к среде обитания, успехом не увенчались. Изучение морфологических признаков позволило выявить близкое к клинальному изменение некоторых из них с севера на юг [Болотов и др., 2013], однако эти же признаки оказались подвержены возрастной изменчивости [Сергеева и др., 2008]. Поэтому в данном случае мы, скорее всего, имели дело с фенотипической пластичностью, а не с отбором в пользу особей с раковиной определенного типа.

Предположение о наличии генетических различий по адаптивно важным признакам между северными и южными популяциями европейской жемчужницы выдвигалось в работе В. В. Зюганова с соавторами [Ziuganov et al., 2000], но эта работа имеет ряд методических недостатков, которые подробно описаны в нашей статье [Махров, Болотов, 2010].

Таким образом, жемчужница может служить живой (пока) иллюстрацией к словам И. И. Шмальгаузена [1945, с. 17]: «Все консервативные группы организмов относятся к ... оседлым и даже сидячим, пассивным формам,

частью защищенным скелетными образованиями, живущим в ограниченных и мало изменившихся условиях, главным образом, морской жизни». Это явление он назвал иммобилизацией, то есть отсутствием мобилизационного резерва. Позже А. А. Любищев [1982] назвал это явление рутинизацией. Однако само явление, как бы оно ни называлось, до сих пор, к сожалению, практически не исследовано [Махров и др., 2013].

Надо особо отметить, что никакой внутренней «склонности к вымиранию» [термин Ю. В. Чайковского, 2006, с. 646] жемчужницы не проявляют – если воссоздать необходимые им условия среды, они заселяют восстановленные биотопы и увеличивают свою численность [Dolmen, Kleiven, 2008; Иешко и др., 2014; наши наблюдения].

### **Особенности взаимоотношений жемчужниц и рыб-хозяев**

Вывод о значительном снижении интенсивности борьбы за существование неприменим только к одному аспекту экологии жемчужниц – к их взаимоотношениям с рыбами-хозяевами. Успешное развитие глосидия на жабрах рыбы – ключевой этап онтогенеза жемчужниц и часто единственный фактор, определяющий численность популяций. В настоящее время мы можем наблюдать лишь стабилизирующий отбор, направленный к узкой адаптации того или иного вида жемчужниц к определенному виду-хозяину: глосидий, закрепившийся на жабрах рыб другого вида, неизбежно погибает через две недели в результате развития иммунного ответа.

Разные виды жемчужниц используют разных рыб-хозяев [Taylor, Uyeno, 1965; Зюганов и др., 1993; Bauer, 1997; Barnhart et al., 2008], и, судя по всему, как раз адаптация к определенному хозяину – ключевой момент в видообразовании у этих моллюсков: мутации, позволяющие личинкам развиваться на жабрах рыб другого вида, часто не расширяют спектр хозяев, а дают начало новым видам. Современные данные показывают, что даже если какой-то вид использует нескольких близкородственных хозяев, то наблюдается специализация на уровне популяций.

Так, показано, что конкретные популяции европейской жемчужницы адаптированы к обитанию либо на атлантическом лососе, известном на Русском Севере как семга (*Salmo salar*), либо на кумже (*Salmo trutta*); при этом глосидии, специализированные к обитанию на семге, на жабрах кумжи практически не выживают,

и наоборот [Larsen, 2002; Österling, Wengström, 2015]. Отнести моллюсков, специализированных к разным видам-хозяевам, к различным видам мешает, однако, то, что взаимоотношения между ними практически не изучены: нет данных об их морфологических особенностях, генетические различия между ними изучены недостаточно [Karlsson et al., 2014], неизвестно, возможна ли между ними гибридизация и плодовиты ли гибриды, если таковые образуются. С другой стороны, имеются данные о том, что популяции жемчужницы, личинки которых используют в качестве хозяина кумжу, могут паразитировать также на жабрах европейского тайменя, *Hucho hucho* [Taeubert et al., 2010] и арктического гольца, *Salvelinus alpinus* [Thomas, 2011]. Более того, отмечен факт паразитирования жемчужницы в одной реке как на кумже, так и на атлантическом лососе [Иешко и др., 2014].

Интересно, что в эксперименте было показано изменение поведения молоди кумжи, зараженной глосидиями европейской жемчужницы, – рыбы становились более осторожными [Thomas, 2011]. Здесь особенно характерно, что свои способности к манипуляции поведением хозяина жемчужница использовала не в целях расселения, а наоборот, для ограничения его перемещения. Таким образом, консерватизм, столь свойственный этому виду, проявился и в данном случае.

### **Проблема выявления видов с пониженным адаптивным потенциалом**

Для поиска признаков, отражающих адаптивный потенциал, сравним европейскую жемчужницу и другого представителя двустворчатых моллюсков – дрейссену (*Dreissena polymorpha*), в отличие от жемчужницы активно осваивающую новые местообитания. При таком сравнении бросаются в глаза два наиболее ярких различия между этими видами моллюсков.

Во-первых, пресноводные жемчужницы имеют малофрагментированные ареалы со сглаженными границами, что нетипично для древних видов со сложной историей расселения [см. рисунки в работах: Зюганов и др., 1993; Volotov et al., 2016]. Для дрейссен, напротив, характерно образование популяций далеко за границами основного ареала, которые так и хочется сравнить с метастазами [см. рис. в монографии: Дрейссена..., 1994].

Однако еще более яркие различия между двумя таксонами моллюсков вскрывает анализ разнообразия митохондриального гена *COI*.

У *Dreissena polymorpha* уровень межпопуляционной генетической дифференциации очень высок, в некоторых недавно возникших популяциях фиксированы гаплотипы, отсутствующие в ближайших популяциях [Voroshilova et al., 2011]. Наиболее вероятная причина этого явления – разная устойчивость носителей разных гаплотипов к разным условиям среды.

Для европейской жемчужницы, напротив, характерен относительно низкий уровень межпопуляционной генетической дифференциации. И хотя между крупными регионами различия наблюдаются, связаны они не с адаптацией к разным условиям, а с заселением соответствующих водоемов из разных приледниковых рефугиумов [Machordom et al., 2003; Буханова, 2011], причем в одном водоеме, например в реке Солза бассейна Белого моря, порой сосуществуют потомки вселенцев из разных рефугиумов.

Аналогичным образом для жемчужницы *M. falcata*, населяющей западное побережье Северной Америки, характерен низкий уровень генетических различий между разными частями ареала, в отличие от представителя рода *Anodonta*, населяющего этот же регион [Mock et al., 2013].

Полное отсутствие генетических различий между популяциями было выявлено у жемчужницы *M. hembeli* из Луизианы [Curole et al., 2004]. У даурской жемчужницы *M. dahurica* было обнаружено всего лишь два гаплотипа митохондриального гена *COI* на огромном пространстве от Забайкалья до Уссури и бассейна Раздольной [Bolotov et al., 2015]. Популяции жемчужницы *M. middendorffi* на Камчатке, Сахалине, Курилах и в Японии также не имеют выраженных генетических различий [Bolotov et al., 2015; Takeuchi et al., 2015]. С другой стороны, есть и исключения из общей закономерности. Так, жемчужница *M. monodonta* в бассейне Миссисипи отличается довольно высоким уровнем генетического разнообразия [Inoue et al., 2014]. Отметим, что этот вид рядом систематиков рассматривается как отдельный род *Cumberlandia* [Зюганов и др., 1993].

Низкий уровень генетической дифференциации у большинства видов жемчужниц свидетельствует либо об отсутствии необходимости к адаптации, либо об отсутствии резервов для адаптации, но приведенные выше данные говорят скорее в пользу второго. Разумеется, изложенные здесь представления надо рассматривать как гипотезы, выдвинутые на ограниченном материале и нуждающиеся в проверке, однако они позволяют свести воедино и непротиворечиво объяснить имеющиеся

в литературе данные по биологии и генетике жемчужниц, которые не вписываются в схемы, разработанные на примерах животных других видов.

## Заключение

Таким образом, пресноводные жемчужницы представляют собой интересный модельный объект для экологов и специалистов по охране природы. Эти моллюски, которые совсем недавно были вполне благополучными, то есть имели высокую численность популяций, обширные ареалы, огромную плодовитость, оказались крайне уязвимы перед изменением окружающей среды, осуществленным человеком.

Существование в природе подобных таксонов заставляет задуматься о том, что принятые на сегодняшний день критерии оценки адаптивного потенциала видов несовершенны и необходимо их пересматривать и дорабатывать. Причем эта проблема важна не только для сохранения видов с низким адаптивным потенциалом. Новые критерии должны также помогать выявлению видов с высоким адаптивным потенциалом – потенциальных инвазионных организмов, нарушающих уникальные природные экосистемы, в которые они попадают [Артамонова, Махров, 2011].

Кроме того, жемчужницы оказались очень интересным объектом изучения для эволюционистов. Для этих моллюсков типичен очень низкий уровень внутривидовой конкуренции, нехарактерна дифференциальная устойчивость к выеданию хищниками, дифференциальная устойчивость к паразитическим организмам и изменению абиотических факторов среды, то есть весь тот набор признаков, который определяет высокий уровень борьбы за существование. А между тем борьба за существование – это ведущий фактор эволюции.

Низкий уровень борьбы за существование у жемчужниц дает возможность проанализировать на этом объекте, какой вклад вносят в эволюцию так называемые «недарвиновские» механизмы, о которых в последнее время так много пишут: наследование благоприобретенных признаков и номогенез [Чайковский, 2006], а также «нейтральная» эволюция [Кимура, 1985].

И пример жемчужниц показывает, что эволюция под действием «недарвиновских» механизмов не ведет ни к морфологическому, ни к биологическому прогрессу вида: за счет этих механизмов она фактически вообще не идет. Происходит лишь рост плодовитости, то есть стремление к размножению в чистом виде,

свойственное всем живым организмам [Артемьев, 1981].

Почти идентичная картина наблюдается в искусственно поддерживаемых популяциях различных организмов, где также ослаблена борьба за существование за счет интенсивной, но неизбирательной элиминации человеком. В этих популяциях также растет плодовитость, а в некоторых случаях дополнительно отмечена деградация систем, отвечающих за адаптацию к жизни в дикой природе [Артамонова, Махров, 2006].

Таким образом, никаких механизмов «недарвиновской» эволюции на примере жемчужниц выявить не удастся, и судя по всему, их просто не существует. Этот пример скорее показывает, что при отсутствии борьбы за существование живые существа способны только увеличивать плодовитость и деградировать, а при сколько-нибудь значительных изменениях среды обитания их популяции полностью вымирают.

## Выводы

1. При планировании природоохранных мероприятий необходимо учитывать наличие видов с пониженным адаптивным потенциалом. Необходимо разрабатывать методы идентификации таких видов.

2. На примере пресноводных жемчужниц хорошо видно, что виды с пониженным адаптивным потенциалом появляются в результате длительного существования в стабильных условиях среды без конкуренции за экологическую нишу с представителями других таксонов, а вовсе не являются результатом мистического процесса «старения видов».

3. Борьба за существование, ведущая к естественному отбору, – необходимый фактор прогрессивной эволюции. Ее отсутствие ведет к появлению видов, способных поддерживать исключительно высокую численность популяций, но лишь в узком диапазоне внешних условий. При сколько-нибудь значительных изменениях внешней среды популяции таких видов полностью вымирают.

*Мы признательны И. Ю. Попову, А. Б. Савинову, В. С. Фридману за обсуждение проблем, затрагиваемых в статье, и рецензенту за важные замечания, позволившие существенно улучшить работу.*

*Исследование было поддержано Программой «Биоразнообразие природных систем» (подпрограмма «Генофонды живой природы*

*и их сохранение»), а также грантами Президента России (проект МД-7660.2016.5) и РФФИ (проект 16-05-00854).*

## Литература

Артамонова В. С., Махров А. А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42, № 3. С. 310–324.

Артамонова В. С., Махров А. А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва. М., 2008. С. 381–403.

Артамонова В. С., Махров А. А. Особенности организации генетических систем у инвазивных видов водных организмов // Биологическое разнообразие: Генофонды и генетическое разнообразие: материалы отчетной конференции. М., 2011. С. 72–74.

Артемьев Ю. Т. Направляющие факторы эволюционного процесса // Микроэволюция. 1981. Вып. 1. С. 31–40.

Барышев И. А., Белякова Е. Н., Веселов А. Е. Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова // Биология внутренних вод. 2013. № 4. С. 43–51. doi: 10.7868/S0320965213040049

Берман Д. И. Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С. 59–68.

Беспалая Ю. В., Болотов И. Н., Махров А. А. Состояние популяции европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) на северо-восточном краю ареала (р. Солза, бассейн Белого моря) // Экология. 2007. № 3. С. 222–229.

Болотов И. Н., Махров А. А., Беспалая Ю. В. и др. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 245–256.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любимцевские чтения-2014. Современные проблемы экологии и эволюции: сб. матер. межд. конф. (Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). Ульяновск, 2014. С. 70–76.

Буханова А. Л. Разработка и тестирование методов идентификации и изучения генетического разнообразия исчезающего вида *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) на разных стадиях онтогенеза: магистерская дис. Пушино, 2011. 65 с.

Вихрев И. В. Распространение и современное состояние популяций жемчужницы европейской (*Margaritifera margaritifera* L.) на восточной границе ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 18 с.

Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2, № 1. С. 85–107.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Жизнеспособность популяций: Природоохраненные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: Ин-т биологии развития РАН, 1993. 134 с.

Иешко Е. П., Веселов А. Е., Мурзина С. А. и др. Пресноводная жемчужница *Margaritifera margaritifera* L. в реке Сюскьянйоки (бассейн Ладожского озера) // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 6. С. 122–130.

Карабанов Д. П., Кодухова Ю. В., Куцоконь Ю. К. Экспансия амурского чебачка, *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae), в водоемы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44, № 2. С. 115–124.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с.

Клишко О. К. Некоторые данные о репродуктивной биологии двустворчатых моллюсков (*Margaritiferidae*, *Unionidae*) и их взаимоотношениях с горчачками (*Cyprinidae*) в водоемах Забайкалья // Бюл. Дальневосточного малакологического об-ва. 2012. Вып. 15/16. С. 31–55.

Ковалев О. В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 53–68.

Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.

Любас А. А., Болотов И. Н., Крячюнас В. В. Изменения фауны и ареалов пресноводных жемчужниц (*Bivalvia*, *Unionoida*: *Margaritiferidae*) в мезозое // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. 2012. № 4. С. 75–81.

Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.

Марков А. В. Возвращение черной королевы, или Закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общей биологии. 2000. Т. 61, № 4. С. 357–369.

Мартынов В. Г. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 414 с.

Махров А. А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 5–19.

Махров А. А., Болотов И. Н. Влияет ли европейская жемчужница (*Margaritifera margaritifera*) на жизненный цикл атлантического лосося (*Salmo salar*)? // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23, № 3. С. 382–391.

Махров А. А., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Оценка состояния популяций европейской

жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) Северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1425–1432.

Махров А. А., Пономарева М. В., Хаймина О. В. и др. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 6. С. 423–433. doi: 10.7868/S0475145013060074

Опарин В. Г. Жемчужное ожерелье. Петрозаводск: Карелия, 1976. 104 с.

Попов И. Ю. Старение видов – факт или иллюзия? // Успехи геронтологии. 2008. Т. 21, № 2. С. 181–194.

Попов И. Ю. «Правило озера» и другие закономерности в распространении обыкновенной жемчужницы, *Margaritifera margaritifera* // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 127–140.

Рапопорт И. А. Гены, эволюция, селекция. М.: Наука, 1996. 249 с.

Решетников А. Н. Современный ареал ротана *Percocottus glenii* Dybowski, 1877 (*Odontobutidae*, *Pisces*) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.

Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК; Авторская Академия, 2008. 176 с.

Сергеева И. С., Болотов И. Н., Беспалая Ю. В. и др. Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (*Mollusca*: *Bivalvia*), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 1. С. 119–122.

Хлебкович В. В. Экология особи. Очерки фенотипических адаптаций животных. СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.

Фридман В. С., Еремкин Г. С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М.: ЛИБРОКОМ, 2009. 240 с.

Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 712 с.

Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости организмовых форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, № 1. С. 3–25.

Akiyama Y. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (*Bivalvia*: *Unionoida*): Ph. D. Thesis. Sapporo, 2007. 115 p.

Akiyama Y., Iwakuma T. Survival of glochidial larvae of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (*Bivalvia*: *Unionoida*), at different temperatures: A comparison between two populations with and without recruitment // Zoological Science. 2007. Vol. 24. P. 890–893.

Allendorf F. W., Luikart G. Conservation and the genetics of populations. Malden, USA: Blackwell Publishing, 2007. 642 p.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D. et al. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers // Journal of Molluscan Studies. 2009. Vol. 75. P. 95–101. doi: 10.1093/mollus/eyp043

- Barnhart M. C., Haag W. R., Roston W. N. Adaptation to host infection and larval parasitism in Unionoida // J. N. Am. Benthol. Soc. 2008. Vol. 27. P. 370–394. doi: 10.1899/07–093.1
- Bauer G. Reproductive strategy of the Freshwater Pearl Mussel mussel *Margaritifera margaritifera* // J. Anim. Ecol. 1987. Vol. 56. P. 691–704.
- Bauer G. Plasticity in the Life History Traits of the Freshwater Pearl Mussel – Consequences for the Danger of extinction and conservation measures // A. Seitz and V. Loeschcke (eds). Species Conservation: A population-Biological Approach. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.
- Bauer G. The Adaptive Value of Offspring Size among Freshwater Mussels (Bivalvia; Unionoidea) // J. Anim. Ecol. 1994. Vol. 63. P. 933–944.
- Bauer G. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and Salmonids // Ecological Studies. 1997. Vol. 130. P. 69–79.
- Bauer G. Framework and driving forces for the evolution of naiad life histories // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 233–255.
- Bolotov I. N., Besspalaya Y. V., Vikhrev I. V. et al. Taxonomy and Distribution of Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East // PLoS ONE. 2015. 10 (5): e0122408. doi: 10.1371/journal.pone.0122408
- Bolotov I., Vikhrev I., Besspalaya Ju. et al. Ecology and conservation of endangered Indochinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos // Tropical Conservation Science. 2014. Vol. 7. P. 706–719.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Besspalaya Yu. V. et al. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 103. P. 104–121. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.020
- Chesney H. C. G., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: Taxonomic Status, Ecology and Conservation // Journal of Conchology. London. 1993. Vol. 34. P. 267–299.
- Curole J. P., Foltz D. W., Brown K. M. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae) // Cons. Genet. 2004. Vol. 5. P. 271–278.
- Dolmen D., Kleiven E. Distribution, status and threats of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus) (Bivalvia, Margaritiferidae) in Norway // Fauna norvegica. 2008. Vol. 26/27. P. 3–14.
- Downing J. A., Van Meter P., Woolnough D. A. Suspects and evidence: a review of the causes of extirpation and decline in freshwater mussels // Animal Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 33. P. 151–185.
- Flegr J. Frozen evolution. Prague: Charles University in Prague, Faculty of Science, 2008. 224 p.
- Geist J. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology // Hydrobiologia. 2010. Vol. 644. P. 69–88. doi: 10.1007/s10750-010-0190-2
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels // Biol. Rev. 2013. Vol. 88. P. 745–766. doi: 10.1111/brv.12028
- Hastie L. C., Young M. R. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations // Freshwater Biology. 2003. Vol. 48. P. 2107–2117.
- Inoue K., Monroe E. M., Elderkin C. L., Berg D. J. Phylogeographic and population genetic analyses reveal Pleistocene isolation followed by high gene flow in a wide ranging, but endangered, freshwater mussel // Heredity. 2014. Vol. 112. P. 282–290. doi: 10.1038/hdy.2013.104
- Jansen W., Bauer G., Zahner-Meike E. Glochidial mortality in freshwater mussels // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 185–211.
- Karlsson S., Larsen B. M., Hindar K. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) // Hydrobiologia. 2014. Vol. 735. P. 179–190. doi: 10.1007/s10750-013-1679-2
- Kat P. W. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia) // Biol. Rev. 1984. Vol. 59. P. 189–207.
- Larsen B. M., ed. Overvåking av elvemusling *Margaritifera margaritifera* I Norge. Årsrapport 2001. NINA Oppdragsmelding. 2002. 762. 46 p.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J. et al. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges // Biological Reviews. December 2015. doi: 10.1111/brv.12244
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Makhrov A., Besspalaya Ju., Bolotov I. et al. Historical geography of pearl harvesting and current status of populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in the western part of Northern European Russia // Hydrobiologia. 2014. Vol. 735. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1
- McKinney M. L. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1997. Vol. 28. P. 495–516.
- Mock K. E., Box J. C. B., Chong J. P. et al. Comparison of population genetics patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557
- Österling E. M., Wengström N. Test of the host fish species of a unionoid mussel: A comparison between natural and artificial encystment // Limnologia. 2015. Vol. 50. P. 80–83. doi: 10.1016/j.limno.2014.11.005
- Ostrovsky A. N., Popov I. Yu. Rediscovery of the largest population of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Leningrad oblast (northwest Russia) // Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst. 2011. Vol. 21. P. 113–121. doi: 10.1002/aqc.1164
- Pauley G. B. A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera* // Journal of invertebrate pathology. 1968. Vol. 12. P. 321–328.
- Payne J. L., Finnegan S. The effects of geographic range on extinction risk during background and mass extinction // PNAS. 2007. Vol. 104. P. 10506–10511.
- Polishchuk L. V. A fecundity to mortality ratio, population size variability and the chance for a mammal

species to be listed on the Red List // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. С. 99–111.

Polishchuk L. V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of size selectivity of extinction // Evolutionary Ecology Research. 2010. Vol. 12. P. 1–22.

Rudzīte M. Assessment of the condition of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) populations in Latvia // Acta Universitatis Latvianica. 2005. Vol. 691. Biology. P. 121–128.

Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 33–49.

Smith D. G., Hartel K. E. Margaritiferidae (Mollusca: Unionoida): possible hosts for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1999. Vol. 46. P. 277–281.

Sousa R., Amorim Â., Sobral C. et al. Ecological status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) population at the southern edge of its distribution (river Paiva, Portugal) // Environmental Management. 2013. Vol. 52. P. 1230–1238. doi: 10.1007/s00267-013-0117-6

Taubert J.-E., Denic M., Gum M. et al. Suitability of different salmonid strains as hosts for the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2010. Vol. 20. P. 728–734. doi: 10.1002/aqc.1147

Takeuchi M., Okada A., Kakino W. Phylogenetic relationships of two freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) and *Margaritifera togakushiensis* Kondo & Kobayashi, 2005

(Bivalvia: Margaritiferidae), in the Japanese archipelago // Molluscan Research. 2015. Vol. 35. P. 218–226. doi: 10.1080/13235818.2015.1053165

Taylor D. W., Uyeno T. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pacific Region // Venus. 1965. Vol. 24. P. 199–209.

Thomas G. R. Conservation ecology of the endangered freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*. A thesis submitted to the College of Sciences, Department of Biosciences, for the degree of Doctor of Philosophy at Swansea University, Wales. 2011. 165 p.

Vaughn C. C., Taylor C. M. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient // Conservation Biology. 1999. Vol. 13. P. 912–920.

Voroshilova I. S., Artamonova V. S., Yakovlev V. N. The Origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area // Mussels: Anatomy, Habitat and Environmental Impact. Ed. L. E. McGevin. Hauppauge, NY: Nova Science Publishers, Inc., 2011. P. 453–468.

Zahner-Meike E., Hanson J. M. Effects of muskrat predation on naiads // Ecological studies. 2001. Vol. 145. P. 163–184.

Ziuganov V., San Miguel E., Neves R. J. et al. Life span variation of the freshwater pearl shell: a model species for testing longevity mechanisms in animals // Ambio. 2000. Vol. 29. P. 102–105.

Поступила в редакцию 06.07.2016

## References

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Nekontroliruemye geneticheskie protsessy v iskusstvenno podderzhivayemykh populyatsiyakh: dokazatel'stvo vedushchei roli otbora v evolyutsii [Unintentional genetic processes in artificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution]. *Genetika [Russian Journal of Genetics]*. 2006. Vol. 42, no. 3. P. 310–324.

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Geneticheskie sistemy kak regulatory protsessov adaptatsii i vidobrazovaniya (k sistemnoi teorii mikroevolyutsii) [Genetic systems as regulators of adaptation and speciation (toward the systemic theory of microevolution)]. *Sovremennye problemy biologicheskoi evolyutsii: trudy konferentsii. K 100-letiyu Gosudarstvennogo Darvinovskogo muzeya (17–20 sentyabrya 2007 g. Moskva)* [Modern Problems of Biological Evolution: Proceed. of the Conf. to the 100 Anniv. of the State Darwin Museum, September 17–20, 2007, Moscow]. Moscow, 2008. P. 381–403.

Artamonova V. S., Makhrov A. A. Osobennosti organizatsii geneticheskikh sistem u invaziinykh vidov vodnykh organizmov [Characteristics of genetic systems organization of invasive species of aquatic organisms]. *Biologicheskoe raznoobrazie: Genofondy i geneticheskoe raznoobrazie: materialy otchetnoi konferentsii* [Biological Diversity. Gene Pools and Genetic Diversity: Proceed. of the Reporting Conf.]. Moscow, 2011. P. 72–74.

Artem'ev Yu. T. Napravlyayushchie faktory evolyutsionnogo protsessa [Directing factors in evolution]. *Mikroevolyutsiya [Microevolution]*. 1981. Iss. 1. P. 31–40.

Baryshev I. A., Belyakova E. N., Veselov A. E. Zoobentos porogovykh uchastkov lososevykh rek yugovostoka Kol'skogo poluoostrova [Zoobenthos in riffles of the salmon rivers in the southeast of the Kola Peninsula]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]*. 2013. No. 4. P. 43–51. doi: 10.7868/S0320965213040049

Berman D. I. Ideal'nyi prisposoblenets, ili adaptivnaya strategiya sibirskogo uglozuba [The perfect adapter, or the adaptive strategy of the Siberian salamander]. *Priroda [Nature]*. 2002. No. 10. P. 59–68.

Bespalaya Yu. V., Bolotov I. N., Makhrov A. A. Sostoyaniye populyatsii evropeiskoi zhemchuzhnitsy *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) na severo-vostochnom krayu areala (r. Solza, bassein Belogo morya) [State of the population of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) at the northeastern boundary of its range (Solza River, the White Sea Basin)]. *Ekologiya [Russian Journal of Ecology]*. 2007. No. 3. P. 222–229.

Bolotov I. N., Makhrov A. A., Bespalaya Yu. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspkhol'm P. E., Gofarov M. Yu., Ostrovskii A. N., Popov I. Yu., Pal'tser I. S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova I. S., Sokolova S. E. Itogi testirovaniya komparatornogo metoda: krivizna frontal'nogo secheniya stvorki rakoviny

ne mozhet sluzhit' sistemicheskim priznakom u presnovodnykh zhemchuzhnits roda *Margaritifera* [Results of the comparator method testing: the curvature of the shell valve frontal section is inappropriate as a systematic characteristic of the freshwater pearl mussel of the genus *Margaritifera*]. *Izvestiya RAN. Ser. biol. [Biology Bulletin]*. 2013. No. 2. P. 245–256.

Borovikova E. A., Makhrov A. A. Adaptivnye vozmozhnosti populyatsii i istoriya ikh formirovaniya: uspekhi v rasselenii lososevidnykh ryb zavisit ot razmerov prilednikovykh refugiumov [Adaptive potential of the populations and the history of their formation: success in salmonoid fishes dispersal depends on the dimensions of periglacial refugium]. *Lyubishchevskie chteniya 2014. Sovremennye problemy ekologii i evolyutsii*. Sbornik mater. mezhd. konf. (Ul'yanovsk, 7–9 aprelya 2014 g.) [Lubishev Readings 2014. Modern Problems of Ecology and Evolution: Proceed. of the Int. Conf. (Ulyanovsk, April 7–9, 2014)]. Ul'yanovsk, 2014. P. 70–76.

Bukhanova A. L. Razrabotka i testirovanie metodov identifikatsii i izucheniya geneticheskogo raznoobraziya ischezayushchego vida *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) na raznykh stadiyakh ontogeneza: magistrskaya dis. [Elaboration and testing of methods to identify and study genetic variability of the endangered species *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) on different ontogenesis stages: master's thesis]. Pushchino, 2011. 65 p.

Chaikovskii Yu. V. Nauka o razvitii zhizni. Opyt teorii evolyutsii [Life development sciences. Essay on a theory of evolution]. Moscow: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. 712 p.

Davitashvili L. Sh. Prichiny vymiraniya organizmov [Causes of organisms extinction]. Moscow: Nauka, 1969. 440 p.

Dgebuadze Yu. Yu. Chuzherodnye vidy v Golarktike: nekotorye rezul'taty i perspektivy issledovaniya [Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspectives of research]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2014. No. 1. P. 2–8.

*Dreissena Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) [Zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae)]. *Sistematika, ekologiya, prakticheskoe znachenie [Taxonomy, ecology, practical importance]*. Moscow: Nauka, 1994. 240 p.

Fridman V. S., Eremkin G. S. Urbanizatsiya "dikikh" vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta [Wild bird species urbanization in the context of urban landscape evolution]. Moscow: LIBROKOM, 2009. 240 p.

Gershenson S. M. "Mobilizatsionnyi rezerv" vnutrividovoi izmenchivosti ["Mobilization resources" of intraspecific variability]. *Zhurn. obshch. biol. [Journal of General Biology]*. 1941. Vol. 2, no. 1. P. 85–107.

Ieshko E. P., Veselov A. E., Murzina S. A., Efremov D. A., Ruch'ev M. A., Zotin A. A. Presnovodnaya zhemchuzhnitsa *Margaritifera margaritifera* L. v reke Syuskyuyanioki (bassein Ladozhskogo ozera) [The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the Syuskyuyanioki river (Lake Ladoga Basin)]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 6. P. 122–130.

Karabanov D. P., Kodukhova Yu. V., Kutson' Yu. K. Ekspansiya amurskogo chebachka,

*Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae), v vodoemy Evrazii [Expansion of the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) into the water bodies of Eurasia]. *Vestnik zoologii [Zoological Herald]*. 2010. Vol. 44, no. 2. P. 115–124.

Kimura M. Molekulyarnaya evolyutsiya: teoriya neutral'nosti [Molecular evolution: the theory of neutrality]. Moscow: Mir, 1985. 394 p.

Klishko O. K. Nekotorye dannye po reproduktivnoi biologii dvustvorchatykh mollyuskov (Margaritiferidae, Unionidae) i ikh vzaimootnosheniyakh s gorchakami (Cyprinidae) v vodoemakh Zabaikal'ya [Data on reproductive biology of bivalved molluscs (Margaritiferidae, Unionidae) and their interaction with bitterlings (Cyprinidae) in the water bodies of the Zabaykalsky region]. *Byull. Dal'nevostochnogo malakologicheskogo ob-va [Bulletin of the Russian Far East Malacological Society]*. 2012. Iss. 15/16. P. 31–55.

Khlebovich V. V. Ekologiya osobi. Ocherki fenotipicheskikh adaptatsii zhitovnykh [Ecology of a specimen. Descriptions of animals' phenotypical adaptations]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2012. 143 p.

Kovalev O. V. Novaya kontseptsiya formirovaniya biosfernykh invazii: ekspansiya «yuvnil'nykh» taksonov [A new concept of biosphere invasions: expansion of 'juvenile' taxons]. *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh [Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems]*. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2004. P. 53–68.

Laius D. L., Shatskikh E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of life" of the White Sea stickleback]. *Priroda [Nature]*. 2013. No 4. P. 43–52.

Lyubas A. A., Bolotov I. N., Kryauchyunas V. V. Izmeneniya fauny i arealov presnovodnykh zhemchuzhnits (Bivalvia, Unionoida: Margaritiferidae) v mezozoe [Changes in fauna and ranges of freshwater pearl mussels (Bivalvia, Unionoida: Margaritiferidae) in the Mesozoic]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) Federal'nogo universiteta [Vestnik of Northern (Arctic) Federal University]*. 2012. No. 4. P. 75–81.

Lyubishchev A. A. Problemy formy, sistematiki i evolyutsii organizmov [Problems of forms, systematics, and evolution of organisms]. Moscow: Nauka, 1982. 278 p.

Markov A. V. Vozvrashchenie chernoj korolevy, ili zakon rosta srednei prodolzhitel'nosti sushchestvovaniya rodov v protsesse evolyutsii [The return of the black queen, or the Law of the average lifespan growth of genera in evolution]. *Zhurn. obshchei biologii [Journal of General Biology]*. 2000. Vol. 61, no. 4. P. 357–369.

Martynov V. G. Atlanticheskii losos' (*Salmo salar* L.) na Severe Rossii [The Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North of Russia]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 414 p.

Makhrov A. A. Kumzha (*Salmo trutta* L.) na severo-vostochnom krayu areala [The brown trout (*Salmo trutta* L.) at the northeastern boundary of its range]. *Printsipy ekologii [Principles of the Ecology]*. 2013. Vol. 2, no. 1. P. 5–19.

Makhrov A. A., Bolotov I. N. Vliyaet li evropeiskaya zhemchuzhnitsa (Margaritifera margaritifera) na zhiznennyi tsikl atlanticheskogo lososya (*Salmo salar*)?

[Does the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) change the life cycle of the Atlantic salmon (*Salmo salar*)?]. *Uspekhi gerontologii* [Advances in Gerontology]. 2010. Vol. 23, no. 3. P. 382–391.

Makhrov A. A., Ieshko E. P., Shchurov I. L., Barskaya Yu. Yu., Lebedeva D. I., Novokhatskaya O. V., Shirokov V. A. Otsenka sostoyaniya populyatsii evropeiskoi zhemchuzhnitsy (*Margaritifera margaritifera*) Severnoi Karelii s ispol'zovaniem dannykh o chislennosti i zarazhennosti ryb-khozyaev [Assessment of the population status of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Northern Karelia based on the data on the abundance and infection rate of host-fishes]. *Zool. Zhurn* [Russian Journal of Zoology]. 2009. Vol. 88, no. 12. P. 1425–1432.

Makhrov A. A., Ponomareva M. V., Khaimina O. V., Gilepp V. E., Efimova O. V., Nechaeva T. A., Vasilenkova T. I. Narushenie razvitiya gonad karlikovykh samok i ponizhennaya vyzhivaemost' ikh potomstva kak prichiny redkosti zhilykh populyatsii atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) [Abnormal development of tiny females' gonads and low survival of their offspring as the cause of the rarity of resident populations of the Atlantic salmon (*Salmo Salar* L.)]. *Ontogenez* [Russian Journal of Development Biology]. 2013. Vol. 44, no. 6. P. 423–433. doi: 10.7868/S0475145013060074

Oparin V. G. Zhemchuzhnoe ozherel'e [The pearl necklace]. Petrozavodsk: Kareliya, 1976. 104 p.

Popov I. Yu. Starenie vidov – fakt ili illyuziya? [Genera aging: fact or illusion?]. *Uspekhi gerontologii* [Advances in Gerontology]. 2008. Vol. 21, no. 2. P. 181–194.

Popov I. Yu. "Pravilo ozera" i drugie zakonmernosti v rasprostraneni obyknovennoi zhemchuzhnitsy, *Margaritifera margaritifera* ["Lake rule" and other regularities in the distribution of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2014. No. 2. P. 127–140.

Rapopot I. A. Geny, evolyutsiya, selektsiya [Genes, evolution, and selection]. Moscow: Nauka, 1996. 249 p.

Reshetnikov A. N. Sovremenniy areal rotana *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) v Evrazii [The current range of Amur sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia]. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions]. 2009. No. 1. P. 22–35.

Sevrtsov A. S. Evolyutsionnyi stazis i mikroevolyutsiya [Evolutional stasis and microevolution]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK; Avtorskaya Akademiya, 2008. 176 p.

Sergeeva I. S., Bolotov I. N., Bespalaya Yu. V., Makhrov A. A., Bukhanova A. L., Artamonova V. S. Presnovodnye zhemchuzhnitsy roda *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), vydelennye v vidy *M. elongata* (Lamarck, 1819) i *M. borealis* (Westerlund, 1871), prinadlezhat k vidu *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) [Freshwater pearl mussels of the genus *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia) described as *M. elongata* (Lamarck, 1819) and *M. borealis* (Westerlund, 1871) should be classified as *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758)]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Biology Bulletin]. 2008. No. 1. P. 119–122.

Shmal'gauzen I. I. Problema ustoichivosti organicheskikh form (ontogenezov) v ikh istoricheskom

razvitiy [The problem of organic forms (ontogeneses) stability in the process of evolution]. *Zhurn. obshch. biol.* [Biology Bulletin Reviews] 1945. Vol. 6, no. 1. P. 3–25.

Vikhrev I. V. Rasprostranenie i sovremennoe sostoyanie populyatsii zhemchuzhnitsy evropeiskoi (*Margaritifera margaritifera* L.) na vostochnoi granitse areala [Distribution and the current status of populations of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) at the eastern boundary of its range]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2013. 18 p.

Zhiznesposobnost' populyatsii: Prirodokhrannyye aspekty [Populations viability: nature conservation aspects]. Moscow: Mir, 1989. 224 p.

Zyuganov V. V., Zotin A. A., Tret'yakov V. A. Zhemchuzhnitsy i ikh svyaz' s lososevymi rybami [Pearl mussels and their connection with salmonid fishes]. Moscow: In-t biologii razvitiya RAN, 1993. 134 p.

Akiyama Y. Factors causing extinction of a freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionoida): PhD. Thesis. Sapporo, 2007. 115 p.

Akiyama Y., Iwakuma T. Survival of glochidial larvae of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Bivalvia: Unionoida), at different temperatures: A comparison between two populations with and without recruitment. *Zoological Science*. 2007. Vol. 24. P. 890–893.

Allendorf F. W., Luikart G. Conservation and the genetics of populations. Malden, USA: Blackwell Publishing, 2007. 642 p.

Araujo R., Toledo C., Van Damme D., Ghamiz M., Machordom A. *Margaritifera marocana* (Pallary, 1918): a valid species inhabiting Moroccan rivers. *Journal of Molluscan Studies*. 2009. Vol. 75. P. 95–101. doi: 10.1093/mollus/eyn043

Barnhart M. C., Haag W. R., Roston W. N. Adaptation to host infection and larval parasitism in Unionoida. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2008. Vol. 27. P. 370–394. doi: 10.1899/07-093.1

Bauer G. Reproductive strategy of the Freshwater Pearl Mussel mussel *Margaritifera margaritifera*. *J. Anim. Ecol.* 1987. Vol. 56. P. 691–704.

Bauer G. Plasticity in the Life History Traits of the Freshwater Pearl Mussel – Consequences for the Danger of extinction and conservation measures. A. Seitz and V. Loeschcke (eds). *Species Conservation: A Population-Biological Approach*. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.

Bauer G. The Adaptive Value of Offspring Size among Freshwater Mussels (Bivalvia; Unionoidea). *J. Anim. Ecol.* 1994. Vol. 63. P. 933–944.

Bauer G. Host relationships at reversed generation times: *Margaritifera* (Bivalvia) and Salmonids. *Ecological Studies*. 1997. Vol. 130. P. 69–79.

Bauer G. Framework and driving forces for the evolution of naiad life histories. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 233–255.

Bolotov I. N., Bespalaya Y. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Gofarov M. Y., Klishko O. K., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Lyubas A. A., Paltser I. S., Konopleva E. S., Tumpeesuwan S., Bolotov N. I., Voroshilova I. S. Taxonomy and Distribution of Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East. *PLoS ONE*. 2015. 10 (5): e0122408. doi: 10.1371/journal.pone.0122408

- Bolotov I., Vikhrev I., Bespalaya Ju., Artamonova V., Gofarov M., Kolosova Ju., Kondakov A., Makhrov A., Frolov A., Tumpeesuwan S., Lyubas A., Romanis T., Titova K. Ecology and conservation of endangered Indo-chinese freshwater pearl mussel, *Margaritifera laosensis* (Lea, 1863) in the Nam Pe and Nam Long rivers, Northern Laos. *Tropical Conservation Science*. 2014. Vol. 7. P. 706–719.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Bespalaya Yu. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Konopleva E. S., Bolotov N. N., Lyubas A. A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2016. Vol. 103. P. 104–121. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.020
- Chesney H. C. G., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: Taxonomic Status, Ecology and Conservation. *Journal of Conchology*. London. 1993. Vol. 34. P. 267–299.
- Curole J. P., Foltz D. W., Brown K. M. Extensive allozyme monomorphism in a threatened species of freshwater mussel, *Margaritifera hembeli* Conrad (Bivalvia: Margaritiferidae). *Cons. Genet.* 2004. Vol. 5. P. 271–278.
- Dolmen D., Kleiven E. Distribution, status and threats of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus) (Bivalvia, Margaritiferidae) in Norway. *Fauna norvegica*. 2008. Vol. 26/27. P. 3–14.
- Downing J. A., Van Meter P., Woolnough D. A. Suspects and evidence: a review of the causes of extirpation and decline in freshwater mussels. *Animal Biodiversity and Conservation*. 2010. Vol. 33. P. 151–185.
- Flegr J. Frozen evolution. Prague: Charles University in Prague, Faculty of Science, 2008. 224 p.
- Geist J. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of conservation genetics and ecology. *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 644. P. 69–88. doi: 10.1007/s10750-010-0190-2
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels. *Biol. Rev.* 2013. Vol. 88. P. 745–766. doi: 10.1111/brv.12028
- Hastie L. C., Young M. R. Timing of spawning and glochidial release in Scottish freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations. *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48. P. 2107–2117.
- Inoue K., Monroe E. M., Elderkin C. L., Berg D. J. Phylogeographic and population genetic analyses reveal Pleistocene isolation followed by high gene flow in a wide ranging, but endangered, freshwater mussel. *Heredity*. 2014. Vol. 112. P. 282–290. doi: 10.1038/hdy.2013.104
- Jansen W., Bauer G., Zahner-Meike E. Glochidial mortality in freshwater mussels. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 185–211.
- Karlsson S., Larsen B. M., Hindar K. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 735. P. 179–190. doi: 10.1007/s10750-013-1679-2
- Kat P. W. Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biol. Rev.* 1984. Vol. 59. P. 189–207.
- Larsen B. M., ed. Overvåking av elvemusling *Margaritifera margaritifera* I Norge. Årsrapport 2001. NINA Oppdragsmelding. 2002. 762. 46 p.
- Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J. et al. Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges. *Biological Reviews*. December 2015. doi: 10.1111/brv.12244
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoida). *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Makhrov A., Bespalaya Ju., Bolotov I., Vikhrev I., Gofarov M., Alekseeva Ya., Zotin A. Historical geography of pearl harvesting and current status of populations of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in the western part of Northern European Russia. *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 735. P. 149–159. doi: 10.1007/s10750-013-1546-1
- McKinney M. L. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. Vol. 28. P. 495–516.
- Mock K. E., Box J. C. B., Chong J. P., Furnish J., Howard J. K. Comparison of population genetics patterns in two widespread freshwater mussels with contrasting life histories in western North America. *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22. P. 6060–6073. doi: 10.1111/mec.12557
- Österling E. M., Wengström N. Test of the host fish species of a unionoid mussel: A comparison between natural and artificial encystment. *Limnologica*. 2015. Vol. 50. P. 80–83. doi: 10.1016/j.limno.2014.11.005
- Ostrovsky A. N., Popov I. Yu. Rediscovery of the largest population of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in the Leningrad oblast (north-west Russia). *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 2011. Vol. 21. P. 113–121. doi: 10.1002/aqc.1164
- Pauley G. B. A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera*. *Journal of invertebrate pathology*. 1968. Vol. 12. P. 321–328.
- Payne J. L., Finnegan S. The effects of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *PNAS*. 2007. Vol. 104. P. 10506–10511.
- Polishchuk L. V. A fecundity to mortality ratio, population size variability and the chance for a mammal species to be listed on the Red List. *Zhurn. obshch. biol. [Biology Bulletin Review]*. 2002. Vol. 63. P. 99–111.
- Polishchuk L. V. The three-quarter-power scaling of extinction risk in Late Pleistocene mammals, and a new theory of size selectivity of extinction. *Evolutionary Ecology Research*. 2010. Vol. 12. P. 1–22.
- Rudzīte M. Assessment of the condition of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) populations in Latvia. *Acta Universitatis Latviensis*. 2005. Vol. 691. Biology. P. 121–128.
- Smith D. G. Systematics and distribution of the recent Margaritiferidae. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 33–49.
- Smith D. G., Hartel K. E. Margaritiferidae (Mollusca: Unionoida): possible hosts for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1999. Vol. 46. P. 277–281.
- Sousa R., Amorim Â., Sobral C., Froufe E., Varandas S., Teixeira A., Lopes-Lima M. Ecological status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) population at the southern edge of its distribution (river Paiva, Portugal). *Environmental Management*. 2013. Vol. 52. P. 1230–1238. doi: 10.1007/s00267-013-0117-6

Taubert J.-E., Denic M., Gum M., Lance M., Geist J. Suitability of different salmonid strains as hosts for the endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2010. Vol. 20. P. 728–734. doi: 10.1002/aqc.1147

Takeuchi M., Okada A., Kakino W. Phylogenetic relationships of two freshwater pearl mussels, *Margaritifera laevis* (Haas, 1910) and *Margaritifera togakushiensis* Kondo & Kobayashi, 2005 (Bivalvia: Margaritiferidae), in the Japanese archipelago. *Molluscan Research*. 2015. Vol. 35. P. 218–226. doi: 10.1080/13235818.2015.1053165

Taylor D. W., Uyeno T. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the North Pacific Region. *Venus*. 1965. Vol. 24. P. 199–209.

Thomas G. R. Conservation ecology of the endangered freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*. A thesis submitted to the College of Sciences, Department of Biosciences, for the degree of Doctor of Philosophy at Swansea University, Wales. 2011. 165 p.

Vaughn C. C., Taylor C. M. Impoundments and the decline of freshwater mussels: a case study of an extinction gradient. *Conservation Biology*. 1999. Vol. 13. P. 912–920.

Voroshilova I. S., Artamonova V. S., Yakovlev V. N. The Origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area. *Mussels: Anatomy, Habitat and Environmental Impact*. Ed. L. E. McGevin. Hauppauge, NY: Nova Science Publishers, Inc., 2011. P. 453–468.

Zahner-Meike E., Hanson J. M. Effects of muskrat predation on naiads. *Ecological studies*. 2001. Vol. 145. P. 163–184.

Ziuganov V., San Miguel E., Neves R. J. et al. Life span variation of the freshwater pearl shell: a model species for testing longevity mechanisms in animals. *Ambio*. 2000. Vol. 29. P. 102–105.

Received July 06, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Махров Александр Анатольевич

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт проблем экологии и эволюции  
им. А. Н. Северцова РАН  
Ленинский просп., 33, Москва, Россия, 119071  
эл. почта: makhrov12@mail.ru  
тел.: +79036667215

### Болотов Иван Николаевич

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Федеральный исследовательский центр комплексного  
изучения Арктики РАН  
наб. Сев. Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000  
эл. почта: inepras@yandex.ru

### Артамонова Валентина Сергеевна

и. о. ведущего научного сотрудника, к. б. н.  
Институт проблем экологии и эволюции  
им. А. Н. Северцова РАН  
Ленинский просп., 33, Москва, Россия, 119071  
эл. почта: valar99@mail.ru

## CONTRIBUTORS:

### Makhrov, Alexandr

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,  
Russian Academy of Sciences  
33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia  
e-mail: makhrov12@mail.ru  
tel.: +79036667215

### Bolotov, Ivan

Institute of Biogeography and Genetic Resources,  
Federal Center for Integrated Arctic Research,  
Russian Academy of Sciences  
23 Severnaya Dvina Emb., 163000 Arkhangelsk, Russia  
e-mail: inepras@yandex.ru

### Artamonova, Valentina

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,  
Russian Academy of Sciences  
33 Leninsky prospect, 119071 Moscow, Russia  
e-mail: valar99@mail.ru

УДК 574.583:551.435.3 (282.247.211)

## СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ОТКРЫТОЙ И ЗАКРЫТОЙ ЛИТОРАЛИ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА (ПИНЬГУБА, ПУХТИНСКАЯ БУХТА)

Т. А. Чекрыжева, Н. М. Калинкина

*Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН*

В фитопланктоне открытой и закрытой литорали Онежского озера выявлено 116 таксонов водорослей рангом ниже рода с преимущественным видовым разнообразием диатомовых (44 % от общего числа видов) и зеленых (28 %) водорослей. На протяжении всего периода открытой воды количественно в планктоне доминировали диатомовые водоросли, создающие в среднем 74–97,5 % от общей численности фитопланктона и 33,2–96,4 % от общей биомассы. Средние значения фитопланктона в литорали озера не превышали 276,5 тыс. кл./л для численности и 0,52887 г/м<sup>3</sup> для биомассы весной, 137,9 тыс. кл./л и 0,23581 г/м<sup>3</sup> летом и 95,5 тыс. кл./л и 0,39867 г/м<sup>3</sup> осенью. Биомасса мелкоразмерной фракции (нанопланктон) была наибольшей летом (июль).

Ключевые слова: фитопланктон; таксономический состав; экология; численность; биомасса; литораль; Онежское озеро.

### **T. A. Chekryzheva, N. M. Kalinkina. STRUCTURE AND SEASONAL DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON COMMUNITIES IN THE EXPOSED AND SHELTERED LITTORAL ZONES OF LAKE ONEGO (PINGUBA BAY, PUKHTINSKAYA BAY)**

Surveys showed phytoplankton in exposed and sheltered parts of the Lake Onego littoral zone to comprise 116 algal taxa of below-genus level. Its species diversity was mainly constituted by diatoms (44 % of the total number of species) and green algae (28 %). Throughout the open water period, the plankton was dominated by diatoms, which on average contributed 74–97.5 % to total phytoplankton abundance and 33.2–96.4 % to its total biomass. Average phytoplankton amounts in the lake's littoral zone did not exceed 276,500 cells/l in abundance and 0.52887 g/m<sup>3</sup> in biomass in spring, 137,900 cells/l and 0.23581 g/m<sup>3</sup> in summer, and 95,500 cells/l and 0.39867 g/m<sup>3</sup> in autumn. The biomass of the fine fraction (nanoplankton) was the highest in summer (July).

Keywords: phytoplankton; taxonomic composition; ecology; abundance; biomass; littoral zone; Lake Onego.

---

Онежское озеро (площадь зеркала 9720 км<sup>2</sup>, объем водной массы 295 км<sup>3</sup>, средняя глубина 30 м, максимальная 120 м) является вторым по величине пресноводным водоемом

Европы. Вода озера имеет низкую минерализацию (36–46 мг/л), невысокую концентрацию биогенных элементов ( $P_{\text{общ.}}$  10–14 мкг/л и  $N_{\text{общ.}}$  2,52–0,65 мг/л) [Онежское озеро..., 2010].

Литоральная зона в наибольшей степени подвержена антропогенному воздействию и выполняет функцию барьера между водосборной территорией и пелагическими районами водоемов. В Онежском озере преобладает каменисто-песчаная литораль, которая распространяется до глубины 10 м и занимает 7 % площади озера [Распопов, 1975; Онежское озеро..., 2010].

Литоральный фитопланктон Онежского озера изучается с середины прошлого столетия. Сезонными исследованиями фитопланктона в 1967–1968 гг. [Петрова, 1975] были охвачены различные районы литоральной зоны озера. В дальнейшем изучался фитопланктон в литорали мелководной части залива Большое Онего (Горская губа), а также на мелководье западного побережья центрального плеса озера (Шокшинская бухта, Уйская и Пухтинская губы) и в Пиньгубе [Вислянская, 1982]. В летний сезон 2006 г. исследования литорального фитопланктона были выполнены в различных районах озера (Кондопожская, Уницкая, Лижемская губы, заливы Заонежский, Повенецкий и Большое Онего) [Чекрыжева, 2008].

В связи с разработкой научных основ биомониторинга Онежского озера [Калинкина и др., 2015] помимо изучения пелагиали необходимы исследования литоральной зоны, поскольку именно в прибрежных участках фиксируются первые отклики водной экосистемы на воздействие природных и антропогенных факторов. Отсутствие сезонных мониторинговых наблюдений в литоральной зоне Онежского озера определяет необходимость изучения состояния фитопланктонных сообществ, в том числе его мелкой размерной фракции (нанофитопланктон) на разных типах литорали. Важность мониторинговых исследований литорали заключается в получении новой информации о видовом составе и обилии фитопланктона

разнотипных участков литорали озера, а полученные результаты могут служить основой для выявления закономерностей изменения экосистемы глубоких холодноводных озер в условиях климатических и различного рода природных и антропогенных воздействий.

Цель настоящей работы заключалась в определении видового состава, таксономической структуры, доминирующего комплекса видов литорального фитопланктона и их экологических характеристик, изучении сезонной изменчивости количественных показателей фитопланктона в открытой и закрытой литорали Онежского озера.

### Материалы и методы

Исследования фитопланктона выполнялись в период открытой воды (два раза в месяц с мая по октябрь) в различных типах литорали Онежского озера: открытая каменисто-песчаная литораль Пухтинской бухты (2013–2014 гг.) и закрытая зарастающая песчаная литораль Пиньгубы (2014 г.).

Фитопланктонные пробы (объемом 1 л) консервировали 40%-м формалином, концентрировали методом прямой фильтрации через мембранные фильтры с диаметром пор 0,95–1,02 мкм [Кузьмин, 1975] до объема 5 мл. Количественный учет клеток фитопланктона и определение их размеров проводили в камере Нажотта объемом 0,02 см<sup>3</sup>. Биомассу фитопланктонных организмов вычисляли стандартным счетным объемно-весовым методом [Федоров, 1979] с использованием таблиц [Кузьмин, 1985]. Экологические характеристики видов водорослей устанавливали из работ [Прошкина-Лавренко, 1953; Sladecsek, 1973; Давыдова, 1985; Вассер и др., 1989; Барина и др., 2006]. Для оценки ценотической структуры альгоценозов использовали индекс

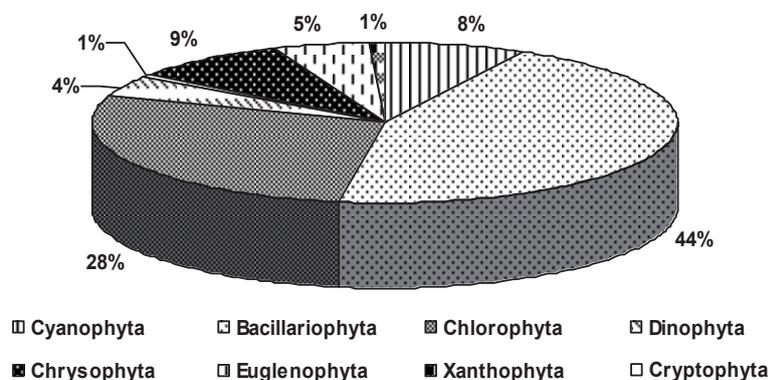


Рис. 1. Таксономический состав фитопланктона литорали Онежского озера

разнообразия Шеннона ( $H_{ш}$ ), рассчитанный по биомассе [Мэгарран, 1992]. Степень флористического сходства оценивали, используя коэффициент Серенсена [Мэгарран, 1992]. Нанопланктонной фракцией считали микроводоросли размером 10–30 мкм [Михеева и др., 1998].

## Результаты и обсуждение

Структурная организация сообществ планктонных водорослей является показателем, определяющим состояние водных объектов. Неотъемлемой частью изучения структурной организации фитопланктонного сообщества является оценка его таксономического разнообразия. Общий список видов фитопланктона, выявленных во всех изученных типах литорали озера в период открытой воды 2013–2014 гг., насчитывает 116 таксонов рангом ниже рода, в процентном соотношении по основным систематическим отделам, представленным на рисунке 1.

Таксономическое разнообразие фитопланктона открытой литорали в Пухтинской бухте и закрытой литорали в Пиньгубе за период открытой воды в течение 2013–2014 гг. исследований определяли диатомовые (Bacillariophyta), зеленые (Chlorophyta), синезеленые (Cyanophyta), золотистые (Chrysophyta), эвгленовые (Euglenophyta) и динофитовые (Dinophyta) водоросли. Наиболее богаты видами диатомовые (44 % от общего числа видов), зеленые (28 %), золотистые (9 %) и синезеленые (8 %) водоросли (рис. 2), составляющие в сумме 90 % от общего видового состава.

Наиболее разнообразны в литоральном фитопланктоне диатомовые водоросли, представленные видами из родов *Aulacoseira*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Cyclotella*, *Asterionella*, *Synedra*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Cocconeis*, *Diatoma*, *Eunotia*

и др. Разнообразие зеленых водорослей формировалось в основном хлорококковыми (*Monoraphidium*, *Koliella*, *Oocystis*, *Elakatotrix*, *Scenedesmus*, *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Crucigenia*), десмидиевыми (*Cosmarium*) и вольвоксовыми (*Chlamydomonas*), золотистых водорослей – видами из родов *Dinobryon*, *Chrysococcus*, *Kephyryon*, *Mallomonas*, эвгленовых – из родов *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus*, динофитовых – из родов *Ceratium*, *Peridinium*, *Glenodinium*, криптофитовых – из рода *Cryptomonas*, синезеленых – из родов *Anabaena*, *Aparizomenon*, *Snowella*, *Planktothrix*, *Planktolyngbia*, желтозеленых – из рода *Tribonema*.

Сравнительный анализ флористического состава фитопланктона (по коэффициентам Серенсена) в открытой (Пухтинская бухта) и в закрытой (Пиньгуба) литорали озера, изученных в 2013–2014 гг., выявил их сходство между собой ( $K_s = 0,68$ ), с видовым составом литорального фитопланктона разных районов, выявленным в предыдущие годы исследований [Петрова, 1975; Вислянская, 1982; Чекрыжева, 2008], а также с видовым составом пелагического фитопланктона озера [Чекрыжева, 2012, 2015].

Структура доминирующего комплекса водорослей в пелагическом планктоне озера включает небольшое число видов, что характерно для холодноводных глубоководных озер умеренного климата. Массовыми видами в планктоне озера в течение длительного времени наблюдений отмечаются *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen, *Asterionella formosa* Hassal, *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing, *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Hawort., *Aulacoseira alpigena* (Grunow) Krammer, *Diatoma tenue* C. Agardh, *Fragilaria crotonensis* Kitton, а также ряд видов рода *Cyclotella* [Вислянская, 1982; Петрова, 1990; Чекрыжева, 2012]. Набор видов, преобладающих в литоральном планктоне озера в период исследований 2013–2014 гг.,

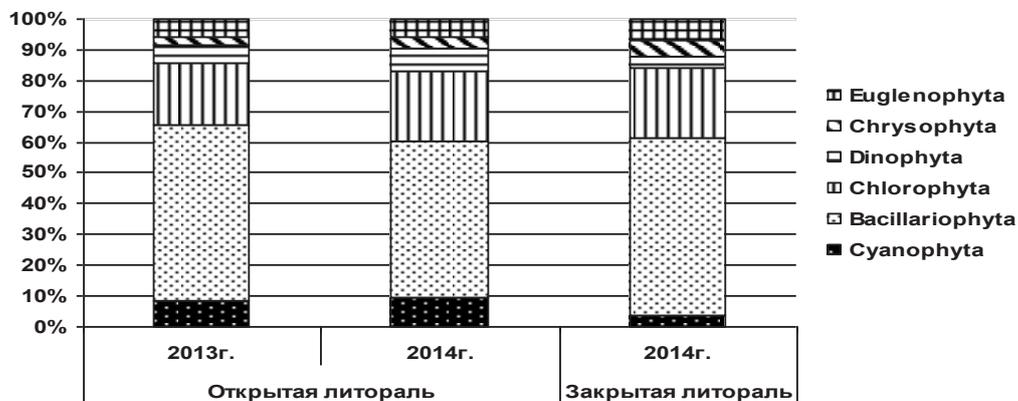


Рис. 2. Таксономический состав фитопланктона различных типов литорали озера в 2013–2014 гг.

Таблица 1. Массовые виды фитопланктона разных типов литорали озера и их экологические характеристики

Вид	Экология	Пухтинская бухта (открытая литораль)	Пиньгуба (закрытая литораль)
<b>Bacillariophyta</b>			
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	P k h l a l o – β	+	+
<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Müller) Simonsen	P a i n i β	+	+
<i>A. italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	P k i n i o – β	+	+
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	P k i n a l o – β	+	-
<i>F. crotonensis</i> Kitton	P k h l a l β – o	+	+
<i>Cyclotella comta</i> (Ehrenberg) Kützing var. <i>comta</i>	P k h l a l β – a	+	-
<i>Diatoma tenuis</i> Ag.	B k h l i β – α	-	+
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	P k h b i β	+	+
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kützing	B a h b a c o	+	-
<b>Cyanophyta</b>			
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault	P k h l i β – α	+	-
<b>Euglenophyta</b>			
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	P k i n i o – β	+	-
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend Delf.	P k i n i β	-	+
<b>Chlorophyta</b>			
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	P k h l i o – β	+	-
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> O. Korshikov	P k h b i β	-	+
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i> Chodat.	P k i n i o	-	+
<b>Dinophyta</b>			
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. Müller) Dujardin	P k h b a c o	-	+
<i>Glenodinium quadridens</i> (Stein.) Bourr.	P k h l a l	-	+
<i>Peridinium inconspicuum</i> Lemm.	P k i n i o	+	-
<i>P. cinctum</i> (Müll.) Ehrenberg	P k i n i o – β	+	-

Примечание. (+/-) – присутствие/отсутствие вида. Местообитание: планктонный (P), бентосный (B); географическое распространение: космополитный (k), аркто-альпийский (a-a); галобность: галофилы (hl), индифференты (in), галофобы (hb); отношение к pH: ацидофилы (ac), индифференты (i), алкалифилы (al); сапробность: олигосапробы (o), олиго-б-мезосапробы (o – b), б-мезосапробы (b), б-а-мезосапробы (b – a).

составлял 13 и 11 видов соответственно в открытой и в закрытой литорали (табл. 1). Доминирующие комплексы видов в фитопланктонных сообществах изученных типов литорали озера оказались схожими с изученными ранее [Петрова, 1975; Вислянская, 1982].

Эколого-географический анализ показал, что в составе массовых видов в открытой и закрытой литорали озера преобладали космополитные виды (89%), преимущественно планктонные формы (95%). По отношению к солености воды наиболее разнообразны индифференты, составляющие 42% от общего числа видов, при существенной доле галофильных видов (37%). По отношению к кислотности водной среды (pH) также преобладали виды-индифференты (63%) при значительной доле алкалифильных (26%) форм. Из всех видов – индикаторов сапробности большинство (84%) относится к олигосапробным, олиго-б-мезосапробным и б-мезосапробным формам (рис. 3).

В открытой литорали в течение сезона вегетации видовое разнообразие фитопланктона варьировало от 0,69 до 2,07 в 2013 г.

(с максимумом в июле) и от 1,24 до 1,82 в 2014 г. (с двумя максимумами в июне и сентябре) (рис. 4). В закрытой литорали Пиньгубы (2014 г.) значения индекса видового разнообразия изменялись в пределах 1,04–1,72 (см. рис. 4). Наиболее разнообразным фитопланктонное сообщество в 2013 г. было в июле и октябре, а в 2014 г. – в июне и сентябре. В закрытой литорали озера с мая по август значения индекса видового разнообразия менялись мало, в дальнейшем наблюдалось снижение видового разнообразия.

В фитопланктоне открытой и закрытой литорали озера, в результате анализа его размерно-видовой структуры, выявлено 17 видов, относящихся к нанопланктонной размерной фракции: диатомовые (Bacillariophyta) – 2, зеленые (Chlorophyta) – 10, золотистые (Chrysophyta) – 3, эвгленовые (Euglenophyta) – 2 вида (табл. 2). Набор нанопланктонных видов, обнаруженных в открытой и в закрытой литорали озера, составлял 17 и 12 видов соответственно (см. табл. 2). Степень сходства видового состава нанопланктонных видов изученных

Число видов

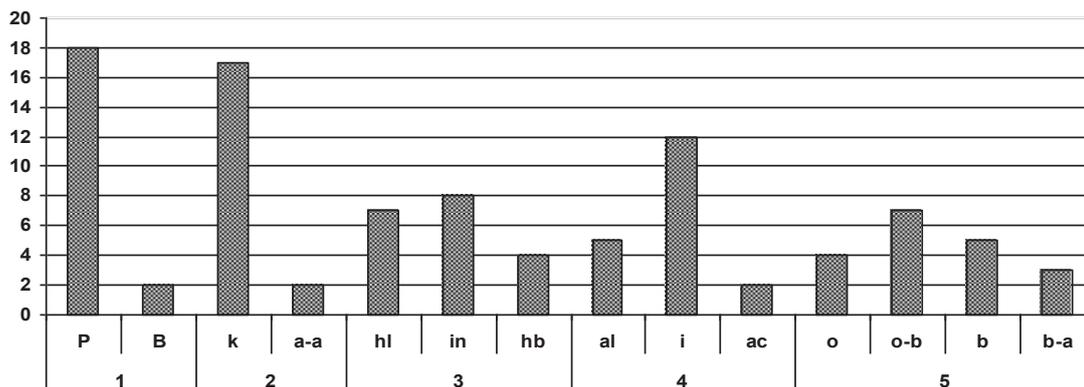


Рис. 3. Распределение массовых видов водорослей изученных типов литорали по экологическим группам. Обозначения – как в табл. 1.

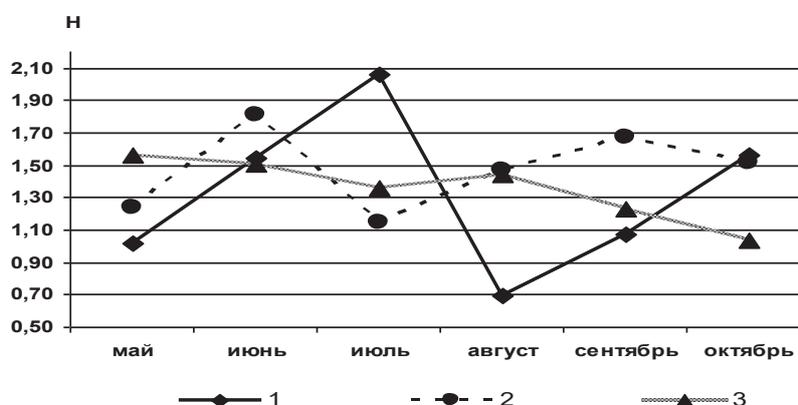


Рис. 4. Сезонная изменчивость значений индекса видового разнообразия Шеннона в открытой литорали в 2013 г. (1), в 2014 г. (2) и в закрытой литорали в 2014 г. (3)

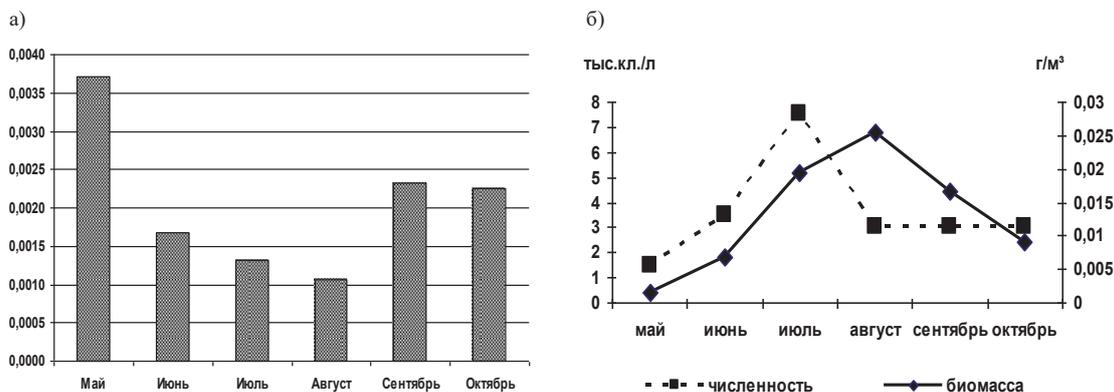


Рис. 5. Сезонная динамика структурных показателей фитопланктона открытой литорали озера в 2013 г.: а) среднеценотический объем (мкм³), б) численность и биомасса нанопитопланктона

типов литорали была высокой и составляла 0,83 (по коэффициенту Серенсена).

Летом (июль, август) 2013 г. в открытой литорали озера как по численности, так и по биомассе преобладал мелкоразмерный фитопланктон (нанопланктон), с наименьшими значениями среднеценотического объема (рис. 5). В составе этой фракции были

представители зеленых водорослей (хлорококковые – *Monoraphidium*, *Koliella*, *Chlamydomonas*), а также мелкоразмерные диатомовые (*Cyclotella*) и эвгленовые (*Trachelomonas*).

В 2014 г. в открытой литорали озера среднеценотический объем в течение периода открытой воды мало менялся по месяцам, наибольшие объемы отмечены в мае при

Таблица 2. Видовой состав нанофитопланктона разных типов литорали озера

Вид	Пухтинская бухта (открытая литораль)	Пиньгуба (закрытая литораль)
<b>Bacillariophyta</b>		
<i>Cyclotella comta</i> (Ehrenberg) Hakansson	+	+
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	+
<b>Chrysophyta</b>		
<i>Chrysococcus punctiformis</i> Pasch.	+	+
<i>Ch. rysococcus rufescens</i> Klebs	+	+
<i>Kephyron cordiformis</i> Naum	+	+
<b>Chlorophyta</b>		
<i>Chlamydomonas monadina</i> Stein	+	+
<i>Cosmarium margaritifera</i> Menegh.	+	+
<i>C. phaseolum</i> Bréb.	+	-
<i>Coelastrum microporum</i> Näg	+	+
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb	+	+
<i>S. bjugatus</i> (Turp.) Lagerh.	+	+
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Kom. -Legn.	+	-
<i>M. mirabile</i> (W. & G. S. West) Pankov	+	-
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer.) Hind.	+	-
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	+	-
<b>Euglenophyta</b>		
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+	+
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend Delf.	+	+

доминировании в планктоне крупноразмерной нитчатой диатомовой водоросли *Aulacoseira islandica*. Мелкоразмерный фитопланктон (нанофитопланктон) как по численности, так и по биомассе преобладал в августе и сентябре (рис. 6).

Среднеценотический объем фитопланктона в закрытой литорали в 2014 г. мало менялся в течение периода открытой воды (рис. 7, а),

в то время как показатели численности и биомассы нанофитопланктона возрастали в июне с максимальными значениями в июле (рис. 7).

Сезонная динамика литорального фитопланктона Онежского озера соответствует общей схеме годового цикла развития фитопланктона в больших олиготрофных озерах умеренного пояса [Петрова, 1971, 1990].

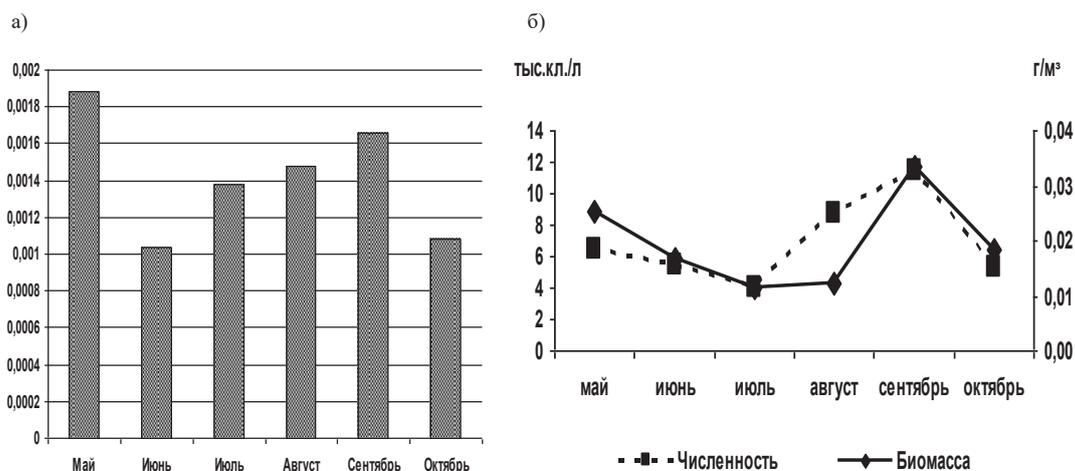


Рис. 6. Сезонная динамика структурных показателей фитопланктона открытой литорали озера в 2014 г.: а) среднеценотический объем (мкм<sup>3</sup>), б) численность и биомасса нанофитопланктона

Сезонный ход численности и биомассы фитопланктона в открытой литорали озера в 2013 г. характеризовался кривой с двумя максимумами – в весенний период (май) и в летний (июль) (рис. 8). Их средние значения весной не превышали 250,0 тыс. кл./л для численности и 1,0 г/м<sup>3</sup> для биомассы. Летом средние показатели численности были соизмеримы с весенним максимумом, в то время как биомасса была значительно ниже (0,3 г/м<sup>3</sup>). Начиная с августа наблюдался спад количественных показателей развития фитопланктона. Диатомовые водоросли в течение 2013 г. в открытой литорали озера составляли подавляющую долю численности и биомассы фитопланктона (табл. 3). За исключением августа, когда в планктоне преобладали синезеленые водоросли, вклад которых в общую численность фитопланктона составлял 81 % (*Anabaena*), и эвгленовые водоросли,

Таблица 3. Сезонное изменение относительной численности (N, %) и биомассы (B, %) диатомовых водорослей в открытой литорали в разные годы

Месяц	Год			
	2013		2014	
	N	B	N	B
V	99,2	99,1	99,3	95,5
VI	75,1	88,1	96,1	96,1
VII	97,1	52,0	78,2	82,4
VIII	14,7	33,8	97,1	93,6
IX	98,5	92,8	87,8	80,2
X	96,6	89,3	57,1	75,2

создававшие 4,3 % от общей численности фитопланктона (*Trachelomonas*) (см. табл. 3).

На протяжении всего периода наблюдений в 2014 г. в планктоне открытой литорали озера наблюдали три пика в развитии количественных

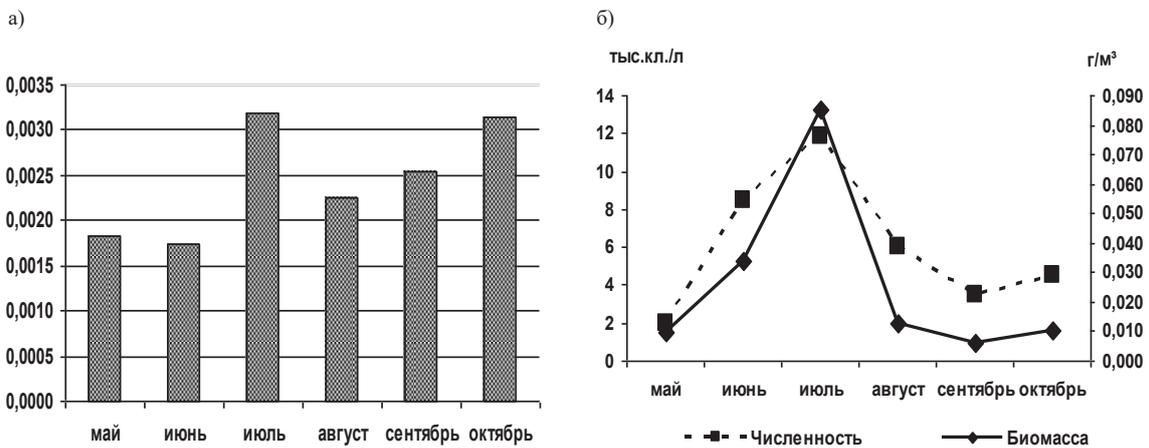


Рис. 7. Сезонная динамика структурных показателей фитопланктона закрытой литорали озера в 2014 г.: а) среднецелотический объем (мкм<sup>3</sup>), б) численность и биомасса нанопитопланктона

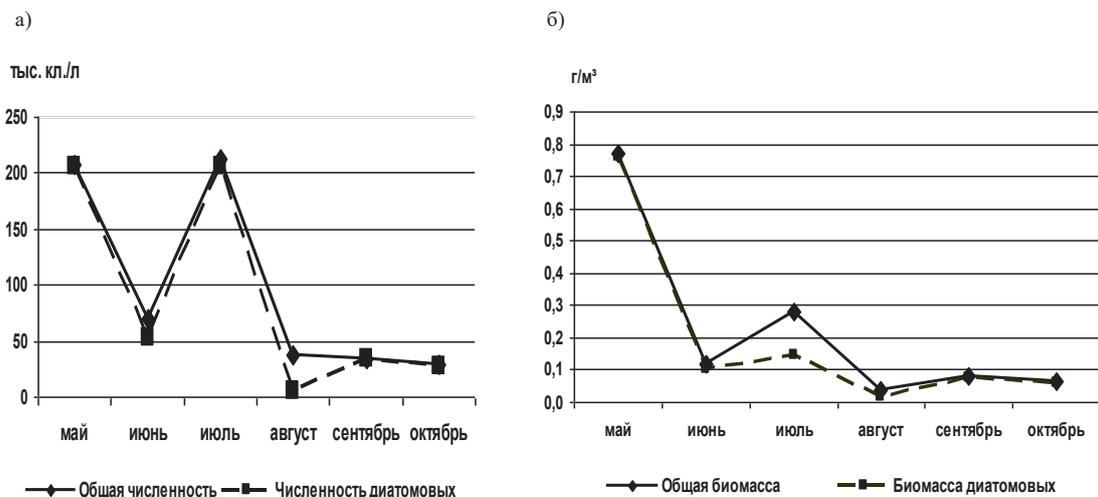


Рис. 8. Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона открытой литорали озера в 2013 г.: а) общая численность и численность диатомовых водорослей; б) общая биомасса и биомасса диатомовых водорослей

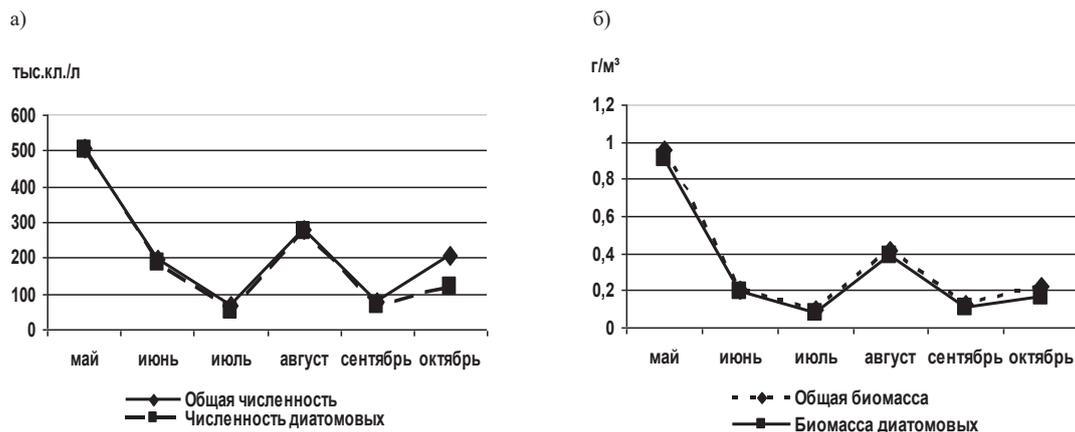


Рис. 9. Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона открытой литорали озера в 2014 г.: а) общая численность и численность диатомовых водорослей; б) общая биомасса и биомасса диатомовых водорослей

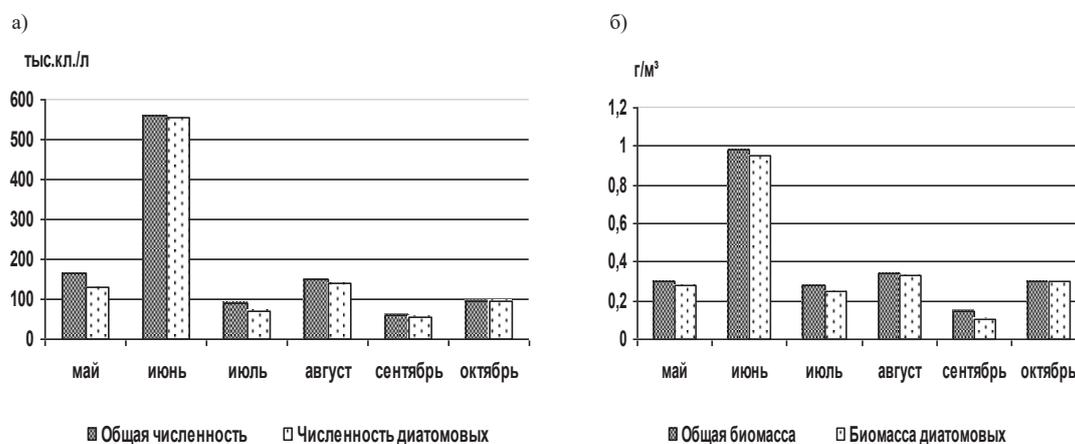


Рис. 10. Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона закрытой литорали озера в 2014 г.: а) общая численность и численность диатомовых водорослей; б) общая биомасса и биомасса диатомовых водорослей

показателей фитопланктона (рис. 9) с доминированием диатомовых водорослей как по численности, так и по биомассе (см. табл. 3). Максимальные величины, отмеченные весной (май), достигали 507,25 тыс. кл./л и 0,954 г/м<sup>3</sup>. Массовым видом была диатомовая водоросль *Aulacoseira islandica*, создающая 93,7 % от общей численности и 96,1 % от общей биомассы фитопланктона. В июле интенсивно вегетировали зеленые водоросли (*Chlamydomonas*, *Scenedesmus*, *Sphaerocystis*, *Cosmarium*, *Pediastrum*, *Planctococcus*), составляя 19,3 % от общей численности фитопланктона, на долю синезеленых (*Anabaena*) в октябре приходилось 42,3 % общей численности фитопланктона, а наибольшая численность (10,5 % от общей численности) эвгленовых (*Trachelomonas*) была зафиксирована в сентябре.

В период исследований 2014 г. в закрытой литорали озера был отмечен один весенний

(июнь) максимум численности (793,0 тыс. кл./л) и биомассы (1,451 г/м<sup>3</sup>) фитопланктона, обусловленный интенсивной вегетацией диатомовых водорослей (99,1 % от общей численности и 97,4 % от общей биомассы) (рис. 10). Средние значения численности фитопланктона в мае, а также с июля по октябрь были невысокими и не превышали 163,0 ± 41,0 тыс. кл./л, значения биомассы фитопланктона достигали 0,342 ± 0,19 г/м<sup>3</sup>. Структуру альгоценозов в течение всего периода открытой воды определяли диатомовые водоросли, создавая от 80 до 99 % общей численности и от 70 до 97,4 % общей биомассы (табл. 4). В летние и осенние месяцы наблюдали вегетацию синезеленых, зеленых (*Chlamydomonas*, *Coccolosphaerium*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus*, *Sphaerocystis*, *Cosmarium*, *Pediastrum*, *Staurastrum*), динофитовых (*Peridinium*, *Ceratium*) и эвгленовых (*Trachelomonas*) водорослей.

Таблица 4. Сезонное изменение относительной численности (N) и биомассы (B) диатомовых водорослей в закрытой литорали

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
N, % от общей	79,8	99,1	82	93,8	93,2	96,4
B, % от общей	94	97,4	88,2	96,8	70	97

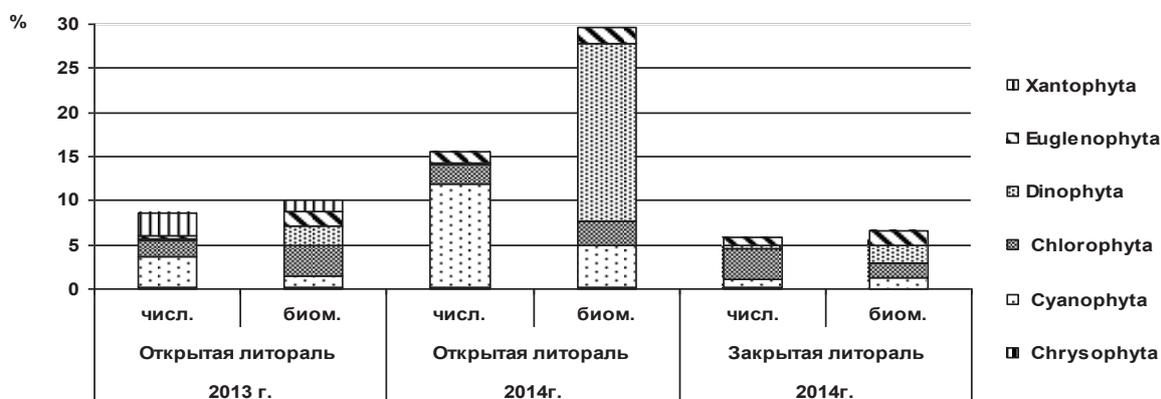


Рис. 11. Соотношение численности и биомассы основных систематических отделов водорослей в литоральном фитопланктоне озера

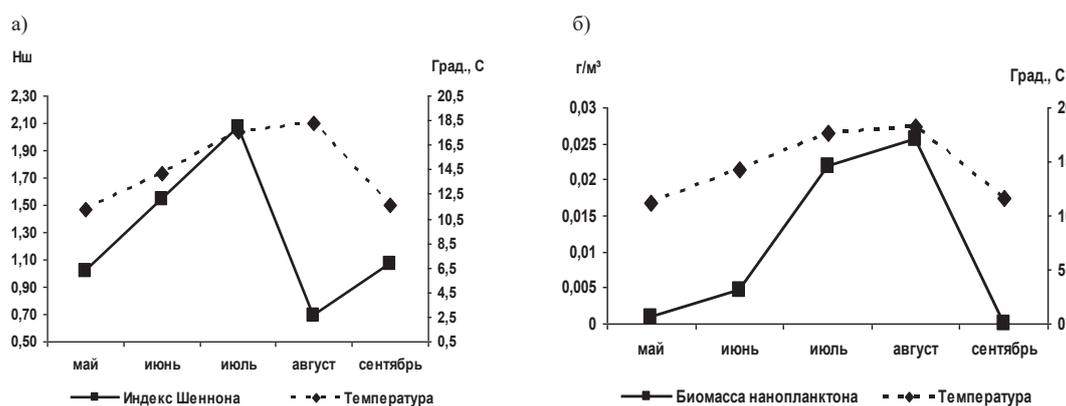


Рис. 12. Сезонное изменение видового разнообразия фитопланктона и температуры воды (а), биомассы нанопланктона и температуры воды (б) в открытой литорали озера в 2013 г.

Анализ количественных показателей литорального фитопланктона озера показал, что в среднем за период открытой воды основную долю в общей численности (84,5–94,1 %) и биомассе (70,4–93,5 %) создают диатомовые водоросли. Вклад других отделов водорослей в общие количественные показатели литорального фитопланктона был значительно меньшим (рис. 11). В открытой литорали в 2013 г. и в закрытой литорали в 2014 г. средние значения всех групп водорослей не превышали 3,5 %. В 2014 г. в открытой литорали озера синезеленые водоросли формировали 11,8 % всей численности фитопланктона, а динофитовые создавали 20,2 % всей биомассы фитопланктона (см. рис. 11).

Сезонная изменчивость структурных и количественных показателей фитопланктона

в больших глубоководных холодноводных озерах связана с температурой воды. С повышением температуры воды в летнее время наблюдали увеличение видового разнообразия (рис. 12, а) и количественных показателей нанопланктона (рис. 12, б), а также снижение количественных показателей фитопланктона (рис. 13–15), представленного главным образом диатомовыми водорослями.

## Выводы

В фитопланктоне открытой и закрытой литорали Онежского озера за период наблюдений 2013–2014 гг. (май, июнь, июль, август, сентябрь, октябрь) выявлено 116 таксонов водорослей рангом ниже рода. Основу списка

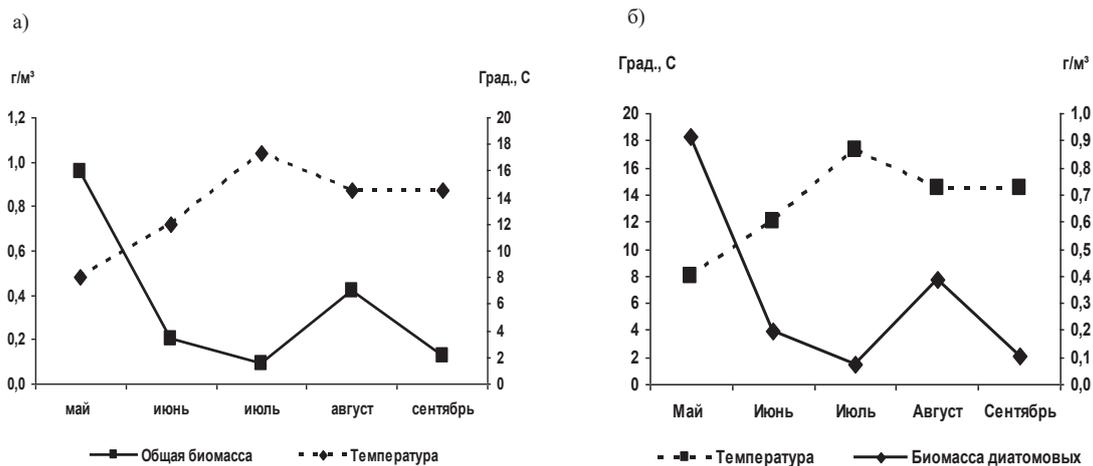


Рис. 13. Сезонное изменение общей биомассы фитопланктона и температуры воды (а), биомассы диатомовых водорослей и температуры воды (б) в открытой литорали озера в 2013 г.

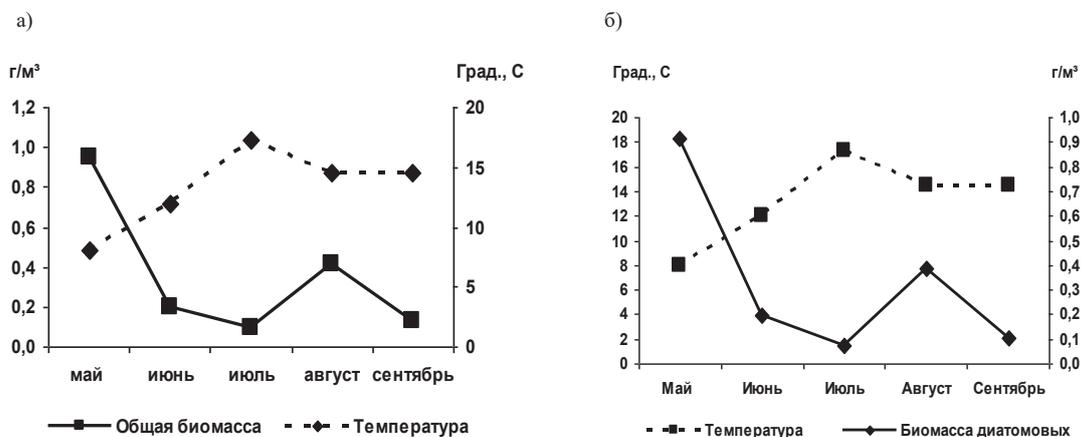


Рис. 14. Сезонное изменение температуры поверхностного горизонта воды и общей биомассы фитопланктона (а), температуры воды и биомассы диатомовых водорослей (б) в открытой литорали озера в 2014 г.

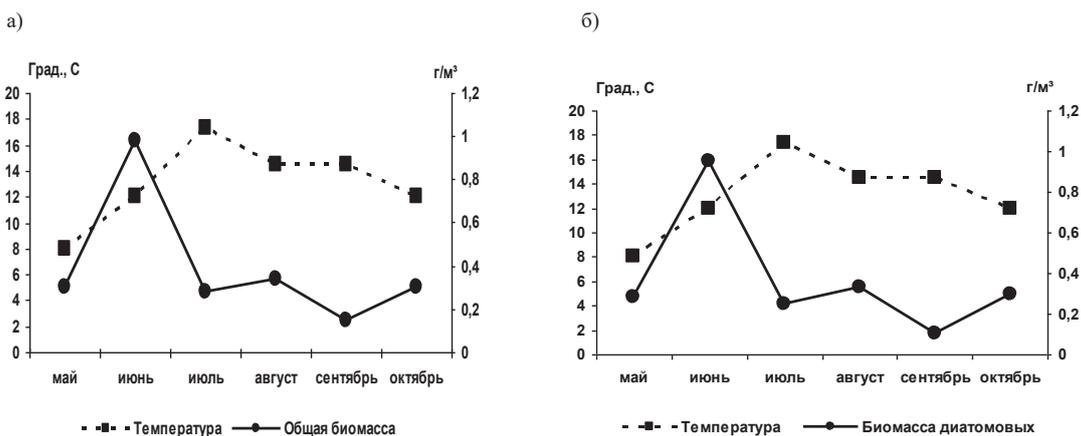


Рис. 15. Сезонное изменение общей биомассы фитопланктона и температуры поверхностного горизонта воды (а), биомассы диатомовых водорослей и температуры воды (б) в закрытой литорали озера в 2014 г.

составляли диатомовые (44 % от общего числа видов), зеленые (28 %), золотистые (9 %) и синезеленые (8 %) водоросли, составляющие

в сумме 90 % от общего видового состава. Величина индекса видового разнообразия Шеннона (рассчитанная по биомассе) для всех

изученных районов озера варьировала от 0,69 до 2,07. Степень сходства видового состава массовых видов фитопланктона в открытой и закрытой литорали была невысокой (0,42 по коэффициенту Серенсена). Среди массовых видов в открытой и закрытой литорали озера преобладали космополитные виды (89%), преимущественно планктонные формы (95%), индифферентные по отношению к солености воды (42%) и к кислотности водной среды (63%), большинство (84%) из которых относились к олигосапробным, олиго-*b*-мезосапробным и *b*-мезосапробным формам. В фитопланктоне открытой и закрытой литорали озера выявлено 17 видов, относящихся к наноразмерной фракции. Степень сходства видового состава нанопланктонных видов изученных типов литорали была высокой и составляла 0,83 (по коэффициенту Серенсена). Биомасса нанопланктонной фракции была наибольшей летом (июль) и составляла 18 и 25% в открытой литорали озера соответственно в 2013 и 2014 годах. В закрытой литорали озера в июле биомасса нанопланктона составляла от 10 до 29% от общей биомассы.

Выявлены разные типы сезонной динамики численности и биомассы литорального фитопланктона. Сезонный ход количественных показателей фитопланктона в открытой литорали озера (Пухтинская бухта) в 2013 г. характеризовался двумя максимумами (май и июль), а в 2014 г. – тремя максимумами (май, июль, октябрь), с доминированием диатомовых водорослей в оба года исследований. В закрытой литорали озера (Пиньгуба) в 2014 г. отмечен один весенний (июнь) максимум численности и биомассы фитопланктона, обусловленный также интенсивной вегетацией диатомовых водорослей.

Средние значения весеннего фитопланктона в литорали озера не превышали 276,5 тыс. кл./л для численности и 0,52887 г/м<sup>3</sup> для биомассы. Средние показатели летом были ниже весенних и составляли соответственно 137,9 тыс. кл./л и 0,23581 г/м<sup>3</sup> летом. Показатели осеннего фитопланктона в среднем достигали 95,5 тыс. кл./л и 0,39867 г/м<sup>3</sup>. На протяжении всего периода открытой воды по численности и биомассе в планктоне доминировали диатомовые водоросли, создающие в среднем от 74 до 97,5% от общей численности фитопланктона и от 33,2 до 96,4% от общей биомассы. В структуре численности и биомассы литорального фитопланктона участвовали водоросли из других систематических отделов, но их вклад в общие показатели был значительно меньшим – как правило, от 0,1 до 4,0%.

Так, доля синезеленых водорослей составила 22,2% (осень), а зеленых водорослей (лето) 5,6% в общей численности фитопланктона. Вклад зеленых водорослей в общую биомассу фитопланктона составил 5,9% (лето), динофитовых 16,2% (осень), а желтозеленых 44,3% (осень).

*Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-17-00766).*

## Литература

Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды // Тель-Авив: Инст. эволюции Университета Хайфы, 2006. 498 с.

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.

Вислянская И. Г. Фитопланктон / Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1982. С. 70–81.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли – индикаторы экологических условий водоемов в голоцене. Л.: Наука, 1985. 244 с.

Калинкина Н. М., Полякова Т. Н., Сидорова А. И. и др. Основы биомониторинга Онежского озера с учетом его геохимических особенностей // Научное обеспечение реализации «Водной стратегии Российской Федерации на период до 2020 г.»: Сборник научных трудов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. Т. 1. С. 427–431.

Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–84.

Кузьмин Г. В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1984. 47 с.

Литоральная зона Онежского озера / Ред. И. М. Располов. Л.: Наука, 1975. 244 с.

Михеева Т. М., Остапеня А. П., Ковалевская Р. З. и др. Пико- и нанопланктон пресноводных экосистем. Минск: Белгосуниверситет, 1998. 196 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Онежское озеро. Атлас. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 151 с.

Петрова Н. А. Фитопланктон Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука, 1971. С. 88–127.

Петрова Н. А. Фитопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 138–144.

Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 200 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л.: ЛГУ, 1953. С. 186–205.

Распопов И. М. Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 76–93.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон как компонент биоресурсной базы озера // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 24–35.

Чекрыжева Т. А. Таксономическая и экологическая характеристика фитопланктона Онежского озера // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. 2012. Вып. 13. С. 56–69.

Чекрыжева Т. А. Диатомовые водоросли в планктоне Онежского озера // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 4. С. 110–116. doi: 10.17076/bg10

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 1979. 166 с.

Sladeček V. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. No. 7. 218 p.

Поступила в редакцию 18.04.2016

## References

Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. Bioraznoobrazie vodoroslei-indikatorov okruzhayushchei sredy [Biodiversity of algae as environmental indicators]. Tel Aviv: Institute of Evolution, University of Haifa, 2006. 498 p.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон как компонент биоресурсной базы озера [Phytoplankton as a component of the lake bioresources]. Bioresursy Onezhskogo ozera [Bioresources of Lake Onego]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2008. P. 24–35.

Чекрыжева Т. А. Таксономическая и экологическая характеристика фитопланктона Онежского озера [Taxonomic and ecological characteristics of the phytoplankton in Lake Onego]. Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]. 2012. Iss. 13. P. 56–69.

Чекрыжева Т. А. Диатомовые водоросли в планктоне Онежского озера [Diatoms in the plankton of Lake Onego]. Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]. 2015. No. 4. P. 110–116. doi: 10.17076/bg10

Davydova N. N. Diatomovye vodorosli – indikatory ekologicheskikh uslovii vodoemov v golotsene [Diatoms as environmental conditions indicators of water bodies in the Holocene]. Leningrad: Nauka, 1985. 244 p.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности [On methods for studying phytoplankton and its activity]. Moscow: MGU, 1979. 166 p.

Kalinkina N. M., Polyakova T. N., Sidorova A. I., Syarki M. T., Tekanova E. V., Chekryzheva T. A. Osnovy biomonitoringa Onezhskogo ozera s uchetom ego geokhimicheskikh osobennostei [Basic principles of the Lake Onego biomonitoring considering its geochemical features]. Nauchnoe obespechenie realizatsii "Vodnoi strategii Rossiiskoi Federatsii na period do 2020 g.": Sbornik nauchnykh trudov [Scientific Support of the Water Strategy of the Russian Federation for the Period up to 2020. Collection of Scientific Papers]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2015. Vol. 1. P. 427–431.

Kuz'min G. V. Фитопланктон [Phytoplankton]. Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methods for studying biogeocoenosis of inland waters]. Moscow: Nauka, 1975. P. 73–84.

Kuz'min G. V. Tablitsy dlya vychisleniya biomassy vodoroslei [Tables for algae biomass calculating]. Magadan: DVNTs AN SSSR, 1984. 47 p.

Litoral'naya zona Onezhskogo ozera [Littoral zone of Lake Onego]. Ed. I. M. Raspopov. Leningrad: Nauka, 1975. 244 p.

Mikheeva T. M., Ostapenya A. P., Kovalevskaya R. Z. et al. Piko- i nanofitoplankton presnovodnykh ekosistem [Pico- and nanophytoplankton in freshwater ecosystems]. Minsk: Belgosuniversitet, 1998. 196 p.

Megarran E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Moscow: Mir, 1992. 184 p.

Onezhskoe ozero. Atlas [Atlas of Lake Onego]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2010. 151 p.

Petrova N. A. Фитопланктон Онежского озера [Phytoplankton of Lake Onego]. Rastitel'nyi mir Onezhskogo ozera [Vegetation of Lake Onego]. Leningrad: Nauka, 1971. P. 88–127.

Petrova N. A. Фитопланктон литоральной зоны Онежского озера [Phytoplankton of the littoral zone of Lake Onego]. Litoral'naya zona Onezhskogo ozera [Littoral Zone of Lake Onego]. Leningrad: Nauka, 1975. P. 138–144.

Petrova N. A. Suktsessii фитопланктона при антропогенном евтрофировании больших озер [Succession of phytoplankton under anthropogenic eutrophication of large lakes]. Leningrad: Nauka, 1990. 200 p.

Proshkina-Lavrenko A. I. Diatomovye vodorosli – pokazateli solenosti vody [Diatoms as indicators of water salinity]. Diatomovyi sbornik [Collected Papers on Diatoms]. Leningrad: LGU, 1953. P. 186–205.

Raspopov I. M. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' litoral'noi zony Onezhskogo ozera [Higher aquatic plants of the littoral zone of Lake Onego]. Litoral'naya zona Onezhskogo ozera [Littoral Zone of Lake Onego]. Leningrad: Nauka, 1975. P. 76–93.

Vasser S. P., Kondrat'eva N. V., Masyuk N. P. et al. Vodorosli. Spravochnik [Algae. Reference Book]. Kiev: Naukova dumka, 1989. 608 p.

Vislyanskaya I. G. Фитопланктон [Phytoplankton]. Limnologicheskie issledovaniya na zalive Onezhskogo ozera Bol'shoi Onego [Limnological research at Bolshoi (Big) Onego Bay, Lake Onego]. Leningrad: Zool. in-t AN SSSR, 1982. P. 70–81.

Sladeček V. System of water quality from biological point of view. Arch. Hydrobiol. 1973. No. 7. 218 p.

Received April 18, 2016

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Чекрыжева Татьяна Александровна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт водных проблем Севера  
Карельского научного центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185003  
эл. почта: Tchekryzheva@mail.ru  
тел.: (8142) 576520

### **Калинкина Наталия Михайловна**

заведующая лаб. гидробиологии, д. б. н.  
Институт водных проблем Севера  
Карельского научного центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185003  
эл. почта: cerioda@mail.ru

## **CONTRIBUTORS:**

### **Chekryzheva, Tatiana**

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 A. Nevsky St., 185003 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: Tchekryzheva@mail.ru  
tel.: (8142) 576520

### **Kalinkina, Natalia**

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 A. Nevsky St., 185003 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: cerioda@mail.ru

УДК 574:577.325.4:632.954

## ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГЛИКОЗИДАЗ РЫБ К ДЕЙСТВИЮ ГЕРБИЦИДА РАУНДАП *IN VITRO*

И. Л. Голованова, А. И. Аминов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Исследовано влияние некоторых экологических факторов (температура среды, магнитное поле, гербициды) на чувствительность гликозидаз молоди рыб к действию Раундапа *in vitro*. Повышение температуры воды может менять чувствительность гликозидаз в организме ротана *Percottus glenii* (Dyb) к действию Раундапа *in vitro*, при этом сила и направленность эффекта зависят не только от скорости нагрева воды, но и от типа фермента и субстрата. Действие магнитной бури (в диапазоне частот 0–5 Гц) в период раннего эмбриогенеза усиливает чувствительность гликозидаз кишечника плотвы *Rutilus rutilus* (L.) к действию Раундапа. Хроническое действие гербицида снижает чувствительность гликозидаз кишечника ротана к действию Раундапа *in vitro*.

Ключевые слова: рыбы; экологические факторы; температура; магнитное поле; гербицид Раундап; гликозидазы.

### I. L. Golovanova, A. I. Aminov. INFLUENCE OF SOME ECOLOGICAL FACTORS ON THE SENSITIVITY OF FISH GLYCOSIDASE TO HERBICIDE ROUNDUP *IN VITRO*

The influences of some ecological factors (ambient temperature, magnetic field, herbicides) on the sensitivity of glycosidase to *in vitro* action of Roundup in juvenile fish were studied. Higher water temperatures can modify glycosidase sensitivity in the Amur sleeper, *Percottus glenii* (Dyb), to Roundup *in vitro*. The force and direction of the effect depend not only on the rate of water heating, but also on the type of enzyme and substrate. The action of magnetic storms (in the frequency range 0–5 Hz) during early embryogenesis results in enhanced sensitivity of glycosidase in the intestine of roach, *Rutilus rutilus* (L.), fingerlings to Roundup. Chronic exposure to the herbicide reduces intestinal glycosidase sensitivity to Roundup in the Chinese sleeper *in vitro*.

Key words: fish; ecological factors; temperature; magnetic field; herbicide Roundup; glycosidase.

#### Введение

Нарушение температурного режима водоемов, появление искусственных магнитных полей, выпадение кислотных осадков,

избыточное поступление металлов и вновь синтезированных органических химикатов изменили привычную среду обитания рыб и создали ряд серьезных экологических проблем. Глобальное потепление климата, рост количества

атомных и тепловых электростанций повышают тепловую нагрузку на водоемы. В последнее столетие постоянно растет воздействие искусственных магнитных полей. Поэтому температура и магнитное поле в настоящее время становятся важными антропогенными факторами, которые могут изменять не только физиолого-биохимический статус гидробионтов, но и их реакцию на действие других химических и физических агентов.

Загрязнение водной среды пестицидами, возросшие масштабы их использования приводят к трансформации водных экосистем, негативно влияют на состояние водных животных [Vera et al., 2012] и могут представлять угрозу здоровью человека [Gasiner et al., 2009]. Раундап, созданный на основе изопропиламиновой соли глифосата (N-(phosphonomethyl) glycine), – один из самых известных неспецифических гербицидов широкого спектра действия. Его используют для уничтожения сорной растительности на сельскохозяйственных полях и приусадебных участках, а также в коллекторно-дренажных каналах, оросительных системах и прудах. В поверхностных водах концентрация глифосата обычно не превышает 10–15 мкг/л, однако в районах непосредственного применения она варьирует от 10 до 700 мкг/л в воде и от 0,35 до 5,0 мг/кг в осадках и почве [Struger et al., 2008; Peruzzo et al., 2008; Aparicio et al., 2013]. Широкое применение Раундапа обусловлено высокой эффективностью действия, биоразлагаемостью в окружающей среде (период полураспада глифосата в почве составляет от 6 до 835 дней, в воде – 7–14 дней, в донных отложениях водоемов – до 120 дней), а также появлением культур, генетически устойчивых к этому гербициду [Giesy et al., 2000]. Разложение глифосата происходит при действии микроорганизмов [Karpouzias, Singh, 2006], но связывание с хелатирующими металлами в донных отложениях значительно замедляет этот процесс [Tsui, Chu, 2008].

В ряде работ отмечена низкая токсичность Раундапа и глифосата для водных животных [Giesy et al., 2000; Tsui, Chu, 2008]. В то же время установлено, что у рыб, являющихся хорошим биоиндикатором загрязнения водной среды, Раундап вызывает целый спектр морфологических и физиолого-биохимических изменений [Жиденко, Бибчук, 2009; Nwani et al., 2010; Cattaneo et al., 2011; Аминов и др., 2013; Sandrini et al., 2013]. Поступая в организм с водой и пищей, Раундап может оказывать прямое и опосредованное влияние на активность пищеварительных ферментов и многочисленных

лизосомальных гидролаз гидробионтов [Аминов и др., 2013; Тарлева и др., 2014]. Поскольку ферменты кормовых объектов могут принимать участие в процессах пищеварения у рыб [Кузьмина, 2000], целесообразно исследовать действие различных факторов не только на гидролазы пищеварительного тракта консумента, но и на ферменты в организме их жертвы. При этом действие Раундапа на гликозидазы рыб в зависимости от экологических факторов среды ранее практически не исследовалось [Филлипов и др., 2015].

Цель работы – изучить влияние некоторых экологических факторов на чувствительность гликозидаз рыб к *in vitro* действию гербицида Раундапа.

## Материалы и методы

Эксперименты по влиянию повышения температуры воды на чувствительность гликозидаз к *in vitro* действию Раундапа проводили на молоди ротана *Perccottus glenii* (Dyb) (масса  $4,23 \pm 0,41$  г), отловленной в одном из прудов Ярославской области в осенний период. В течение 10 дней рыб акклиматизировали к температуре  $13\text{ }^{\circ}\text{C}$  в лабораторных условиях. В период акклиматизации рыб кормили один раз в сутки личинками хирономид *Chironomus sp.* из расчета 4 % от общей массы тела. Затем группы рыб (по 6 экз. в каждой, две повторности) помещали в экспериментальные аквариумы объемом 60 л, оборудованные системой нагрева и аэрации. Температуру воды в опытных аквариумах повышали со скоростью 0,02; 4; 8,5; 27 и  $42\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{ч}$  до нарушения локомоторной функции рыб – переворота на бок или кверху брюшком, сублетальное значение температуры фиксировали как критический термический максимум (КТМ) [Becker, Genoway, 1979]. Значения КТМ при всех скоростях нагрева не превышали  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ . При прекращении нагрева и переносе рыб в воду с температурой на  $3\text{--}4\text{ }^{\circ}\text{C}$  ниже рыбы сохраняли жизнеспособность. Скорость повышения температуры воды  $0,02\text{ }^{\circ}\text{C}$  (примерно  $1\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{сут}$ ) может наблюдаться при естественных климатических изменениях, скорости 4 и  $8,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  – при сбросах подогретых вод промышленных предприятий, скорости 27 и  $42\text{ }^{\circ}\text{C}$  часто используются как модельные при определении термоустойчивости рыб [Голованов, 2013]. Продолжительность эксперимента составляла от 12,5 сут до 0,5 часа в зависимости от скорости нагрева. Рыб контрольной группы содержали при температуре  $13\text{ }^{\circ}\text{C}$  без нагрева. Все опыты проводили в условиях 12-часового периода освещения.

Затем рыб извлекали из аквариума, обездвигивали и использовали для биохимического анализа.

Действие магнитной бури (МБ) на чувствительность кишечных гликозидаз к действию Раундапа *in vitro* изучали на 4-месячных сеголетках плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (масса  $0,25 \pm 0,01$  г), подвергнутых действию имитации магнитной бури в период раннего эмбриогенеза. Объектом экспозиции в условиях МБ была оплодотворенная икра плотвы. Половые продукты получены от 8 самок и 6 самцов, пойманных неводом на нерестилище Рыбинского водохранилища в мае 2012 г. Осеменение икры проводили сухим способом, после чего примерно по 3 тыс. икринок поместили в два кристаллизатора с речной водой (температура 16–18 °С), которую меняли дважды в сутки. Один кристаллизатор с развивающимися эмбрионами плотвы на протяжении всего эксперимента находился в условиях естественного геомагнитного поля (контрольная группа). Другой кристаллизатор через 48 ч после оплодотворения икры помещали в экспериментальную установку [Крылов и др., 2011], где в течение 24 ч воспроизводили МБ в диапазоне частот 0–5 Гц. Для опытов использовали широкополосный сигнал реальной магнитной бури, записанный 30–31 октября 2003 г. на широте проведения экспериментов. Опыты проводили во время спокойной геомагнитной обстановки. Выбранный отрезок эмбриогенеза (48–72 ч после оплодотворения) плотвы охватывает разные стадии органогенеза. После рассасывания желточного мешка по 500 личинок из опытного и контрольного вариантов помещали в пруды с естественной кормовой базой. Спустя 4 месяца из каждого пруда вылавливали по 20 экз. сеголеток, измеряли их и использовали для биохимического анализа.

Оценку хронического действия Раундапа проводили на молоди ротана (масса  $3,12 \pm 0,17$  г), отловленной в одном из прудов Ярославской области в осенний период. Рыб в течение 1 месяца перед экспериментом содержали в аквариумах вместимостью 200 л с постоянной аэрацией, 12-часовым периодом освещения, при температуре воды  $15 \pm 1$  °С. Затем рыб разделяли на две группы: по 25 экз. помещали в два аквариума с чистой водой, по 25 экз. – в два аквариума с водой, содержащей Раундап в концентрации 2 мкг/л (2 ПДК). Для поддержания исходной концентрации гербицида смену воды в аквариумах проводили 1 раз в 3 дня без отсадки рыб, основываясь на данных литературы о периоде распада глифосата [Giesy et al., 2000]. В период

акклимации и во время эксперимента рыб кормили один раз в сутки личинками хирономид из расчета 4 % от общей массы тела. По истечении 30 дней 12 особей из контрольной группы и 12 особей из опытной были взяты для определения активности гликозидаз в кишечнике.

Для получения ферментативно-активных препаратов рыб обездвигивали, вскрывали брюшную полость, извлекали кишечника и помещали их на ледяную баню (при изучении влияния температуры среды на активность гликозидаз использовали всю тушку). Затем кишечник очищали от жира, освобождали от химуса и промывали охлажденным до 2–4 °С раствором Рингера для холоднокровных животных (110 мМ NaCl, 1,9 мМ KCl, 1,3 мМ CaCl<sub>2</sub>, pH 7,4). Специальным скребком снимали слизистую оболочку с медиальной части кишечника. Для устранения индивидуальной вариабельности использовали суммарные гомогенаты от 6–20 экз. рыб из каждой группы. Гомогенаты готовили из измельченного организма рыб или слизистой оболочки кишечника при помощи стеклянного гомогенизатора, добавляя охлажденный раствор Рингера в соотношении 1 : 9. Растворы субстратов – растворимый крахмал (18 г/л) и мальтозу (50 ммоль/л) – готовили на таком же растворе Рингера. Гомогенаты и растворы субстратов инкубировали при температуре 20 °С, pH 7,4, при непрерывном перемешивании в течение 20–60 мин.

При оценке влияния Раундапа *in vitro* гомогенаты предварительно выдерживали в присутствии гербицида в течение 1 ч при стандартных значениях температуры и pH. Ферментативную активность в каждой точке определяли в пяти повторностях с учетом фона (содержания глюкозы в исходном гомогенате) и выражали в микромолях продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации ферментативно-активного препарата и субстрата в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/г × мин).

Амилолитическую активность, отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал ( $\alpha$ -амилазы КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы КФ 3.2.1.20), оценивали по приросту гексоз методом Нельсона [Nelson, 1944] в модификации Уголева и Иезуитовой [1969]. Активность мальтазы определяли глюкозо-оксидазным методом с помощью набора для клинической биохимии «Фотоглюкоза» (ООО «Импакт», Россия).

Для приготовления растворов токсиканта использовали коммерческий препарат гербицида, имеющий торговое название «Раундап» (произведен и расфасован ЗАО фирма «Август» (Россия) по лицензии фирмы «Монсанто

Таблица 1. Влияние скорости нагрева воды на активность гликозидаз в организме ротана в присутствии Раундапа *in vitro*

Скорость нагрева, °С/ч	Концентрация Раундапа, мкг/л					
	0	0,1	1	10	25	50
Амилолитическая активность, мкмоль/г × мин						
0	8,12±0,12	7,24±0,12**	7,52±0,31	7,96±0,16	8,58±0,15	8,04±0,16
0,02	7,04±0,16	6,24±0,28*	6,48±0,20	6,80±0,36	5,68±0,24**	6,16±0,20*
4,2	6,44±0,12	7,00±0,19*	7,12±0,19*	7,28±0,14**	6,68±0,05	6,92±0,16*
8,5	4,76±0,17	5,12±0,23	5,12±0,16	5,08±0,14	4,88±0,14	5,32±0,08*
27	7,56±0,17	7,80±0,09	7,72±0,05	7,60±0,09	7,36±0,18	8,24±0,16*
42	6,40±0,06	6,36±0,13	6,32±0,15	6,48±0,10	6,52±0,10	7,56±0,20**
Активность мальтазы, мкмоль/г × мин						
0	8,02±0,16	7,60±0,09	7,03±0,07**	7,53±0,10*	6,69±0,10***	8,25±0,31
0,02	11,50±0,34	9,46±0,44*	18,90±0,31***	19,50±1,17**	21,40±0,96***	20,90±0,60***
4,2	21,20±0,33	20,40±0,62	22,60±0,20*	22,10±0,77	18,60±0,87*	17,30±1,04*
8,5	27,30±0,63	26,80±1,48	26,90±0,83	27,40±0,76	22,30±1,04**	23,20±0,82**
27	20,50±0,53	22,70±0,63*	11,70±0,61***	9,64±0,56***	15,60±0,72**	11,60±0,04***
42	11,40±0,13	11,00±0,30	11,80±0,19	9,25±0,76*	12,00±0,05*	11,10±0,50

Примечание. Здесь и в табл. 2:  $M \pm m$  – среднее значение показателя и его ошибка; статистически достоверные различия показателей в строке по сравнению с активностью ферментов при отсутствии Раундапа (ANOVA, Dunnett-тест) \*  $p \leq 0,05$ , \*\* $p \leq 0,005$ , \*\*\* $p \leq 0,0005$ .

Таблица 2. Влияние магнитной бури в период эмбриогенеза на активность гликозидаз в кишечнике сеголеток плотвы в присутствии *in vitro* Раундапа

Фактор	Концентрация Раундапа, мкг/л					
	0	0,1	1	10	25	50
Амилолитическая активность, мкмоль/г × мин						
Контроль	29,3±0,94	26,1±0,65*	25,7±0,72*	26,4±0,17*	-	25,9±0,74*
Магнитная буря	34,7±0,89	22,1±0,80***	22,9±1,25***	25,5±0,98***	-	25,3±1,09***
Активность мальтазы, мкмоль/г × мин						
Контроль	13,4±0,43	18,3±0,56***	17,9±0,43*	19,9±0,44***	20,1±0,2***	22,6±0,43***
Магнитная буря	13,0±0,19	20,9±0,52***	21,0±0,79**	21,5±0,33***	21,3±0,1***	22,0±0,57**

Примечание. Прочерк – данные отсутствуют.

Европа С. А.» (Бельгия)). Средство представляет собой 36%-й водный раствор глифосата, возможные инертные ингредиенты в аннотации не указаны. Выбор концентраций Раундапа был обусловлен установленными значениями ПДК для воды (1 мкг/л) [Перечень..., 1999], а также значениями средних полумлетальных концентраций ( $LC_{50}$ ) Раундапа для рыб и беспозвоночных [Tsui, Chu, 2003; Папченкова и др., 2009]. Концентрации 0,1; 1 и 10 мкг/л соответствуют содержанию глифосата в природных водах; концентрации 25 и 50 мкг/л обнаружены в почве, воде и донных отложениях в районах непосредственного применения гербицида [Struger et al., 2008; Aparicio et al., 2013].

Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами [Коровов, Горбач, 2010]. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок ( $M \pm m$ ). Все исследуемые показатели протестированы на нормальность распределения (критерий

Шапиро-Уилка) и гомогенность (критерий Левена). Достоверность различий показателей у рыб контрольной и экспериментальных групп оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, Dunnett-тест,  $p \leq 0,05$ ).

## Результаты

Данные о чувствительности гликозидаз, гидролизующих крахмал и мальтозу в организме молоди ротана к *in vitro* действию Раундапа при разных скоростях нагрева воды, представлены в таблице 1. При отсутствии нагрева амилолитическая активность снижается на 11 % лишь при минимальной концентрации Раундапа. Медленная скорость нагрева воды 0,02 °С/ч вызывает снижение амилолитической активности на 11–19 % при концентрации Раундапа 0,1; 25 и 50 мкг/л. При более высоких скоростях нагрева в ряде случаев выявлен

стимулирующий эффект Раундапа: амилолитическая активность повышалась на 11–13 % при скорости нагрева 4,2 °С/ч, а при концентрации Раундапа 50 мкг/л – на 9 и 18 % при скоростях нагрева 27 и 42 °С/ч соответственно.

Активность мальтазы при отсутствии нагрева снижается на 12–16 % при концентрации Раундапа 1 и 25 мкг/л, при скоростях нагрева 4,2; 8,5; 42 °С/ч – на 12–19 % при более высоких концентрациях гербицида. Наибольший тормозящий эффект Раундапа на 24–53 % от контроля выявлен при скорости нагрева 27 °С/ч. Медленная скорость нагрева 0,02 °С/ч, как правило, приводит к повышению активности мальтазы в присутствии Раундапа на 64–86 %.

Действие МБ в период эмбриогенеза приводит к усилению чувствительности гликозидаз в кишечнике сеголеток плотвы к действию Раундапа *in vitro* (табл. 2).

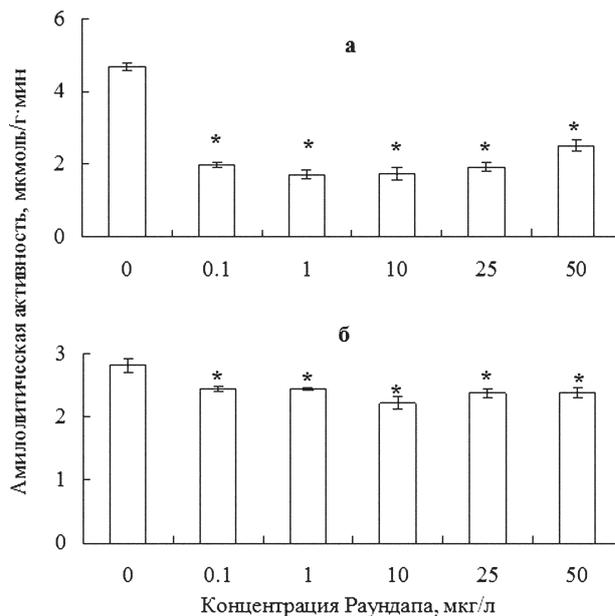
Амилолитическая активность у рыб контрольной группы снижается на 10–12 %, у рыб опытной группы – на 27–36 % во всем диапазоне концентраций. Активность мальтазы, напротив, повышается на 34–69 % у рыб контрольной группы и на 61–69 % у рыб опытной группы. При этом зависимость эффекта от концентрации гербицида отсутствует.

При хроническом 30-суточном действии Раундапа в концентрации 2 мкг/л установлено снижение чувствительности гликозидаз, гидролизующих крахмал, к действию Раундапа *in vitro* (рис.).

Так, торможение амилолитической активности в кишечнике у рыб контрольной группы в присутствии Раундапа *in vitro* в концентрации 0,1–50 мкг/л составило 47–64 %, а у рыб опытной группы лишь 13–21 % от таковой при концентрации Раундапа 0 мкг/л. Зависимость величины эффекта от концентрации гербицида не выявлена.

## Обсуждение

Известно, что температура является одним из основных абиотических факторов среды, определяющих основные параметры жизнедеятельности эктотермных животных. Повышение температуры в результате глобальных климатических изменений, а также природных и антропогенных феноменов может изменять не только физиолого-биохимические показатели рыб, но и реакцию организма на химические агенты [Sappal et al., 2014; Fernandes et al., 2015]. Медленное повышение температуры окружающей среды увеличивает активность пищеварительных гликозидаз рыб во все сезоны, в то время как резкие изменения температуры,



Амилолитическая активность (мкмоль/г·мин) в кишечнике ротана у рыб контрольной (а) и опытной (б) (хроническая 30-суточная экспозиция в растворе Раундапа в концентрации 2 мкг/л) групп в присутствии Раундапа *in vitro*; \* – статистически достоверные различия показателей по сравнению с активностью ферментов при концентрации Раундапа 0 мкг/л

не позволяющие организму адаптироваться, снижают активность ферментов и термоустойчивость рыб [Golovanova et al., 2013].

Повышение температуры воды с медленной скоростью 0,02 °С/ч (как и у рыб контрольной группы, содержащихся без нагрева воды) вызывает снижение амилолитической активности в организме ротана в присутствии Раундапа, тогда как при более высоких скоростях нагрева (особенно при 4,2 °С/ч) Раундап оказывает стимулирующий эффект. Активность мальтазы, напротив, в присутствии Раундапа снижается при всех скоростях нагрева, исключая скорость 0,02 °С/ч, при которой выявлен стимулирующий эффект. Интересно отметить, что наибольшие изменения чувствительности гликозидаз к Раундапу выявлены при скорости нагрева воды 4,2 °С/ч (амилолитическая активность) и 27 °С/ч (мальтаза). Эти различия могут быть связаны с разной термостабильностью α-амилазы, входящей в состав ферментов, гидролизующих крахмал, и мальтазы, а также разным влиянием скорости нагрева воды на свойства существующих изоформ указанных ферментов.

Магнитная буря – это изменения геомагнитного поля, связанные с воздействием возмущенных потоков солнечного ветра на магнитосферу Земли. Амплитуда флуктуаций геомагнитного поля во время магнитной бури редко превышает 1 % от напряженности магнитного

поля Земли, но даже такие слабые воздействия могут вызывать значительные биологические эффекты [Голованова и др., 2013; Krylov et al., 2014; Филиппов и др., 2015]. У сеголеток плотвы, подвергнутых спустя 72 часа после оплодотворения действию МБ (продолжительностью 24 ч, в диапазоне частот 0–5 Гц), выявлен более низкий уровень амилолитической активности и активности мальтазы в кишечнике, однако температурные характеристики гликозидаз (температурный оптимум и энергия активации) не отличались от контроля [Filipov et al., 2014]. В нашей работе установлено, что действие МБ в период 48–72 ч после оплодотворения усиливает тормозящий эффект Раундапа на амилолитическую активность в кишечнике сеголетков плотвы и стимулирующий эффект на активность мальтазы. Такой разнонаправленный эффект связан главным образом с типом фермента, на который оказывал влияние Раундап. Усиление чувствительности гликозидаз к действию Раундапа *in vitro* после действия МБ может быть связано с влиянием МБ в период раннего эмбриогенеза на процессы синтеза панкреатических и мембранных ферментов. Поскольку существует несколько изоформ  $\alpha$ -амилазы, глюкоамилазы и мальтазы, нельзя исключить и молекулярную разнокачественность гликозидаз, функционирующих в кишечнике сеголетков плотвы контрольной и опытных групп.

Хроническое 15-суточное действие Раундапа в сублетальных концентрациях 25,0 и 50,0 мг/л (в пересчете на глифосат) приводит к снижению активности гликозидаз и повышению активности протеиназ в I поколении рачков *Daphnia magna* Straus [Папченкова и др., 2009]. Выявленные изменения, наряду со снижением отношения активности гликозидазы/протеиназы, могут отражать увеличение роли белков в метаболизме у дафний при действии сублетальных концентраций гербицида. Во II и III поколениях происходит двукратное снижение величины наблюдаемых эффектов, свидетельствующее о снижении адаптационного потенциала в последующих поколениях. Ранее было установлено, что пребывание рыб в условиях хронического загрязнения медью повышает устойчивость популяций к действию этого металла [Gale et al., 2003]. В нашей работе впервые показано, что хроническое 30-суточное действие гербицида вызывает снижение чувствительности гликозидаз в кишечнике ротана к *in vitro* действию Раундапа. Вероятно, во время хронической экспозиции у рыб активируются механизмы резистентности к действию гербицида, вследствие чего торможение амилолитической активности в присутствии Раундапа *in vitro* снижается.

## Заключение

Чувствительность гликозидаз молоди рыб к *in vitro* действию гербицида Раундап может меняться при влиянии изученных экологических факторов. Изменение температуры окружающей среды меняет чувствительность гликозидаз к действию гербицида, при этом сила и направленность эффектов зависят как от скорости нагрева воды, так и от структуры фермента и субстрата (типа гидролизуемых связей). Действие МБ (в диапазоне частот 0–5 Гц) в период раннего эмбриогенеза приводит к усилению чувствительности гликозидаз в кишечнике сеголетков плотвы к действию Раундапа *in vitro*. Однако хроническое 30-суточное действие Раундапа в концентрации 2 мкг/л (2 ПДК) снижает чувствительность гликозидаз, гидролизующих крахмал в кишечнике ротана, к *in vitro* действию Раундапа в широком диапазоне концентраций. Таким образом, различные факторы химической и физической природы могут изменять не только активность пищеварительных гликозидаз рыб, но и их чувствительность к действию гербицида Раундап.

Авторы искренне признательны сотрудникам ИБВВ РАН д. б. н. В. К. Голованову и к. б. н. В. В. Крылову за помощь в постановке экспериментов *in vivo*.

## Литература

- Аминов А. И., Голованова И. Л., Филиппов А. А. Влияние гербицида Раундап на активность гликозидаз в организме беспозвоночных животных и молоди рыб // Биология внутр. вод. 2013. № 4. С. 82–88. doi: 10.1134/S1995082913040032
- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
- Голованова И. Л., Филиппов А. А., Крылов В. В. и др. Действие магнитного поля и меди на активность гидролитических ферментов у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 2. С. 227–232. doi: 10.1134/S0032945213020045
- Жиденко А. А., Бибчук Е. В. Изменения биохимических показателей в печени карпа в условиях действия Раундапа // Совр. проблемы теорет. и практ. ихтиологии: тез. II Межд. науч.-практ. конф. 16–19 сент. 2009. Севастополь, 2009. С. 50–52.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: метод. пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 84 с.
- Крылов В. В., Зотов О. Д., Клайн Б. И. Устройство для генерации магнитных полей и компенсации локального низкочастотного магнитного поля: Патент на полезную модель. RUS 108 640 от 13.05.2011.

Кузьмина В. В. Вклад индуцированного аутолиза в процессы пищеварения вторичных консументов на примере гидробионтов // Докл. РАН. 2000. Т. 339, № 1. С. 172–174.

Палченкова Г. А., Голованова И. Л., Ушакова Н. В. Репродуктивные показатели, размеры и активность гидролаз у *Daphnia magna* в ряду поколений при действии гербицида Раундап // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 105–110. doi: 10.1134/S1995082909030158

Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно безопасные уровни воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. Приказ от 28 апреля 1999 года № 96.

Тарлева А. Ф., Шептицкий В. А., Кузьмина В. В. Влияние гербицида Раундап на активность пептидаз химуса и слизистой оболочки кишечника у рыб разных видов // Геоэкологические и биоэкологические проблемы северного Причерноморья: материалы V Межд. науч.-практ. конф. 14 ноября 2014 года. Тирасполь, 2014. С. 254–255.

Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека. Л.: Наука, 1969. С. 192–196.

Филиппов А. А., Крылов В. В., Голованова И. Л. Влияние флуктуаций локального магнитного поля во время эмбриогенеза на чувствительность пищеварительных гликозидаз сеголеток плотвы к *in vitro* действию меди, цинка и гербицида Раундап // Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство. 2015. № 3. С. 119–125.

Aparicio V. C., De Geronimo E., Marino D. et al. Environmental fate of glyphosate and aminomethylphosphonic acid in surface waters and soil of agricultural basins // Chemosphere. 2013. Vol. 93. P. 1866–1873. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.06.041

Becker C. D., Genoway R. G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Env. Biol. Fish. 1979. Vol. 4, no. 3. P. 245–256.

Cattaneo R., Clasen B., Loro V. L. et al. Toxicological responses of *Cyprinus carpio* exposed to a commercial formulation containing glyphosate // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2011. Vol. 87, no. 6. P. 597–602. doi: 10.1007/s00128-011-0396-7

Fernandes J., Pal A. K., Kumar P., Chandrachoodan P. P., Akhtar M. S. Combined Effect of Heat Shock and Chlorine Fails to Elicit Acquired Thermal Tolerance in *Labeo rohita* Spawns // Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci. 2015. doi: 10.1007/s40011-014-0478-5

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Effect of magnetic storms on the temperature characteristics of digestive glycosidase in roach fingerlings // Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство. 2014. № 2. С. 101–105.

Gale S. A., Smith S. V., Lim R. P. et al. Insights into the mechanisms of copper tolerance of a population of black-banded rainbowfish (*Melanotaenia nigra*) (Richardson) exposed to mine leachate, using <sup>64/67</sup>Cu

// Aquat. Toxicol. 2003. Vol. 62, no. 2. P. 135–153. doi: 10.1016/S0166-445X(02) 00081-4

Gasiner C., Dumont C., Benachour N. et al. Glyphosate-based herbicides are toxic and endocrine disruptors in human cell lines // Toxicology. 2009. Vol. 262. P. 184–191. doi: 10.1016/j.tox.2009.06.006

Giesy J. P., Dobson S., Solomon K. R. Ecotoxicological risk assessment for Roundup herbicide // Rev. Environ. Contam. Toxicol. 2000. Vol. 167. P. 35–120.

Gluszczak L., Miron D. S., Moraes B. S. et al. Acute effects of glyphosate herbicide on metabolic and enzymatic parameters of silver catfish (*Rhamdia quelen*) // Comp. Biochem. Physiol. 2007. Part. C, vol. 146. P. 519–524. doi: 10.1016/j.cbpc.2007.06.004

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish // Fish Physiol. Biochem. 2013. Vol. 39, no. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9

Karpouzias D. G., Singh B. K. Microbial degradation of organophosphorus xenobiotics: metabolic pathways and molecular basis // Advances in microbial physiology. Elsevier Ltd. 2006. Vol. 51. P. 119–185. doi: 10.1016/S0065-2911(06) 51003-3

Krylov V. V., Zotov O. D., Klain B. I. et al. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // J. Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36. doi: 10.1016/j.jastp.2014.01.020

Nelson N. J. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose // J. Biol. Chem. 1944. Vol. 153. P. 375–381.

Nwani C. D., Nagpure N. S., Kumar R. et al. Lethal concentration and toxicity stress of Carbosulfan, Glyphosate and Atrazine to freshwater air breathing fish *Channa punctatus* (Bloch) // Int Aquat Res. 2010. Vol. 2. P. 105–111.

Peruzzo P. J., Porta A. A., Ronco A. E. Levels of glyphosate in surface waters, sediments and soil associated with direct sowing soybean cultivation in north pampasic region of Argentina // Environmental Pollution. 2008. Vol. 156, no. 1. P. 61–66. doi: 10.1016/j.envpol.2008.01.015

Rossi C. R., da Silva M. D., Piancini L. D. S. et al. Sublethal effects of waterborne herbicides in tropical freshwater fish // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2011. Vol. 87. P. 603–607. doi: 10.1007/s00128-011-0397-6

Sandrini J. Z., Rola R. C., Lopes F. M. et al. Effects of glyphosate on cholinesterase activity of the mussel *Perna perna* and the fish *Danio rerio* and *Jenynsia multidentata*: In vitro studies // Aquatic Toxicology. 2013. Vol. 130–131. P. 171–173. doi: 10.1016/j.aquatox.2013.01.006

Sappal R., Mac Donald N., Fast M. et al. Interactions of copper and thermal stress on mitochondrial bioenergetics in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Aquatic Toxicology. 2014. Vol. 157. P. 10–20. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.09.007

Struger J., Thompson D., Staznik B. et al. Occurrence of Glyphosate in Surface Waters of Southern Ontario // Bull Environ Contam Toxicol. 2008. Vol. 80. P. 378–384. doi: 10.1007/s00128-008-9373-1

Tsui M. T. K., Chu L. M. Aquatic toxicity of glyphosate-based formulations: comparison between different organisms and the effects of environmental factors // *Chemosphere*. 2003. Vol. 52, no. 7. P. 1189–1197. doi: 10.1016/S0045-6535(03)00306-0

Tsui M. T. K., Chu L. M. Environmental fate and non-target impact of glyphosate-based herbicide (Roundup) in a subtropical wetland // *Chemosphere*. 2008. Vol. 71. P. 439–446. doi:10.1016/j.chemosphere.2007.10.059

Vera M. S., Fiori E. D., Lagomarsino L. et al. Direct and indirect effects of the glyphosate formulation Glifosato Atanor on freshwater microbial communities // *Ecotoxicology*. 2012. Vol. 21, no. 7. P. 1805–1816. doi: 10.1007/s10646-012-0915-2

Поступила в редакцию 30.09.2016

## References

Aminov A. I., Golovanova I. L., Filippov A. A. Vliyanie gerbicide Raundap na aktivnost' glikozidaz v organizme bespozvonochnykh zhivotnykh i molodi ryb [Impact of Roundup herbicide on glycosidase activity in the invertebrates and young fishes]. *Biologiya vnutr. vod [Inland Water Biology]*. 2013. No. 4. P. 82–88. doi: 10.1134/S1995082913040032

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Vliyaniye fluktuatsii lokal'nogo magnitnogo polya vo vremya embriogeneza na chuvstvitel'nost' pishchevaritel'nykh glikozidaz segoletok plotvy k *in vitro* deistviyu medi, tsinka i gerbitsida Raundap [Impact of the fluctuations of local magnetic field during embryogenesis on digestive glycosidase sensitivity of underyearling roach to *in vitro* activity of copper, zinc and Roundup herbicide]. *Vestnik AGTU. Seriya Rybnoe khozyaistvo [Vestnik of Astrakhan St. Technical Un. Series Fishing Industry]*. 2015. No. 3. P. 119–125.

Golovanov V. K. Temperaturnye kriterii zhiznedeyatel'nosti presnovodnykh ryb [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish]. Moscow: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.

Golovanova I. L., Filippov A. A., Krylov V. V. i dr. Deistvie magnitnogo polya i medi na aktivnost' gidroliticheskikh fermentov u segoletok plotvy *Rutilus rutilus* [Magnetic field and copper activity on hydrolytic enzymes of *Rutilus rutilus* underyearling roach]. *Vopr. ikhtiologii [Journal of Ichthyology]*. 2013. Vol. 53, no. 2. P. 227–232. doi: 10.1134/S0032945213020045

Geoekologicheskie i bioekologicheskie problemy severnogo Prichernomor'ya. Materialy V Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii 14 noyabrya 2014 goda [Geological and bioecological problems of the northern part of the Black Sea Region. Proceed. of the V Int. Res. and Practical Conf., November 14, 2014]. Tiraspol', 2014. P. 254–255.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh: metod. posobie [Computer processing of biological data: handbook]. Petrozavodsk: PetrGU, 2010. 84 p.

Krylov V. V., Zotov O. D., Klain B. I. Ustroystvo dlya generatsii magnitnykh polei i kompensatsii lokal'nogo nizkochastotnogo magnitnogo polya [Device for magnetic fields generation and local low-frequency magnetic field compensation]: Patent na poleznuyu model' [Utility patent]. RUS 108640 ot 13.05.2011.

Kuz'mina V. V. Vklad indutsirovannogo autoliza v protsessy pishchevareniya vtorichnykh konsumentov na primere gidrobiontov [Contribution of induced autolysis to digestive processes of secondary consumers

(hydrobionts as example)]. *Dokl. RAN [Dokl. RAS]*. 2000. Vol. 339, no. 1. P. 172–174.

Papchenkova G. A., Golovanova I. L., Ushakova N. V. Reprodukativnye pokazateli, razmery i aktivnost' gidrolaz u *Daphnia magna* v ryadu pokolenii pri deistvii gerbitsida Raundap [Reproduction parameters, sizes, and activity of hydrolases in *Daphnia magna* successive generations treated with Roundup herbicide]. *Biologiya vnutr. vod [Inland Water Biology]*. 2009. No. 3. P. 105–110. doi: 10.1134/S1995082909030158

Perechen' rybokhozyaistvennykh normativov: predel'no dopustimye kontsentratsii (PDK) i orientirovchno bezopasnye urovni vozdeistviya (OBUV) vrednykh veshchestv dlya vody vodnykh ob'ektov, imeyushchikh rybokhozyaistvennoe znachenie [A list of fishery standards: maximum permissible concentrations and reference safe levels of impact of harmful substances on water bodies of commercial fishing importance]. Priказ ot 28 aprelya 1999 goda No. 96 [Order # 96 dated 28.04.1999].

Tarleva A. F., Sheptitskii V. A., Kuz'mina V. V. Vliyaniye gerbitsida Raundap na aktivnost' peptidaz khimusa i slizistoi obolochki kishechnika u ryb raznykh vidov [Effect of Roundup herbicide on peptidase activity of chyme and intestinal mucosa in different fish species]. Geoekologicheskie i bioekologicheskie problemy severnogo Prichernomor'ya: materialy V Mezhd. nauch.-prakt. konf. 14 noyabrya 2014 goda [Geoecological and Bioecological Problems of the Northern Part of the Black Sea Region: Proceed. of the Int. Conf., November 14, 2014]. Tiraspol', 2014. P. 254–255.

Ugolev A. M., Iezuitova N. N. Opredeleniye aktivnosti invertazy i drugikh disakharidaz [Determination of invertase and other disaccharidases activity]. Issledovanie pishchevaritel'nogo apparata u cheloveka [Study of Digestive Tract of Humans]. Leningrad: Nauka, 1969. P. 192–196.

Zhidenko A. A., Bibchuk E. V. Izmeneniya biokhimicheskikh pokazatelei v pecheni karpa v usloviyakh deistviya Raundapa [Changes of biochemical indicators in carp livers treated with Roundup]. Sovr. problemy teoret. i prakt. ikhtiologii: tez. II Mezhd. nauch.-prakt. konf. 16–19 sent. 2009 [Modern Problems of Theoretical and Practical Ichthyology: Abs. of II Int. Res. and Practical Conf., September 16–19, 2009]. Sevastopol', 2009. P. 50–52.

Aparicio V. C., De Geronimo E., Marino D. et al. Environmental fate of glyphosate and aminomethylphosphonic acid in surface waters and soil of agricultural basins. *Chemosphere*. 2013. Vol. 93. P. 1866–1873. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.06.041

Becker C. D., Genoway R. G. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. *Env. Biol. Fish.* 1979. Vol. 4, no. 3. P. 245–256.

Cattaneo R., Clasen B., Loro V. L. et al. Toxicological responses of *Cyprinus carpio* exposed to a commercial formulation containing glyphosate. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2011. Vol. 87, no. 6. P. 597–602. doi: 10.1007/s00128-011-0396-7

Fernandes J., Pal A. K., Kumar P., Chandrachoodan P. P., Akhtar M. S. Combined Effect of Heat Shock and Chlorine Fails to Elicit Acquired Thermal Tolerance in *Labeo rohita* Spawns. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci.* 2015. doi: 10.1007/s40011-014-0478-5

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Effect of magnetic storms on the temperature characteristics of digestive glycosidase in roach fingerlings. *Vestnik AGTU. Seriya Rybnoe khozyaistvo [Vestnik of Astrakhan St. Technical Un. Series Fishing Industry]*. 2014. No. 2. P. 101–105.

Gale S. A., Smith S. V., Lim R. P. et al. Insights into the mechanisms of copper tolerance of a population of black-banded rainbowfish (*Melanotaenia nigrans*) (Richardson) exposed to mine leachate, using <sup>64/67</sup>Cu. *Aquat. Toxicol.* 2003. Vol. 62, no. 2. P. 135–153. doi: 10.1016/S0166-445X(02)00081-4

Gasiner C., Dumont C., Benachour N. et al. Glyphosate-based herbicides are toxic and endocrine disruptors in human cell lines. *Toxicology*. 2009. Vol. 262. P. 184–191. doi: 10.1016/j.tox.2009.06.006

Giesy J. P., Dobson S., Solomon K. R. Ecotoxicological risk assessment for Roundup herbicide. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 2000. Vol. 167. P. 35–120.

Gluszcak L., Miron D. S., Moraes B. S. et al. Acute effects of glyphosate herbicide on metabolic and enzymatic parameters of silver catfish (*Rhamdia quelen*). *Comp. Biochem. Physiol.* 2007. Part. C, vol. 146. P. 519–524. doi: 10.1016/j.cbpc.2007.06.004

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish. *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, no. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9

Karpouzias D. G., Singh B. K. Microbial degradation of organophosphorus xenobiotics: metabolic pathways and molecular basis. *Advances in microbial physiology. Elsevier Ltd.* 2006. Vol. 51. P. 119–185. doi: 10.1016/S0065-2911(06)51003-3

Krylov V. V., Zotov O. D., Klain B. I. et al. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic

storm and its constituents on plants and animals. *J. Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36. doi: 10.1016/j.jastp.2014.01.020

Nelson N. J. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 1944. Vol. 153. P. 375–381.

Nwani C. D., Nagpure N. S., Kumar R. et al. Lethal concentration and toxicity stress of Carbosulfan, Glyphosate and Atrazine to freshwater air breathing fish *Channa punctatus* (Bloch). *Int Aquat Res.* 2010. Vol. 2. P. 105–111.

Peruzzo P. J., Porta A. A., Ronco A. E. Levels of glyphosate in surface waters, sediments and soil associated with direct sowing soybean cultivation in north pampasic region of Argentina. *Environmental Pollution*. 2008. Vol. 156, no. 1. P. 61–66. doi: 10.1016/j.envpol.2008.01.015

Rossi C. R., da Silva M. D., Piancini L. D. S. et al. Sublethal effects of waterborne herbicides in tropical freshwater fish. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2011. Vol. 87. P. 603–607. doi: 10.1007/s00128-011-0397-6

Sandrini J. Z., Rola R. C., Lopes F. M. et al. Effects of glyphosate on cholinesterase activity of the mussel *Perna perna* and the fish *Danio rerio* and *Jenynsia multidentata*: In vitro studies. *Aquatic Toxicology*. 2013. Vol. 130–131. P. 171–173. doi: 10.1016/j.aquatox.2013.01.006

Sappal R., Mac Donald N., Fast M. et al. Interactions of copper and thermal stress on mitochondrial bioenergetics in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Toxicology*. 2014. Vol. 157. P. 10–20. doi: 10.1016/j.aquatox.2014.09.007

Struger J., Thompson D., Staznik B. et al. Occurrence of Glyphosate in Surface Waters of Southern Ontario. *Bull Environ Contam Toxicol.* 2008. Vol. 80. P. 378–384. doi: 10.1007/s00128-008-9373-1

Tsui M. T. K., Chu L. M. Aquatic toxicity of glyphosate-based formulations: comparison between different organisms and the effects of environmental factors. *Chemosphere*. 2003. Vol. 52, no. 7. P. 1189–1197. doi: 10.1016/S0045-6535(03)00306-0

Tsui M. T. K., Chu L. M. Environmental fate and non-target impact of glyphosate-based herbicide (Roundup) in a subtropical wetland. *Chemosphere*. 2008. Vol. 71. P. 439–446. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.10.059

Vera M. S., Fiori E. D., Lagomarsino L. et al. Direct and indirect effects of the glyphosate formulation Gli-fosato Atanor on freshwater microbial communities. *Ecotoxicology*. 2012. Vol. 21, no. 7. P. 1805–1816. doi: 10.1007/s10646-012-0915-2

Received September 30, 2016

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Голованова Ирина Леонидовна**

главный научный сотрудник  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: golovanova5353@mail.ru  
тел.: (485) 4724484

### **Аминов Александр Иванович**

аспирант  
Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: alexsis89@rambler.ru  
тел.: 89806587723

## **CONTRIBUTORS:**

### **Golovanova, Irina**

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
Borok, Yaroslavl Region, Russia, 152742  
e-mail: golovanova5353@mail.ru  
tel.: (485) 4724484

### **Aminov, Aleksandr**

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
Borok, Yaroslavl Region, Russia, 152742  
e-mail: alexsis89@rambler.ru  
tel.: +79806587723

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 004.42

### **ПРОГРАММНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ИНФОРМАЦИОННО-РАСЧЕТНОЙ СИСТЕМЫ ПО ОЦЕНКЕ ТЕКУЩЕГО И ПЕРСПЕКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ РЕСУРСОВ**

**О. Н. Урбанова, Д. А. Семанов, А. Т. Горшкова**

*Институт проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан*

В рамках проведения фундаментальных и прикладных научных исследований характера и условий формирования поверхностного стока территории Республики Татарстан лаборатория гидрологии Института экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан осуществляет контроль состояния 5206 малых рек с постоянным течением, 8000 водораздельных озер, 600 прудов. Сведения об инвентаризационных проверках, идентификации водоемов, фиксации изменений морфометрических параметров, выявлении смены условий и характера формирования стока, а также об изменениях режима водопользования и качества вод заносятся в базу данных Автоматизированной системы оценки водных ресурсов (БД АСОВР), которая позволяет осуществлять ввод, поиск, сравнение, систематизацию, архивацию данных. В целях оперирования данными в зависимости от поставленных задач разрабатываются программные продукты обработки информационных блоков, объединяющих заданные директории. Для математической обработки информации разработано прикладное программное обеспечение, основанное на стандартных методах математических и гидрологических расчетов. В статье представлены содержание и возможности прикладного программного обеспечения БД АСОВР.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** АСОВР; локальные базы данных; паводкоопасность; прогнозирование; специализированные программы.

### **O. N. Urbanova, D. A. Semanov, A. T. Gorshkova. COMPUTING AND INFORMATION SYSTEMS SOFTWARE FOR THE ASSESSMENT OF CURRENT AND PROSPECTIVE CONDITION OF WATER RESOURCES**

The Laboratory of Hydrology at the Institute of the Environment and Subsoil Resources of the Tatarstan Academy of Sciences has monitored 5206 small rivers with permanent flow, 8000 watershed lakes and 600 ponds within the framework of basic and applied research of surface runoff nature and formation conditions in the territory of the Republic of Tatarstan. The following information is entered into the database of the Automated System for Water Resources Assessment (DB ASWRA): inventory verifications of water

objects existence and identification, changes in morphometric parameters, changes in runoff formation conditions and characteristics, data on water management regimes and water quality. The system enables input, retrieval, comparison, systematization and archiving of a large body of data on the republic's water bodies. To operate data in a task-specific manner, software products are developed to process information units incorporating the given directories. An application based on standard methods of mathematical and hydrological calculations and regional hydrological and water management practices has been developed for mathematical processing of the information. The paper presents the contents and capacities of the DB ASWRA software.

**Key words:** ASWRA; local databases; flood hazard, forecasting; specialized programs.

## **Введение**

За семидесятилетний период развития региональной практической гидрологии сотрудники лаборатории гидрологии внесли свой вклад в решение различных водохозяйственных задач не только Республики Татарстан, но и в целом Среднего Поволжья. В результате многолетних исследований накоплен огромный объем информации, характеризующийся полноценным каталогом региональных водоемов и водотоков, а также процессов формирования запасов поверхностных вод с учетом воздействия природных и антропогенных факторов. Разработка базы данных Автоматизированной системы оценки водных ресурсов (БД АСОВР) определялась созданием технологических линий взаимосвязи данных наблюдений, результатами измерений и проведения статистической обработки цифровых матриц. Таким образом, БД АСОВР представляет собой информационно-расчетную систему, позволяющую обновлять и увеличивать информационные блоки, проводить оперативный поиск и сравнительный анализ состояния водных объектов, а также изменений функциональности их экосистем и тренда пространственных преобразований в бассейнах [Архипов и др., 1995].

Для математической обработки данных, хранящихся в БД АСОВР, разработано программное обеспечение, представляющее собой единую инструментальную среду пользователя (система анализа данных), в которой можно выделить несколько типов программ, имеющих различное функциональное назначение. Одни программы обеспечивают ведение информационной базы и являются системами развитых программных средств, другие связаны со специализированными пакетами обработки данных. Последние являются прикладными программами, позволяющими проводить расчеты стандартными математическими методами, в том числе методами статистического анализа.

Первоначально программный продукт БД АСОВР, разрабатывавшийся в лаборатории

гидрологии с 1993 г., формировался на основе сервисного пакета управления базами данных СУБД PARADOX 3.5. БД АСОВР функционировала на ЭВМ IBM PC AT-286, в операционной системе MS DOS или PC DOS в оболочке Norton Commander. Несовместимость кодировок кириллических шрифтов в MS DOS и MS Windows, операционной системы, используемой в современных компьютерах, вызвало необходимость переноса данных в Windows-совместимый формат. В качестве формата хранения информации решено было использовать программное средство MS Excel из состава пакета MS Office, как наиболее распространенное и позволяющее производить легкий перенос содержимого таблиц, в том числе и в полноценные СУБД (MS Access, Pstgres SQL, MS SQL, Oracle, MySQL и др.). В настоящее время в целях обеспечения доступности информационных блоков и ведения расчетов БД АСОВР формируется в формате MS Excel и MS Access. Для преобразования потребовалась разработка специальной программы «Перенос данных из PDOX 3.5. в MS Excel» [Архипов и др., 1995].

Программа позволяет работать как с отдельными таблицами, выбирая при этом необходимые колонки-поля, так и с набором таблиц, автоматически переводя таблицы в листы книги Excel (рис. 1).

В настоящий период специалистам лаборатории гидрологии приходится решать задачи, связанные с обновлением и добавлением в БД АСОВР современных характеристик, а следовательно, и с усовершенствованием прикладного программного обеспечения в целях получения более надежных обеспеченных значений, используемых для оценки текущего и перспективного состояния водных ресурсов.

## **Материалы и методы**

Система специальным образом организованных баз данных, программных, технических, языковых, организационно-методических средств, предназначенных для обеспечения централизованного накопления и коллективного

река	пост	код п.	куда впадает	прим.
Актай	Караваяево	77201	Волга (ниж.)	
Акташка	Акташ		Кама	закрыт
Акташка	Верх.Акташ		Кама	закрыт
Александров Ключ	Микулино		Кама	закрыт
Анзирка	Яковлево	76646	Вятка	
Бавлы	Бавлы	76658	Кама	
Балла	пос.Труд		Кама	закрыт
Бездна	Антоновка	77202	Волга (ниж.)	
Бездна	Никольское		Волга (ниж.)	?
Бездна	Сальный		Сура	?
Берсут	Урманчеево	77193	Кама	
Бетька	Янчиково	77195	Кама	
Бирля	Вишенки	77222	Волга (ниж.)	
Болгар	Новокаширово		Кама	закрыт
Больш.Черемшан	Новочеремшанск	77212	Волга (ниж.)	
Больш.Черемшан	Салдакаево		Волга (ниж.)	закрыт
Бугульм.Зай	Дмитриевка		Кама	закрыт
Бугульм.Зай	Карабаш		Кама	закрыт
Бугульм.Зай	Сокольский		Кама	закрыт
Бугульм.Зай	Толстовка		Кама	закрыт
Бугульма	Бугульма		Кама	закрыт
Була	Чатбаш	77157	Волга (верх.)	
Вязовка	Сугушлы		Кама	закрыт

Рис. 1. Программа переноса данных из PDOX3.5 в MS Excel

многоцелевого использования, представляет собой общий банк данных, базовое основание которого составляют локальные базы данных [Общепромышленные..., 1982]. В БД АСОВР локальные информационные базы содержат различные гидрологические, гидрохимические, морфометрические характеристики в виде отдельных многочисленных таблиц. Эти характеристики можно разделить на два вида – одни непосредственно заносятся в компьютер, другие получаются в результате обработки исходной информации, расчетов и обобщений. Базы данных и программные средства, позволяющие преобразовать сухой язык цифр в оценку состояния бассейнов малых рек и их водных ресурсов, и являются основными объектами исследования.

Прикладные программы обработки и анализа данных БД АСОВР для целей оценки текущего и перспективного состояния водных ресурсов основаны на специально разработанном методическом обеспечении, включающем методы проведения натурных обследований и камеральной обработки полученного материала. Методическое обеспечение включает целый ряд возможностей отбора, расчета и анализа необходимых показателей. Все расчетные характеристики получены с помощью методов математической статистики, используемых для выявления и анализа закономерностей, содержащихся в рядах гидрологических наблюдений. Пространственная интерпретация исходного материала осуществляется картографическими методами, с помощью которых легко выявить

и наглядно представить закономерности, которые зачастую трудно улавливаются в статистических таблицах. Для оценки состояния водных объектов и формирования их ресурсов применяются и методы описательного характера.

## Результаты и обсуждения

Программное обеспечение БД АСОВР, состоящее из нескольких программных комплексов, как уже упоминалось выше, условно можно разделить на программы первичной обработки гидрологических данных и специализированные. Программы первичной обработки включают в себя пакеты программ анализа гидрологических рядов на однородность, их удлинения и восстановления, определения обеспеченных значений гидрологических характеристик. Специализированные программы позволяют рассчитывать водохозяйственные балансы (ВХБ) бассейнов рек, устанавливать предельно допустимые сбросы (ПДС) в водные объекты, прогнозировать паводкоопасные ситуации на водосборах прудов, рассчитывать биогенные выносы с водосборов, картографировать гидрологические ситуации в бассейнах.

Первичная обработка гидрологических рядов начинается с программы «Анализ однородности гидрологических рядов», основанной на наиболее простом и эффективном при работе с недлинными рядами ранговом критерии Вилкоксона. Выбор критерия объясняется тем, что он относится к непараметрическим, то есть не связан

с предположениями о законе распределения элементов временного ряда и дает хорошие результаты, если каждая из сравниваемых выборок имеет объем не менее 10 элементов. Программа позволяет проводить анализ ряда на однородность его элементов, выявляя годы, подозрительные на нарушение однородности, и вычисляя предельный уровень значимости каждого из членов ряда.

Программа «Удлинение гидрологических рядов» позволяет погодично восстановить исходный ряд с помощью уравнения линейной регрессии, полученного за общий период наблюдений с одним или несколькими рядами-аналогами, имеющими более длинный период наблюдений. Чем теснее корреляционная связь между исходным рядом и рядами-аналогами, тем меньше отличаются восстановленные значения от реальных и тем точнее моделируется динамика их изменения внутри ряда и, следовательно, статистические характеристики и закон распределения членов ряда. Для удлинения (восстановления) ряда использованы алгоритмы, рекомендуемые в специальной гидрологической литературе [Пособие..., 1984].

Для определения обеспеченных гидрологических характеристик было разработано несколько версий программ. Первый комплекс «Кривые обеспеченности» предназначался для автоматизированной обработки данных многолетних гидрологических наблюдений на конкретном речном посту на определенный период года, для чего первоначально выбирали нужные формулы, сверяли, дополняли или исправляли выбранный гидрологический ряд. Конечной целью было построение теоретической кривой обеспеченности на основе использования некоторых типовых функций распределения, соответствующих очертаниям эмпирических кривых обеспеченности и трех первых моментов эмпирического распределения. Теоретические кривые получали варьированием  $C_v$  и  $C_s$  их околэмпирических значений и затем выбирали кривую с наименьшим отклонением от эмпирической. Условие применимости биномиального распределения ( $C_s \geq 2C_v$ ) выполняли автоматически. Графики эмпирической и теоретической кривых просматривали на экране и выводили в растровый формат, как в обычном масштабе, так и на клетчатке вероятности, широко практикуемой в гидрологии.

Вторая версия программы «Кривые обеспеченности», необходимость разработки которой возникла в результате перевода БД АСОВР в формат MS Excel, реализована в прикладной программе «Расчет водохозяйственного баланса» в части «VodoBal.exe» при расчетах ВХБ рек Республики Татарстан. Кривые обеспеченности для пунктов наблюдений на реках строили

с помощью расчета функции гамма-распределения ( $G_{\lambda, \beta}$ ) с минимальным квадратом отклонения от исходных данных по формуле (1).

$$G_{\lambda, \beta}(x) = \frac{1}{\beta^\lambda \Gamma(\lambda)} \int_0^x t^{\lambda-1} e^{-\frac{t}{\beta}} dt. \quad (1)$$

Параметры G-распределения  $\lambda$  и  $\beta$  подбирались так, чтобы сумма квадратов разности между эмпирическим значением обеспеченности и рассчитанной вероятностью была минимальна. Для поиска использовалась вариация симплекс-метода с переменным шагом и формой, обеспечивающая быстрый поиск минимума, в том числе и при наличии у искомой функции минимума «овражного» типа. Для вывода значений 50%, 75% и 90% обеспеченности рассчитывали  $x$  при  $G_{\lambda, \beta}(x) = 50, 75$  и  $90$  с использованием численного метода деления отрезка пополам с ограничением точности до 0,01.

Обработка гидрологической информации показала, что обеспеченные значения стока остаются в пределах точности расчетов и составляют  $\pm 5-10\%$  отклонения от среднемноголетнего значения [СНиП..., 1985]. Однако в СНиП не указаны способы оценки погрешности, а использование подходов с тремя разными типами распределений не позволяет адекватно экстраполировать сами значения обеспеченностей до 1 и свыше 99 %.

С помощью Microsoft Excel проводится и современная компьютерная обработка материалов, полученных в результате специализированных полевых обследований, – расчеты расходов воды по длине реки в устье каждого притока по единичным измеренным расходам. При этом строят графики зависимости измеренных расходов воды от суммы длин гидрографической сети в конкретном створе. Данная зависимость основана на предположении, что приток воды на единицу длины реки в однородном гидрологическом районе постоянен и величина расхода в замыкающем створе определяется общей длиной речной сети, являющейся продуктом природных условий района. Зависимость описывается формулой линейного вида (2).

$$Y = aX + b, \quad (2)$$

где  $Y$  – расход воды в створе,  $X$  – сумма длин речной сети в створе,  $a$  и  $b$  – коэффициенты, отражающие тесноту зависимости мгновенных расходов от разнообразных условий, обеспечивающих величину измеренного расхода [Урбанова, 2009]. Рассчитанные значения расходов воды по длине реки дополняют вычисленными обеспеченными величинами (50, 75 и 95 %), полученными на основании переходных коэффициентов к обеспеченным расходам воды на

Водохозяйственный баланс реки (участка) по состоянию на 01.01.04 г., млн. куб. м			
<b>р. Шешма</b>			
Код реки КАС ВОЛГА 1800 0121			
Расстояние от устья (в км) до входного створа	259	Исток	
Расстояние от устья (в км) до замыкающего створа	212	р. Лесная Шешма	
Статья баланса	Год в целом		
	обеспеченность, %		
	50	75	95
<b>1. ПРИХОДНАЯ ЧАСТЬ</b>			
1.1. Расчетное поступление воды с вышерасположенных участков реки	0	0	0
1.2. Естественный речной сток (восстановленный), формирующийся на участке	161,565	113,44	82,667
1.3. Поступление воды из других бассейнов (участков)	0	0	0
1.4. Сброс сточных вод в природные поверхностные источники на участке	0,015	0,015	0,015
1.5. Сработка водохранилищ	0	0	0
1.6. Сработка прудов	0,667	0,667	0,667
<b>ИТОГО</b>	<b>162,247</b>	<b>114,125</b>	<b>83,349</b>
<b>2. РАСХОДНАЯ ЧАСТЬ</b>			
2.1. Уменьшение речного стока вследствие забора воды из подземных источников	0,219	0,219	0,219
2.2. Забор воды из поверхностных источников	0,360	0,360	0,360
2.2.1. в т. ч. на орошение	0	0	0
2.3. Наполнение водохранилищ	0	0	0
2.4. Наполнение прудов	0,667	0,667	0,667
2.5. Суммарное дополнительное испарение с поверхности водохранилищ	0	0	0
2.6. Суммарное дополнительное испарение с поверхности прудов	0	0	0
2.7. Необходимый попуск (рыбохозяйств., санитарный и т.д.)	82,667	82,667	66,134
2.8. Потеря воды по длине реки			
<b>ИТОГО</b>	<b>83,912</b>	<b>83,912</b>	<b>67,379</b>
<b>3. БАЛАНС</b>			
3.1. Избыток воды (+)	78,335	30,212	15,970
Недостаток воды (-)			
4. Расчетное поступление воды на нижерасположенный участок	161,565	113,443	82,667
5. Забор воды из подземных источников	0,656	0,656	0,656
6. Степень использования поверхностного стока, %	52	74	81

Рис. 2. Пример расчета ВХБ р. Шешма

постах Росгидромета, определяемым с помощью программы «Кривые обеспеченности».

Программное обеспечение, позволяющее в настоящее время решать водохозяйственные задачи, состоит из следующих программ: расчет водохозяйственного баланса; расчет предельно допустимых сбросов предприятий в водные объекты; прогноз и управление наполнением прудов в период весеннего половодья; расчет выноса биогенных элементов с сельскохозяйственных угодий.

Назначение пакета «Расчет водохозяйственного баланса» – выявление дефицита или избытка воды в установленных створах расположения водохозяйственных объектов и устья притоков. В середине 90-х годов прошлого столетия сезонный ВХБ был рассчитан практически для всех водохозяйственных объектов территории Республики Татарстан по трем расчетным величинам обеспеченности – 50, 75 и 95 %. Количество створов задавали равным количеству водопользователей, расположенных в бассейне с учетом всех основных притоков рассматриваемой реки. Все створы имели сквозную нумерацию, сначала по притокам и затем по основной реке от истока до устья. Рассчитанный по такой форме баланс оказался слишком громоздким и неудобным для анализа. К тому

же с появлением современных компьютерных технологий исчезла зависимость от объема производимых вычислений, а программные средства позволили найти новые, более рациональные, не затрагивающие точности расчетов ВХБ подходы. Одним из таких подходов явилась разработанная в формате MS Office Excel 2000 программа расчета ВХБ, позволяющая быстро получать результат [Урбанова и др., 2008]. Она нашла практическое применение при расчете ВХБ рек Свияга, Большой Черемшан, Шешма, Степной Зай. Программа состоит из трех взаимосвязанных частей, каждая из которых располагается на отдельном листе MS Excel. Сведения о водных ресурсах, водопользователях, внутригодовом распределении стока, занесенные в первые две части программы, автоматически появляются в третьей в виде результата расчета, который ведется по выделенным водохозяйственным участкам как по году в целом, так и по месяцам, что позволяет фиксировать увеличение антропогенной нагрузки во времени и в пространстве. Данная версия расчета ВХБ является более приемлемой для целей водохозяйственного планирования, так как позволяет при внесении каких-либо изменений в составляющие части ВХБ быстро, а главное, автоматически получить готовый расчет (рис. 2).

Поскольку в настоящее время не осталось рек с ненарушенным гидрохимическим режимом, возникла необходимость разработки аппарата управления качеством водных ресурсов, позволяющего при планировании водохозяйственной деятельности прогнозировать возможные загрязнения. Одним из основных подходов в данном случае является нормирование ПДС в водные объекты, величина которого определяет необходимую степень очистки сточных вод, гарантирующую требуемое качество в контрольном створе. С этой целью был разработан комплекс программ «Расчет ПДС предприятий в водные объекты», который предусматривал различные варианты нормирования сбросов в зависимости от степени загрязнения водного объекта, особенностей гидрологического режима, ассимилирующей способности водотока, вида водопользования, состава и количества сточных вод, технических характеристик выпусков. Работа программ поддерживается локальными БД, ключевую информацию которых составляют гидрологические, гидрохимические и морфометрические характеристики в каждом расчетном створе, сведения о размещении источников сброса, данные о водоотведении, технические характеристики выпусков, а также информация о предельно-допустимых концентрациях (ПДК) загрязняющих веществ (ЗВ). Результатами расчета являются: условия разбавления стоков природными водами (начальное, основное и общее) и величины сбросов, как для отдельных выпусков, так и суммарно для нескольких выпусков в одном расчетном створе; сброс ЗВ по группам лимитирующих показателей вредности; прогноз ожидаемых концентраций ЗВ в контрольном створе (ниже места выпуска сточных вод).

Следует отметить, что комплекс программ «Расчет ПДС предприятий в водные объекты» в силу объективных и субъективных причин не нашел большого практического применения, в отличие от программного комплекса «Прогнозирование паводкоопасной ситуации на водосборах прудов», в основе которого заложена региональная методика прогноза притока талых вод в пруды в период весеннего половодья [Урбанова, Семанов, 2012].

Вопрос разработки методики прогноза остро встал после весеннего половодья 1979 г., когда было разрушено большое количество гидротехнических сооружений прудов на реках республики. С этого момента ежегодно, учитывая большую опасность возникновения аварий на 550 прудах, сотрудники лаборатории гидрологии вручную делали соответствующие расчеты, что существенно снижало эффективность работы, оперативность получения и передачи

информации в природоохранные органы республики. Методика предусматривала выбор года-аналога или ряда лет, по которым прогнозировали характер развития весенних процессов в текущем году (долгосрочный прогноз), позволяла рассчитывать объем возможного притока весеннего половодья в пруды и кратность превышения этого объема над проектным объемом пруда (оперативный прогноз). Основная область применения методики – оперативное управление водосбросными сооружениями плотин с целью пропуска максимальных расходов воды и недопущения разрушения плотин. Одновременно достигалась и другая цель – наполнение прудов до максимально допустимых отметок и тем самым бесперебойное обеспечение водоснабжения потребителей в маловодные периоды. На основе методики был создан программный комплекс, который работает в операционной системе Windows XP с поддержкой работы с базой данных в формате MS Access. Структурно комплекс состоит из двух взаимосвязанных блоков, объединенных общим интерфейсом пользователя, и непосредственно баз данных, предназначенных для выполнения расчетов.

Разработанный программный продукт позволяет автоматизировать процесс анализа развития паводкоопасных ситуаций на водосборах прудов не только Республики Татарстан, но и любых других территорий России со сходными физико-географическими и климатическими условиями. Он обеспечивает оперативность управления наполнением прудов и принятие решений в случае возникновения аварийных ситуаций.

В состав БД АСОВР входит еще одна недостаточно востребованная в настоящее время программа – «Расчет биогенных выносов с сельскохозяйственных угодий». Программа позволяет производить расчет выноса биогенных элементов (азота, фосфора, калия) поверхностным стоком с сельскохозяйственных угодий в водные объекты. Она основана на локальных базах данных, содержащих описание сельскохозяйственного потенциала: название хозяйства, площади земель под различными культурами, типы сельхозугодий, типы почв, содержание питательных элементов в почве, доза внесенных удобрений, слой поверхностного (весеннего) и твердого стока, водный объект, справочная информация по административному делению территории республики в разрезе районов. Результатами расчета являются величины выноса азота, фосфора, калия в твердом, жидком и суммарном стоках. За время, прошедшее с момента создания программы, информация в ее базе данных во многом устарела.

Изменились названия большинства хозяйств и некоторых населенных пунктов, многие хозяйства распались, изменилось отношение к вносу минеральных удобрений, являющихся основными источниками биогенных элементов. Результаты расчета перестали быть востребованными.

## Заключение

БД АСОВР, как постоянно совершенствующаяся информационно-расчетная система, имеет практическое применение, так как позволяет быстро подобрать нужную информацию, выполнить расчеты, сделать оценки и обобщения, требующиеся для выработки решений по управлению водными ресурсами.

Сведения, занесенные в базы данных, специальные программы по их обработке (анализ рядов наблюдений на однородность, удлинение рядов, построение кривых обеспеченности) использовали при различных расчетах (прогноз наполнения прудов, выбор года-аналога, расчет ВХБ, ПДС, биогенных элементов), результаты которых передавали в запрашивающие инстанции.

Перечень водных объектов территории Республики Татарстан, их количественные характеристики ежегодно передаются региональному Министерству экологии и природных ресурсов и кабинету министров для принятия решений по вопросам разграничения полномочий по пользованию водными объектами.

Гидрологические характеристики рек, составленные с помощью БД АСОВР, вошли в основу разного рода проектных и разрешительных документов многих организаций различных отраслей промышленности, а также использованы для разработки «Программы работ и ведения государственного мониторинга поверхностных водных объектов и водохозяйственных систем и сооружений».

По данным информационно-расчетной системы подготовлены такие справочные издания, как «Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Татарстан», «Длины малых рек Республики Татарстан», «Водные

объекты Республики Татарстан», «Атлас Республики Татарстан», «Татарская энциклопедия».

Сегодня БД АСОВР широко используется для анализа экологической ситуации в различных регионах Республики Татарстан и экспертной оценки рационального водопользования.

## Литература

Архипов С. М., Берим Г. О., Бренерман М. Х. и др. Автоматизированная система оценки водных ресурсов (АСОВР) Республики Татарстан: тез. докл. II республиканской науч. конф. «Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан». Казань: Полиграф, 1995. 139 с.

Общепромышленные руководящие методические материалы по созданию банков данных. М.: ГКНТ, 1982. 49 с.

Пособие по определению расчетных гидрологических характеристик. Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 447 с.

СНИП 2.01.14–83. Определение расчетных гидрологических характеристик / Госстрой СССР. М.: Стройиздат, 1985. 36 с.

Урбанова О. Н. Разработка региональных методов изучения и использования водных ресурсов малых рек Республики Татарстан // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. В двух томах. Управление водными ресурсами речных водосборов. Водная экология. Труды Международной научно-практической конференции. Пермь: Книжный формат, 2009. Т. II. С. 186–191.

Урбанова О. Н., Семанов Д. А., Мошкова Л. В. Водохозяйственный баланс бассейна малой реки как метод решения водохозяйственных проблем: мат-лы VI Всерос. гидролог. съезда. Доклады. Секция 3. Водный баланс, ресурсы поверхностных и подземных вод, гидрологические последствия хозяйственной деятельности и изменений климата; уязвимость и адаптация социально-экономической сферы. М.: Метеоагентство Росгидромета, 2008. Ч. 1. С. 126–130.

Урбанова О. Н., Семанов Д. А. Методология гидрологических прогнозов. Методологические и информационные основы прогнозирования паводкоопасной ситуации на водосборах прудов. Саарбрюккен, Германия: LAP LAMBER Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2012. 56 с.

Поступила в редакцию 06.07.2016

## References

Arhipov S. M., Berim G. O., Brenerman M. H., Giniyatullina I. R., Miftahova R. N., Urbanova O. N. Avtomatizirovannaja sistema ocenki vodnyh resursov (ASOVR) Respubliki Tatarstan: tezis dokladov II respublikanskoj nauchnoj konferencii "Aktual'nye jekologicheskie problemy Respubliki Tatarstan" [The Automated systems for water resources assessment (ASOVR) of the Republic of

Tatarstan: abstracts of the II Republican Scientific Conference *Current Ecological Problems of the Republic of Tatarstan*]. Kazan: Poligraf Publ., 1995. 139 p.

Obshheotraslevye rukovodjashhie metodicheskie materialy po sozdaniju bankov dannyh [Industry-wide guidelines for databanks creation]. Moscow: GKNT Publ., 1982. 51 p.

*Posobie* po opredeleniju raschetnyh gidrologicheskikh harakteristik [Manual for determination of design hydrological characteristics]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1984. 447 p.

*SNiP* 2.01.14–83. Opredelenie raschetnyh gidrologicheskikh harakteristik [Determination of design hydrological characteristics]. Moscow: Strojizdat, 1985. 36 p.

*Urbanova O. N.* Razrabotka regional'nyh metodov izuchenija i ispol'zovanija vodnyh resursov malyh rek Respubliki Tatarstan [Development of regional methods to study and use water resources of the small rivers in the Republic of Tatarstan]. *Sovremennye problemy vodohranilishh i ih vodosborov. V dvuh tomah. Upravlenie vodnymi resursami rechnyh vodosborov. Vodnaja jekologija. Trudy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii* [Modern Problems of Impoundments and their Catchments (in 2 Vol.). Water Resources Management of River Basins. Aquatic Ecology. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference]. Perm: Knizhnyj format Publ., 2009. Vol. 2. P. 186–191.

*Urbanova O. N., Semanov D. A., Moshkova L. V.* Vodohozhajstvennyj balans bassejna maloj reki kak metod reshenija vodohozhajstvennyh problem [Water

economy balance of a small river basin as a method to solve water-related problems]: *Materialy VI Vserossijskogo gidrologicheskogo s'ezda. Doklady. Sekcija 3. Vodnyj balans, resursy poverhnostnyh i podzemnyh vod, gidrologicheskie posledstvija hozhajstvennoj dejatel'nosti i izmenenij klimata; ujazvimost' i adaptacija social'no-jekonomicheskoy sfery* [Proceedings of the VI All-Russian Hydrological Congress. Reports. Section 3. Water Balance, Resources of Surface and Ground Water, Hydrological Consequences of Economic Activity and Climate Change; Vulnerability and Adaptation of the Socio-economic Sphere]. Moscow: Meteoagentstvo Rosgidrometa, 2008. Part. 1. P. 126–130.

*Urbanova O. N., Semanov D. A.* Metodologija gidrologicheskikh prognozov. Metodologicheskie i informacionnye osnovy prognozirovanija pavodkoopasnoj situacii na vodosborah prudov [Methodology of hydrological forecasts. Methodological and information principles to forecast dangerous flooding situations on the ponds catchments]. Saarbrücken, Germany: LAP LAMBER Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2012. 56 p.

*Received July 06, 2016*

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Урбанова Ольга Николаевна**

старший научный сотрудник лаб. гидрологии  
Институт проблем экологии и недропользования  
Академии наук Республики Татарстан  
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,  
Россия, 420087  
эл. почта: urbanovoi@mail.ru

### **Семанов Дмитрий Александрович**

научный сотрудник лаб. гидрологии  
Институт проблем экологии и недропользования  
Академии наук Республики Татарстан  
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,  
Россия, 420087  
эл. почта: Semanov@gmail.com

### **Горшкова Асия Тихоновна**

заведущая лаб. гидрологии  
Институт проблем экологии и недропользования  
Академии наук Республики Татарстан  
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,  
Россия, 420087  
эл. почта: agorshkova@gmail.com

## CONTRIBUTORS:

### **Urbanova, Olga**

Institute of the Environment and Subsoil Resources,  
Tatarstan Academy of Sciences  
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan,  
Russia  
e-mail: urbanovoi@mail.ru

### **Semanov, Dmitry**

Institute of the Environment and Subsoil Resources,  
Tatarstan Academy of Sciences  
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan,  
Russia  
e-mail: Semanov@gmail.com

### **Gorshkova, Asiya**

Institute of the Environment and Subsoil Resources,  
Tatarstan Academy of Sciences  
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan,  
Russia  
e-mail: agorshkova@gmail.com

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 599.742.21 (268.46)

### НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПИТАНИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS* L.) КАРЕЛИИ И ЮГА КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

К. Ф. Тирронен, Д. В. Панченко, А. С. Кузнецова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В статье представлены данные по питанию бурого медведя, собранные в Карелии и в Терском районе Мурманской области в разные годы с 2002 по 2016 гг. Даны количественные характеристики рациона бурого медведя на основе анализа состава экскрементов ( $n = 631$ ), регистрации следов кормодобывающей деятельности хищника. Показаны сезонная динамика потребляемых пищевых объектов, региональные и локальные особенности. В зависимости от сезона растительные остатки встречаются в 84–100 и 96–98 % экскрементов медведей в Карелии и Мурманской области соответственно. Особое внимание уделено изучению роли общественных насекомых в питании медведя, для чего на маршрутах было обследовано более 800 муравейников. Муравьи родов *Formica*, *Myrmica*, *Lasius* и *Camponotus* встречены в экскрементах хищников. В Карелии медведи разоряют от 21 до 60 % муравейников, а в Мурманской области – только 18 %. Впервые для региона отмечено использование медведями в качестве нажировочных кормов плодов садовых растений – черноплодной рябины и яблوك, а также ранее не отмеченных в их питании желудей.

Ключевые слова: бурый медведь (*Ursus arctos* L.); Карелия; Кольский полуостров; питание.

### K. F. Tirronen, D. V. Panchenko, A. S. Kuznetsova. NEW DATA ON THE DIETS OF THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS* L.) IN KARELIA AND THE SOUTH OF THE KOLA PENINSULA

The article reports data on the diet of the brown bear gathered from Karelia and the Tersky District of the Murmansk Region in 2002–2016. Quantitative characteristics of the diet of the brown bear are given on the basis of the analysis of fecal composition ( $n = 631$ ) and registration of traces of the carnivore's foraging activity. The seasonal dynamics of the consumed food items, regional and local features are described. Depending on season, plant remains were found in 84–100 and 96–98 % of bear feces in Karelia and the Murmansk Region, respectively. Particular attention was paid to the role of ants in the feeding of bears, and more than 800 ant colonies on the routes were examined to this end. Bear scats contained ants of four genera: *Formica*, *Myrmica*, *Lasius* and *Camponotus*.

Bears ravaged 21 to 60 % of ant hills in Karelia but only 18 % in the Murmansk Region. For the first time in the region we found evidence of bears feeding on fruits of garden plants (chokeberry and apples) as well as acorns for fattening up.

**Key words:** brown bear (*Ursus arctos* L.); Karelia; Kola Peninsula; diets.

## Введение

Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) – самый крупный представитель отряда хищных млекопитающих (Carnivora) изучаемого региона. Медведь всеяден, но основу его питания составляет растительность. К такому же выводу приходят исследователи в разных частях обширного ареала этого вида [Пажетнов, 1977; Данилов и др., 1979; Собанский, 1981; Мордосов, 2006; Середкин, 2012 и др.]. Общая характеристика питания и пищевого поведения бурого медведя в регионе представлена в ряде публикаций [Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951; Данилов, 1981, 1994; Семенов-Тян-Шанский, 1982 и др.]. Однако особенности его питания на этом пространстве изучены еще недостаточно. В силу значительной вытянутости изучаемого региона в широтном направлении и смене ландшафтно-климатических условий – от тундр Кольского полуострова до южной тайги Приладожья – в питании вида проявляются региональные и территориальные особенности, качественный и количественный анализ которых стал одной из задач настоящей работы.

## Материалы и методы

Материал собирали в ходе полевых работ в Карелии (2002–2016 гг.) и в Терском районе Мурманской области (2012–2016 гг.). В качестве основного метода изучения питания бурого медведя использовали анализ состава экскрементов [Новиков, 1949; Elgmork, Kaasa, 1992; Ciucci et al., 1996]. Сбор экскрементов проводили на маршрутах, всего было собрано 304 пробы в Карелии и 327 в Мурманской области. Начиная с 2014 г. все экскременты фотографировали GPS-навигатором Garmin Montana 650, планшетным компьютером или смартфоном. Это позволило создавать геометки с географическими координатами для каждой пробы и автоматизировать дальнейшие процедуры работы с полученным материалом в лаборатории. Для характеристики питания медведя использовали распространенный в зоологических исследованиях критерий – встречаемость остатков в экскрементах (процент проб, содержащих данный вид корма, от общего числа проб в выборке). Несомненно, что условия обитания

определяют состав кормов животных. В силу заметных различий ландшафтно-климатических условий на севере и юге региона полученные данные представлены отдельно для Карелии и Мурманской области: основной материал по Карелии был собран именно в южных районах, т. е. в подзоне средней тайги, а работы на Кольском полуострове проводились в подзоне северной, а также в приморских тундрах. Кроме того, представленные данные подразделены на три периода: весенний, летний и осенний. По срокам упомянутые периоды условны и не совпадают с календарными. По сути, могут незначительно отличаться и по годам в связи с различиями в наступлении весны, началом активной вегетации, сроками созревания ягод и т. д. Тем не менее выделенные периоды отражают основные этапы циклических изменений в составе пищи медведя. Так, весенний период на севере региона может длиться до 20, а на юге до 10 июня и связан с началом интенсивной вегетации растений. Осенний (нажировочный) период начинается с первых чисел августа в Карелии и в первой декаде августа на Кольском полуострове, что определяется сроками созревания ягод – основных нажировочных кормов медведя. При этом некоторая разница в отдельные годы (в пределах одной недели) в сроках наступления и окончания периодов несущественна для нашей работы, поскольку мы анализировали не отличия состава питания медведя по годам, а динамику изменений рациона по обозначенным периодам.

Определение растений по остаткам в экскрементах затруднительно и не всегда возможно. Как правило, довольно хорошо определяются нажировочные корма, в массе представленные в экскрементах, но и в этом случае не всегда до вида. Поэтому для более полной характеристики питания хищника дополнительно регистрировали поеди, отмечая и предпочитаемые части растения. Кроме того, отмечали и описывали все следы кормодобывающей активности животных.

Значение муравьев в питании медведя оценивали путем учета муравейников ( $n = 813$ ), которые были разделены по трем классам размера (малые, средние и большие) и на две группы – разрушенные и не тронутые медведем. Учетные маршруты проходили по старым

Таблица 1. Сезонная встречаемость различных компонентов в экскрементах бурого медведя в Карелии

Вид корма	Весенний (n=57)		Летний (n=83)		Осенний (n=128)	
	n	%	n	%	n	%
Животная пища	24	42,1	20	24,1	20	15,6
Лось	12	21,1	-	-	2	1,6
Заяц-беляк	2	3,5	-	-	-	-
Медведь	1	1,8	-	-	-	-
Мышевидные грызуны	-	-	1	1,2	-	-
Птицы	-	-	-	-	1	0,8
Муравьи	12	21,1	13	15,7	8	6,3
Осы, шмели	-	-	6	7,2	-	-
Падаль/привада	8	14,0	7	8,4	13	10,2
Растительная пища	48	84,2	80	96,4	127	99,2
Осина	3	5,3	5	6,0	-	-
Черемуха	-	-	4	4,8	-	-
Осоки	33	57,9	16	19,3	-	-
Злаки	28	49,1	20	24,1	-	-
Овес	-	-	-	-	36	28,1
Сныть	-	-	1	1,2	-	-
Дудник	2	3,5	15	18,1	-	-
Иван-чай	1	1,8	4	4,8	-	-
Одуванчик	2	3,5	-	-	-	-
Манжетка	1	1,8	-	-	-	-
Ягоды:						
Черника	-	-	34	41,0	66	51,6
Брусника	1	1,8	-	-	61	47,7
Рябина	-	-	-	-	13	10,2
Голубика	-	-	-	-	9	7,0
Клюква	7	12,3	3	-	6	4,7
Морошка	-	-	1	1,2	-	-
Водяника	1	1,8	3	3,6	6	4,7
Малина	-	-	6	7,2	-	-

лесным дорогам, квартальным просекам или закладывались произвольно.

### Результаты и обсуждение

Анализ состава экскрементов показал, что во все сезоны активной жизни медведя растительные остатки встречаются в 84–100 и 96–98 % его экскрементов в Карелии и Мурманской области соответственно (табл. 1 и 2). Медведи поедают листья, стебли, соцветия и плоды, а также подземные части растений самых разных жизненных форм. Известной особенностью пищевого поведения медведя является постепенная, сезонная смена набора кормов в течение года.

Рацион медведя после выхода из берлоги скуден, в этот период возрастает значение кормов животного происхождения [Юргенсон, 1968]. В Карелии весной медведи нападают на лосей, а также подбирают и погибших по

разным причинам животных [Данилов, 2005], что подтверждается и результатами наших исследований (табл. 1). Наблюдения, выполненные на беломорском побережье Кольского полуострова, показывают, что и здесь весной животная пища имеет большое значение (табл. 2). Добычей медведя часто становятся ластоногие, трупы которых медведи находят среди морских выбросов. Иногда медведям удается поймать на литорали нерп, оказавшихся вдали от моря. О еще более важном значении животных компонентов в питании хищника в апреле-мае в Мурманской области указывал О. И. Семенов-Тян-Шанский [1982].

Среди кормов животного происхождения особое место занимают представители своего вида. Необходимо отметить, что медвежья шерсть встречается практически в каждой пробе, в том числе и у сеголетков, т. к. заглатывается животными при вылизывании, чистке шерсти. Но нами зарегистрированы два случая

Таблица 2. Сезонная встречаемость различных компонентов в экскрементах бурого медведя в Терском районе Мурманской области

Вид корма	Весенний (n=49)		Летний (n=147)		Осенний (n=131)	
	n	%	n	%	n	%
Животная пища	22	44,9	33	22,4	31	23,7
Медведь	-	-	-	-	1	0,8
Мышевидные грызуны	1	2,0	1	0,7	1	0,8
Птицы	-	-	-	-	1	0,8
Муравьи	10	20,4	31	21,1	19	14,5
Осы, шмели	2	4,1	-	-	8	6,1
Нерпа	11	22,4	-	-	-	-
Белка	-	-	-	-	1	0,8
Рыба	1	2,0	-	-	1	0,8
Млекопитающие, точнее не определены	-	-	2	1,4	4	3,1
Растительная пища	48	98,0	145	98,6	126	96,2
Осина	-	-	1	0,7	1	0,8
Осоки/злаки	34	69,4	144	98,0	45	34,4
Водяника	11	22,4	1	0,7	79	60,3
Черника	-	-	-	-	58	44,3
Брусника	18	36,7	-	-	78	59,5
Рябина	-	-	-	-	7	5,3
Клюква	5	10,2	-	-	-	-
Толокнянка	-	-	1	0,7	4	3,1

каннибализма (табл. 1 и 2) – экскременты разных зверей содержали шерсть, кости и когти медвежат. Вместе с тем ежегодно в Карелии официально документируется 1–2 таких «произшествия».

Среди 327 проб, собранных на Кольском полуострове, только в двух присутствовала рыба, но в одном случае проба была найдена рядом с привадой, состоявшей из рыбных отходов, а во втором это были только позвонки, скорее всего, хребта семги, выброшенного туристами на стоянке на берегу р. Варзуги. Случаев самостоятельной ловли рыбы медведями в Карелии и на Кольском полуострове нами не зафиксировано, несмотря на специальные наблюдения. Такие работы были инициированы нами в связи с успешной акклиматизацией горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) в реках Кольского полуострова и массовым ходом лососевых.

Значительную долю экскрементов ранней весной составляют балластные компоненты, такие как опавшая хвоя, песок, древесная труха, которые медведи, видимо, заглатывают случайно вместе с муравьями или падалью. В данном случае мы не рассматриваем самые первые экскременты хищника, вышедшего из берлоги и специально поедающего «несъедобные» объекты, вероятно, для активизации работы пищеварительной системы после

зимнего сна. В это же время медведи поедают сохранившиеся прошлогодние ягоды клюквы (*Oxycoccus palustris* Pers.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и водяники (*Empetrum nigrum* L.). Как только появляются первые травы, медведи начинают пастись на лесных полянах, лужайках, сенокосах и кормятся молодой растительностью, и, судя по нашим наблюдениям, поедают ее совершенно не избирательно.

Чуть позже, при переходе к летнему периоду, в списке поедаемых медведем растений появляются листья осины (*Populus tremula* L.), и хотя их доля в исследованных нами экскрементах невелика, всего 5–6 %, в действительности важность данного компонента намного выше. Как отмечает В. С. Пажетнов [1990], осина может становиться фоновым компонентом в питании на протяжении 10–12 дней. Это относительно короткий период, сроки наступления и интенсивность которого варьируют по годам. Косвенным показателем в данном случае может служить зафиксированная дендроактивность хищника. Заломы медведем осин вдоль лесных дорог, на вырубках – широко распространенная особенность его трофического поведения. Так, например, в июне 2010 г. на 1,5-километровом участке лесной дороги в Медвежьегорском районе Карелии были заломлены и обсосаны 58 осин двумя медведями с шириной отпечатков передних лап 15 и 9 см. Летом 2016 г.

в Пряжинском районе Карелии на небольшом участке зарастающей вырубке обнаружены около 1000 осин, объединенных медведем. Здесь были найдены экскременты, состоявшие полностью из съеденных листьев. На севере Карелии и на Кольском полуострове большая часть осин диаметром 5–10 см, растущих вдоль обследованных дорог, носили следы кормежки медведя листьями этого дерева. При этом нередко медведи объедали и одиночные деревья в лесу.

Особое место в летнем рационе занимают растения семейства Зонтичных (Umbelliferae) [Огурцов, 2012, 2015]. Остатки этих растений трудно дифференцируются в экскрементах, поэтому более правильно проводить специальные площадные учеты на местах кормежки зверей, но такую задачу в своем исследовании мы не ставили. Тем не менее поеди дудника лесного (*Angelica sylvestris* L.) в изучаемом регионе встречаются повсеместно. Нередко медведи выкапывают корни купыря (*Anthriscus sylvestris* Hoffm.).

Во второй половине лета появляются ягоды, и медведи начинают питаться этими кормами. Одними из первых созревают морошка (*Rubus chamaemorus* L.), малина (*Rubus idaeus* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), однако, судя по полученным нами данным, значение первых двух невелико, а вот черника уже в конце летнего периода становится важным наживочным кормом (табл. 1). В экскрементах медведей в Карелии летом встречались и плоды черемухи (*Prunus padus* L.).

Осенью ягоды черники, брусники и рябины (*Sorbus aucuparia* L.) становятся важнейшими наживочными кормами медведя. В зависимости от урожая тех или иных ягод меняется и состав экскрементов. В это время часто можно встретить однокомпонентные фекалии медведя, состоящие из остатков ягод одного вида. Так, например, осенью 2014 г. в Пряжинском районе Карелии на фоне высокого урожая рябины на 1 км старой лесной дороги было найдено 13 экскрементов, полностью состоявших из этих ягод. К концу августа поспевает овес, и медведи стараются максимально использовать этот источник пищи (табл. 1). В нашей работе мы специально не проводили сбор проб на полях, засеянных овсом, или поблизости от них, чтобы избежать ошибок при оценке избирательности поедания «диких» кормов медведем.

Наиболее отчетливо проявляется сезонность в питании и смене стаций у медведей на Терском побережье Кольского полуострова. По мере таяния снега звери перемещаются

в приморские тундры и тайгу в поисках прошлогодних ягод брусники, водяники, клюквы, которые хорошо сохраняются до июня. Летом растения, формирующие разнотравье приморских лугов и песчаных пляжей, выходят на первое место в рационе медведя. Мы отмечали поеди борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.), лигустикума шотландского (*Ligusticum scoticum* L.), лука скорода (*Allium schoenoprasum* L.), щавелей (*Rumex* sp.), а также различных злаков и осок. Среди растений литорали медведи активно поедают триостренник морской (*Triglochin maritimum* L.). В июле 2015 г. мы наблюдали скопления медведей вдоль приморских лугов, в то время как соседствующие тундровые участки почти полностью «освобождались» от медвежьего присутствия. Вместе с тем годом ранее распределение медведей было другим, и связано это с более ранним созреванием черники, привлекавшей зверей в тайгу, при одновременно высоком уровне моря, заливавшего большую часть прибрежных «пастбищ». В 2012 г. очень хороший урожай ягод привлек в приморские тундры значительную часть популяции хищника, а неурожай 2014 года заставил медведей переместиться в тайгу, где кормовые условия были лучше, что заметно отразилось на результатах учетов. Так, если в 2012 г. плотность населения медведя в упомянутых биотопах достигала 2, то в 2014 г. – только 0,6 экз. на 1000 га.

В летний период запасы растительности условно не ограничены, поедание ее позволяет животным быстро накапливать значительную массу тела [Пажетнов, 1990]. Тем не менее медведи используют любую возможность добыть животную пищу, богатую белком и жирами. Заметная роль в питании медведя принадлежит общественным насекомым: шмелям, осам, пчелам, но главным образом – муравьям. Личинки, куколки и взрослые особи муравьев становятся пищей медведей, раскапывающих муравейники. По наблюдениям П. И. Данилова [1981], весной в южной Карелии медведи раскапывают более 50 % муравейников, столько же в Архангельской области [Руковский, Куприянов, 1970], а в Швеции не более 23 % [Swenson et al., 1999]. Н. Н. Руковский [1982] утверждает, что медведи наиболее активно используют муравьев весной (51 % посещений муравейников приходился на весну). Исследования, выполненные в Норвегии в долине р. Паз, показали, что наибольшее значение для медведя муравьи приобретают летом – встречаемость их остатков в экскрементах хищника в это время достигает 53,1 % [Persson et al., 2001]. Вместе с тем те же исследователи считают, что в целом муравьи играют

Таблица 3. Разорение насыпных муравейников медведем в Терском районе Мурманской области в 2014–2016 гг.

Состояние	Большой (n=64)		Средний (n=185)		Малый (n=294)	
	n	%	n	%	n	%
Весна						
Не разрушен	27	54,0	98	67,1	176	84,2
Разрушен и восстановлен	20	40,0	41	28,1	30	14,4
Погиб	3	6,0	7	4,8	3	1,4
Осень						
Не разрушен	14	100	35	89,7	79	92,9
Разрушен и восстановлен	0	0	4	10,3	6	7,1
Погиб	0	0	0	0	0	0

Таблица 4. Разорение насыпных муравейников медведем в Карелии в 2002–2016 гг.

Состояние	Большой (n=36)		Средний (n=62)		Малый (n=172)	
	n	%	n	%	n	%
Не разрушен	11	30,6	37	59,7	119	69,2
Разрушен и восстановлен	25	69,4	25	40,3	49	28,5
Погиб	0	0,0	0	0,0	4	2,3

незначительную роль в питании и доля их в рационе обратно пропорциональна доступности копытных для хищника [Persson et al., 2001].

Несмотря на очевидную сложность количественной оценки роли насекомых в питании, считаем, что они играют важную роль в жизни медведя. В исследованных фекалиях хищника встречены муравьи родов *Formica*, *Myrmica*, *Lasius* и *Camponotus*. Из 129 исследованных проб, собранных на Терском берегу Белого моря летом 2015 г., муравьи были встречены в 22 % проб, из них в 46 % это были представители рода *Myrmica*, в 36 % – *Formica*, в 21 % – *Lasius* и только в 4 % – *Camponotus*. Чаще всего муравьи встречаются в экскрементах весной и летом (табл. 1 и 2). Несколько раз весной нам попадались экскременты, полностью состоявшие из остатков муравьев (*Myrmica sp.*), песка и прочего строительного материала, из которого состоят жилища этих насекомых.

Сравнение «разрушительной» деятельности медведя показало, что в Карелии медведи разоряют не более 37 % муравейников, а в Мурманской области только 18 %. При более подробном анализе выявляются различия не только межрегиональные, но и внутри региона. Если данные по Карелии разделить на два кластера, северный и южный, то в южных районах более 60 % муравейников разрушаются медведями, тогда как на севере только 21 %. При этом и на юге выделяются районы с разным уровнем рассматриваемой активности. В районах, где плотность населения медведя менее 0,2 экз. на 1000 га, только 1 из 80 муравейников бывает разрыт (немногим более

1 %). В целом разорение муравейников медведем – специфическая черта экологии вида, которая может служить и относительным показателем численности последнего. Полученные нами данные согласуются с представлением большинства исследователей о важной роли муравьев в питании медведя в весенний период (табл. 3) [Руковский, Куприянов, 1970; Данилов, 1981; Swenson et al., 1999]. Привлекательность муравейников с увеличением их размера возрастает (табл. 3 и 4), что также согласуется с мнением других авторов [Данилов, 1981].

Среди всех учтенных нами муравейников около 2 % были погибшими. Однако истинные причины гибели колоний неизвестны, не исключены такие события, как вымерзание, затопление или переселение муравьев в полидомной колонии и последующее разрушение муравейника различными животными.

В нашем исследовании мы учитывали только насыпные муравейники, однако большое количество муравьиных жилищ, обустроенных в земле, под камнями, в колодах и упавших стволах деревьев, разоряемых медведями, в учет не попали. Примечательно, что данный тип кормодобывающей активности имеет также индивидуальный характер. Так, на участке леса площадью около 2 км<sup>2</sup>, примыкающем к побережью Белого моря, были обнаружены сотни перевернутых плоских камней, под которыми обустраивают гнезда муравьи рода *Lasius*. Вес камней от 1 до 20 кг, по форме они напоминали плиты. Каждый камень переворачивался медведем по несколько раз в течение года. Интересно, что данный участок леса не



Район проведения работ в сентябре–октябре 2016 г.

является уникальным, в том числе и по наличию каменных плит, но только здесь медведи, а возможно, один медведь регулярно использует этот вид кормодобывающей активности.

Представленные в статье данные по всем особенностям пищевого поведения, набору и динамике кормов вполне вписываются в известные и опубликованные ранее многими авторами сведения, ссылки на работы которых представлены в статье. Однако нами получены данные, ранее не освещавшиеся в научной печати для указанного региона и представляющие собой анализ 34 экскрементов медведя, состав которых совершенно отличается и от всех проб, исследованных нами. Эти пробы были собраны в сентябре–октябре 2016 г. недалеко от г. Петрозаводска в районе Ботанического сада ПетрГУ ( $n = 24$ ) и дачного пос. Пиньгуба ( $n = 12$ ) (рис.). Пробы из Ботанического сада состояли в основном из яблок и желудей. Пробы, собранные в Пиньгубе, были монокомпонентными, содержащими почти исключительно черноплодную рябину, одна проба состояла из яблок, еще одна – из осок, злаков и черноплодной рябины и одна представляла собой мусор антропогенного происхождения, съеденный медведем. Последняя проба – это полиэтиленовые пакеты в экскрементах медвежонка-сеголетка в чехлике из гнойных выделений. Очевидно, данные объекты доставляли медвежонку существенный дискомфорт и могли привести к гибели животного. Сообщения о посещении медведями территории Ботанического сада и садоводческих кооперативов Пиньгубы поступают уже не первый год. При обследовании территории в сентябре 2016 г. установлено постоянное пребывание медведицы с двумя медвежатами

этого года в Ботаническом саду, одной медведицы с одним сеголетком в Пиньгубе и еще одного-двух взрослых одиночных зверей, перемещающихся между этими участками. Таким образом, на сравнительно небольшой территории, ограниченной Онежским озером и населенными пунктами, обитает группа медведей, вполне приспособившихся к близкому соседству с людьми. Подобное существование опасно для обоих – и человека, и медведя.

Медведь – эврифаг, и данные, представленные в статье, полностью подтверждают это утверждение. Более того, этот зверь прекрасно приспособлен к обитанию в различных ландшафтно-климатических условиях, использует любые доступные источники пищи, в том числе и антропогенного происхождения, а также он быстро адаптируется к изменениям и выживанию в трансформированных экосистемах.

*Авторы выражают признательность профессору П. И. Данилову за ценные рекомендации при написании данной работы и особую благодарность – рецензентам за очень точные замечания и рекомендации к статье.*

*Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 0221-2015-0004. Отдельные этапы работ поддержаны из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания, тема № 0221-2014-0006.*

## Литература

Данилов П. И. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных

позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1981. С. 120–136.

Данилов П. И. Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России: автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 1994. 69 с.

Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 338 с.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.

Мордосов И. И. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) Якутии // Вестник ЯГУ. 2006. Т. 3, № 4. С. 21–31.

Насимович А. А., Семенов-Тянь-Шанский О. И. Питание бурого медведя и оценка его роли как хищника в Лапландском заповеднике // Бюл. МОИП. 1951. Т. 56, вып. 4. С. 3–12.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Советская наука, 1949. 602 с.

Огурцов С. С. Количественная характеристика питания бурого медведя (*Ursus arctos*) в летний и летне-осенний периоды в Центральном-лесном заповеднике: мат. Междунар. науч.-практ. конференции, посвященной 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2012 г.) «Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства». Киров, 2012. С. 567–568.

Огурцов С. С. Количественная характеристика питания бурого медведя (*Ursus arctos* L.) растениями семейства Зонтичные (Umbelliferae) // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2015. Т. 157, кн. 1. С. 114–126.

Пажетнов В. С. Особенности питания бурого медведя в южной тайге // Природные заповедники

и основные принципы их работы. Минск, 1977. С. 172–174.

Пажетнов В. С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.

Руковский Н. Н. Медведь и муравьи // Охота и охотничье хоз-во. 1982. № 8. 11 с.

Руковский Н. Н., Куприянов А. Г. О ранневесеннем питании бурого медведя на Онежском полуострове // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, № 2. С. 311–312.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Звери Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1982. 176 с.

Середкин И. В. Корма растительного происхождения в питании бурого медведя Сихотэ-Алиня // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (8). С. 1920–1924.

Собанский Г. Г. Бурый медведь на Алтае // Хищные млекопитающие. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 26–47.

Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы. М.: Лесная пром-ть, 1968. 308 с.

Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E. et al. A comparison of scat-analysis method to assess the diet of the wolf *Canis lupus* // Wildlife Biol. 1996. Vol. 2, no. 1. P. 37–48.

Elgmork K., Kaasa J. Food habits and foraging of the brown bear *Ursus arctos* in central south Norway // Ecography. Vol. 15. 1992. P. 101–110.

Persson I., Wikan S., Swenson J., Mysterud I. The diet of the brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway // Wildlife Biol. 2001. Vol. 7, no. 1. P. 27–37.

Swenson J., Jansson A., Riig R., Sandegren F. Bears and ants: myrmecofagy by brown bears in central Scandinavia // Can. J. of Zool. 1999. Vol. 77. P. 551–561.

Поступила в редакцию 17.10.2016

## References

Danilov P. I. Rol' krupnykh khishchnikov v biotsenozakh i okhotnich'em khozyaistve [Role of large predators in biocenoses and hunting sector]. *Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh Severo-Zapada SSSR* [Ecology of Ground Vertebrates of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk: KF AN SSSR. P. 120–136.

Danilov P. I. *Ekologicheskie osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya krupnykh khishchnikov Severo-Zapada Rossii* [Ecological principals of protection and rational use of large predators in the North-West of Russia]. Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1994. 69 p.

Danilov P. I. *Okhotnich'i zveri Karelii: ekologiya, resursy, upravlenie, okhrana* [Hunting animals of Karelia: ecology, resources, management, and protection]. Moscow: Nauka, 2005. 338 p.

Danilov P. I., Rusakov O. S., Tumanov I. L. *Khishchnye zveri Severo-Zapada SSSR* [Predators in the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. 164 p.

Mordosov I. I. *Buryi medved' (Ursus arctos L.) Yakutii* [The brown bear *Ursus arctos* L. in Yakutia]. *Vestnik YaGU* [Vestnik of Yakutsk St. Univ.]. 2006. Vol. 3, no. 4. P. 21–31.

Nasimovich A. A., Semenov-Tyanshanskii O. I. *Pitanie burogo medvedya i otsenka ego roli kak khishchnika v Laplandskom zapovednike* [Brown bear feeding and assessment of its role as a predator in Lapland nature reserve]. *Byul. MOIP* [Bull. Moscow Soc. of Naturalists]. 1951. Vol. 56, iss. 4. P. 3–12.

Novikov G. A. *Polevye issledovaniya ekologii nazemnykh pozvonochnykh zhyvotnykh* [Field study of ground vertebrates' ecology]. Leningrad: Sovetskaya nauka, 1949. 602 p.

Ogurtsov S. S. *Kolichestvennaya kharakteristika pitaniya burogo medvedya (Ursus arctos) v letnii i letne-osennii periody v Tsentral'no-lesnom zapovednike* [Quantitative description of the brown bear *Ursus arctos* feeding in summer and autumn periods in Central forest reserve]: mat. Mezhdunar. nauchno-prakt. konferentsii, posvyashchenoi 90-letiyu VNIIOZ im. prof. B. M. Zhitkova (22–25 maya 2012 g.) «Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva» [Proceed. of the Int. Scientific and Practical Conf. dedicated to the 90<sup>th</sup> anniv. of Russian Res. Inst. of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2012) *Recent Problems of Nature Use, Game Biology, and Fur Farming*]. Kirov, 2012. P. 567–568.

Ogurtsov S. S. Kolichestvennaya kharakteristika pitaniya burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) rasteniyami semeistva Zontichnye (Umbelliferae) [Quantitative description of the brown bear *Ursus arctos* L. feeding on Umbelliferae plants]. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta*. Ser. Estestvennye nauki [Proceed. of Kazan University. Nat. Sciences Series]. 2015. Vol. 157, b. 1. P. 114–126.

Pazhetnov V. S. Osobennosti pitaniya burogo medvedya v yuzhnoi taige [Characteristics of the brown bear feeding in southern taiga]. *Prirodnye zapovedniki i osnovnye printsipy ikh raboty* [Nature Reserves and their Operating Principles]. Minsk, 1977. P. 172–174.

Pazhetnov V. S. Buryi medved' [The brown bear]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 215 p.

Rukovskii N. N. Medved' i murav'i [Bears and ants]. *Okhota i okhotnich'e khoz-vo* [Hunting and Hunting Sector]. 1982. No. 8. 11 p.

Rukovskii N. N., Kupriyanov A. G. O rannevesennem pitanii burogo medvedya na Onezhskom poluostrove [On the brown bear feeding in early spring in Onega Peninsula]. *Zoologicheskii zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1970. Vol. 49, no. 2. P. 311–312.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Zveri Murmanskoi oblasti [Beasts of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1982. 176 p.

Seredkin I. V. Korma rastitel'nogo proiskhozhdeniya v pitanii burogo medvedya Sikhote-Alinya [Phytogenous

feed in the Sikhote-Alin brown bear's nourishment]. *Izv. Samarskogo nauch. tsentra RAN* [Proceed. of the Samara Scientific Center of the RAS]. 2012. Vol. 14, no. 1 (8). P. 1920–1924.

Sobanskii G. G. Buryi medved' na Altae [The brown bear in Altai]. *Khishchnye mlekopitayushchie* [Carnivores]. Moscow: TsNIL Glavokhoty RSFSR, 1981. P. 26–47.

Yurgenson P. B. Okhotnich'i zveri i ptitsy [Hunting animals and birds]. Moscow: Lesnaya prom-t', 1968. 308 p.

Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E., Rocco M., Guy I. A comparison of scat-analysis method to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biol.* 1996. Vol. 2, no. 1. P. 37–48.

Elgmork K., Kaasa J. Food habits and foraging of the brown bear *Ursus arctos* in central south Norway. *Ecography*. Vol. 15. 1992. P. 101–110.

Persson I., Wikan S., Swenson J., Mysterud I. The diet of the brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biol.* 2001. Vol. 7, no. 1. P. 27–37.

Swenson J., Jansson A., Riig R., Sandegren F. Bears and ants: myrmecofagy by brown bears in central Scandinavia. *Can. J. of Zool.* 1999. Vol. 77. P. 551–561.

Received October 17, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Тирронен Константин Феликсович

и. о. заведующего лабораторией, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kostja.t@mail.ru  
тел.: (8142) 573140

### Панченко Данила Владимирович

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: danja@inbox.ru  
тел.: (8142) 573140

### Кузнецова Анастасия Сергеевна

аспирант  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kuznecova\_nastya@inbox.ru  
тел.: (8142) 573140

## CONTRIBUTORS:

### Tirronen, Konstantin

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: kostja.t@mail.ru  
tel.: (8142) 573140

### Panchenko, Danila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: danja@inbox.ru  
tel.: (8142) 573140

### Kuznetsova, Anastasia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: kuznecova\_nastya@inbox.ru  
tel.: (8142) 573140

УДК 630\* 443:630\*174.754

## МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ *PINUS SYLVESTRIS* В НАСАЖДЕНИЯХ, ПОВРЕЖДЕННЫХ *HETEROBASIDIUM ANNOSUM*

И. Ю. Адамович, С. Н. Шлапакова

Брянский государственный инженерно-технологический университет

Исследовано типологическое разнообразие микориз у *Pinus sylvestris* в насаждениях, пораженных *Heterobasidion annosum*. На корнях сосны, наряду с типичными эктомикоризами, обнаружены псевдомикоризы – корневые окончания с наружным мицелиальным чехлом и с гифами, проникающими внутрь клеток коры и в центральный цилиндр. Вне очагов *Heterobasidion annosum* псевдомикоризы не отмечались, в очагах их доля достигала 25–75 %.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; *Heterobasidion annosum*; эктомикоризы; псевдомикоризы.

### I. Yu. Adamovich, S. N. Shlapakova. MYCORRHIZAE FORMATION ON *PINUS SYLVESTRIS* IN STANDS DAMAGED BY *HETEROBASIDIUM ANNOSUM*

The study examined the typological diversity of mycorrhizae on *Pinus sylvestris* in stands damaged by *Heterobasidion annosum*. Along with the typical ectomycorrhizae, pine roots were found to bear pseudomycorrhizae – root tips with an outer mycelial cover and hyphae penetrating inside bark cells and into the central cylinder. Pseudomycorrhizae were not found outside areas affected by *Heterobasidion annosum*, whereas within those focal areas their share reached 25 to 75 %.

Keywords: *Pinus sylvestris*; *Heterobasidion annosum*; ectomycorrhizae; pseudomycorrhizae.

### Введение

Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) – опасный высокоспециализированный возбудитель корневой гнили сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Корневая губка вызывает загнивание корней и отмирание вследствие этого зараженных деревьев. Заболевание охватывает большие территории и является самым вредоносным из заболеваний сосны [Волченкова и др., 2012; Павлов, 2013]. Считается, что эпифитотия корневых гнилей явилась

следствием широкомасштабного создания загущенных монокультур хвойных на бывших сельскохозяйственных землях [Woodward, 1998], на которых, вероятно, могут отсутствовать грибы, образующие эктомикоризу. Эктомикориза играет важную роль в почвенном питании сосны, особенно на бедных почвах и при неблагоприятных условиях среды. Сосна – высокомикотрофное растение, микоризы у нее формируются при любых условиях. Имеются данные о защитной роли микориз от поражения корней слабыми паразитами [Лобанов, 1971].

Соотношение (%) типов микориз *Pinus sylvestris* в насаждениях, в разной степени пораженных *Heterobasidion annosum*

Типы микориз	Пробные площади						
	контроль (ПП1)	очаги <i>Heterobasidion annosum</i>					
		ПП2			ПП3		
		вне очага	граница окна	окно	вне очага	граница окна	окно
Эктомикоризы	100	100	46	41	100	75	25
Псевдомикоризы	0	0	54	59	0	25	75

Цель работы: изучить типологическое разнообразие микориз и микоризоподобных образований на корнях сосны обыкновенной в насаждениях, в разной степени поврежденных корневой губкой.

### Материалы и методы

**Район.** Работы проведены в искусственных насаждениях сосны обыкновенной, созданных ручной посадкой на старопахотных землях Клюковенского участкового лесничества Государственного казенного учреждения Брянской области «Навлинское лесничество». Насаждения – лесные культуры, состав 10 С, тип леса – сосняк орляковый, ТЛУ (тип лесорастительных условий) – В2, возраст 44 года. По результатам лесопатологической таксации, проведенной сотрудниками Центра защиты леса Калужской области, выявлено поражение корневой губкой слабой степени.

**Сбор образцов.** Две пробные площади (ПП2 и ПП3) заложены в насаждениях, пораженных корневой губкой; одна (ПП1), рассматриваемая как контроль, – в здоровом, не зараженном древостое. В выделах, где заложены ПП2 и ПП3, зафиксирована слабая степень повреждения корневой губкой (до 10 % встречаемости пораженных деревьев).

На пробных площадях с очагами поражения сосны *H. annosum* образцы отбирали в трех типах биотопов: 1) вне очагов, т. е. на участках древостоя без признаков повреждения, на расстоянии не менее 50 м от очагов корневой губки; 2) на границах окон, внутри которых наблюдался распад древостоя в связи с поражением корневой губкой; 3) внутри окон распада, где отмечено усыхание деревьев. Сбор образцов выполнен в конце вегетационного периода. Образцы отбирали из 25 см верхнего слоя почвы. Отобрано 700 корневых окончаний сосны обыкновенной.

**Анализ микоризообразования.** Использовали методику Т. Доминика в модификации И. А. Селиванова [1981]. На микротоме МС2 приготовлено 700 поперечных срезов корневых окончаний толщиной 5–10 мкм, которые без

окрашивания исследовались под микроскопом МБИ-6 и Микмед.

При анатомо-морфологических исследованиях псевдомикоризы и настоящие микоризы можно различить по отсутствию лизиса гриба (в результате лизиса гриба в клетках растений остается зернистая масса), его встречаемости в центральном цилиндре и меристеме, по слабому разрушающему действию на ткани растения-хозяина [Селиванов, 1981].

### Результаты и обсуждение

Обнаружены эктомикоризы, имеющие плектенхиматические (тип В, С, D, А), псевдопаренхиматические (тип F, H, G), двойные (тип P, K) и бесструктурные (тип S) чехлы. Эти микоризы относятся к эумицетным хальмофаговым эктомикоризам и имеют типичное анатомическое строение: грибной чехол и выраженную, часто многослойную, сеть Гартига.

Микоризность (доля микоризных корневых окончаний, к которым мы отнесли и псевдомикоризы) составила 93–97 %, статистически значимых отличий на опытных и контрольных ПП не выявлено. Микоризы сосны имеют простую (неразветвленную) и вильчатую (разветвленную) форму. Наиболее часто (89–99 %) встречаются микоризы вильчатой формы, статистически значимых отличий на опытных и контрольных ПП не зафиксировано.

В насаждениях, пораженных корневой губкой, помимо эктомикориз обнаружены корневые окончания с грибными чехлами и с гифами грибов, внедряющимися внутрь клеток коры корня. По сочетанию признаков микоморфологического строения такие корни можно отнести к псевдомикоризам [Лобанов, 1971]. У части окончаний наблюдалось проникновение гиф грибов не только в клетки коры, но и в центральный цилиндр, что также характерно для псевдомикориз [Селиванов, 1981].

В здоровых древостоях – на контрольной пробной площади и на участках насаждений ПП2 и ПП3 вне очагов корневой губки – обнаружены только эктомикоризы. Псевдомикоризы

встречались на границах окон поражения сосны *H. annosum* (25–54 % корневых окончаний) и в окнах распада (59–75 %) (табл.). Таким образом, с увеличением степени поражения сосны корневой губкой соотношение эктомикориз и псевдомикориз изменяется в сторону преобладания последних.

## Заключение

С ростом степени поражения древостоя сосны *Heterobasidion annosum* у двухлетних особей *Pinus sylvestris* установлено увеличение доли корней с сочетанием морфологических признаков, характерных для псевдомикоризы: с гифами, проникающими внутрь клеток коры корня и в центральный цилиндр. Изучение микоризообразования у деревьев в условиях поражения патогенными организмами может способствовать лучшему пониманию причин возникновения гнилевых болезней и разработке способов борьбы с ними.

## References

Lobanov N. V. Mikotrofnost' drevesnyh rastenij [Mycotrophism of woody plants]. Moscow: Lesnaja promyshlennost', 1971. 216 p.

Pavlov I. N. Biosfernaja rol' derevorazrushajushih gibrov *Heterobasidion annosum* s. l. i *Armillaria mellea* s. l. (na primere kedrovyyh lesov Zapadnogo Sajana) [Biospheric role of the wood-destroying fungi *Heterobasidion annosum* s. l. and *Armillaria mellea* s. l. (case of the cedar forests of the Western Sayan)]. *Vestnik TGU [Tomsk State University Journal]*. 2013. Vol. 18, iss. 4. P. 1270–1274.

Selivanov I. A. Mikosimbiozofizm kak forma konsortivnyh svyazej v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Sojuza [Mycosymbiotrophism as a form of consortive relationships in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow: Nauka, 1981. 232 p.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Адамович Игорь Юрьевич

доцент кафедры ландшафтной архитектуры и садово-паркового строительства, к. с.-х. н. Брянский государственный инженерно-технологический университет  
пр. Ст. Димитрова, 3, Брянск, Россия, 241037  
эл. почта: igor\_adamovich@mail.ru

### Шлапакова Светлана Николаевна

проректор по образовательной деятельности и молодежной политике, к. б. н., доцент Брянский государственный инженерно-технологический университет  
пр. Ст. Димитрова, 3, Брянск, Россия, 241037  
эл. почта: shla-svetlana@yandex.ru

## Литература

Волченкова Г. А., Звягинцев В. Б., Кривицкая З. И., Жданович С. А. Распространенность очагов корневой губки в сосновых насаждениях Витебского, Минского и Могилевского ГПЛХО // Труды БГТУ. 2012. № 1. С. 225–228.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесная пром-ть, 1971. 216 с.

Павлов И. Н. Биосферная роль дереворазрушающих грибов *Heterobasidion annosum* s. l. и *Armillaria mellea* s. l. (на примере кедровых лесов Западного Саяна) // Вестник ТГУ. 2013. Т. 18, вып. 4. С. 1270–1274.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Woodward S. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology impact and control. Library of Congress Cataloging in Publication Data: edited by: S. Woodward [et al.], Cambridge: University Press, 1998. 589 p.

Поступила в редакцию 16.03.2016

Volchenkova G. A., Zvjaginцев V. B., Krivickaja Z. I., Zhdanovich S. A. Rasprostranennost' ochagov kornevoj gubki v sosnovyyh nasazhdenijah Vitebskogo, Minskogo i Mogilevskogo GPLHO [Prevalence of the pine fungus in the pineries of the Vitebsk, Minsk and Mogilev State Forestry Production Associations]. *Trudy BGTU [Proceed. of BSTU]*. 2012. No. 1. P. 225–228.

Woodward S. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology impact and control. Library of Congress Cataloging in Publication Data: edited by: S. Woodward [et al.], Cambridge: University Press. 1998. 589 p.

Received March 16, 2016

## CONTRIBUTORS:

### Adamovich, Igor

Bryansk State Technological University of Engineering  
3 S. Dimitrov St., 241037 Bryansk, Russia  
e-mail: igor\_adamovich@mail.ru

### Shlapakova, Svetlana

Bryansk State Technological University of Engineering  
3 S. Dimitrov St., 241037 Bryansk, Russia  
e-mail: shla-svetlana@yandex.ru

## РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

**Соколов А. И. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 178 с.: ил. 19, табл. 41. Библиогр. 404 назв.**

В работе описываются история и последствия промышленного освоения лесов Карелии. Дана лесоводственная оценка различных методов ухода за молодняками хвойных пород. Особое внимание уделено проблеме интенсификации лесовыращивания в целях восстановления ресурсного потенциала сосны и ели. Дан анализ применяемой агротехники создания культур карельской березы на вырубках и заброшенных сельхозугодьях. Предложен ресурсосберегающий способ разведения ее на техногенных землях.

Книга адресована инженерно-техническим работникам лесного комплекса, сотрудникам научных учреждений, лесных вузов и техникумов.



А. И. Соколов

**Повышение  
ресурсного потенциала  
таежных лесов  
лесокультурным  
методом**

## УТРАТЫ

### НАТАЛИЯ ГЛЕБОВНА ФЕДОРЕЦ (1946–2016)

31 октября 2016 г. ушла из жизни известный ученый, заведующая лабораторией лесного почвоведения Института леса Карельского научного центра РАН, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заслуженный деятель науки Республики Карелия Наталия Глебовна Федорец.

Н. Г. Федорец родилась 29 июня 1946 г. в Твери. В 1965 г. она поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова, где получила специальность «почвовед-агрохимик». По окончании университета с 1970 года в течение двух лет работала в Институте биологии Карельского филиала АН СССР, затем в 1972 г. перешла в Карельский государственный педагогический институт, а в 1974-м пришла на работу в Институт леса КФ АН СССР на должность лаборанта. В 1975–1978 гг. училась в очной аспирантуре Карельского филиала АН СССР, в 1980 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Превращение азота в почве и использование его сосновыми насаждениями в связи с применением азотных удобрений в Карелии».

Основным направлением научной деятельности Наталии Глебовны являлось изучение азотного режима лесных почв, структуры азотного фонда, зависимости продуктивности хвойных древостоев от запасов азотных соединений в почвах Северо-Запада России, а также разработка методов повышения плодородия почв. В 1998 году, обобщив многолетние данные по азотному фонду лесных почв региона, полученные ею за время работы в лаборатории лесного почвоведения и микробиологии ИЛ КарНЦ РАН, она защитила докторскую



диссертацию на тему «Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России».

В 1988 году Н. Г. Федорец была избрана заведующей лабораторией лесного почвоведения и микробиологии Института леса Карельского филиала АН СССР. На протяжении почти трех десятилетий возглавляемый Наталией Глебовной творческий коллектив почвоведов и микробиологов проводил комплексные исследования почв и почвенного покрова Карелии. Работы велись по многим направлениям

лесного почвоведения: генезису и классификации, круговороту макро- и микроэлементов, продуктивности почв и изменению их в результате антропогенного воздействия. Под ее руководством проведены исследования биологического круговорота в таежных экосистемах, лесовосстановления на вырубках Карелии, лесомелиорации техногенных пустошей, разработка биологических основ мониторинга таежных экосистем, оценка продуктивности лесных почв и составление земельного кадастра.

Наталья Глебовна являлась руководителем и координатором международных проектов. Так, под ее управлением проводились исследования почв Карелии по международной программе оценки и мониторинга влияния загрязнения воздуха на леса (ICP-Forests), а также по программе «Atmospheric Heavy Metal Deposition in Europe», входящим в список крупнейших в мире систем биомониторинга. На протяжении многих лет она руководила изучением почв и почвенного покрова международного парка «Дружба», исследованием загрязнения окружающей среды вокруг Костомукшского ГОКа и восстановления почв, подверженных антропогенному воздействию.

Ею было проведено множество исследований, результаты которых особенно актуальны в регионе. Так, работа в рамках проекта «Технология утилизации отходов ЦБК и ДОП», где Н. Г. Федорец была руководителем, имела большой практический выход и стала продолжением работ в области разработки основ утилизации отходов.

Наталья Глебовна является автором 15 монографий, 5 учебно-методических пособий для студентов вузов, более 90 статей в рецензируемых журналах.

Н. Г. Федорец уделяла большое внимание преподавательской деятельности, в течение многих лет читала курсы по почвоведению и агрохимии для студентов эколого-биологического, лесоинженерного и сельскохозяйственного факультетов Петрозаводского государственного университета, возглавляла Государственную аттестационную комиссию. Она явилась инициатором открытия в Институте леса КарНЦ РАН филиала кафедры агрономии и почвоведения сельскохозяйственного факультета ПетрГУ и аспирантуры по специальности «почвоведение». Под руководством Натальи Глебовны защищено 5 диссертационных работ, в 2011 году ей было присвоено ученое звание профессора по кафедре агрономии и почвоведения.

На протяжении 24 лет Наталья Глебовна была бессменным председателем Карельского отделения общества почвоведов им. В. В. Докучаева и являлась инициатором проведения конференций по лесному почвоведению. Первая такая конференция была организована в Петрозаводске в 2006 году. Идею подхватили специалисты в области лесного почвоведения из других регионов, конференции прошли в Апатитах, Сыктывкаре, Пущино. Раз в два года почвоведы собираются, чтобы обсудить вопросы генезиса и классификации лесных почв, их плодородия, оценить негативное влияние технопресса на лесные экосистемы. Очередная конференция пройдет в 2017 году в Петрозаводске и будет посвящена Н. Г. Федорец.

Знаменательным событием в научной жизни лаборатории была организация и проведение в 2012 г. VI съезда Общества почвоведов им. В. В. Докучаева. Ученые со всех уголков России собрались, чтобы обсудить актуальные вопросы почвоведения. Участники этого масштабного мероприятия с теплотой вспоминают дни съезда, прекрасную организацию заседаний и экскурсий и, конечно, Наталью Глебовну, которая приложила к этому много усилий.

На протяжении ряда лет Наталья Глебовна была членом редколлегии журнала «Труды Карельского научного центра РАН», сначала серии «Биогеография», а затем – «Экологические исследования».

За активную научную и общественную работу Наталья Глебовна награждена Почетной грамотой РК и Почетными грамотами РАН и Профсоюза работников РАН, КарНЦ РАН. В 2007 году за вклад в фундаментальные и прикладные исследования в области почвоведения и разработку методов повышения плодородия почв Северо-Запада России она получила почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Карелия».

Наталья Глебовна Федорец была сердечным и доброжелательным человеком, она пользовалась заслуженным уважением коллег, любовью студентов и аспирантов. Память о Наталье Глебовне навсегда останется в наших сердцах.

*Лаборатория лесного почвоведения  
ИЛ КарНЦ РАН  
Институт леса КарНЦ РАН  
Карельское отделение общества почвоведов  
им. В. В. Докучаева*

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации  
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук», с 2015 г.)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикует результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

### ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: [trudy@krc.karelia.ru](mailto:trudy@krc.karelia.ru), или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502). К рукописи желательно прилагать два бумажных экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

## ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статья экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); таблицы (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности, научные звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи\* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ\*\* должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным 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. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIF (\* .TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки из текста статьи должны быть убраны и представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указа-

\* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

\*\* Обращаем внимание авторов, что в связи с подготовкой журнала к включению в международные базы данных библиографических описаний и научного цитирования расширенная аннотация на английском языке, а также транслитерированный в латиницу список использованной литературы приобретают особое значение.

нием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

**ПОДПИСИ К РИСУНКАМ** должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

**ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ.** В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicits* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

**СОКРАЩЕНИЯ.** Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

**БЛАГОДАРНОСТИ.** В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.** Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления ([http://www.bookchamber.ru/GOST\\_P\\_7.0.5.-2008](http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008)). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

**ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (References).** Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Описания русскоязычных работ указываются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать его библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатной программы транслитерации на сайте <http://translit.ru/>, вариант BCI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

## ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

### ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило<sup>1</sup>, М. И. Сысоева<sup>1</sup>, Г. Н. Алексейчук<sup>2</sup>, Е. Ф. Марковская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup>Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

**E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS**

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ**

Таблица 2. Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ**

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ**

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

В транслитерированном списке литературы:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

В транслитерированном списке литературы:

Viktorov G. A. Mezvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

#### Ссылки на материалы конференций

*Марьянских 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.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Mar'inskikh D. M.* Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.)* [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

#### Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

*Шефтель Б. И.* Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

*Лозовик П. А.* Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Sheftel' B. I.* *Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri* [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

*Lozovik P. A.* *Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu* [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

#### Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

*Еськов Д. Н., Серегин А. Г.* Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000* [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

*Es'kov D. N., Seregin A. G.* *Optiko-elektronnyi apparat* [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

#### Ссылки на архивные материалы

*Гребенщиков Я. П.* К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Grebenshchikov Ya. P.* *K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki*, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 1–10.

#### Ссылки на интернет-ресурсы

*Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л.* Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.12.2015).

*Демография.* Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

#### В транслитерированном списке литературы:

*Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L.* *Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov* [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. *Elektron. b-ki [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

*Demografiya.* Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

#### Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003* [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

## TABLE OF CONTENTS

T. V. Chernen'kova, N. E. Koroleva, E. A. Borovichev, A. V. Melekhin. CHANGE OF THE FOREST COVER ON THE SLOPES ORIENTED TOWARDS LAKE IMANDRA LAKE UNDER INDUSTRIAL POLLUTION . . . . .	3
N. I. Ryzhkova, A. M. Kryshen', N. V. Genikova, Yu. V. Presnukhin, Yu. N. Tkachenko. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE GROUND COVER STRUCTURE IN SIBERIAN LARCH CULTURES AND ZONAL SPRUCE FORESTS ON THE BORDER OF MIDDLE AND SOUTHERN TAIGA . . . . .	25
<span style="border: 1px solid black; padding: 2px;">N. G. Fedorets</span> , O. N. Bakhmet. PECULIARITIES OF SOIL AND SOIL COVER FORMATION IN THE KARELIA – KOLA REGION . . . . .	39
N. V. Krutskikh, G. S. Borodulina, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, P. A. Ryazantsev, G. V. Akhmetova, S. G. Novikov, I. Yu. Kravchenko. GEOECOLOGICAL BASIS FOR SETTING UP THE MONITORING OF URBANIZED AREAS IN THE NORTH (THE EXAMPLE OF PETROZAVODSK) . . . . .	52
A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, V. S. Artamonova. ECOLOGICAL CAUSES AND CONSEQUENCES OF THE FORMATION OF TAXA WITH REDUCED ADAPTIVE POTENTIAL AS EXEMPLIFIED BY FRESHWATER PEARL MUSSELS ( <i>MARGARITIFERA</i> ) . . . . .	68
T. A. Chekryzheva, N. M. Kalinkina. STRUCTURE AND SEASONAL DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON COMMUNITIES IN THE EXPOSED AND SHELTERED LITTORAL ZONES OF LAKE ONEGO (PINGUBA BAY, PUKHTINSKAYA BAY) . . . . .	83
I. L. Golovanova, A. I. Aminov. INFLUENCE OF SOME ECOLOGICAL FACTORS ON THE SENSITIVITY OF FISH GLYCOSIDASE TO HERBICIDE ROUNDUP <i>IN VITRO</i> . . . . .	96
RESEARCH METHODS	
O. N. Urbanova, D. A. Semanov, A. T. Gorshkova. COMPUTING AND INFORMATION SYSTEMS SOFTWARE FOR THE ASSESSMENT OF CURRENT AND PROSPECTIVE CONDITION OF WATER RESOURCES . . . . .	106
SHORT COMMUNICATIONS	
K. F. Tirronen, D. V. Panchenko, A. S. Kuznetsova. NEW DATA ON THE DIETS OF THE BROWN BEAR ( <i>URSUS ARCTOS</i> L.) IN KARELIA AND THE SOUTH OF THE KOLA PENINSULA . . . . .	114
I. Yu. Adamovich, S. N. Shlapakova. MYCORRHIZAE FORMATION ON <i>PINUS SYLVESTRIS</i> IN STANDS DAMAGED BY <i>HETEROBASIDION ANNOSUM</i> . . . . .	123
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY . . . . .	126
BEREAVEMENTS	
Natalia G. Fedorets (1946–2016) . . . . .	127
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS . . . . .	129



Научное издание

**Труды Карельского научного центра  
Российской академии наук**  
№ 12, 2016

Серия ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению  
Президиума Карельского научного центра РАН*

Выходит 12 раз в год

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-65995 от 06.06.2016 г.  
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева  
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 13.12.2016. Дата выхода 30.12.2016. Формат 60x84<sup>1/8</sup>.  
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 15,2. Усл. печ. л. 15,8.  
Тираж 150 экз. Заказ 401. Цена свободная

Учредитель и издатель: Карельский научный центр РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН  
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50