

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 10, 2018

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2018

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХОЛТА, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); 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.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

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.; А. М. МАКАРОВ, д. б. н., проф.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. 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.; 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.); 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>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2018
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2018
© Институт леса КарНЦ РАН, 2018

УДК 502.172

РОЛЬ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ В СОХРАНЕНИИ ГЕНОФОНДА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Л. В. Ветчинникова¹, А. Ф. Титов^{2,3}

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

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

³ Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Статья посвящена проблеме сохранения карельской березы и роли особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в ее решении. Приводятся данные о численности карельской березы и ее распределении по ООПТ различного типа, расположенным на территории Республики Карелия. Показано, что вследствие ограниченности ресурсов карельская береза уже на раннем этапе ее систематического изучения (начало 1930-х годов) была признана особо охраняемой породой. Дается краткое описание истории создания сети ООПТ, имеющих в составе насаждений карельскую березу, и оценка их современного состояния. Показано, что, несмотря на недостаточный объем реально проводимых работ по контролю и уходу за растениями на ООПТ, в целом они обеспечивают сохранение более 90 % ресурсов карельской березы, занесенной в Красную книгу РК, все естественные популяции которой сконцентрированы в четырех государственных ботанических заказниках («Анисимовщина», «Спасогубский», «Каккоровский» и «Береза карельская у деревни Царевичи»), занимающих в общей сложности не более 0,01 % от площади всех ООПТ. Обсуждаются основные причины, обусловившие произошедшее резкое сокращение ресурсов карельской березы, а также негативные последствия, связанные со снижением ее численности. С помощью микросателлитных маркеров показано, что уменьшение общей и эффективной численности популяций карельской березы, наблюдаемое в результате длительной эксплуатации (включая незаконные рубки), привело к изменению ее генетической структуры и усилению инбридинга. Результатом наблюдаемых процессов явилось сокращение генетического разнообразия и обеднение генофонда карельской березы, а также фактически полное отсутствие у нее жизнеспособного подростка. Тем не менее ООПТ, созданные на территории Карелии, сыграли и продолжают играть важную роль в деле сохранения генофонда карельской березы, а ее плюсовые (лучшие) деревья по-прежнему остаются главным объектом для проведения различных научных исследований и осуществления практических работ по воспроизводству и реинтродукции карельской березы.

Ключевые слова: ООПТ; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; генофонд; структура популяций.

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. THE ROLE OF PROTECTED AREAS IN THE CONSERVATION OF THE CURLY BIRCH GENE POOL

The article is devoted to the problem of conservation of the curly (Karelian) birch and the role of protected areas (PAs) in this effort. Data on curly birch numbers and dis-

tribution across PAs of various categories in the Republic of Karelia are reported. In view of its limited resources, curly birch has been recognized as a specially protected variety since the very beginning of its systematic studies (early 1930's). The history of establishment of the network of PAs featuring curly birch is briefly described, and their current state is assessed. It is shown that in spite of the lack of actual control and tending in the PAs, on the whole they have secured the preservation of more than 90 % of the regionally red-listed curly birch resources. All natural curly birch populations are concentrated within four botanical reserves ("Anisimovschina", "Spasogubsky", "Kakkorovsky" and "Karelian birch near the village of Tsarevichi"), which collectively occupy no more than 0.01 % of the total area of protected areas. The main reasons for the sharp reduction of curly birch resources, as well as the negative consequences associated with its decline are discussed. Using microsatellite markers, it was shown that a decrease in the total and effective population of the curly birch caused by its prolonged exploitation (including illegal logging) has led to a change in its genetic structure and increased inbreeding. The observed processes have resulted in a decline of the genetic diversity and depletion of the gene pool of the curly birch, as well as a nearly total absence of its viable undergrowth. Nevertheless, PAs established in Karelia have played and continue to play an important role in preserving the gene pool of the curly birch, and its elite trees remain the main target for various scientific studies and practical work for the reproduction and reintroduction of the curly birch.

Key words: protected areas (PAs); *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; gene pool; population structure.

Важная роль в сохранении и поддержании генетического разнообразия редких и находящихся под угрозой исчезновения видов принадлежит особо охраняемым природным территориям (ООПТ). В России ООПТ, в состав насаждений которых входит карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, созданы исключительно на территории Республики Карелия. Основными среди них являются Государственный природный заповедник (ГПЗп) «Кивач», Государственный природный заказник (ГПЗк) «Кижский» и четыре государственных ботанических заказника регионального значения (ГБЗк) [Особо охраняемые..., 2017], территории которых включают в себя типичные местообитания карельской березы.

Помимо Карелии в России единичные экземпляры карельской березы можно встретить в Ленинградской, Смоленской, Костромской, Владимирской, Калужской, Псковской, Новгородской, Брянской и Ярославской областях [Соколов, 1950; Любавская, 1978]. При интродукции она хорошо растет в Мурманской, Московской, Кировской, Воронежской, Ульяновской, Омской областях, в Башкортостане, Республике Марий Эл и в ряде других регионов [Ветчинникова и др., 2013].

Первые сведения о наличии карельской березы в лесах Карелии относятся к середине XVIII столетия, но без точного указания мест, где именно на территории бывшей Олонецкой губернии она встречается [Соколов, 1950]. Первая справка с перечнем мест в Карелии, где

заготавливалась карельская береза или имелись несрубленные деревья, была составлена в Заонежье в 1926 г. Но систематическое изучение карельской березы и поиск путей увеличения ее ресурсов начались в 30-е годы XX века. Причем именно в Карелии все эти годы она оставалась объектом особого внимания. Вследствие ограниченности ее ресурсов уже в 1939 г. Совет народных комиссаров Карельской АССР издал специальное постановление, в котором объявил карельскую березу особо охраняемой породой. Были ограничены объемы рубок, начаты поисковые работы по выявлению мест ее произрастания в различных районах Карелии. В результате обнаружено более 4 тысяч деревьев карельской березы и был поставлен вопрос о ее разведении. В последние десятилетия в силу ряда обстоятельств проблема сохранения и восстановления генофонда карельской березы вновь заметно обострилась, и не случайно в соответствии с системой Международного союза охраны природы карельская береза отнесена к категории 2(EN), т. е. к числу исчезающих, находящихся в опасном положении видов [Красная..., 2007], и включена в перечень видов деревьев и кустарников, заготовка древесины которых запрещена на всей территории России.

Как показывают исследования инвентаризационного характера, генофонд карельской березы в Республике Карелия сосредоточен в настоящее время главным образом на территории Кондопожского, Медвежьегорского и Прионежского административных районов (табл. 1).

Таблица 1. Численность деревьев карельской березы на ООПТ и территориях специального назначения, расположенных в Республике Карелия (к началу XXI века)

Table 1. The number of Karelian birch trees in protected areas and other special purpose territories located in the Republic of Karelia (by the beginning of the XXI century)

Название ООПТ и территорий специального назначения Protected areas and other special purpose territories names	Количество деревьев Number of trees		
	в природе in nature	в культуре in the culture	
		>25 лет >25 years	<15 лет <15 years
Кондопожский район Kondopozhsky district			
ГПЗп «Кивач» Snr "Kivach"	единичные (occasional)	90	5
и охранный зона (побережье оз. Мунозеро) and protective zone (the shore of Lake Munozero)	~30	~190	–
ГБЗк «Спасогубский» Sbr "Spasogubsky"	4	–	~800
Медвежьегорский район Medvezhyegorsky district			
ГПЗк «Кижский» Sns "Kizhsky"	7	–	~100
ГБЗк «Анисимовщина» Sbr "Anisimovschina"	~1600	~1300	–
и урочище Баев Наволок and natural boundary Baev Navolok	~100	–	–
Заонежская ЛСП Zaonezhskaya Sbp	–	~5000	~2500
Прионежский район Prionezhsky district			
ГБЗк «Каккоровский» Sbr "Kakkorovsky"	~30	~40	~1000
ГБЗк «Береза карельская у деревни Царевичи» Sbr "Karelian birch near the village of Tsarevichi"	–	93	–
Петрозаводская ЛСП (архив клонов) Petrozavodsk Sbp (clone archive)	–	~50	–
Агробиологическая станция КарНЦ РАН Agrobiological station of KarRC RAS	–	~800	~800

Примечание. ГПЗп – Государственный природный заповедник; ГПЗк – Государственный природный заказник; ГБЗк – Государственный ботанический заказник; ЛСП – лесосеменная плантация.

Note. Snr – State nature reserve; Sns – State nature sanctuaries; Sbr – State botanical reserve; Sbp – seed-bearing plantation.

В свое время пионерскими для России стали работы по размножению карельской березы семенами, начатые в 1931 г. Н. О. Соколовым на территории заповедника «Кивач» – одного из старейших заповедников в России и первого в Республике Карелия, где на момент его создания имелись только единичные деревья карельской березы в природных условиях [Андреев, 1963; Яковлев, 1963 и др.]. Но, согласно данным учета, уже в 1968 г. здесь было зафиксировано более 400 растений карельской березы. Однако в дальнейшем при проведении рубок ухода на участке были оставлены только деревья, имеющие хорошо выраженные косвенные признаки наличия узорчатой древесины. К 2018 г. здесь произрастает около 100 деревьев карельской березы в возрасте от 20 до

60 лет (табл. 1), и только 14 из них сохранили характерные признаки. Работы с карельской березой в заповеднике «Кивач» продолжаются и в настоящее время, и она по праву является одним из главных объектов его дендрологической коллекции (рис. 1, А). Оценивая общее состояние насаждений карельской березы на территории заповедника «Кивач» как удовлетворительное, следует иметь в виду, что, несмотря на их искусственное происхождение, они были созданы преимущественно с использованием местного генетического материала и являются важной частью генофонда карельской березы, сосредоточенного в Карелии.

В 1956 г. на территории Кондопожского района в Спасогубском лесничестве был создан первый в нашей стране ГБЗк карельской



Рис. 1. Внешний вид деревьев карельской березы на территории ГПЗп «Кивач» (А), ГПЗк «Кижский» (Б) и ГБЗк «Анисимовщина» (В)

Fig. 1. Appearance of Karelian birch trees on the territory of the Kivach Reserve (A), and the reserve territories "Kizhsky" (B) and "Anisimovschina" (B)

березы с целью ее охраны и воспроизводства в природных условиях площадью 8,3 га. Однако в 1984 г. официальный статус ГБЗк «Береза карельская в Спасогубском лесхозе» был закреплен за другим участком, который находится вблизи д. Утуки в лесничестве Марциальное на площади 5,7 га [Белоусова, 1992] недалеко от с. Спасская Губа Кондопожского района. Сейчас площадь заказника «Спасогубский» составляет 4,9 га, и на ней произрастает всего четыре дерева карельской березы естественного происхождения (табл. 1). В 2006–2007 гг. здесь началась работа по ее восстановлению (посажено 1600 саженцев). Однако в результате сильного зарастания участка сначала травянистой растительностью, а затем и другими быстрорастущими лиственными древесными породами к осени 2017 г. сохранность растений составила около 40 %.

Другим важным природным резерватом карельской березы является территория Заонежского полуострова (юго-восточная часть Карелии, Медвежьегорский район). Появление здесь и сохранение карельской березы обусловлено целым рядом факторов, включая природно-климатические условия и особенности хозяйственного освоения данной территории. В 1950-е годы карельская береза произрастала в центральной части Заонежья и полосой тянулась с северо-запада (от с. Шуньга) на юго-восток (в сторону с. Сенная Губа) и встречалась

в виде групп или отдельных деревьев [Сельговые... 2013]. К 1976 г. в Медвежьегорском районе (Заонежский лесхоз, с 1984 г. ГБЗк «Анисимовщина») на 17,1 га, что составляло менее 25 % от общей площади природных популяций карельской березы, было выявлено около 3 тысяч деревьев, или 72 % от общего их количества, зарегистрированного на тот момент в Карелии. Наряду с этим в Кондопожском и Прионежском районах (Спасогубский и Прионежский лесхозы) было выявлено соответственно 375 и 726 деревьев (28 % от общей численности) на площади 55,3 га (65 % от общей площади, занятой карельской березой).

Недалеко от ГБЗк «Анисимовщина», на западном берегу оз. Святуха, располагается урочище Баев Наволок, объявленное в 1930-е годы охраняемой территорией, где на площади около 8 га находилось приблизительно 500 деревьев карельской березы. В настоящее время их насчитывается не более 100, но территория не имеет статуса ООПТ.

В южной части Заонежского полуострова, в частности в охранной зоне музея-заповедника «Кижы» (ГПЗк «Кижский»), в последние годы зарегистрировано около 20 деревьев карельской березы естественного происхождения, но только два из них имеют ярко выраженные внешние признаки наличия узорчатой текстуры древесины (рис. 1, Б), хотя во второй половине XX века здесь на площади около 4 га было выявлено более 200 деревьев разного возраста.

В настоящее время основные ресурсы карельской березы на территории Заонежского полуострова представлены в ГБЗк «Анисимовщина», который уникален не только по количеству, но и по качеству произрастающих здесь растений (рис. 1, В). Такого рода насаждения карельской березы естественного происхождения не встречаются больше нигде в России.

В Прионежском районе в 1960-е годы популяция карельской березы, расположенная вблизи д. Каккорово, была второй по численности после заонежской (ГБЗк «Анисимовщина»). По результатам инвентаризации, проведенной в 1976 г. работниками Петрозаводской лесосеменной производственной станции, здесь было зарегистрировано около 1200 деревьев карельской березы как естественного, так и искусственного происхождения (табл. 2). Среди них было выделено более 200 плюсовых (лучших) деревьев. В дальнейшем, в 1976 г., эта популяция получила статус природоохранного объекта, а в 1984 г. стала государственным ботаническим заказником «Каккоровский».

Значительные изменения в сторону уменьшения численности карельской березы в заказ-

Таблица 2. Динамика численности карельской березы в ГБЗк «Каккоровский»

Table 2. Dynamics of the number of Karelian birch in Sbr "Kakkorovsky"

Год обследования Year of survey	Количество деревьев Number of trees		
	в природной популяции in natural populations	в культурах in the cultures	всего total
1973	~1200		~1200
1976	608	690	1298
1986	759	741	1500
1998	–	–	297
2008	~15	~15	~30

нике «Каккоровский» произошли в конце 1990-х годов. Основной причиной резкого снижения ее численности следует считать массовые незаконные рубки, когда начиная с 1997 г. она стала объектом повышенного внимания со стороны браконьеров. Можно, однако, надеяться, что вновь созданные культуры обеспечат возрождение ГБЗк «Каккоровский» в случае проведения в них регулярных лесоводственных уходов (табл. 1).

К настоящему времени в Республике Карелия статус ГБЗк карельской березы имеют четыре объекта: «Анисимовщина», «Каккоровский», «Спасогубский» и «Береза карельская у деревни Царевичи» [Ветчинникова, Титов, 2018]. При этом первые три соответствуют по своему местоположению ранее существовавшим природным популяциям, описанным еще в 50-е годы [Соколов, 1950], а четвертый – создан искусственно в 1934 г. в Прионежском районе под руководством и при непосредственном участии первого исследователя карельской березы Н. О. Соколова. Во второй половине XX века в Карелии, кроме того, были созданы Заонежская и Петрозаводская (архив клонов) лесосеменные плантации (ЛСП) (табл. 1). Более 1,5 тысяч деревьев выращивается на территории Агробиологической станции Карельского научного центра РАН (расположенной на окраине г. Петрозаводска).

В целом существующая сеть ООПТ и других территорий специального назначения обеспечивает сохранение и охрану более 90 % ресурсов карельской березы, находящихся на территории Карелии. При этом большая часть (95 %) естественных насаждений карельской березы находится в заказниках, которые суммарно занимают не более 0,01 % от площади всех ООПТ.

Однако, несмотря на то что указанные выше территории находятся под контролем государства, в них отмечено резкое ухудшение состояния насаждений карельской березы, а коли-

чество деревьев с момента образования ООПТ существенно уменьшилось. Так, если в 50-е годы в естественных условиях здесь произрастало примерно 4 тысячи деревьев карельской березы, то к 2018 г. их количество снизилось более чем на две трети. Указанные изменения произошли в силу разных причин. К ним прежде всего следует отнести выборочные (зачастую незаконные) рубки, проводившиеся в течение длительного времени. Так, в период 1994–2007 гг. на территории Карелии, согласно только официальным данным, срублено более 1,5 тысяч деревьев карельской березы. В этот период были утрачены все плюсовые деревья на территории Петрозаводского лесопитомника «Вилга» и в ранее отобранном плюсовом насаждении (вблизи д. Шуньга), частично – на Петрозаводской ЛСП. В этот период уничтожена значительная часть деревьев и в заказниках «Анисимовщина» (197 из 1836) и «Береза карельская у деревни Царевичи» (70 из 163). А заказники «Каккоровский» и «Спасогубский» оказались, по сути, на грани полного исчезновения (табл. 2). В результате выборочных рубок к настоящему времени многие ООПТ на территории Карелии представлены главным образом деревьями со слабовыраженной узорчатой текстурой древесины или измененной формой роста, сформированной порослевыми побегами вокруг пней, оставшихся от спиленных или срубленных деревьев.

Сокращению ресурсов карельской березы и ухудшению ее генофонда, кроме того, способствовали такие ее биологические особенности, как дизъюнктивный ареал, расщепление признаков в потомстве, наличие латентного периода в формировании узорчатой текстуры в древесине, низкая конкурентоспособность по сравнению с другими древесными породами и пр. Например, пыльца карельской березы характеризуется средним уровнем фертильности, но очень низкой жизнеспособностью [Николаевская и др., 2008], а семена имеют низкую всхожесть (менее 50 %). Кроме того, большинство деревьев карельской березы, произрастающих в природных популяциях на территории ООПТ, по своему возрасту (70 лет и более) находятся сегодня на поздней генеративной и даже постгенеративной стадии развития и характеризуются резким снижением репродуктивной функции.

Изучение генетического разнообразия популяций карельской березы, расположенных на территории заказников «Анисимовщина» и «Каккоровский», с применением микросателлитных маркеров позволило установить, что в обоих заказниках значения ожидаемой гетерозиготности (H_e) превосходят величину

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия природных популяций карельской березы, находящихся в границах ООПТ на территории Республики Карелия

Table 3. Indicators of genetic diversity of Karelian birch natural populations in the nature reserves located on the territory of the Republic of Karelia

Популяция Population	Количество аллелей Number of alleles	Гетерозиготность Heterozygosity	
		наблюдаемая (H_o) observed (H_o)	ожидаемая (H_e) expected (H_e)
Анисимовщина Anisimovschina	7,0	0,53	0,67
Каккорово-1 Kakkorovsky-1	7,0	0,56	0,70
Каккорово-2 Kakkorovsky-2	6,5	0,46	0,67

наблюдаемой гетерозиготности (H_o) [Ветчинникова и др., 2012], что говорит о преимущественном накоплении в них гомозигот (табл. 3). Обнаруженное снижение доли гетерозигот, в свою очередь, может свидетельствовать о пониженной выживаемости растений в изученных популяциях в целом и уменьшении генетического разнообразия в каждой из них [Динамика..., 2004].

Интересно отметить, что кластерный анализ показал: растения, представляющие популяции Анисимовщина и Каккорово-2, попадают в один кластер, и это говорит об их несколько более тесном генетическом родстве (рис. 2). Хотя не исключено, что сходство в генетической структуре географически более удаленных популяций (Анисимовщина и Каккорово-2) может быть обусловлено тем, что одна из них (Каккорово-2) представляет собой искусственно созданное насаждение, в котором часть деревьев имеет «заонежское» происхождение [Ветчинникова и др., 2012].

Обнаруженные популяционно-генетические особенности позволяют заключить, что зафиксированное снижение гетерозиготности при низкой эффективной численности (которая определяется числом особей, активно участвующих в процессе воспроизводства) популяций карельской березы ведет к обеднению генофонда и в дальнейшем может привести к его полной деградации. Вероятно, этим, наряду с другими причинами, обусловлено и фактически полное отсутствие у карельской березы жизнеспособного подроста.

Тем не менее важно подчеркнуть, что ООПТ, созданные на территории Карелии, внесли значительный вклад в сохранение генофонда и генетического разнообразия карельской бе-

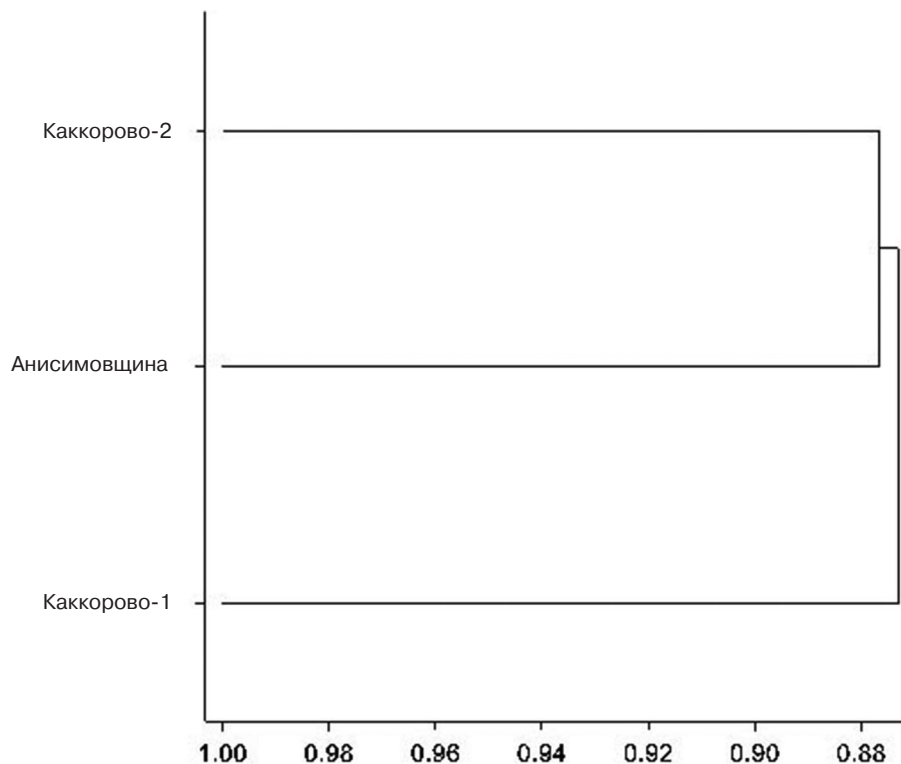


Рис. 2. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства популяций карельской березы, находящихся на территории ГБЗк «Каккоровский» и «Анисимовщина»

Fig. 2. Dendrogram reflecting the degree of genetic similarity of Karelian birch populations on the reserve territories “Kakorovsky” and “Anisimovschina”

резы и продолжают играть важную роль в этом вопросе. Например, при организации дендрологического питомника в ГПЗп «Кивач» карельская береза впервые в России была включена в список видов древесной и кустарниковой растительности, нуждающихся в размножении [Педдер, 1931; Соколов, 1934; Романовская, 1960 и др.]. Были ограничены объемы ее рубок, начаты работы по инвентаризации и воспроизводству. При искусственном выращивании карельской березы были определены основные агротехнические мероприятия, направленные на уменьшение нормы высева семян и увеличение приживаемости сеянцев [Яковлев, Романовская, 1959; Романовская, 1960], разработаны технологии выполнения прививки и плантационного выращивания карельской березы с использованием семян от контролируемого опыления, а в последние годы – вегетативного посадочного материала, полученного путем клонального микроразмножения. Исходным материалом для воспроизводства ресурсов карельской березы могут служить деревья, а также коллекция клонов *in vitro*, создаваемая на основе культуры побегов ее лучших генотипов, произрастающих на ООПТ Карелии.

В заключение еще раз подчеркнем, что ООПТ, созданные для сохранения и охраны карельской березы, находятся исключительно на территории Республики Карелия и отсутствуют еще где-либо в России. Несмотря на недостаточный объем реально проводимых в ООПТ работ по охране и уходу за растениями, именно здесь представлена основная и наиболее ценная часть генофонда карельской березы, сохранение которого имеет огромное научное и практическое значение. Существующие ООПТ и произрастающие здесь деревья карельской березы по-прежнему выступают главными объектами для проведения различных научных исследований. Кроме того, они служат источником для получения семян и пополнения коллекции клонов в культуре тканей, которые являются основой воспроизводства и реинтродукции карельской березы. Отметим, что в ряде стран Северной Европы в настоящее время ведутся работы по плантационному выращиванию карельской березы. В условиях Карелии для сохранения генофонда карельской березы наиболее приемлемое решение видится как в ее охране на уже существующих ООПТ, так и в создании нескольких новых, неболь-

ших по площади ООПТ, основанных на ее реинтродукции и плантационном выращивании. На наш взгляд, это следует рассматривать как важную государственную задачу, решение которой не только позволит сохранить генофонд этого уникального представителя дендрофлоры Северной Европы, но и приумножить его.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2017-0003, 0221-2017-0051 и 0218-2017-0001).

Литература

Андреев К. А. Справка о заповеднике «Кивач», 1963 // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5. Оп. № 3. Ед. хр. 45. Л. 1–7.

Белоусова Н. А. Лесные и ботанические заказники Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1992. С. 71–81.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Ботанические заказники карельской березы в Республике Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботанический журнал. 2018. № 2. С. 256–265.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Рендаков Н. Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экологическая генетика. 2012. Т. X, вып. 1. С. 34–37.

Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 619 с.

Красная книга Республики Карелия / Науч. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия, 2007. С. 45–46.

Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Леспром, 1978. 158 с.

Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Лебедева О. Н., Кузнецова Т. Ю. Морфофизиологическая характеристика пыльцы различных видов березы в условиях Восточной Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. 2008. Вып. 14. С. 84–91.

Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. Петрозаводск, 2017. 432 с.

Педдер Ю. А. Государственный лесной заповедник «Кивач» КНИИ, 1931 // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1. Оп. 33. Ед. хр. 272. Л. 1–10.

Романовская М. М. Список высших растений, выявленных в заповеднике «Кивач». Заповедник «Кивач», 1960 // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5. Оп. 3. Ед. хр. 57. Л. 1–17.

Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение / Ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 180 с.

Соколов Н. О. Госзаповедник «Кивач» // Архив КарНЦ РАН. 1934. Ф. 1. Оп. 33. Ед. хр. 277. Л. 1–14.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. издат. КФССР, 1950. 116 с.

Яковлев Ф. С. Заповедник «Кивач» (краткий справочник), 1963 // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5. Оп. 3. Ед. хр. 46. Л. 1–7.

Яковлев Ф. С., Романовская М. М. Изучение влияния условий среды на рост и развитие карельской березы, 1959 // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5. Оп. 6. Ед. хр. 9. Л. 1–57.

Поступила в редакцию 26.03.2018

References

Andreev K. A. Spravka o zapovednike "Kivach", 1963 [Information about the Kivach Reserve]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 5. In. 3. St. un. 45. 1–7 s.

Belousova N. A. Lesnye i botanicheskie zakazniki Karelii [Forest and botanical reserves of Karelia]. *Okhranyaemye prirod. ter. i pamyatniki prirody Karelii* [Protected areas and monuments of nature in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1992. P. 71–81.

Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh [Dynamics of population gene pools under human impact]. Moscow: Nauka, 2004. 619 p.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [The Red Data Book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Karelia, 2007. P. 45–46.

Lyubavskaya A. Ya. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Moscow: Lesprom, 1978. 158 p.

Nikolaevskaya T. S., Vetchinnikova L. V., Lebedeva O. N., Kuznetsova T. Yu. Morfo-fiziologicheskaya

kharakteristika pyl'tsy razlichnykh vidov berezy v usloviyakh Vostochnoi Fennoskandii [Morpho-physiological characteristics of pollen of various species of birch in the conditions of East Fennoscandia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2008. Iss. 14. P. 84–91.

Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Respubliki Kareliya [Specially protected natural territories of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 2017. 432 p.

Pedder Yu. A. Gosudarstvennyi lesnoi zapovednik "Kivach" KNII, 1931 [Kivach State Forest Reserve of the Karelian Research Institute]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 1. In. 33. St. un. 272. 1–10 s.

Romanovskaya M. M. Spisok vysshikh rastenii, vyavlyennykh v zapovednike "Kivach". Zapovednik "Kivach", 1960 [List of higher plants identified in the Kivach Reserve. The Kivach Reserve]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 5. In. 3. St. un. 57. 1–17 s.

Sel'govye landshafty Zaonezhskogo poluostrova: prirodnye osobennosti, istoriya osvoeniya i sokhrane-

nie [The rural landscapes of the Zaonezhsky Peninsula: natural features, history of development and conservation]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 180 p.

Sokolov N. O. Goszapovednik "Kivach", 1934 [Kivach State Reserve]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 1. In. 33. St. un. 277. 1–14 s.

Sokolov N. O. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Petrozavodsk: Gos. izdat. KFSSR, 1950. 116 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Botanicheskie zakazniki karel'skoi berezy v Respublike Kareliya: istoriya, sovremennoe sostoyanie i problemy [Karelian birch in sanctuaries in the Republic of Karelia: history, current state, and problems]. *Botanicheskii zhurn.* [Botanical J.]. 2018. No. 2. P. 256–265.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Karel'skaya bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 312 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Rendakov N. L. Otsenka geneticheskogo raznoobraziya populyatsii karel'skoi berezy v Karelii s pomoshch'yu mikrosatellitnykh markerov [Evaluation of the genetic diversity of Karelian birch populations in Karelia using microsatellite markers]. *Ekol. genetika* [Ecol. Genetics]. 2012. Vol. X, iss. 1. P. 34–37.

Yakovlev F. S. Zapovednik "Kivach" (kratkii spravochnik), 1963 [Kivach Reserve (Quick reference guide)]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 5. In 3. St. un. 46. 1–7 s.

Yakovlev F. S., Romanovskaya M. M. Izuchenie vliyaniya uslovii sredy na rost i razvitie karel'skoi berezy, 1959 [Studying the influence of environmental conditions on the growth and development of Karelian birch]. *Arkhiv KarNTs RAN* [Archive of KarRC RAS]. F. 5. In. 6. St. un. 9. 1–57 s.

Received March 26, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

заведующая лаб. лесных биотехнологий, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической физиологии растений,
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН
главный научный сотрудник
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidiya

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

Titov, Alexander

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

УДК 581.522

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЭКОТОННОМ КОМПЛЕКСЕ «ЛЕС – ОПУШКА – ВЫРУБКА» В УСЛОВИЯХ ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО ЧЕРЕЗ 10 ЛЕТ ПОСЛЕ РУБКИ

Н. В. Геникова¹, Е. В. Торопова², А. М. Крышень¹, В. Н. Мамонтов^{2,3}

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

² Институт биогеографии и генетических ресурсов ФИЦКИА РАН, Архангельск, Россия

³ Водлозерский национальный парк, Петрозаводск, Россия

Приведены данные о видовом составе сосудистых растений в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» через десять лет после рубки ельника черничного в Архангельской области (подзона северной тайги). Выявлены различия в проективном покрытии и встречаемости видов напочвенного покрова в разных зонах экотонного комплекса. Рассмотрены изменения показателей обилия видов напочвенного покрова по сравнению с более ранними стадиями восстановления (2–5 лет после рубки). Виды сгруппированы по реакции на рубку и последующее восстановление древесного яруса с учетом изменения их обилия в ряду «лес – опушка – вырубка». Первую группу составляют типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных (*Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*). Вторая группа включает в себя лесные виды, отрицательно реагирующие на рубку и активно восстанавливающие обилие уже с момента формирования древесного яруса на вырубке (*Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*). В третью группу вошли опушечно-лесные виды (*Empetrum nigrum* и *Orthilia secunda*). Четвертая группа – это типичные лесные апофиты, положительно реагирующие на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающие обилие (*Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polytrichum commune*). Отдельную группу составляют виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса не обнаруживается геоботаническими методами и не подтверждается статистически. Показано, что и через 10 лет после рубки, несмотря на формирование древесного яруса, в трех зонах экотонного комплекса (лес, опушка, вырубка) сохранились характерные особенности структуры напочвенного покрова.

Ключевые слова: вырубка; ельник черничный; опушка леса; экотонный комплекс; структура растительного сообщества; напочвенный покров.

N. V. Genikova, E. V. Toropova, A. M. Kryshen', V. N. Mamontov.
CHANGES IN THE GROUND COVER STRUCTURE IN THE "FOREST – FOREST EDGE – CUTOVER" ECOTONE IN A BILBERRY SPRUCE STAND TEN YEARS AFTER LOGGING

Data of the vascular plant species composition in the ecotone "forest – forest edge – cutover" ten years after logging of a bilberry spruce stand in the north-taiga subzone

of the Arkhangelsk Region are reported. Differences among zones of the ecotone complex regarding species percent covers and frequency of occurrence were revealed. Changes in the ground cover species abundance compared to earlier reforestation stages (2–5 years after logging) are discussed. Plant species were grouped according to their response to logging and subsequent tree layer restoration. The first group consists of typically forest-dwelling species whose phytosociological optimum corresponds to bilberry spruce forest conditions (*Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*). The second group includes the forest species that have demonstrated a negative response to logging and have been actively recovering their abundance since the time of tree layer formation in the cutover site (*Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*). The third group is made up of forest edge species (*Empetrum nigrum* and *Orthilia secunda*). The fourth group comprised typically forest-dwelling apophytes, which responded positively to logging, but declined in abundance as the tree layer was forming (*Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polytrichum commune*). A separate group consists of the species whose response to logging and subsequent tree layer formation could not be detected by geobotanical, and has no statistic proof. It is shown that 10 years after logging, although the tree layer has formed, each zone of the ecotone complex has preserved their specific traits of the ground cover structure.

Key words: cutover; bilberry spruce stand; forest edge; ecotone complex; plant community structure; ground cover.

Введение

Тажные леса европейской части России в настоящее время представляют собой для каждого типа лесорастительных условий мозаику сообществ на различных стадиях восстановления после рубок. При этом последствия рубки сказываются и на прилегающих к вырубке лесных сообществах. Изменения, происходящие в переходной от леса к вырубке зоне (опушке), интересны не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Опушки являются местом концентрации как крупных, так и мелких растительноядных животных [Andrén, Angelstam, 1993; Kollmann, Buschor, 2002; Мамонтов, 2010], здесь могут быть выше запасы ресурсных видов напочвенного покрова, а также грибов [Bergstedt, Milberg, 2001; Siitonen et al., 2005; Marozas et al., 2005]. Кроме того, естественное возобновление древесных пород в опушечной зоне отличается от такового в центральной части вырубки [Harper et al., 2015], что важно с точки зрения восстановления и ускоренного выращивания леса.

Статья продолжает цикл публикаций об изменениях структуры растительных сообществ в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» в условиях северотаежных ельников черничных. Ранее публиковались [Геникова и др., 2016] результаты исследования изменения проективного покрытия и встречаемости видов сосудистых растений через 2–5 лет после рубки древостоя. В условиях ельников черничных формирование

древесного яруса из поросли березы и осины может происходить уже к 5-му году [Крышень, 2006]. Именно этот период очень важен для понимания закономерностей восстановления древостоя на вырубках – вслед за развитием древесного яруса идет перестройка напочвенного покрова. Сравнение структуры динамических формирующихся на вырубке сообществ с таковыми в зоне опушки и леса в условиях отсутствия после рубки антропогенного влияния приближает нас к пониманию закономерностей развития лесных растительных сообществ.

В данной работе с целью изучения механизмов восстановления лесного растительного сообщества на вырубках в период коренной его перестройки на начальных стадиях формирования древесного яруса ставилась задача сравнить состав и обилие видов растений в экотонном комплексе (далее – ЭК) «лес – опушка – вырубка» через десять лет после рубки ельника черничного. Кроме этого ставился вопрос: сохраняются ли через 10 лет после рубки древостоя фитоценотические различия зон ЭК, выявленные на 2–5-летних вырубках?

Объекты и методы

Исследование проводилось в подзоне северной тайги на юго-западной окраине Беломорско-Кулойского плато (Холмогорский район Архангельской области) в 2016 году. В условиях ельников черничных на альфегумусовых подзолах изучался видовой состав и структура расти-

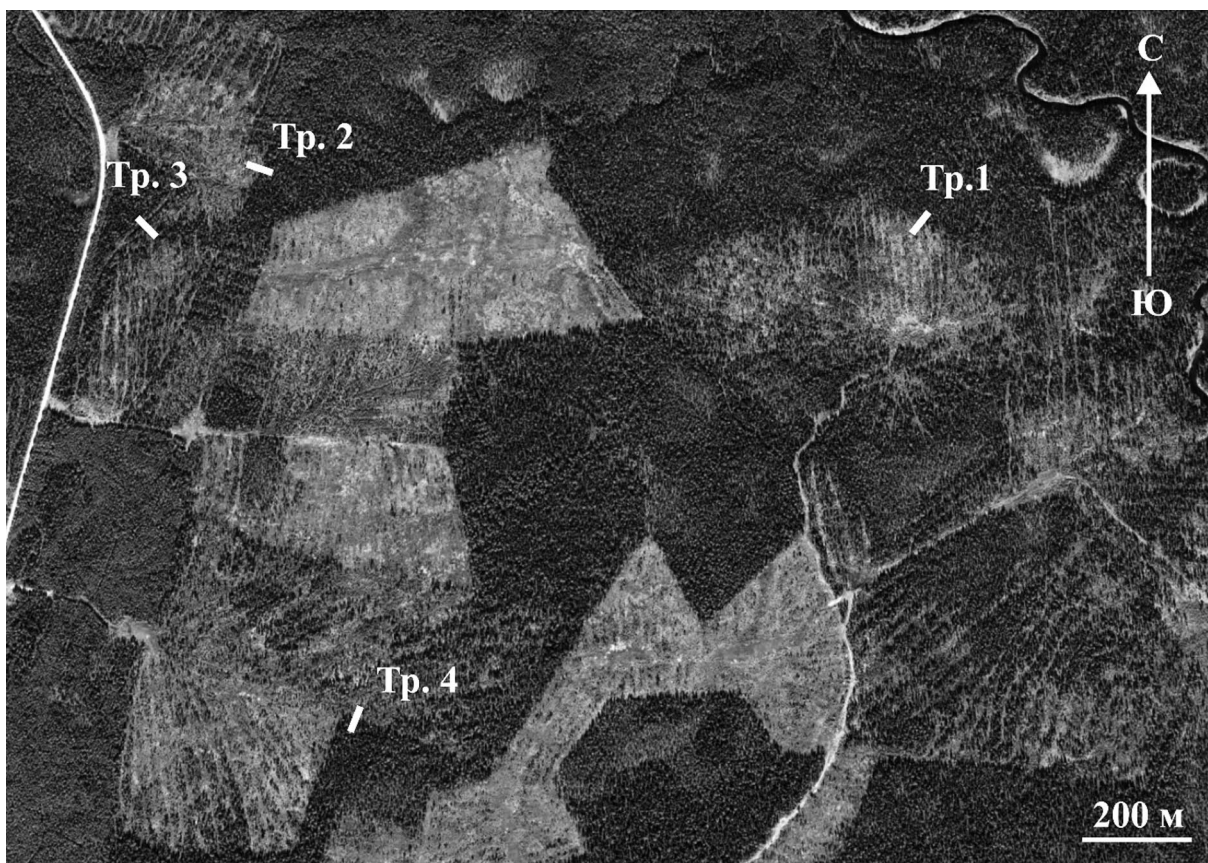


Рис. 1. Схема расположения трансект (отмечены белыми линиями) на пробных участках

Fig. 1. A scheme of transects location (shown by white lines) at sampling sites

тельных сообществ на границе леса и вырубке (рубка проводилась зимой 2006–2007 гг.). Всего было исследовано четыре пробных участка на трех вырубках, расположенных в непосредственной близости друг к другу (рис. 1).

В составе древостоев ель (*Picea abies* s. l.) представлена 8–9 единицами, ее средний возраст составлял от 140 до 180 лет. Примесь березы (*Betula* sp.) в древостоях не превышала 1–2 единицы, единично встречалась сосна (*Pinus sylvestris* L.). Средняя высота ели составляла 18 м, березы – 20 м и сосны – 15 м. Обследованные насаждения можно отнести к среднеполнотным (относительная полнота – 0,6–0,7) и низкобонитетным (V класс бонитета). Подрост средней густоты представлен угнетенной елью в возрасте 60–90 лет и отдельными деревьями березы. В редком подлеске встречаются *Sorbus aucuparia* L. и *Rosa acicularis* Lindl., единично – *Juniperus communis* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляло 70 % при абсолютном доминировании *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L., зеленых (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) и сфагновых мхов.

Вырубки общей площадью около 50 га образовались в результате зимней заготовки древесины механизированным способом. Восстановление древостоя происходит естественным образом в результате зарастания вырубок березой с незначительной примесью ели. На момент обследования высота березы достигала 2,5 м. При заготовке древесины оставался еловый подрост, и во время обследования на вырубке присутствовали деревья ели (высотой до 6–7 м), расположенные группами по 5–8 штук. Густота подроста березы на исследованных участках варьирует от 4800 до 34 600 шт./га, ели – от 600 до 3000 шт./га. В куртинах подрост образует сомкнутый полог, что позволяет отнести данные вырубки к ранней стадии формирования молодняков [Крышень, 2010].

Для изучения почвенного покрова на относительно ровных участках перпендикулярно краю леса закладывались трансекты шириной 0,5 м и длиной 50 м (по 25 м в обе стороны от края леса). Всего были заложены 4 трансекты, пересекающие границу леса (рис. 1). Все трансекты были разделены на три зоны по 16 м: «лес», «опушка», «вырубка». Размеры указанных зон обоснованы в предыдущих публика-

циях и опираются на объективные данные изменения обилия видов напочвенного покрова через 2–5 и 10 лет после рубки [Геникова и др., 2016, 2018]. Между зонами оставались переходные участки по 1 м.

На каждой учетной площадке размером 50×50 см отмечалось проективное покрытие (ПП) видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Всего было описано 400 учетных площадок. Для оценки влияния рубки леса на основные ресурсные виды напочвенного покрова на каждой учетной площадке выявлялась средняя высота черники и брусники на основе измерения высоты трех побегов.

С целью краткой характеристики динамических процессов, происходящих в ЭК, в статье приводятся данные о состоянии напочвенного покрова на более ранних стадиях восстановления растительности (2–5 лет после рубки древостоя). Эти исследования выполнены на вырубках ельников черничных, расположенных вблизи от 10-летних в сходных экологических условиях [Геникова и др., 2016]. Для выявления приуроченности видов напочвенного покрова к определенным зонам ЭК в программной среде для статистической обработки данных R был проведен однофакторный дисперсионный анализ варьирования проективного покрытия видов. При выполнении дисперсионного анализа использовался непараметрический критерий Краскела – Уоллиса с учетом поправки на множественные сравнения. Также был проведен анализ встречаемости видов в разных зонах ЭК с использованием критерия хи-квадрат.

С целью выявления закономерностей формирования видового состава ельников мы провели анализ ценотического предпочтения видов напочвенного покрова. Все виды, произраставшие на исследованной территории, были разделены на пять групп по реакции на рубку древостоя и последующее формирование древесного яруса (молодняка) с учетом местопрорастания (лес, опушка, вырубка). В первую группу вошли типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных. Их реакция на рубку леса была отрицательна и не наблюдалось статистически достоверной положительной реакции на формирование древесного яруса из молодых деревьев березы и ели. Ко второй группе отнесены виды, отрицательно реагирующие на рубку снижением обилия и достоверно положительно – на восстановление древесного яруса на вырубке. Это также лесные виды, но их фитоценотический оптимум «сдвинут» в сторону молодняков. Третью группу мы определили как опушечные виды – их покрытие

и встречаемость значительно выше у границы леса, чем на вырубке и в лесу, и мало изменились даже при формировании молодняка на вырубке. Четвертая группа состоит из типичных лесных апофитов, положительно реагирующих на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающих обилие. Виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса не обнаруживалась геоботаническими методами и не подтверждена статистически, отнесены в отдельную группу.

Результаты и обсуждение

Всего в исследованных сообществах выявлено 32 вида сосудистых растений, в том числе деревья (*Betula* sp., *Picea abies* s. l., *Pinus sylvestris*), кустарники (*Juniperus communis*, *Rosa acicularis* Lindl., *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia*) и 25 видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 1), 18 видов мхов (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Dicranum majus* Turner, *D. polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Plagiothecium laetum* Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Polytrichum commune* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. J. Kop., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Sciuro-hypnum starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen, *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. centrale* C. E. O. Jensen, *S. girgensohnii* Russow), 3 вида печеночников (*Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske, *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort., *Tritomaria quinque-dentata* (Huds.)) и 3 вида лишайников (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *Peltigera aptosa* L. Willd.).

Число видов сосудистых растений на исследованных участках практически не отличается: на вырубке – 23, на опушке – 21, в лесу – 20. Сравнение зон ЭК с помощью коэффициента флористического сходства Жаккара показало большое сходство видового состава леса, опушки и вырубки – значения коэффициента составляют не менее 0,74. Такая ситуация характерна для участков, удаленных от населенных пунктов, сельскохозяйственных угодий, дорог, и объясняется отсутствием вблизи вырубки видов, способных быстро (до формирования сомкнутого покрова) распространиться на освободившееся место.

Во всех зонах экотонного комплекса отмечается высокое ПП мохово-лишайникового яруса. В зоне опушки и леса ПП яруса практичес-

Таблица 1. Встречаемость и среднее проективное покрытие видов сосудистых растений в зонах экотонного комплекса через 10 лет после рубки древостоя

Table 1. Occurrence frequency and projective cover of vascular plant species in the ecotone complex zones in 10 years after logging

Виды травяно-кустарничкового яруса Herb-dwarf shrubs cover species	лес forest	опушка forest margin	вырубка clear-cut
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej. (Луговик извилистый)	33* + (a**)	44 1 (a)	59 6 (b)
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartm. (Вейник тростниковидный)	<u>2</u> + (a)	<u>2</u> + (a)	<u>2</u> + (a)
<i>Carex globularis</i> L. (Осока шаровидная)	60 2 (a)	59 3 (ab)	77 5 (b)
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. (Иван-чай узколистый)	1,5 + (a)	6 + (a)	41 2 (b)
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. & Graebn. (Дерен шведский)	–	<u>3</u> + (a)	10 + (a)
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs (Щитовник картузианский)	–	–	<u>0,8</u> +
<i>Empetrum nigrum</i> L. s. l. (Водяника черная)	20 + (a)	22 2 (a)	2 + (a)
<i>Equisetum sylvaticum</i> L. (Хвощ лесной)	15 1 (a)	30 + (a)	35 + (a)
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. (Гудайера ползучая)	<u>0,8</u> +	–	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm. (Голокучник трехраздельный)	–	<u>0,8</u> + (a)	11 2 (a)
<i>Linnaea borealis</i> L. (Линнея северная)	65 3 (a)	77 3 (a)	48 3 (a)
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br. (Тайник сердцевидный)	20 + (a)	<u>9</u> + (a)	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd. (Ожика волосистая)	<u>12</u> + (a)	<u>9</u> + (a)	<u>19</u> + (a)
<i>Lycopodium annotinum</i> L. (Плаун годичный)	<u>6</u> + (a)	<u>1</u> + (a)	<u>2</u> + (a)
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt (Майник двулистный)	14 3 (a)	21 + (a)	21 1 (a)
<i>Melampyrum pratense</i> L. (Марьяник луговой)	23 2 (a)	22 + (a)	49 1 (a)
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L. (Марьяник лесной)	<u>5</u> + (a)	<u>4</u> + (a)	<u>6</u> + (a)
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House (Ортилия однобокая)	7 + (a)	12 + (a)	1 + (a)
<i>Oxalis acetosella</i> L. (Кислица обыкновенная)	12 + (a)	5 + (a)	44 + (a)
<i>Rubus arcticus</i> L. (Княженика)	–	–	<u>7</u> +
<i>Rubus chamaemorus</i> L. (Морошка приземистая)	28 + (a)	8 + (a)	17 1 (a)
<i>Trientalis europaea</i> L. (Седмичник европейский)	31 + (a)	48 1 (a)	69 3 (a)
<i>Vaccinium myrtillus</i> L. (Черника обыкновенная)	99 22 (a)	95 15 (b)	67 6 (c)
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. (Голубика)	–	–	<u>1,5</u> +
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (Брусника обыкновенная)	99 21 (a)	100 20 (a)	94 13 (b)

Примечание. В числителе приведены средние значения встречаемости видов (% от общего количества учетных площадок), в знаменателе указано среднее проективное покрытие для зоны экотонного комплекса (%), «+» – проективное покрытие вида меньше 1 %, прочерком обозначено отсутствие вида.

*Жирным шрифтом отмечены показатели встречаемости, достоверно отличающиеся от ожидаемых; **одинаковыми буквами обозначены значения проективного покрытия вида, не имеющие достоверного отличия на 5% уровне значимости; отсутствие символов – анализ не проводился из-за недостаточности данных.

Note. The numerator represents the average frequency values (as a percentage of all plots number), in the denominator the average projective cover for the ecotone complex zone is shown (%), «+» – the species projective cover is less than 1 %, a dash indicates the species absence.

*The bold typeface marks the frequency values that statistically differ from the theoretical values; ** the same letters mark the projective cover values that do not statistically differ from the other group (significance lever – 5 %); the absence of symbols means that the analysis was not carried out due to a lack of the data.

Таблица 2. Участие видов мхов в напочвенном покрове в разных зонах экотонного комплекса через 10 лет после рубки

Table 2. Mosses participation in ground cover in the different zones of ecotone complex in 10 years after logging

	лес forest		опушка forest margin		вырубка clear-cut	
	ПП, % projective cover	доля, % proportion	ПП, % projective cover	доля, % proportion	ПП, % projective cover	доля, % proportion
<i>Dicranum</i> spp.	6	8,6	6	7,7	6	10,7
<i>Hylocomium splendens</i>	10	14,3	5	6,4	5	8,9
<i>Pleurozium schreberi</i>	15	21,4	19	24,4	21	37,5
<i>Polytrichum commune</i>	5	7,1	10	12,8	9	16,1
<i>Sphagnum</i> spp.	34	48,6	38	48,7	15	26,8
Всего: Total:	70	100	78	100	56	100

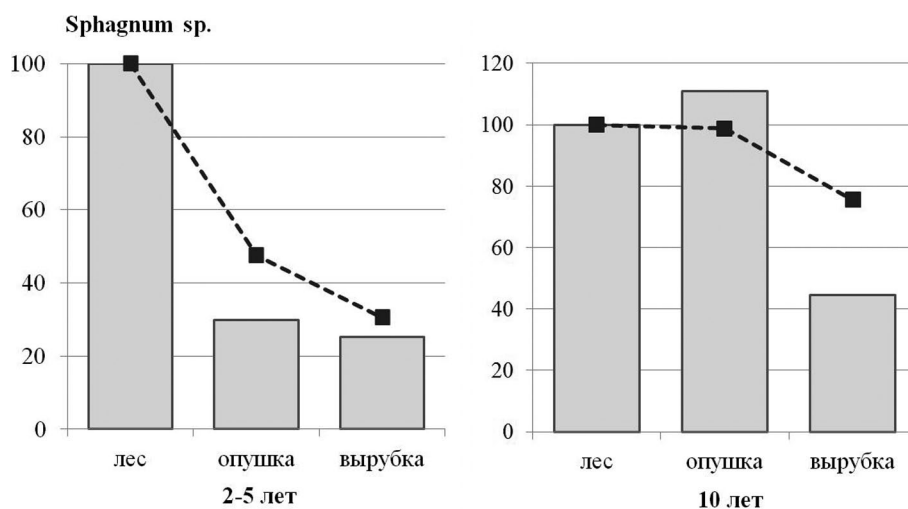


Рис. 2. Обилие *Sphagnum* sp. в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения. Здесь и на рис. 3–5 показано среднее проективное покрытие вида по отношению к лесу (100 %), пунктирной линией отмечена относительная встречаемость вида по сравнению с лесным участком (среднее по всем исследованным трансектам)

Fig. 2. *Sphagnum* sp. abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age. Here and in Fig. 3–5 the average projective cover of species in relation to forest (100 %) is shown, the dotted line shows relative frequency of species compared with forest (average of all explored transects)

ки одинаковое и в среднем составляет 76 ± 5 и 72 ± 5 % соответственно. ПП мохово-лишайникового яруса на вырубке значительно меньше (57 ± 7 %). Ранее мы отмечали, что в первые годы после рубки древостоя обилие видов мохово-лишайникового яруса резко снижается [Торопова, 2016] и через 10 лет еще не происходит их восстановление до исходного состояния, несмотря на сформированный древесный ярус. Отличие зон экотонного комплекса проявляется не только в сокращении общего проективного покрытия мхов, но и в изменении соотношения видов. На исследованных участках мохово-лишайниковый ярус исходных лесных сообществ сформирован в равной мере сфаг-

новыми (среднее ПП 34 ± 10 %) и зелеными мхами (37 ± 8 %). Такое соотношение наблюдается и в зоне опушки (38 ± 8 и 40 ± 10 % соответственно). В зоне вырубки структура мохового покрова существенно меняется, а именно сокращается участие сфагновых (15 ± 6 %) и возрастает обилие зеленых (42 ± 8 %) мхов (табл. 2).

Таким образом, на вырубках десятилетней давности покрытие **видов рода *Sphagnum*** не восстановилось, несмотря на формирование древесного яруса. Другая динамика описана нами в зоне опушки. Здесь сразу после рубки ПП сфагнов снизилось так же, как и на вырубке, но уже через десять лет восстановилось

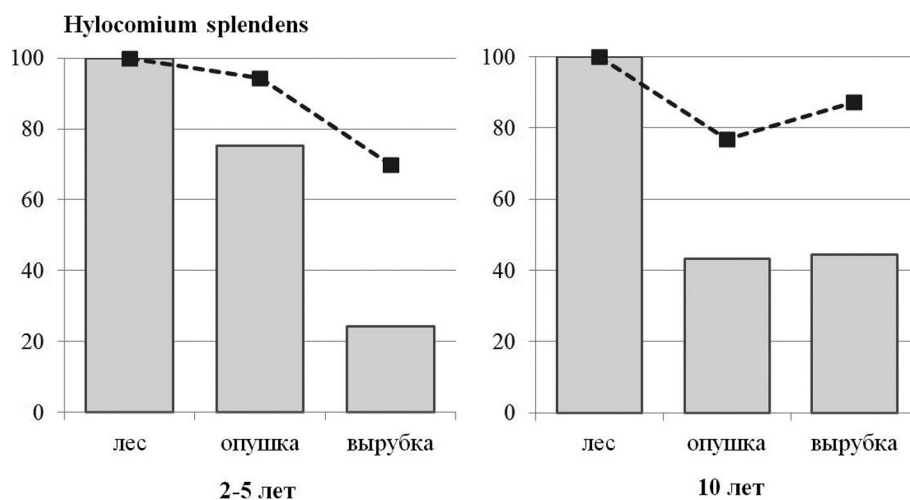


Рис. 3. Обилие *Hylocomium splendens* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 3. *Hylocomium splendens* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

до уровня, который был до рубки (рис. 2). Встречаемость сфагновых мхов на вырубках десятилетней давности также ниже, чем в лесу: 51 и 67 % соответственно. Но учитывая, что на свежих вырубках встречаемость была в три раза ниже, чем на лесном участке, через десять лет после рубки древостоя мы наблюдаем достаточно быстрое восстановление структуры мохового яруса под пологом сформировавшегося древесного яруса. Приведенные данные свидетельствуют об однозначно отрицательной реакции лесных сфагновых мхов на осветление и, возможно, на снижение почвенной влажности на вырубках. Восстановление древесного яруса делает обстановку для сфагновых мхов более благоприятной с точки зрения влияния прямого солнечного освещения, но, с другой стороны, быстрому восстановлению их покрова может препятствовать опад лиственных пород [Малышева, 1983; Рысин, Полякова, 1987].

Виды зеленых мхов реагируют на рубку древостоя по-разному. Наиболее чувствительным к изменению условий местообитания является *Hylocomium splendens*. В первые годы после рубки его обилие в 3–4 раза ниже, чем в соседнем лесу (рис. 3). Через 10 лет разница с лесным участком сокращается, но все равно внушительная – более чем в 2 раза (табл. 2). Эти данные могут свидетельствовать о сильной зависимости *Hylocomium splendens* от древесного яруса.

Pleurozium schreberi менее чувствителен к изменению условий после рубки. В тех случаях, когда рубка древостоя ведет к резким изменениям условий в сторону снижения влажности (опушка южной и юго-западной экспозиции),

покрытие *Pleurozium schreberi* может сильно сокращаться (в 2 и более раз) – повсеместно наблюдаются пятна погибших (выгоревших от избыточной инсоляции) мхов. Через десять лет после рубки, когда формируется древесный ярус, ПП вида в лесу уже немного ниже, чем на опушке и на вырубке (рис. 4). И, несмотря на то что в данном случае различия несущественны и могут объясняться как естественными причинами (взаимоотношения растений, более густой древесный ярус и т. п.), так и методическими моментами (точностью глазомерного учета), можно с уверенностью утверждать, что данный вид проявляет высокую экологическую пластичность и быстро восстанавливается после уничтожения древостоя.

Для *Polytrichum commune* уничтожение древесного яруса, если оно не приводит к иссушению почвы, создает благоприятные условия для роста [Крышень, 2006]. Разрастание светолюбивого *Polytrichum commune* и образование долгомошных типов вырубков на месте влажного ельника черничного отмечалось в работах И. С. Мелехова и В. Г. Чертовского для территории Архангельской области [1959]. Наши исследования показали, что через десять лет после рубки древостоя ПП данного вида на опушке и вырубке в среднем в 2 раза выше, чем в лесу (рис. 5).

Из прочих видов мохово-лишайникового яруса *Dicranum polysetum*, *D. scoparium* и *Pohlia nutans* отмечены во всех зонах с невысоким обилием, не позволяющим судить об их реакции на изменение природной среды. *Ptilium crista-castrensis*, *Aulacomium palustre*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Cladonia* spp.

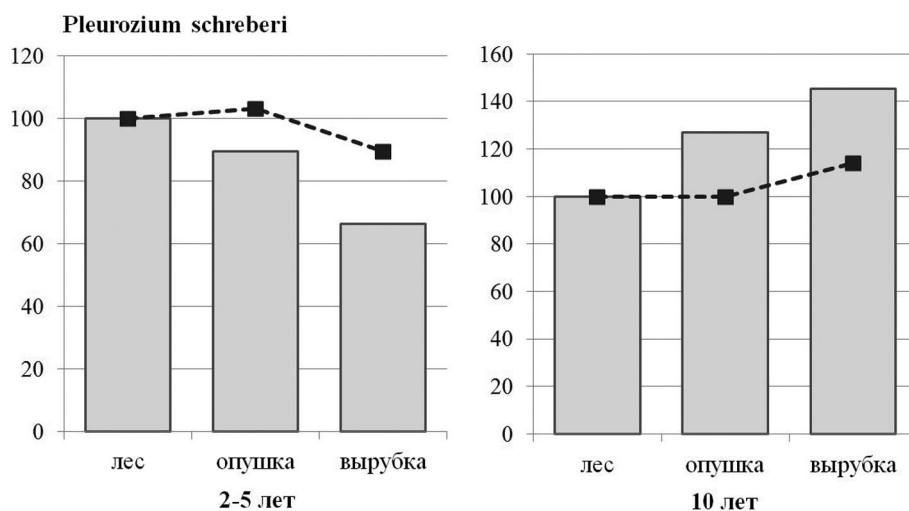


Рис. 4. Обилие *Pleurozium schreberi* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 4. *Pleurozium schreberi* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

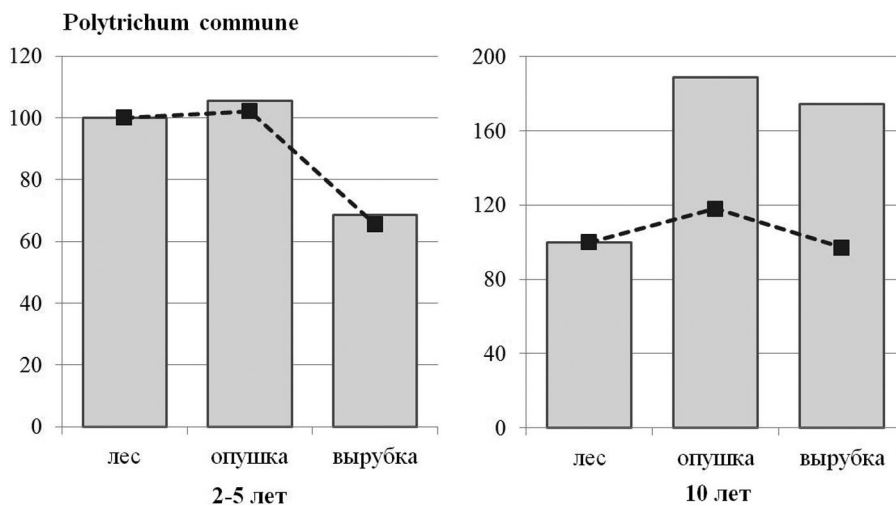


Рис. 5. Обилие *Polytrichum commune* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 5. *Polytrichum commune* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

и виды *Нератисае* отмечены преимущественно на вырубке и опушке. Эти виды практически не встречались в лесу. Проективное покрытие данной группы видов ничтожно мало, они не оказывают существенного влияния на структуру растительных сообществ и интересны только с точки зрения видового разнообразия сообществ вырубок и опушек.

Через десять лет после рубки травяно-кустарниковый ярус также претерпевает существенные структурные изменения. Общее ПП яруса не восстановилось за 10 лет ни на вырубках ($41 \pm 4\%$), ни на опушках ($44 \pm 4\%$) до значения ПП травяно-кустарникового яруса в лесу ($53 \pm 3\%$). При этом на вырубках преоб-

ладают травянистые растения, а относительная доля кустарничков составляет лишь около 47%, в то время как в лесу – 82%. На опушке структура травяно-кустарникового яруса значительно ближе к лесному сообществу, здесь относительное участие кустарничков в сложении травяно-кустарникового яруса достигает 78%.

Среди кустарничков *Vaccinium myrtillus* наиболее резко и негативно реагирует на рубку [Геникова и др., 2016]. И даже через десять лет после рубки в начале формирования древесного яруса ее ПП на вырубке втрое ниже, чем в лесу (6 ± 2 и $22 \pm 5\%$ соответственно). На опушке, несмотря на смягчающее действие стены леса, ПП вида ($15 \pm 2\%$) также существ-

венно ниже, чем в лесу. При этом встречаемость как на вырубках десятилетней давности, так и на свежих составляет около 65–70 % от встречаемости в исходном лесном сообществе. О неблагоприятном влиянии сплошной рубки древостоя на рост черники наряду со снижением обилия свидетельствует также уменьшение высоты побегов на вырубке и в зоне опушки. На вырубках десятилетней давности и их опушках высота кустарничка почти в полтора раза меньше, чем в лесу (рис. 6).

Через десять лет после рубки ПП *Vaccinium vitis-idaea* на вырубках существенно ниже, чем в лесу (13 ± 1 и 21 ± 3 % соответственно), при этом среднее покрытие вида на опушке (20 ± 4 %) практически не отличается от такового в лесу (рис. 7). Высота кустарничка, так же

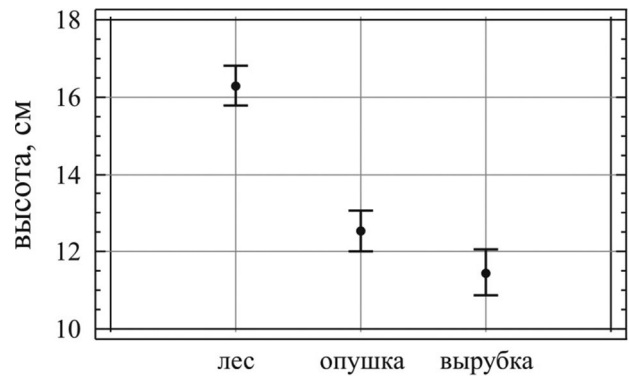


Рис. 6. Средняя высота побегов черники в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности

Fig. 6. Average height of bilberry plants in the 10-year-old ecotone complex

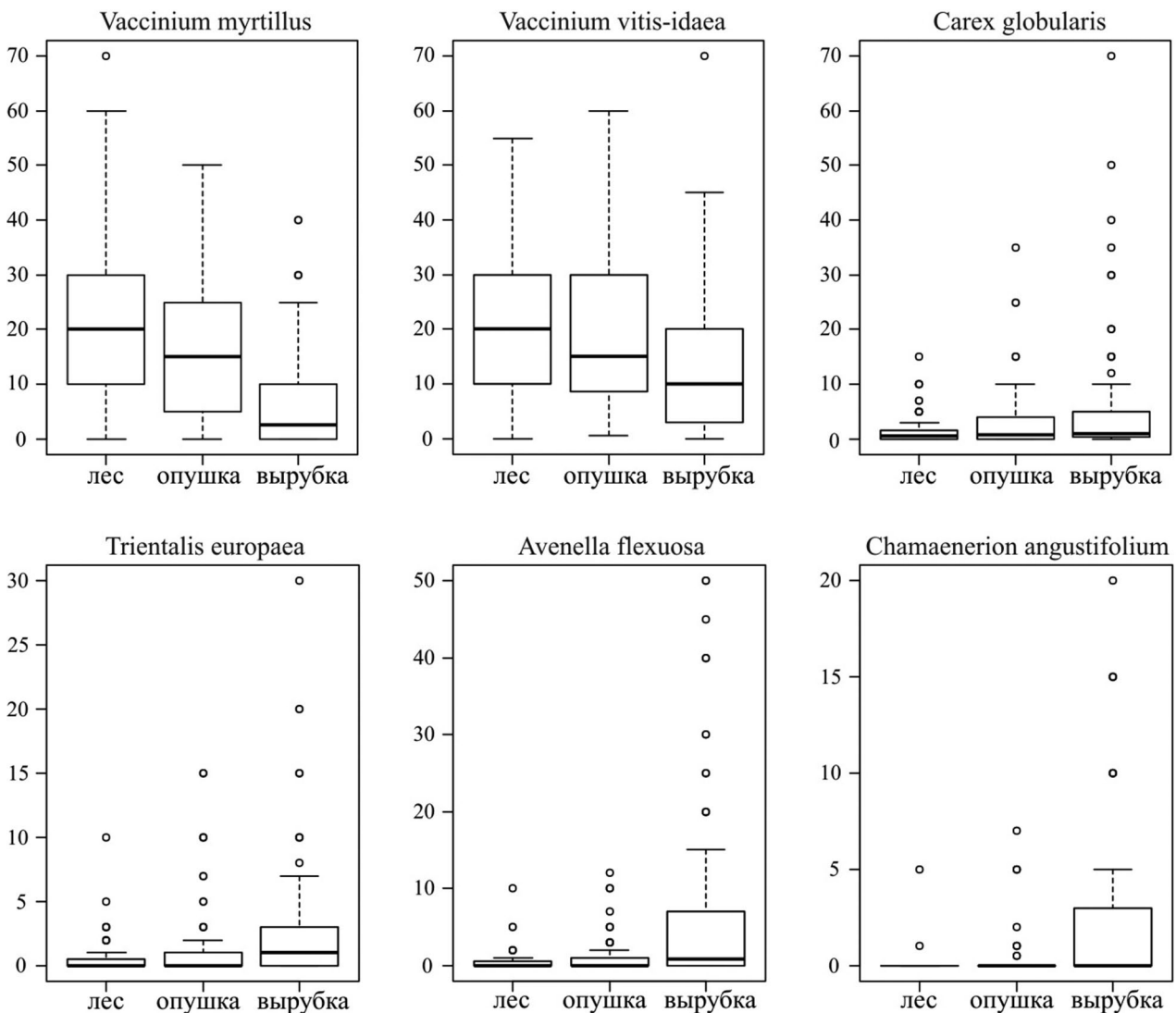


Рис. 7. Графики варьирования проективного покрытия видов сосудистых растений в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности (жирной линией показана медиана значений)

Fig. 7. Box-plots of vascular plant species projective cover distribution in the 10-year-old ecotone complex (the median is shown by the bold line)

как и у *V. myrtillus*, на вырубке и опушке в полтора раза ниже, чем в лесу (рис. 8). Возможно, это обусловлено гибелью части побегов в процессе рубки и появлением новых молодых побегов.

Listera cordata заселяет еловые и сосновые влажные леса [Шмидт, 2005] и является индикатором ненарушенных лесов [Кравченко, Тимофеева, 2007; Выявление..., 2009], что подтверждается и нашими исследованиями. Так, в зоне опушки его встречаемость на учетных площадках вдвое ниже, чем в лесу, на 10-летней вырубке вид не отмечен. Ранее на свежих вырубках нами отмечались единичные встречи на опушке и в зоне вырубке в пятнах сфагновых мхов, и это косвенно указывает, что под пологом ели складываются стабильно влажные условия, обеспечивающие произрастание вида.

Goodyera repens – еще одна орхидея, которая считается показателем ненарушенных местообитаний [Кравченко, Тимофеева, 2007]. В наших исследованиях вид единично отмечен только в лесу, что подтверждает индикаторные свойства вида.

Покрытие **Carex globularis** невелико, но все же на вырубках оно немного больше, чем на опушках и в лесу. На отдельных учетных площадках на вырубке ПП вида достигало 7 % (рис. 7). Значения встречаемости осоки близки на учетных площадках в лесу и на опушке, на вырубке этот показатель несколько выше. Ранее на свежих вырубках было отмечено почти полное отсутствие вида на вырубке и более высокая его встречаемость в лесу по сравнению с опушкой. Вероятно, эти различия обусловлены более влажными условиями на участке вырубок десятилетней давности. Высокая влажность почвы способствовала сохранению вида после уничтожения древостоя, а высокая освещенность была благоприятна для увеличения ПП.

Equisetum sylvaticum также имеет низкое обилие, его ПП на отдельных учетных площадках редко превышает 1 %, только на небольшой группе площадок в лесу покрытие вида достигает 10 %. При этом встречаемость хвоща на учетных площадках в лесу вдвое ниже, чем на опушке и вырубке. В ранее исследованных более молодых экотонных комплексах его встречаемость примерно одинакова во всех зонах. Изменения обилия хвоща, так же как и осоки шаровидной, определяются изменениями условий увлажнения [Bergstedt, Milber, 2001; Крышень, 2006].

Chamaepericlymenum suecicum редко встречается в исследованных сообществах.

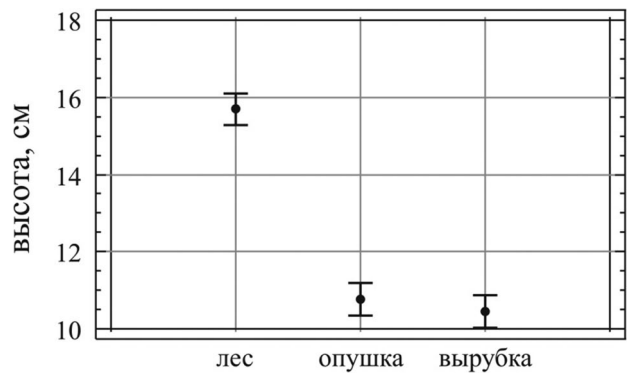


Рис. 8. Средняя высота побегов брусники в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности

Fig. 8. Average height of cowberry plants in the 10-year-old ecotone complex

Ранее он единично был отмечен в лесном сообществе. В десятилетних экотонных комплексах дерен также фиксировался только на одной трансекте в зоне опушки и вырубке, в лесу вид не обнаружен. На вырубке он встречается втрое чаще, чем на опушке. Его ПП изменяется от единичных встреч до 30 %.

Gymnocarpium dryopteris – редкий в данных сообществах вид. Так же, как дерен, ранее отмечен только в лесу. В десятилетних экотонных комплексах голокучник встречается преимущественно на вырубках. В основном это единичные растения, лишь на одном участке на вырубке его покрытие варьирует от 20 до 50 %.

Покрытие **Melampyrum pratense** крайне неравномерно. В лесу на учетных площадках отмечены преимущественно одиночные растения, но на нескольких площадках ПП превышает 10 %. На опушке ПП вида не превышает 2–3 %, на вырубке часто составляет от 7 до 15 %. При этом встречаемость вида на учетных площадках на вырубке вдвое выше, чем в лесу и на опушке. На ранних стадиях восстановления напочвенного покрова ПП вида не превышало 2 % при значительно более высокой встречаемости на вырубке. Ранее мы также отмечали закономерное увеличение обилия марьяника лугового в молодняках и средневозрастных сосновых насаждениях по сравнению с вырубками. Этот вид быстро заселяет вырубку после уничтожения древостоя и постепенно увеличивает свое обилие на ранних стадиях формирования древесного яруса.

Maianthemum bifolium на опушке и вырубке встречается в полтора раза чаще, чем в лесу, но с низким ПП, только на отдельных учетных площадках в этих зонах обилие вида составляло 10 %. В лесу же его ПП нередко достигало

30–70 %. Ранее для свежих вырубок мы отмечали значительно более высокую встречаемость майника в зоне вырубки. На 10-летней вырубке вид отмечен только под куртинами подроста. Это может объясняться слабой конкурентоспособностью вида при высокой мобильности – он достаточно быстро распространяется на освободившееся пространство, но не способен конкурировать с другими видами, разросшимися на вырубке.

Trientalis europaea – опушечно-лесной вид, растет как в различных типах леса, так и на вырубках и гарях [Шмидт, 2005]. При относительно низком ПП демонстрирует положительную реакцию на уничтожение древостоя (рис. 7). Его ПП на всех трансектах стабильно выше на вырубке, чем в других зонах экотонного комплекса, при этом на опушке больше, чем в лесу. Встречаемость на учетных площадках в лесу примерно в два раза ниже, чем на вырубках, и более чем в полтора раза ниже, чем на опушке (табл. 1). Ранее для этого вида отмечалась равномерность встречаемости во всех зонах экотонного комплекса.

Три вида – ***Luzula pilosa***, ***Oxalis acetosella*** и ***Lycopodium annotinum*** – довольно часто встречаются на учетных площадках в зоне леса и вырубки и несколько реже на опушке. Их среднее ПП не превышает 1 %, лишь на отдельных учетных площадках в лесу покрытие *Oxalis acetosella* достигает 15–20 %, *Luzula pilosa* – 5–7 %, *Lycopodium annotinum* – 5–10 %. В более молодых экотонных комплексах *Luzula pilosa* и *Lycopodium annotinum* немного чаще, а *Oxalis acetosella* значительно чаще встречались в лесу. Повышение встречаемости этих видов на вырубке, вероятно, связано с началом формирования древесного яруса, а также большей сохранностью крупномерного подроста ели, оставшегося от лесного сообщества.

Распространение лесного вида ***Linnaea borealis***, отнесенного А. В. Кравченко [2007] к олигоапофитам – видам, способным заселять нарушенные местообитания, в нашем случае не зависит от зон экотонного комплекса (табл. 1). Максимальное обилие (ПП 10–20 %) отмечено на площадках с заросшими пнями и валежом независимо от зоны.

Empetrum nigrum показал резкое снижение обилия на открытой вырубке [Геникова и др., 2016], которое не восстанавливается и на стадии молодняка (табл. 1). Он имеет невысокое обилие в напочвенном покрове во всех зонах исследованных участков, где встречается преимущественно в увлажненных местах и пятнами. Именно мозаичностью объясняется то, что

ПП сильно варьирует – от 0 до 70 %, при этом площадки с максимальным покрытием вида отмечены в зоне опушки.

Проективное покрытие ***Orthilia secunda*** на отдельных учетных площадках в зоне опушки достигает 7 %, в лесу – не более 1 %, на вырубке вид отмечен только на одной учетной площадке.

Chamaenerion angustifolium – типичный апофит, активно заселяет нарушенные местообитания: вырубки, гари, обочины дорог, железнодорожные насыпи [Шмидт, 2005; Кравченко, 2007]. На вырубках предпочитает захламленные порубочными остатками участки. Среднее ПП вида максимально в зоне вырубки, на опушке и в лесу встречаются в основном единичные растения, лишь на отдельных учетных площадках покрытие близко к 5 % (рис. 7). Встречаемость *Chamaenerion angustifolium* на вырубке значительно выше, чем на опушке и в лесу, и даже на 10-й год, когда уже сформировался древесный ярус.

Встречаемость ***Avenella flexuosa*** – еще одного типичного апофита – не так сильно различается в разных зонах экотонного комплекса, как у *Chamaenerion angustifolium*: на вырубке вид в полтора раза чаще встречается, чем на опушке, и в два раза чаще, чем в лесу. На отдельных трансектах в лесу луговик встречается на большинстве учетных площадок, но его ПП лишь на единичных площадках достигает 10 % (рис. 7).

Распространение последних двух видов в экотонном комплексе демонстрирует влияние стены леса на прилегающую к нему полосу вырубки шириной около 8 метров. В этой полосе, входящей в зону опушки, указанные травянистые растения встречаются значительно реже, не образуя высокого ПП, что способствует сохранению типично лесной структуры напочвенного покрова с абсолютным доминированием кустарничков.

Различия структуры напочвенного покрова в разных зонах экотонного комплекса обусловлены разной реакцией видов на резкое изменение экологических условий в результате уничтожения и последующего восстановления древесного яруса на вырубках.

Большинство лесных видов проявляют негативную реакцию на изменение условий: снижается их проективное покрытие, высота побегов, в результате гибели растений уменьшается их встречаемость на учетных площадках. Отрицательно реагируют на уничтожение древесного яруса *Sphagnum* spp., *Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*, *Listera cordata* и *Goodyera repens*. На вырубке десятилетней давности

наиболее чувствительные к трансформации местообитаний растения семейства Orchidaceae отсутствуют, а проективное покрытие остальных видов в 2–3 раза ниже, чем в лесу. Даже на опушке эти виды имеют меньшее покрытие и, в случае *Vaccinium myrtillus*, меньшую высоту побегов. Их встречаемость на вырубке снижается еще на ранних стадиях восстановления напочвенного покрова, по-видимому, в результате гибели от избыточной инсоляции или механического уничтожения в период рубки, возможно также конкурентное вытеснение типичными апофитами. Через десять лет после рубки встречаемость этих видов на вырубке остается меньшей, чем в исходном лесном сообществе. Подобные результаты, говорящие о снижении обилия *Vaccinium myrtillus* и *Hylocomium splendens* на вырубках, получены и в работах других исследователей через 10–15 лет после нарушения в сосновых и еловых лесах [Neippola, 1992; Bergstedt et al., 2008; Johnson et al., 2014 и др.].

Pleurozium schreberi довольно быстро восстанавливается на вырубках. Для него характерно даже увеличение проективного покрытия после депрессии первых лет после рубки. Среди доминирующих мхов лесного напочвенного покрова *Pleurozium schreberi* считается менее чувствительным к нарушениям по сравнению с *Hylocomium splendens*. Он более устойчив к сухим условиям произрастания и быстро восстанавливает способность к фотосинтезу после засушливого периода [Mäkipää, Heikkinen, 2003].

Empetrum nigrum s. l. и *Orthilia secunda*, сразу после уничтожения древесного яруса встречавшиеся только в лесу, через десять лет после рубки стали наиболее обильны на опушках. *Maianthemum bifolium*, на свежих вырубках положительно отреагировавший на повышение освещенности, и через десять лет после рубки сохранил относительно высокую встречаемость на вырубке. *Carex globularis*, ранее встречавшаяся только в лесу, стала обычна и на вырубке. Вероятно, все эти изменения распределения видов в экотонном комплексе связаны с развитием березового и елового подроста на вырубках.

Polytrichum commune, *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa* однозначно положительно реагируют на уничтожение древостоя. Их встречаемость и проективное покрытие существенно выше на вырубке по сравнению с лесным сообществом. В зоне опушки обилие *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa* немного выше, чем в лесу, но заметно ниже, чем на вырубке.

Заключение

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о сохранении характерных особенностей структуры напочвенного покрова в трех зонах экотонного комплекса (лес, опушка, вырубка) через 10 лет после рубки древостоя, несмотря на сформировавшийся на вырубке древесный ярус и переход сообщества вырубке в стадию молодняка.

С учетом ранее проведенных исследований структуры напочвенного покрова 2–5-летних вырубок все виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов распределены по 5 группам по динамике их обилия.

1. Типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных. Эти виды резко снизили обилие после рубки и не восстанавливают его даже под пологом лиственных пород, при этом в зоне опушки их ПП близко к лесному сообществу. К этой группе относятся как индикаторы малонарушенных лесов *Goodyera repens*, *Listera cordata*, так и доминанты напочвенного покрова ельника черничного на всех лесных стадиях его восстановления *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*.

2. В отличие от первой группы во вторую вошли лесные виды, которые однозначно положительно реагируют на начальные стадии формирования лесной среды на вырубке. Это *Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*.

3. Два вида, *Empetrum nigrum* и *Orthilia secunda*, можно назвать опушечными – их покрытие и встречаемость в переходной зоне всегда значительно выше, чем на вырубке и в лесу.

4. Типичные лесные апофиты, положительно реагирующие на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающие обилие. При этом встречаемость видов на вырубленном участке остается высокой, но при формировании древесного яруса уменьшается проективное покрытие и ухудшается жизненное состояние растений (уменьшаются размеры, снижается количество цветущих растений и т. п.). Это *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium* и *Polytrichum commune*.

5. Виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса преимущественно из лиственных пород не обнаруживается геоботаническими методами и не подтверждается статистически из-за низ-

кого обилия во всех зонах ЭК: *Calamagrostis phragmitoides*, *Dicranum* spp., *Dryopteris carthusiana*, *Hylocomium splendens*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Melampyrum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum* spp., *Vaccinium uliginosum*.

В целом изменения в структуре напочвенного покрова на вырубке сразу после уничтожения древесного яруса были резкими: снизились ПП и встречаемость кустарничков, большинства видов мхов. В первые годы после рубки быстро увеличилось обилие травянистых растений с доминированием *Avenella flexuosa* и *Chamaenerion angustifolium*. Постепенное естественное формирование древесного яруса в течение 10 лет после рубки древостоя повлекло за собой изменения, связанные с увеличением обилия теневыносливых видов (2-я группа), резко снизивших обилие в первые годы, и, напротив, снижение обилия лесных апофитов (4-я группа), разрастание которых на вырубке можно охарактеризовать как «взрывное». Исследованный участок отличался тем, что здесь не было заноса растений на вырубки и сообщества всех трех зон ЭК сформированы видами, произрастающими в лесу до рубки. То есть в исходном сообществе присутствовали виды, которые по-разному реагируют не только на локальные разрушения, но и на последующее восстановление древесного яруса. Такой механизм устойчивости естественных ельников оказался реализуемым и при масштабных антропогенных изменениях, обеспечивая максимально возможную продуктивность сообщества на всех стадиях сукцессии.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№АААА-А17-117011210086-4) и ФИЦКИА РАН (№АААА-А17-117122990042-2).

Литература

Выявление и обследование биологически ценных лесов на северо-западе европейской части России. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. Т. 2 / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб.: Победа, 2009. 258 с.

Геникова Н. В., Торопова Е. В., Крышень А. М. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 4. С. 92–99. doi: 10.17076/eco292

Геникова Н. В., Крышень А. М. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки // Ботанический журнал. 2018. № 103(3). С. 364–381.

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

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Разнообразие видов сосудистых растений лесов ландшафтного заказника «Кожозерский» (Архангельская область) и проблемы выявления видов-индикаторов девственных лесов // Актуальные проблемы геоботаники: материалы 3-й всеросс. школы-конф. 2-я часть (Петрозаводск, 23–29 сент. 2007 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 330–334.

Крышень А. М. Растительные сообщества вырубков Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.

Крышень А. М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 281–297.

Малышева Т. В. Моховой покров в широколиственных лесах // Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосквья. М.: Наука, 1983. С. 70–85.

Мамонтов В. Н. Экологические основы сохранения охотничьих животных при ведении промышленных рубок лесов европейской тайги (на примере бассейна реки Онега): Автореф. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 23 с.

Мелехов И. С. Основы типологии вырубков // Основы типологии вырубков и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: АН СССР, 1959. С. 5–33.

Рысин Л. П., Полякова Г. А. Влияние рекреационного лесопользования на растительность // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука, 1987. С. 4–26.

Торопова Е. В. Реакция бривофлоры ельника черничного на сведение древостоя // Экологические проблемы Арктики северных территорий: межвуз. сб. науч. трудов. Архангельск: САФУ, 2016. Вып. 19. С. 141–145.

Чертовской В. Г. Образование долгомошных вырубков на месте влажных ельников-черничников // Основы типологии вырубков и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: АН СССР, 1959. С. 34–51.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. 346 с.

Andérn H., Angelstam P. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge // J. Appl. Ecol. 1993. No. 30. P. 133–142.

Bergstedt J., Hanger M., Milberg P. Composition of vegetation after a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting: evaluation 14 years after logging // Appl. Veg. Sci. 2008. No 11. P. 159–168.

Bergstedt J., Milber P. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests // Forest Ecol. Manag. 2001. No. 154. P. 105–115.

Harper K., Macdonald S., Mayerhofer M., Biswas S., Essen P., Hylander K., Stewart K., Mallik A., Drapeau P., Jonsson B., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia // J. Ecol. 2015. No. 103. P. 550–562.

Johnson S., Strengbom J., Kouki J. Low levers of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics // Forest Ecol. Manag. 2014. Vol. 330. P. 67–74. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.031

Kollmann J., Buschor M. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland // *Plant Ecol.* 2002. No. 164. P. 249–261.

Mäkipää R., Heikkinen J. Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland // *J. Veg. Sci.* 2003. No. 14. P. 497–508.

Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests // *Scand. J. Forest Res.* 2005. No. 20 (Suppl. 6). P. 43–48.

Neippola J. Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland // *J. Veg. Sci.* 1992. No. 3. P. 475–484.

Siitonen P., Lehtinen A., Siitonen M. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi // *Conserv. Biol.* 2005. Vol. 19, no. 1. P. 250–260.

Поступила в редакцию 28.05.2018

References

Chertovskoi V. G. Obrazovanie dolgomoshnykh vyrubok na meste vlazhnykh el'nikov-chernichnikov [Formation of long-moss felling in situ the wet fir groves bilberries]. *Osnovy tipologii vyrubok i ee znachenie v lesnom khozyaistve* [The foundations of a typology of cuttings and its value in forestry]. Arkhangel'sk: AN SSSR, 1959. P. 34–51.

Genikova N. V., Toropova E. V., Kryshen' A. M. Reaktsiya vidov napochvennogo pokrova el'nika chernichnogo na rubku drevostoya [The response of species in the ground cover in a bilberry type spruce stand to logging]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS], 2016. No. 4. P. 92–99. doi: 10.17076/eco292

Genikova N. V., Kryshen' A. M. Dinamika napochvennogo pokrova severotaezhnogo el'nika chernichnogo v pervye gody posle rubki [Early post-logging succession in the ground cover of a north-taiga bilberry spruce forest]. *Botanicheskii zhurnal* [Bot. J.]. 2018. No. 103(3). P. 364–381.

Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [Synopsis of the flora of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 403 p.

Kravchenko A. V., Timofeeva V. V. Raznoobrazie vidov sosudistykh rastenii lesov landshaftnogo zakaznika "Kozhozerskii" (Arkhangel'skaya oblast') i problemy vyavleniya vidov-indikatorov devstvennykh lesov [Species diversity of vascular plants in the forests of landscape reserve "Kozhozersky" (Arkhangelsk region) and problems of identifying the indicator species of virgin forests]. *Aktual'nye problemy geobotaniki: materialy 3-i vseross. shkoly-konf. 2-ya chast' (Petrozavodsk, 23–29 sent. 2007 g.)* [Topical problems of geobotany: Proc. 3rd All-Union workshop-conf. Part 2 (Petrozavodsk, Sept. 23–29, 2007)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. P. 330–334.

Kryshen' A. M. Rastitel'nye soobshchestva vyrubok Karelii [Plant communities in felled areas in Karelia]. Moscow: Nauka, 2006. 262 p.

Kryshen' A. M. Tipy lesorastitel'nykh uslovii na avtomorfnykh pochvakh v Karelii [Types of forest sites over automorphic soils in Karelia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2010. Vol. 95, no. 3. P. 281–297.

Malysheva T. V. Mokhovoi pokrov v shirokolistvennykh lesakh [Moss cover in the broad-leaved woods]. *Antropogennyye izmeneniya shirokolistvennykh lesov Podmoskov'ya* [Anthropogenic changes of the broad-leaved woods of the Moscow area]. Moscow: Nauka, 1983. P. 70–85.

Mamontov V. N. Ekologicheskie osnovy sokhraneniya okhotnich'ikh zhitovnykh pri vedenii promyshlennykh rubok lesov evropeiskoi taigi (na primere basseina

reki Onega) [Ecological bases of preservation of hunting animals when maintaining the production cabins of the woods of the European taiga (on the example of the Onega river basin)]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2010. 23 p.

Melekhov I. S. Osnovy tipologii vyrubok [The basics of the typology of the felling]. *Osnovy tipologii vyrubok i ee znachenie v lesnom khozyaistve* [The foundations of a typology of cuttings and its value in forestry]. Arkhangel'sk: AN SSSR, 1959. P. 5–33.

Rysin L. P., Polyakova G. A. Vliyanie rekreatsionnogo lesopol'zovaniya na rastitel'nost' [The impact of recreational forest vegetation]. *Prirodnye aspekty rekreatsionnogo ispol'zovaniya lesa* [Natural aspects of the recreational use of forests]. Moscow: Nauka, 1987. P. 4–26.

Toropova E. V. Reaktsiya brioflory el'nika chernichnogo na svedenie drevostoya [The response of brioflora in a bilberry spruce forest stand to deforestation]. *Ekologicheskie problemy Arktiki i severnykh territorii: mezhvuz. sbornik nauch. trudov* [Ecological problems of the Arctic and northern territories: interuniversity collected papers]. Arkhangel'sk: SAFU, 2016. Iss. 19. P. 141–145.

Shmidt V. M. Flora Arkhangel'skoi oblasti [Flora of Arkhangelsk Oblast]. St. Petersburg: SPbGU, 2005. 346 p.

Vyavlenie i obsledovanie biologicheski tsennykh lesov na severo-zapade evropeiskoi chasti Rossii. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov [Identification and survey of biologically valuable forests in the North-Western European Russia. Guidelines for identification of species used at management unit level]. St. Petersburg: Pobeda, 2009. Vol. 2. 258 p.

Andérn H., Angelstam P. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge. *J. Appl. Ecol.* 1993. No. 30. P. 133–142.

Bergstedt J., Hanger M., Milberg P. Composition of vegetation after a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting: evaluation 14 years after logging. *Appl. Veg. Sci.* 2008. No. 11. P. 159–168.

Bergstedt J., Milber P. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. *Forest Ecol. Manag.* 2001. No. 154. P. 105–115.

Harper K., Macdonald S., Mayerhofer M., Biswas S., Essen P., Hylander K., Stewart K., Mallik A., Drapeau P., Jonsson B., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *J. Ecol.* 2015. No. 103. P. 550–562.

Johnson S., Strengbom J., Kouki J. Low levers of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. *Forest Ecol. Manag.* 2014. Vol. 330. P. 67–74. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.031

Kollmann J., Buschor M. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecol.* 2002. No. 164. P. 249–261.

Mäkipää R., Heikkinen J. Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland. *J. Veg. Sci.* 2003. No. 14. P. 497–508.

Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dom-

inated forests. *Scand. J. Forest Res.* 2005. No. 20 (Suppl. 6). P. 43–48.

Neippola J. Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland. *J. Veg. Sci.* 1992. No. 3. P. 475–484.

Siitonen P., Lehtinen A., Siitonen M. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi. *Conserv. Biol.* 2005. Vol. 19, no. 1. P. 250–260.

Received May 28, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Геникова Надежда Васильевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: genikova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Торопова Елена Владимировна

младший научный сотрудник
Институт биогеографии и генетических ресурсов
ФИЦКИА РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск,
Архангельская область, Россия, 163002
эл. почта: toropova_e.v@list.ru
тел.: (818) 2287002

Крышень Александр Михайлович

директор, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kryshen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Мамонтов Виктор Николаевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биогеографии и генетических ресурсов
ФИЦКИА РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск,
Архангельская область, Россия, 163002
руководитель научного отдела
Водлозерский национальный парк
ул. Парковая, 44, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185002
эл. почта: mamont1965@list.ru
тел.: (8142) 764379

CONTRIBUTORS:

Genikova, Nadezhda

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

Toropova, Elena

Institute of Biogeography and Genetic Resources of
the Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163002 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
e-mail: toropova_e.v@list.ru
tel.: (818) 2287002

Kryshen', Alexander

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

Mamontov, Viktor

Institute of Biogeography and Genetic Resources of
the Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163002 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
Vodlozersky National Park
44 Parkovaya St., 185002 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mamont1965@list.ru
tel.: (8142) 764379

УДК 551.8:574:902.672:551.793.9 (470.22)

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАЛИЗА СОСТАВА ИСКОПАЕМОЙ ФЛОРЫ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ КАРЕЛИИ

Н. Б. Лаврова¹, Л. В. Филимонова²

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

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В статье обобщены результаты палинологических и макрофоссильных исследований позднеледниковых отложений Карелии, включающих средний дриас, аллелед и поздний дриас – 12350–10300 ¹⁴С л. н. (14100–11900 кал. л. н.). Рассмотрены особенности состава и формирования спорово-пыльцевых спектров (СПС). Установлено, что СПС позднеледниковых отложений Карелии включают пыльцу и споры растений из окружающих местообитаний, переотложенные и дальнезаносные пыльцевые зерна. При интерпретации палеоботанических данных и выполнении реконструкции растительного покрова позднеледниковья использованы палеоэкологический анализ и метод определения концентрации пыльцы в отложениях. Выполнен географический и эколого-ценотический анализ комплексной ископаемой флоры. Установлено, что большинство видов растений имеют циркумполярное распространение, несколько меньше видов с евразийскими ареалами; третью позицию делят голарктические, циркумбореальные и европейские виды. Во флоре представлены арктоальпийские, гипоарктические, арктические, степные и бореальные виды. По микро- и макрофоссилиям идентифицированы растения лесных, тундровых, лесотундровых, степных и луговых сообществ, пионерных группировок на несформированных и нарушенных почвогрунтах, каменистых и щебнистых субстратах. Выявлены растения – индикаторы экологических условий позднеледникового времени. Они характеризуются разными требованиями к тепло- и влагообеспеченности, гранулометрическому и геохимическому составу подстилающих отложений. Выполненный комплексный анализ ископаемой флоры и определение концентрации пыльцы позволили получить более достоверные реконструкции растительности позднеледниковья. Согласно им сложные природно-климатические условия, а также многообразие форм рельефа и состав четвертичных отложений обусловили специфичность растительного покрова, не имеющего аналогов в современности. Он был несомкнутым, имел мозаичную структуру, включал виды, разнообразные как по экологии, так и по географическому происхождению. Установлено, что 12350–10300 ¹⁴С л. н. (14100–11900 кал. л. н.) на территории Карелии широкое распространение имели перигляциально-степные и тундровые ценозы, могли встречаться березовые и ольховые лесотундровые сообщества. Изменения климата во время стадийных похолоданий и межстадиальных потеплений в позднеледниковье приводили к перераспределению площадей, занимаемых ими, при этом состав флоры оставался прежним.

К л ю ч е в ы е с л о в а: спорово-пыльцевые спектры; макрофоссилии; ископаемая флора; палеорастительность; позднеледниковье; Карелия.

N. B. Lavrova, L. V. Filimonova. USING THE FOSSIL FLORA COMPOSITION ANALYSIS FOR THE RECONSTRUCTION OF VEGETATION AND PALAEOECOLOGICAL CONDITIONS DURING LATE GLACIAL TIME IN KARELIA

The paper summarizes the results of pollen and macrofossil studies of late glacial deposits in Karelia, encompassing the Older Dryas, Allerød, and Younger Dryas – 12350–10300 ¹⁴C yrs BP (14100–11900 cal. yrs BP). Specific features of the composition and formation of spore-pollen spectra (SPS) are considered. SPS of late glacial deposits in Karelia were found to contain pollen and spores of plants from surrounding habitats, as well as redeposited pollen grains and those coming from long-range transport. Interpretation of late glacial palaeobotanical data and reconstruction of the respective plant cover employed palaeoecological analysis and the method of measuring pollen concentration in deposits. The geographical and eco-sociological analysis of the fossil flora was carried out. A majority of species were found to have had circumpolar distribution; somewhat fewer species had Eurasian ranges; the third position is shared by Holarctic, circumboreal, and European species. The flora includes arctic-alpine, low-arctic, arctic, steppe, and boreal species. Having analyzed micro- and macrofossils, we identified plants belonging to forest, tundra, forest-tundra, steppe, and meadow communities, pioneer groupings on immature or disturbed soils, stony and gravely substrates. The identified plants are indicators of late glacial ecological conditions. They have different requirements to heat and moisture, texture and geochemical composition of the underlying deposits. The integrated analysis of the fossil flora and pollen concentration measurements have enabled more accurate reconstructions of late glacial vegetation. According to them, the complex natural and climatic conditions, as well as the high variation of landforms and Quaternary deposits composition have resulted in a very specific plant cover, with no modern analogs to be found. The cover did not form a closed canopy, was mosaic, and included species that were diverse both ecologically and in terms of geographic provenance. In Karelia at 12350–10300 ¹⁴C yrs BP (14100–11900 cal. yrs BP), periglacial-steppe and tundra communities were widespread, and there occurred also birch and alder forest-tundra communities. Climate change during late glacial cooling (stadial) and warming (interstadial) events altered their spatial shares, but the composition of the flora persisted.

Key words: pollen spectra; macrofossils; fossil flora; palaeovegetation; Late Glacial period; Karelia.

Введение

Территория Карелии находится в пределах границы последнего Валдайского оледенения, что позволяет проследить, сопоставить и обобщить данные по формированию и начальным этапам распространения растительности в разнообразных экологических условиях после деградации ледникового покрова.

Сведения о позднеледниковой растительности Карелии до конца прошлого века были весьма немногочисленны и носили зачастую фрагментарный характер. Из наиболее ранних следует отметить публикации, в которых обсуждаются вопросы биостратиграфии позднеледниковья [Sauramo, 1958; Малясова, 1960; Апухтин и др., 1965]. Реконструкции растительности этого времени приведены в ряде более поздних работ [Абрамова, Хомутова, 1973; Хомутова, 1976; Девятова, Какум, 1977; Елина, 1981; Девятова, 1986; Филимонова, Еловичева, 1988; Филимонова, 1995, 2005, 2014; Elina, Filimonova, 1996; Экман и др., 1998; Елина, Фили-

монова, 1999; Елина и др., 1999, 2000; Демидов, Лаврова, 2001, 2005; Сапелко, 2002; Лаврова, 2004]. Полученные спорово-пыльцевые диаграммы (СПД) характеризовали в основном голоценовые отложения и часть позднеледниковых. Эти данные послужили основой для реконструкции формирования растительного покрова в позднеледниковье и динамики растительности с этого времени до современности. Опубликована также серия статей, специально посвященных анализу флоры и растительности позднеледниковья Карелии [Elina, Klimanov, 1986; Elina, Filimonova, 1987; Лаврова, 1999а, б, 2005а, 2006а, б, 2011; Демидов, Лаврова, 2000, 2001; Лаврова, Демидов, 2003; Vasari et al., 2007]. Позднеледниковые отложения изучались в хронологическом порядке, отвечающем последовательному освобождению территории Карелии от материкового льда последнего оледенения [Геология..., 2002; Лаврова, 2005б].

При проведении палеоботанических исследований особое значение имело получение дополнительно к информации о составе и про-

центном соотношении пыльцы и спор данных об их концентрации в отложениях, определенных макроостатков растений, а также радиоуглеродных датировок с использованием AMS-датирования [Wohlfarth et al., 1999, 2002, 2004].

К настоящему времени на территории Карелии исследованы отложения среднего дриаса – 12350–11800 ¹⁴С л. н. (14100–13500 кал. л. н.), аллереда – 11800–10800 ¹⁴С л. н. (13500–12700 кал. л. н.) и позднего дриаса – 10800–10300 ¹⁴С л. н. (12700–11900 кал. л. н.). Хронологическое подразделение позднеледниковья Карелии приведено по И. Н. Демидову [Геология..., 2002]. Отложения среднего дриаса встречаются только в двух разрезах, отобранных в центральных частях Онежского озера [Лаврова, 2004] и озера Горнозеро в Южном Прионежье [Лаврова, Субетто, 2016], что подтверждено результатами варвометрического анализа.

Материалы и методы

Палеоботанические исследования позднеледниковья Карелии опираются на данные 42 спорово-пыльцевых диаграмм озерных отложений и определения макроостатков растений в 7 разрезах. Определяли пыльцу, споры и непыльцевые палиноморфы (остатки водорослей *Botryococcus*, *Chara*, *Nitella* и *Pediastrum*), а также дочетвертичные спороморфы. При идентификации пыльцы и спор привлекали справочники и атласы-определители [Куприянова, 1965; Гричук, Моносзон, 1971; Куприянова, Алешина, 1972, 1978; Моносзон, 1973; Бобров и др., 1983; Moore et al., 1991 и др.], а также эталонные коллекции микрофоссилий Института биологии и Института геологии КарНЦ РАН. Таксономия дана по С. К. Черепанову [1995] с некоторыми изменениями. Параллельно с палинологическим исследованием в образцах проведено видовое определение водорослей *Pediastrum* [по: Komarek, Jankovska, 1999].

Для определения абсолютного возраста позднеледниковых отложений применяли радиоуглеродный метод, в том числе AMS-датирование, и варвометрический; относительный возраст устанавливали при периодизации СПД. Привлекали также данные возраста подошвы (~11250 ¹⁴С л. н.) и кровли (~11150 ¹⁴С л. н.) «розового горизонта» [по: Демидов, 2004], который является маркерным для отложений Онежского озера и озер, ранее входивших в его состав. При расчетах И. Н. Демидов использовал данные варвометрического метода и радиоуглеродную датировку 11325 ± 95 л. н. (Ua-10968) [Saarnisto, Saarinen, 2001].

С целью увеличения достоверности реконструкций позднеледниковой растительности применили эколого-географический анализ [по: Гричук и др., 1969] и метод определения концентрации пыльцы в отложениях с использованием «маркирующих» спор [по: Stokmarr, 1971].

Результаты и обсуждение

СПС позднеледниковья: особенности состава и формирования

Согласно литературным [Пыльцевой..., 1950; Лийвранд, 1990] и авторским данным, ледниковые и флювиогляциальные отложения – «немые» или содержат минимальное количество переотложенных микрофоссилий. Наиболее информативны при изучении позднеледниковой растительности озерные отложения, представленные преимущественно ленточными и гомогенными глинами, а также алевритами. В этих отложениях в отличие от субаэральных материковых создаются более благоприятные условия для захоронения пыльцы и спор.

Установлено, что СПС позднеледниковых отложений Карелии включают пыльцу и споры растений из окружающих местообитаний, переотложенные и дальнезаносные пыльцевые зерна. Характерно более высокое по сравнению с голоценом суммарное содержание (≥ 50 %) пыльцы трав, кустарников, кустарничков и споровых растений. Особенно существенен вклад пыльцы *Betula nana*, *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, а также спор бриевых мхов (*Bryopsida*). Встречается пыльца *Alnaster fruticosus*, *Hippophaë rhamnoides*, *Dryas octopetala*, *Helianthemum*, *Juniperus communis*, *Ephedra* spp., *Larix*, *Salix* spp., *Ericales*, споры *Polypodiaceae* и *Lycoperodiaceae*. В древесной группе преобладает пыльца *Betula* sect. *Albae* (*B. pubescens*, *B. pendula*, *B. czerepanovii*) и *Alnus incana*, присутствует пыльца *Pinus sylvestris*, единично или в небольшом количестве – пыльца *Picea* и неморальных видов (*Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *U. scabra*, *Acer*).

Согласно авторским и литературным данным [Савельева, Малаховский, 2004], в СПС позднеледниковья (в том числе и в разрезах ленточных глин) количество пыльцы древесных может достигать 50 %. Большая часть ее, скорее всего, была принесена ветром с территорий, находящихся вне пределов Карелии, часть переотложена при размыве или эрозии более древних осадков; вклад местной пыльцы незначительный. Это подтверждено данными расче-

та концентрации пыльцы в осадках с использованием метода «маркирующих» спор [по: Stockmarr, 1971], полученными впервые для разреза Тамбичозеро [Wohlfarth et al., 2002]. На рисунке приведена совмещенная диаграмма процентного состава и концентрации пыльцы некоторых древесных растений из позднеледниковых и раннеголоценовых отложений этого разреза. Согласно полученным данным, в СПС аллереда доля пыльцы березы достигала 40 % от суммы пыльцы и спор, а ее концентрация в отложениях – всего 10–15 тыс. пыльцевых зерен в 1 см³. В СПС бореала при содержании пыльцы березы 50–60 % концентрация ее возросла до 200–250 тыс. пыльцевых зерен в 1 см³. Низкая концентрация пыльцы сосны, ели и древесных видов берез в отложениях аллереда и позднего дриаса свидетельствует об отсутствии или незначительном участии этих пород в растительном покрове. Подобные данные были получены также для других позднеледниковых разрезов Карелии [Wohlfarth et al., 2004; Филимонова, 2014; Korsakova et al., 2016 и др.], в том числе еще неопубликованных. Таким образом, использование таблеток с «маркирующими» спорами и отображение данных в виде совмещенных диаграмм процентного состава и концентрации пыльцы (рис.) способствует решению вопроса о дальнезаносной и местной пыльце, а следовательно, получению более объективных реконструкций растительного покрова в обозначенное время. При этом учитывается не только разная транспортабельность микрофоссилий, но и то, что при отсутствии естественного лесного фильтра участие в СПС пыльцы ветроопыляемых древесных растений (береза, сосна и др.) увеличивается.

Принимая во внимание особенности седиментации и эрозионные процессы в позднеледниковое время, можно утверждать, что существенную роль в формировании палиноспектров играло переотложение. Зачастую переотложенная пыльца отличается более темным цветом, уплощенностью, минерализацией, «стеклянным» блеском и утолщением оболочки, расплывчатостью структурных и скульптурных элементов экзины. При отсутствии указанных особенностей учитывалась экологическая несовместимость идентифицированных по пыльце таксонов растений [по: Гричук и др., 1969]. Так, встреченная в позднеледниковых отложениях пыльца неморальных и термофильных видов (*Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *U. scabra*, *Acer*) считалась несинхронной осадкам, поскольку обитание этих пород в условиях сурового климата невозможно. Также могла быть переме-

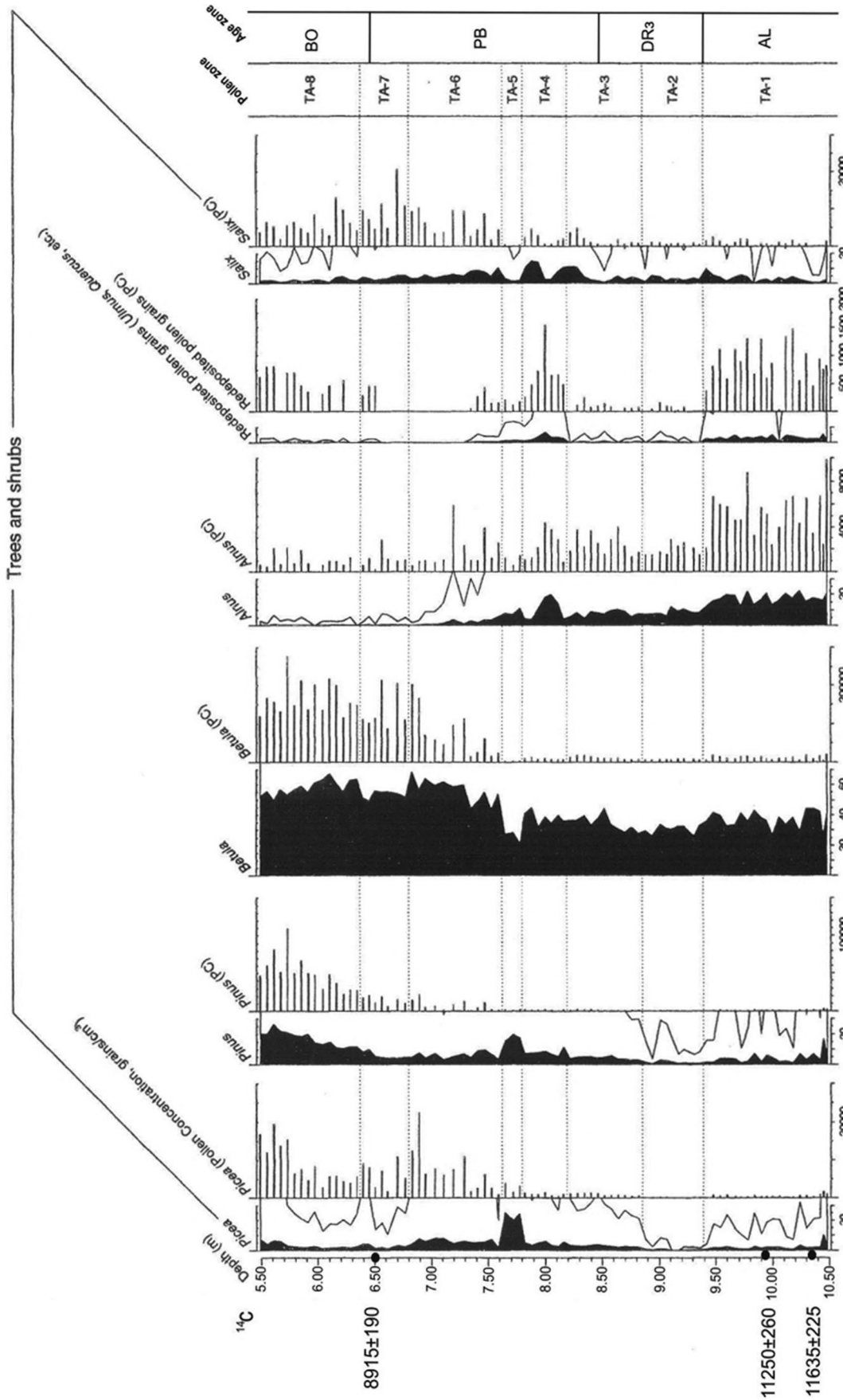
щена из более древних осадков часть пыльцы и спор других растений. Косвенным подтверждением этого процесса служит присутствие в позднеледниковых отложениях дочетвертичных спороморф.

При интерпретации данных состава СПС и реконструкции растительности позднеледниковья помимо исключения дальнезаносной и переотложенной пыльцы учитывали разную устойчивость микрофоссилий к разрушающим факторам окружающей среды. Плохо сохраняется пыльца, имеющая тонкую экзину и нежную структуру. Согласно литературным [Дылис, 1948; Васильковский, 1957; Сладков, 1967; Кожевников, 1990, 1996; Рашке, Савельева, 2017 и др.] и авторским данным, основанным на сопоставлении поверхностных СПС и геоботанических описаний современной растительности, разрушается полностью либо сохраняется в незначительном количестве пыльца *Dryas*, *Juniperus*, *Larix*, *Populus tremula*, *Salix* и некоторых других растений. В связи с этим наличие даже единичных пыльцевых зерен указанных таксонов может свидетельствовать об их существенной роли в растительном покрове.

Совокупный анализ всех палеоботанических и палеогеографических данных свидетельствует о том, что незначительная концентрация пыльцы и спор в позднеледниковых отложениях обусловлена, с одной стороны, высокой скоростью седиментации, достигавшей в приледниковых бассейнах 1000 мм в 100 лет [Демидов, 1993], с другой – незначительным поступлением микрофоссилий. Последнее могло быть связано с еще небольшой площадью суши, слабо развитым, фрагментарным растительным покровом, низкой пыльцевой и споровой продуктивностью растений в холодных климатических условиях, а в позднем дриаса также с некоторым уменьшением количества дальнезаносной пыльцы деревьев.

Макроостатки растений

Результаты макрофоссильного анализа отложений аллереда, позднего дриаса и начала голоцена получены для семи разрезов озерных отложений, три из которых расположены на Онежско-Ладожском водоразделе [Лаврова, 2005б, 2006а], три – к юго-востоку от Онежского озера [Wohlfarth et al., 1999, 2002, 2004] и один – в центральной части Карелии [Vasari et al., 2007]. В позднеледниковых отложениях встречены фрагменты древесных растений (*Betula pubescens*, *Picea abies*, *Populus tremula*, *Alnus*), кустарников и кустарничков (*Arctostaphylos alpina*, *Betula nana*, *Salix herbacea*, *S. reticulata*



Совмещенная спорово-пыльцевая диаграмма процентного состава и концентрации пыльцы (PC) некоторых древесных растений из позднеледниковых и раннеголоценовых отложений разреза Тамбичозеро:

AL – аллерд, DR₃ – поздний дриас, PB – пребореал, BO – бореал

A combined spore-pollen diagram of percentage composition and pollen concentration (PC) of some trees and shrubs species from Late Glacial and early Holocene deposits of the Tambichozero section:

AL – Allerød, DR₃ – Younger Dryas, PB – preboreal, BO – boreal

и др.), травянистых (*Dryas octopetala*, *Melandrium angustiflorum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Draba*, *Epilobium*, *Minuartia*, *Potentilla* и др.), в том числе водных, прибрежно-водных и болотных растений (*Caltha palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Isoetes lacustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton natans*, *P. filiformis*, *Rorippa palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Pedicularis*, *Sparganium*, *Callitriche hermaphroditica* и др.), а также бриевых мхов (*Warnstorfia exannulata*, *Distichium*, *Ditrichum*, *Polytrichum*). Полученные макрофосильные данные очень значимы, поскольку свидетельствуют о произрастании идентифицированных по ним растений в исследованном водоеме или близ него.

Анализ флоры позднеледниковья

При исследовании озерных позднеледниковых отложений идентифицированы по микрофоссилиям и макроостаткам 163 таксона растений (в том числе 99 видов). Выполнен географический [по: Флора..., 1974–1977; Раменская, 1983] и эколого-ценотический [по: Зеликсон, Монозон, 1981; Плантариум...] анализ выявленной комплексной флоры позднеледниковья Карелии.

Географический анализ

При проведении географического анализа установлено, что большинство видов имеют циркумполярное распространение (*Cystopteris dickieana*, *Diphasiastrum alpinum*, *Dryas octopetala*, *Lycopodium pungens*, *Oxyria digyna*, *Polygonum viviparum* L., *Salix reticulata*, *Saxifraga nivalis*, *S. oppositifolia*, *Selaginella selaginoides*, *Thalictrum alpinum* и др.). На втором месте виды растений, характеризующиеся евразийским ареалом (*Betula nana*, *Botrychium boreale*, *Chenopodium polyspermum*, *Cryptogramma crispa*, *Geum rivale*, *Helianthemum nummularium*, *Juniperus communis*, *Sanguisorba officinalis*, *Scirpus sylvaticus* и др.). Третье место делят голарктические (*Arctostaphylos alpina*, *Chenopodium foliosum*, *Cystopteris montana*, *Kochia scoparia*, *Menyanthes trifoliata*, *Polygonum amphibium* L., *Polygonum bistorta* L., *Salicornia herbacea* и др.), циркумбореальные (*Botrychium lunaria*, *B. multifidum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*) и европейские виды (*Alnus incana*, *Atriplex nudicaulis*, *Potamogeton rutilus*, *Valeriana officinalis*). Встречаются также виды европейско-западносибирские (*Betula pubescens*, *Melandrium angustiflorum*), амфиатлантические (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Salix herbacea*), юж-

ноевропейско-западноазиатские (*Hippophaë rhamnoides*), евразийско-американские (*Rubus chamaemorus*). *Betula czerepanovii* – представитель видов с восточноевропейско-западносибирским ареалом [Флора..., 1976]. Довольно обширна группа плюризональных видов (*Caltha palustris*, *Chenopodium album*, *Ch. rubrum*, *Pteridium aquilinum* и др.).

Согласно палинологическим и макрофосильным данным, ископаемая флора по широтным группам представлена видами арктоальпийскими (*Arctostaphylos alpina*, *Cryptogramma crispa*, *Cystopteris dickieana*, *Diphasiastrum alpinum*, *Dryas octopetala*, *Oxyria digyna*, *Polygonum viviparum*, *Salix herbacea*, *S. reticulata*, *Saxifraga nivalis*, *S. oppositifolia*, *Thalictrum alpinum*), гипоарктическими (*Atriplex nudicaulis*, *Betula nana*, *B. czerepanovii*, *Botrychium boreale*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Cystopteris montana*, *Diphasiastrum complanatum*, *Huperzia appressum*, *Lycopodium pungens*, *Rubus chamaemorus*, *Selaginella selaginoides*), степными (*Artemisia*, *Chenopodium polyspermum*, *Ephedra* spp., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey. (*Krascheninnikovia pungens*), *Helianthemum nummularium*, *Hippophaë rhamnoides*, *Kochia laniflora*, *K. prostrata*, *K. scoparia*) и бореальными (*Alnus incana*, *Betula pubescens*, *Botrychium lunaria*, *B. multifidum*, *Caltha palustris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Diphasiastrum complanatum*, *Geum rivale*, *Huperzia selago*, *Juniperus communis*, *Larix*, *Lycopodium annotinum*, *Menyanthes trifoliata*, *Polygonum amphibium*, *P. bistorta*, *Polypodium vulgare*, *Potamogeton rutilus*, *Sanguisorba officinalis*, *Scirpus sylvaticus*, *Valeriana officinalis*). Из арктических видов идентифицирован по макроостаткам *Melandrium angustiflorum*, по спорам – *Huperzia appressum*. Среди них могли быть некоторые представители родов *Armeria*, *Oxyria*, *Salix*, *Saxifraga* и ряда других. Встреченная в отложениях пыльца неморальных видов (*Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *U. glabra*, *Acer*) рассматривалась нами как переотложенная из-за того, что произрастание этих термофильных пород в приледниковых условиях маловероятно.

Эколого-ценотический анализ

Ископаемая флора включает в себя представителей лесных (*Alnus incana*, *Betula pubescens*, *Larix*, *Diphasiastrum complanatum*), тундровых (*Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Selaginella selaginoides*), лесотундровых (*Alnaster fruticosus*, *Betula czerepanovii*), степных (*Ephedra* spp., *Eurotia ceratoides*, *Kochia prostrata*) и луговых (*Filipendula ulmaria*, *Polygonum bistorta*, *P. vivi-*

parum, Sanguisorba officinalis, Selaginella selaginoides, Thalictrum alpinum, Valeriana officinalis) сообществ, пионерных группировок на грунтах с нарушенным или несформированным почвенным покровом (*Chenopodium album, Ch. rubrum, Hippophaë rhamnoides, Kochia scoparia*, а также виды рода *Saxifraga*) и ценозов на каменистых и щебнистых грунтах (*Cryptogramma crispera, Dryas octopetala, Diphasiastrum alpinum, Eurotia ceratoides, Helianthemum nummularium*). Встречена пыльца болотных видов (*Menyanthes trifoliata* и др.) и водных растений (*Isoetes lacustris, Myriophyllum alterniflorum, M. spicatum, Polygonum amphibium, Typha angustifolia, T. latifolia*).

Флора позднеледниковья как индикатор палеоэкологических условий

Условия существования растений зависят от многих экологических регулирующих и ограничивающих факторов, к каковым относятся теплообеспеченность, увлажнение и почвенно-грунтовые условия.

Анализ широтного и долготного распространения компонентов ископаемой флоры, их эколого-ценотической приуроченности показал, что в позднеледниковье на территории Карелии произрастали виды растений, предъявляющие разные требования к теплообеспеченности. Преобладали криофильные виды, произрастающие в настоящее время в тундре, лесотундре и лесной зоне. Некоторые из них, так называемые микротермы, распространены сейчас на территориях с более холодным и континентальным климатом (*Alnaster fruticosus, Melandrium angustiflorum, Saxifraga oppositifolia, Thalictrum alpinum*). Менее многочисленна группа растений, индифферентных к температурам (*Ephedra* spp., *Eurotia ceratoides, Kochia prostrata*). Ныне они встречаются в районах Евразии с более континентальным и аридным климатом (степи, полупустыни и пустыни), а также в горных районах Центральной Азии.

Важным диагностическим признаком контрастности увлажнения, присущего природным условиям позднеледниковья, может служить одновременное появление в палиноспектрах пыльцы растений-ксерофитов (*Ephedra* spp., *Eurotia ceratoides, Kochia prostrata, K. scoparia*), мезофитов (*Arctostaphylos alpina, Atriplex nudicaulis, Chamaepericlymenum suecicum, Chenopodium album, Ch. polyspermum, Dryas octopetala*) и гигрофитов (*Caltha palustris, Rorippa islandica, Scirpus sylvaticus, Valeriana officinalis*). Контрастность увлажнения местообитаний была обусловлена тем, что в приледниковой

зоне на фоне сухого континентального климата создавалась повышенная влажность грунтов, связанная с таянием ледника, многолетней мерзлоты и массивов мертвого льда, наличием приледниковых озер, постоянно меняющих свои размеры и конфигурацию.

Редкая встречаемость в озерных отложениях пыльцы гигро- и гидрофитов (*Isoetes lacustris, Myriophyllum alterniflorum, M. spicatum, Nuphar luteum, Nymphaea alba, Typha latifolia, Potamogeton* и др.) указывает на то, что холодные климатические условия препятствовали зарастанию водоемов. Об этом же свидетельствует комплекс водорослей *Pediastrum* (*P. integrum* var. *integrum, P. kawraiskyi, P. privum*), характерный для холодных, глубоководных, олиготрофных водоемов.

Постоянное присутствие в СПС позднеледниковья пыльцы *Chenopodium album, Ch. rubrum, Kochia scoparia* свидетельствует о существовании в это время несформированных и нарушенных почвогрунтов, которые образовывались в результате эрозии и солифлюкции. В качестве индикаторов широкого распространения песчаной, супесчаной и гравийной морены, флювиогляциальных песков, а также литоральных песчано-гравийных отложений, лишенных почвенного покрова, можно рассматривать пыльцу петрофитов (*Alnaster fruticosus, Cryptogramma crispera, Saxifraga nivalis, S. oppositifolia*) и псаммофитов (*Chenopodium polyspermum, Hippophaë rhamnoides*).

Пыльца галофитов (*Atriplex nudicaulis, Salicornia herbacea, Salsola kali*) в позднеледниковых отложениях указывает на существование засоленных грунтов. Появлению таких местообитаний способствовала многолетняя мерзлота, которая в условиях сухого климата вызвала поверхностное засоление в депрессиях рельефа, препятствуя выносу солей в более глубокие горизонты грунтов [Гричук, Гричук, 1960]. Характерна также постоянная встречаемость пыльцы *Alnaster fruticosus*, современный ареал которой ограничен распространением многолетней мерзлоты. Хионофобы (*Dryas octopetala, Saxifraga oppositifolia*) свидетельствуют о существовании участков, лишенных снежного покрова, которые создавались под действием сильных стоковых ветров, дующих с ледника. Хионофилы (*Alnaster fruticosus, Oxyria digyna, Saxifraga nivalis*) указывают на образование нивальных местообитаний у склонов возвышенностей, для которых характерно скопление снега. Из кальцефильных растений идентифицирован *Helianthemum nummularium*, из ацидофильных – *Pteridium aquilinum*. Встреченная в отложениях пыльца гелиофитов (*Ephe-*

dra spp., *Eurotia ceratoides*, *Helianthemum*, *Hippophaë rhamnoides*, *Pleurospermum*) подтверждает несомкнутость растительного покрова.

Природная обстановка и растительность позднеледниковья

Глобальное потепление климата в беллинге (~13000 ¹⁴С. л. н.) [Lundqvist, Saarnisto, 1995; Демидов, 2005] вызвало деградацию ледникового покрова, образование холодных приледниковых водоемов и появление открытых участков суши на территории Карелии. Увеличение площади в дальнейшем происходило по мере ее освобождения от ледника, а также в результате изостатического подъема Балтийского кристаллического щита, опущенного ранее под ледниковой нагрузкой, и, как следствие, падения уровня водоемов [Квасов, 1975; Демидов, 2004 и др.]. Существенное значение для формирования растительного покрова имел характер рельефа: расчлененность, ярусность и другие его особенности, которые определяли различные варианты воздействия солнечной радиации, снежного покрова, осадков и ветра. Определенную роль играли мощность, гранулометрический и геохимический состав четвертичных отложений, а также их генезис. Щебнисто-каменистые, нарушенные, несформированные и выщелоченные под воздействием талых вод грунты, участки прибрежные и с многолетней мерзлотой создавали специфические условия, в соответствии с которыми шло формирование разнообразных группировок и фитоценозов.

Появление открытого субстрата, присутствие в нем, а также в поступающих талых водах даже незначительных количеств элементов минерального питания обеспечили условия для расселения растений, которое осуществлялось путем переноса диаспор водными и воздушными потоками. Для каменистых местообитаний и скальных обнажений, недавно освободившихся ото льда, были характерны лишайники и печеночные мхи, которые играли важную роль в подготовке субстрата для высших растений. Первыми поселялись виды, нетребовательные к условиям обитания, обеспеченности водой и обладающие устойчивостью к смене температур (*Dryas octopetala*, *Eurotia ceratoides*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga oppositifolia*, *Thalictrum alpinum*, представители родов *Artemisia*, *Draba* и семейства *Chenopodiaceae*). В пионерные кустарничково-травянистые группировки затем внедрялись новые виды растений. При этом в условиях несомкнутого растительного покрова или его отсутствия, то есть когда не было

конкуренции, некоторые растения, по-видимому, имели более широкую эколого-ценологическую амплитуду, чем в настоящее время, и поселялись там, куда попадали их диаспоры. В дальнейшем они могли быть вытеснены более приспособленными к этим условиям видами в характерные для них местообитания.

На каменистых россыпях, сложенных крупными обломками, могли встречаться дриадовые тундроподобные сообщества (*Dryas octopetala*, *Saxifraga oppositifolia*, виды рода *Draba*, семейств *Caryophyllaceae* и *Juncaceae*). К сухим повышенным местообитаниям с каменисто-щебнистыми, песчаными и супесчаными грунтами были приурочены кустарничково-лишайниковые и ксерофильные травяно-кустарничково-зеленомошные сообщества, в которые входили растения, приспособленные к недостатку воды, низким температурам и сильным ветрам (*Botrychium boreale*, *Diphasiastrum alpinum*, *Dryas octopetala*, *Huperzia appressum*, *Lycopodium pungens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Thalictrum alpinum* и представители таксонов *Polemonium*, *Empetrum*, *Ericales*, *Bryopsida*). Более влажные местообитания на склонах гряд и холмов, небольшие депрессии рельефа занимали ерниковые и ерничково-зеленомошные ценозы (*Betula nana*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Dryas octopetala*, *Juniperus communis*, *Lycopodium pungens*, *Polygonum bistorta*, *Rubus chamaemorus*, *Selaginella selaginoides*, *Empetrum*, *Salix* spp., *Ericales*, *Bryopsida* и др.).

В защищенных от ветра ложбинах с обильным увлажнением, часто у подножия склонов и близ водоемов, а также в местах, где долго задерживался снег, формировались низкотравные и кустарничково-моховые тундровые ивовые сообщества (*Salix herbacea*, *S. reticulata*, *Betula nana*, *Allium*, *Chamaepericlymenum siecicum*, *Lycopodium pungens*, *Rubus chamaemorus*, виды семейств *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*). К этим же местообитаниям, возможно, были приурочены и тундровые лугоподобные сообщества, в состав которых входили *Filipendula ulmaria*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Sanguisorba officinalis*, *Selaginella selaginoides*, *Thalictrum alpinum*, *Valeriana officinalis*, виды из семейств *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и некоторые другие.

Вдоль ручьев и на берегах озер встречались ерники сфагновые, сообщества осок и злаков. Представители семейств *Cyperaceae* (*Scirpus sylvaticus*, *Carex* spp.) и *Poaceae* (*Phragmites australis* и др.), а также *Myriophyllum alterniflorum*, *M. spicatum*, *M. verticillatum*, *Nymphaea alba*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Batrachium*, *Potamo-*

geton spp., *Sparganium*, водоросли *Chara*, *Nitella*, мох *Warnstorfia exannulata* участвовали в зарастании мелководий. Этот процесс сдерживался высоким уровнем палеозер, поступлением холодных талых вод и суровыми климатическими условиями. Состав диатомовых [Шелехова и др., 2005 и др.] и зеленых водорослей *Pediastrum* (*P. integrum* var. *integrum*, *P. kawraiskyi*, *P. privum*) был характерен для холодных, глубоководных, олиготрофных водоемов.

На засоленных участках с многолетней мерзлотой селились *Armeria*, *Artemisia*, *Ephedra* spp., *Hippophaë rhamnoides*, *Plantago maritima*, *Salicornia herbacea*, *Salsola kali* и некоторые другие растения, способные выносить засоление верхних слоев почв. Установлено, что в растительном покрове преобладали полыни (*Artemisia*) и маревые (*Chenopodiaceae*). Полыни были типичны для более или менее сухих местообитаний, а также вместе с другими галофитами произрастали на засоленных участках территории. Перигляциальные полынно-маревые палеосообщества со злаками и набором ксерофильных растений (*Artemisia*, *Botrychium boreale*, *Diphasiastrum alpinum*, *Ephedra* spp., *Eurotia ceratoides*, *Helianthemum*, *Kochia laniflora*, *K. scoparia*, *K. prostrata*, *Oxyria digyna*) встречались на песчаной и супесчаной морене. Некоторые представители маревых (*Chenopodium album*, *Ch. foliosum*, *Ch. polyspermum*, *Ch. rubrum*) выступали пионерами зарастания обводненного, более или менее засоленного, глинистого, а также песчаного и супесчаного субстрата, освобождавшегося при падении уровня водоема.

Согласно полученным данным по концентрации пыльцы, участие древесных пород в растительном покрове было незначительным. В СПС позднеледниковых отложений постоянно встречается пыльца *Alnaster fruticosus* и *Betula czerepanovii*, которые, легко адаптируясь к внешним условиям, принимают форму кустарника или прижатого к земле стланика. Помимо вышеуказанных видов приспособляемость к низким температурам и холодным почвам обладают *Alnus incana*, *Betula pubescens*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*. Некоторые из них способны произрастать даже на многолетнемерзлотных грунтах [Дылис, 1981; Николаев, Скачков, 2011 и др.]. Указанные древесные растения встречались единично, а также формировали небольшие лесотундровые сообщества в благоприятных для них местообитаниях. Редколесья из *Betula czerepanovii* были приурочены к сухим щебнисто-каменистым и песчаным субстратам, могли встречаться на склонах гряд, а также холмов с достаточно

высокими гипсометрическими отметками. *Betula pubescens* предпочитала несколько более влажные и благоприятные грунтовые условия, защищенные от ветра местообитания. При этом сообщества, где она играла доминирующую роль, занимали склоны холмов; в их наземном покрове присутствовали плауны (*Diphasiastrum alpinum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium pungens*), кустарники и кустарнички (*Betula nana*, *Empetrum*, *Juniperus*, *Ericales*). У подножий холмов, в различных обильно увлажняющихся депрессиях рельефа и у водоемов преимущественное распространение имели крупнотравные березовые редколесья. В их состав часто входила *Alnus incana*. Создавала она и чистые заросли на побережьях озер, близ речек и ручьев. Как и береза, ольха – пионерное растение, она в числе первых древесных пород заселяла освобождающуюся ото льда и воды территорию.

Низкая концентрация пыльцы, присутствие в отложениях пыльцы гелиофитов и находки *Cenococcum geophilum*, который является индикатором оголенных субстратов [Wohlfarth et al., 2002], свидетельствуют о том, что растительный покров Карелии в позднеледниковое время был несомкнутым: участки, занятые палеосообществами, чередовались с оголенными субстратами. Существовавшие экологические условия создали пеструю гамму местообитаний, определивших его специфичность и мозаичность. Установлено, что на протяжении всего позднеледниковья была высока роль растительных сообществ щебнистых и каменистых субстратов, а также временных группировок нарушенных и несформированных почвогрунтов. Для территории южной и юго-восточной Карелии, относительно удаленной от края ледника, характерно было длительное существование перигляциальных травянистых и тундровых группировок, обусловленное широким распространением полей мертвого льда, которые сдерживали распространение растительности. В центральной и западной Карелии, освобождавшейся от ледникового покрова на протяжении аллереда и позднего дриаса, развитие растительности происходило синхронно времени его отступления. Это объясняется тем, что на заключительных этапах дегляциации Карелии ледник, продвигаясь по прочным кристаллическим породам Балтийского щита, практически не содержал обломки горных пород и потому таял быстро, без формирования обширных полей мертвого льда [Демидов, 2005].

Согласно полученным данным, на протяжении аллереда в юго-восточной Карелии и в бассейне Онежского озера на суглинистых суб-

стратах наибольшее распространение имели тундровые ерниковые и ерnikово-зеленомошные ценозы. Преобладание на Олонецкой возвышенности песчаной и супесчаной морены, со свойственной ей значительной дренирующей способностью, определило преимущественное развитие ксерофильных полынно-маревых травянистых палеосообществ. Глобальное понижение тепло- и влагообеспеченности в позднем дриасе привело к сокращению площадей, занятых тундровыми ценозами, в пользу полынно-маревых. Таким образом, изменения климатических условий во время позднеледникового стадийного похолодания и межстадийного потепления приводили к перераспределению площадей, занимаемых различными палеосообществами. При этом состав флоры оставался практически неизменным, поскольку экологические требования идентифицированных видов растений позволяли им адаптироваться к меняющимся условиям среды.

Заключение

Выполненный географический и эколого-ценотический анализ комплексной ископаемой флоры позволил получить детальную реконструкцию растительности позднеледниковья Карелии. Установлено, что большинство видов растений имеют циркумполярное и евразийское распространение. Во флоре в основном представлены арктические, арктоальпийские, гипоарктические, бореальные и степные виды. Идентифицированы по микро- и макрофоссилиям растения лесных, тундровых, лесотундровых, степных и луговых сообществ, пионерных группировок на несформированных и нарушенных почвогрунтах, каменистых и щебнистых субстратах. Выявлены растения – индикаторы экологических условий позднеледникового времени. По отношению к влагообеспеченности это ксерофиты, мезофиты, гигрофиты и гидрофиты. О разнообразии и особенностях грунтов свидетельствуют петрофиты, псаммофиты, галофиты, кальцефиты и ацидофилы. Идентифицированы также гелиофиты, хионофилы и хионофобы. Большинство видов криофильные (холодолюбивые) и индифферентные к температурам.

Полученные данные наряду с имеющимися палеогеографическими свидетельствуют о том, что сложные природно-климатические условия на территории исследования в среднем дриасе, аллереде и позднем дриасе (охлаждающее влияние ледовых масс, ксерофитизация климата, образование приледниковых водоемов, периодическое появление оголен-

ного субстрата, многолетняя мерзлота, процессы солифлюкции и эрозии почвогрунтов), а также многообразие форм рельефа и состав четвертичных отложений обусловили специфичность растительного покрова, не имеющего аналогов в современности. Он имел мозаичную структуру, включал виды, разнообразные как по экологии, так и по географическому происхождению. Согласно полученным данным, 12350–10300 ¹⁴C л. н. (14100–11900 кал. л. н.) на территории Карелии широкое распространение имели перигляциально-степные и тундровые ценозы, встречались березовые и ольховые лесотундровые сообщества. Стадийные похолодания и межстадийные потепления в позднеледниковье приводили к перераспределению площадей, занимаемых ими, при этом состав флоры не менялся.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт геологии КарНЦ РАН, № АААА-А18-118020690231-1, и Институт биологии КарНЦ РАН, № АААА-А17-117031710038-6).

Литература

- Абрамова С. А., Хомутова В. И. Палинологические исследования донных отложений Онежского озера // Палинология голоцена и маринопалинология. М.: Наука, 1973. С. 27–35.
- Апухтин Н. И., Экман И. М., Яковлева С. В. Новые доказательства существования позднеледникового Беломорско-Балтийского морского пролива на Онежско-Ладожском перешейке // Baltica. 1965. Vol. 2. P. 99–114.
- Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с.
- Васьковский А. П. Спорово-пыльцевые спектры современных растительных сообществ Крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Вып. 11. Магадан, 1957. С. 130–178.
- Геология и палеоэкология верхнего плейстоцена Северо-Запада Российской Федерации: отчет о НИР (заключ.) / Институт геологии КарНЦ РАН; рук. И. Н. Демидов; исполн.: Н. Б. Лаврова [и др.]. Петрозаводск. 2002. 163 с. № ГР 01.9.70004836. (Научный архив КарНЦ РАН. Ф. 13, оп. 4, д. 637. 163 с.)
- Гричук М. П., Гричук В. П. О приледниковой растительности на территории СССР // Перигляциальные явления на территории СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. С. 15–26.

Гричук В. П., Моносзон М. Х. Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R. Вг., произрастающих на территории СССР. М.: Наука, 1971. 124 с.

Гричук В. П., Мальгина Е. А., Моносзон М. Х. Значение палеоботанических материалов для стратиграфии валдайских отложений // Последний ледниковый покров на северо-западе европейской части СССР / Ред. И. П. Герасимов. М.: Наука, 1969. С. 57–105.

Девятова Э. И. Природная среда и ее изменения в голоцене (побережье севера и центра Онежского озера). Петрозаводск: Карелия, 1986. 110 с.

Девятова Э. И., Какум Т. Некоторые особенности спорово-пыльцевых комплексов осадков позднего плейстоцена и голоцена в северо-восточном Приладожье. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 119–122

Демидов И. Н. Строение ленточных глин и особенности дегляциации Центральной Карелии // Вопросы геологии докембрия Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. С. 127–151.

Демидов И. Н. Донные отложения и колебания уровня Онежского озера в позднеледниковье // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 207–218.

Демидов И. Н. Деградация последнего оледенения в бассейне Онежского озера // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 134–142.

Демидов И. Н., Лаврова Н. Б. Особенности четвертичных отложений и история геологического развития в четвертичном периоде // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 28–40.

Демидов И. Н., Лаврова Н. Б. Строение четвертичного покрова бассейна р. Водла (Восточная Карелия) и особенности развития растительности в поздне- и послеледниковье // Национальный парк Водлозерский: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 49–60.

Демидов И. Н., Лаврова Н. Б. Геолого-геоморфологические условия и четвертичные отложения // Природные комплексы Вепсской волости: особенности, современное состояние, охрана и использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 15–22.

Дылис Н. В. О самоопылении и разносе пыльцы у лиственниц // ДАН СССР. 1948. Т. 60, № 4. С. 673–676.

Дылис Н. В. Лиственница. М.: Лесная промышленность, 1981. 96 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 160 с.

Елина Г. А., Филимонова Л. В. Этапы развития растительности и климата в восточном Заонежье в позднеледниковье и голоцене // Труды КарНЦ РАН. 1999. Вып. 1. С. 21–27.

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Филимонова Л. В., Кузнецов О. Л. Сукцессии палеорастительности позднеледниковья-голоцена на Заонежском полуострове и зависимости их от уровней Онежского озера // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 32–52.

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 242 с.

Зеликсон Э. М., Моносзон М. Х. Флора и растительность бассейна Оки в интерстадиальные эпохи среднего плейстоцена // Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М.: Наука, 1981. С. 91–110.

Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.

Кожевников Ю. П. Палеогеография рода *Dryas* L. // Четвертичный период: методы исслед., стратиграфия и экология: Тез. VII Всесоюз. совещ. (Таллинн, 26–30 марта 1990 г.). Т. 2. Таллинн, 1990. С. 75–76.

Кожевников Ю. П., Архангельский Д. Б. Дифференциация пыльцы и филогения рода *Dryas* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 7. С. 10–22.

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных (Amentiferae). М.; Л.: Наука, 1965. 214 с.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales – Zygophyllaceae. Л.: Наука, 1978. 184 с.

Лаврова Н. Б. Флора и растительность аллереда перигляциальной зоны восточной Карелии // Вопросы геологии и палеоэкологии Карелии: По материалам конф. молодых ученых. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999а. С. 36–39.

Лаврова Н. Б. Флора и растительность позднеледниковья Карелии // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия: Тезисы докл. IX Всерос. палинологической конф. (Москва, 13–17 сентября, 1999). М., 1999б. С. 156–157.

Лаврова Н. Б. Палинологическая характеристика донных отложений Онежского озера // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 7. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 207–218.

Лаврова Н. Б. Развитие растительности бассейна Онежского озера в ходе деградации последнего оледенения // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005а. С. 143–148.

Лаврова Н. Б. Флора и растительность позднеледниковья Карелии (по данным спорово-пыльцевого анализа): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005б. 241 с.

Лаврова Н. Б. Некоторые особенности состава спорово-пыльцевых спектров позднеледниковых отложений Олонецкого плато // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 9. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006а. С. 183–188.

Лаврова Н. Б. Особенности развития растительности Карелии в позднеледниковье // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: Материалы междунар. конф. (Петрозаводск, 24–27 октября 2006 г.). Петрозаводск, 2006б. С. 288–290.

Лаврова Н. Б. Растительность позднеледниковья Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос.

конф. (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). Петрозаводск, 2008. С. 190–192.

Лаврова Н. Б. Значение ископаемой флоры для реконструкции растительности заключительного этапа верхневалдайского оледенения Карелии // Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Росс. палинологической конф. (Сыктывкар, 5–8 сент. 2011 г.). Сыктывкар, 2011. С. 134–136.

Лаврова Н. Б., Демидов И. Н. Особенности зарождения малых озер юго-восточной окраины Фенноскандии в позднеледниковье и раннем голоцене // Теоретические и прикладные проблемы современной лимнологии: Материалы междунар. конф. (Минск, 20–24 окт. 2003 г.). Минск, 2003. С. 166–168.

Лаврова Н. Б., Субетто Д. А. Палинологическая характеристика ленточных глин Онежского приледникового озера (новые данные) // Палеолимнология Северной Евразии. Опыт, методология, современное состояние: Труды междунар. конф. (Якутск, 22–27 августа 2016 г.). Якутск, 2016. С. 119–122.

Лийвранд Э. Методические проблемы палиностратиграфии плейстоцена. Таллинн: Валгус, 1990. 174 с.

Малясова Е. С. Результаты применения метода спорово-пыльцевого анализа для стратиграфического расчленения четвертичных отложений Кольского полуострова, Карелии и Карельского перешейка // Палеогеогр. и стратигр. четверт. отложений. Л., 1960. Вып. 2. Стр. 26–38.

Монозон М. Х. Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу). М.: Наука, 1973. 96 с.

Николаев А. Н., Скачков Ю. Б. Влияние динамики снежного покрова на рост и развитие лесов в центральной Якутии // Криосфера Земли. 2011. Т. XV, № 3. С. 71–80.

Плантариум. Определитель растений on-line. Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 15.05.2018)

Пыльцевой анализ / Под ред. И. М. Покровской. М.: Госгеолиздат, 1950. 571 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 215 с.

Рашке Е. А., Савельева Л. А. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и современная растительность дельты реки Лена, Российская Арктика // Сибирский экологический журнал. 2017. № 4. С. 456–472. doi: 10.15372/SEJ20170407

Савельева Л. А., Малаховский Д. Б. Проблемы палеогеографии северо-запада Русской равнины на рубеже поздне-последледникового времени // Изв. РГО. 2004. Т. 136, вып. 1. С. 25–36.

Сапелко Т. В. Особенности формирования растительного покрова в поздне-последледниковье на юге Карелии // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 2002. Вып. 2, № 15. С. 105–110.

Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с.

Филимонова Л. В. Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледниковья и голоцена

средней Карелии // Палинология в России. Статьи российских палинологов к IX Междунар. палинологическому конгрессу. М., 1995. С. 86–103.

Филимонова Л. В. Динамика растительности среднеледниковья подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 200 с.

Филимонова Л. В. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника «Толвоярви» (Карелия) // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 3–13.

Филимонова Л. В., Еловичева Я. К. Основные этапы развития растительности лесов и болот на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. С. 94–109.

Филимонова Л. В., Лаврова Н. Б. Палеогеография Заонежского полуострова в позднем плейстоцене и голоцене // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 4. С. 30–47. doi: 10.17076/bg22

Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. I. 274 с.; 1976. Т. II. 316 с., т. III. 293 с.; 1977. Т. IV. 312 с.

Хомутова В. И. Геохронология донных отложений по результатам палинологического анализа // Палеолимнология Онежского озера. Л.: Наука, 1976. С. 45–73.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шелехова Т. С., Васьюк О. В., Демидов И. Н. Палеоэкологические условия развития северо-западного Прионежья в позднеледниковье и голоцене // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 149–157.

Экман И. М., Демидов И. Н., Лаврова Н. Б. Плейстоценовые озера Карелии // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. СПб.: Наука, 1998. С. 62–74.

Elina G., Filimonova L. Late glacial vegetation on the territory of Karelia // Palaeohydrology of the temperate zone. Vol. III. Mires and Lakes. Tallinn: Валгус, 1987. P. 53–69.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia // Palaeoecological events during the last 15000 years. Regional syntheses of palaeoecological studies of lake and mires in Europe. Chichester, New York et al., 1996. P. 353–366, 755–756.

Elina G. A., Klimanov V. A. The late-glacial vegetation and climate of soviet Karelia // Proceedings of the Finnish-Soviet symposium on methods in palaeoecology and Nordic meeting diatomologist. Joensuu, 1986. P. 17–26.

Komarek J., Jankovska V. Review of the Green Algal Genus *Pediastrum*: Implication for Pollen analytical Research // Bibliotheca Phycologica. Band 108. Berlin; Stuttgart: Cramer J., 1999. 127 p.

Korsakova O. P., Kolka V. V., Tolstobrova A. N., Lavrova N. B., Tolstobrov D. S., Shelekhova T. S. Lithology and Late Postglacial Stratigraphy of bottom sediments in isolated basins of the White Sea coast exemplified by a small lake in the Chupa settlement area (Northern Karelia) // Stratigraphy and Geological Cor-

relation. 2016. Vol. 24, no. 3. P. 294–312. doi: 10.1134/S0869593816030035

Lundqvist J., Saarnisto M. Summary of project IGCP-253 // Quaternary international. 1995. Vol. 28. P. 9–17.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis. Second edition. London, Maiden, Carlton: Blackwell Science, 1991. 216 p.

Saarnisto M., Saarinen T. Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the lake Onega basin to the Salpausselkya End Moraine // Global and Planetary Changes. 31. Elsevier Science. 2001. P. 333–405.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee // Ann. Acad. Sci. Fennica. 1958. Vol. 51, ser. A, III. 51 p.

Stockmarr J. Tablets with spores used in absolute pollen analysis // Pollen et spores. 1971. Vol. 13. P. 614–621.

Vasari Y., Kuznetsov O., Lavrova N., Shelekhova T., Vasari A. Alinlanpi, a Late-Glacial site in the northern Karelian Republic // Ann. Bot. Fenn. 2007. Vol. 44. P. 42–55.

References

Abramova S. A., Khomutova V. I. Palinologicheskie issledovaniya donnykh otlozhenii Onezhskogo ozera [Palynological study of bottom sediments of Lake Onega]. *Palinologiya golotsena i marinopalinologiya* [Palynology of the Holocene and Marine Palynology]. Moscow: Nauka, 1973. P. 27–35.

Apukhtin N. I., Ekman I. M., Yakovleva S. V. Novye dokazatel'stva sushchestvovaniya pozdnelednikovogo Belomorsko-Baltiiskogo morskogo proliva na Onezhsko-Ladozhskom peresheike [New evidence for the existence of the Late Glacial White Sea – Baltic Sea Canal on the Onega-Ladoga Isthmus]. *Baltica* [Baltica]. 1965. Vol. 2. P. 99–114.

Bobrov A. E., Kupriyanova L. A., Litvintseva M. V., Tarasevich V. F. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Spores of pteridophytes and pollen of gymnosperms and monocotyledonous plants of the flora in the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1983. 208 p.

Cherepanov S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent territories (within the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1995. 992 p.

Devyatova E. I. Prirodnaya sreda i ee izmeneniya v golotsene (poberezh'e severa i tsentra Onezhskogo ozera) [Environment and its changes in the Holocene (coasts of the northern and central parts of Lake Onega)]. Petrozavodsk: Kareliya, 1986. 110 p.

Devyatova E. I., Kakum T. Nekotorye osobennosti sporovo-pyl'tsevykh kompleksov osadkov pozdnego pleistotsena i golotsena v severo-vostochnom Priladozh'e [Some peculiarities of spore-pollen complexes of the Pleistocene and Holocene deposits in the north-eastern part of the Lake Ladoga area]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1977. P. 119–122.

Demidov I. N. Stroenie lentochnykh glin i osobennosti deglyatsiatsii Tsentral'noi Karelii [Varved clay structure and peculiarities of deglaciation in Central Karelia]. *Voprosy geologii dokembriya Karelii* [Iss. of the Precam-

Wohlfarth B., Bennike O., Brunberg L., Demidov I., Possnert G., Vyahirev S. AMS ¹⁴C measurements and macrofossil analyses of a varved sequence near Pudozh, eastern Karelia, NW Russia // *Boreas*. 1999. Vol. 29. P. 575–586.

Wohlfarth B., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climatic Change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia // *Quaternary Research*. 2002. No. 58. P. 261–272.

Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Brunberg L., Demidov I., Possnert G. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lake-sediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia // *The Holocene*. 2004. Vol. 14, no. 5. P. 732–746.

Поступила в редакцию 14.06.2018

brian Geol. of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1993. P. 127–151.

Demidov I. N. Donnye otlozheniya i kolebaniya urovnya Onezhskogo ozera v pozdnelednikov'e [Bottom sediments and fluctuations of the Lake Onega level in the Late Glacial Period]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 7. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. P. 207–218.

Demidov I. N. Degradatsiya poslednego oledeneniya v basseine Onezhskogo ozera [Degradation of the last glaciation in the Lake Onega basin]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 8. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. P. 134–142.

Demidov I. N., Lavrova N. B. Osobennosti chetvertichnykh otlozhenii i istoriya geologicheskogo razvitiya v chetvertichnom periode [Features of the Quaternary deposits and history of geological development in the Quaternary period]. *Inventarizatsiya i izuchenie biologicheskogo raznoobraziya na territorii Zaonezhskogo poluoostrova i Severnogo Priladozh'ya* [Inventory and study of biodiversity on the territory of the Zaonezhye Peninsula and Northern Priladozhye]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. P. 28–40.

Demidov I. N., Lavrova N. B. Stroenie chetvertichnogo pokrova basseina r. Vodla (Vostochnaya Kareliya) i osobennosti razvitiya rastitel'nosti v pozdne- i poslednednikov'e [Quaternary structure of the Vodla River basin (Eastern Karelia) and features of vegetation development in the Late Pleistocene and Holocene]. *Natsional'nyi park Vodlozerskii: prirodnoe raznoobrazie i kul'turnoe nasledie* [Vodlozero National Park: natural diversity and cultural heritage]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. P. 49–60.

Demidov I. N., Lavrova N. B. Geologo-geomorfologicheskie usloviya i chetvertichnye otlozheniya [Geological and geomorphological conditions and the Quaternary sediments]. *Prirodnye komplekсы Vepsskoi volosti: osobennosti, sovremennoe sostoyanie, okhrana i ispol'zovanie* [Natural complexes of the Vepsian Volost: features, present-day status, conservation

and management]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. P. 25–22.

Dylis N. V. O samoopylenii i raznose pyl'tsy u listvennits [On self-pollination and pollen distribution of the larch]. *DAN SSSR* [Proceed. Acad. of the USSR]. 1948. Vol. 60, no. 4. P. 673–676.

Dylis N. V. Listvennitsa [Larch]. Moscow: Les. prom., 1981. 96 p.

Ekman I. M., Demidov I. N., Lavrova N. B. Pleistotsenovye ozera Karelii [Pleistocene lakes of Karelia]. *Istoriya pleistotsenovyykh ozer Vostochno-Evropeiskoi ravniny* [History of the Pleistocene lakes of the East European Plain]. St. Petersburg: Nauka, 1998. P. 62–74.

Elina G. A. Printsipy i metody rekonstruktsii i kartirovaniya rastitel'nosti golotsena [Principles and methods for reconstruction and mapping of Holocene vegetation]. Leningrad: Nauka, 1981. 160 p.

Elina G. A., Filimonova L. V. Etapy razvitiya rastitel'nosti i klimata v vostochnom Zaonezh'e v pozdnelednikov'e i golotsene [Stages of vegetation and climate development in the Eastern Zaonezhye in the Late Holocene]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 1999. Iss. 1. P. 21–27.

Elina G. A., Lukashov A. D., Filimonova L. V., Kuznetsov O. L. Suktsessii paleorastitel'nosti pozdnelednikov'ya-golotsena na Zaonezhskom poluostrove i zavisimosti ikh ot urovnei Onezhskogo ozera [Successions of the late-glacial palaeovegetation on Zaonezhsky Peninsula and their dependence on Onega Lake levels]. *Botan. zhurn.* [Bot. J.]. 1999. Vol. 84, no. 6. P. 32–52.

Elina G. A., Lukashov A. D., Yurkovskaya T. K. Pozdnelednikov'e i golotsen Vostochnoi Fennoskandii (paleorastitel'nost' i paleogeografiya) [The Late Glacial and Holocene of Eastern Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 242 p.

Filimonova L. V. Standartnye sporovo-pyl'tsevye diagrammy pozdnelednikov'ya i golotsena srednei Karelii [Standard spore-pollen diagrams of the Late Glacial and Holocene in middle Karelia]. *Palinologiya v Rossii. Stat'i rossiiskikh palinologov k IX Mezhdunar. palinologicheskomu kongressu* [Palynology in Russia. Proceed. of Russ. palynologists for IX int. palynol. congress]. Moscow, 1995. P. 86–103.

Filimonova L. V. Dinamika rastitel'nosti srednetaezhnoi podzony Karelii v pozdnelednikov'e i golotsene (paleoekologicheskie aspekty) [Vegetation dynamics of the middle taiga sub-zone in Karelia in the Late Glacial period and the Holocene (paleoecological aspect)]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2005. 200 p.

Filimonova L. V. Istoriya rastitel'nosti v pozdnelednikov'e i golotsene na territorii zakaznika «Tolvoyarvi» (Kareliya) [Vegetation history in the Tolvajarvi Nature Reserve in the Late Glacial and Holocene]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 2. P. 3–13.

Filimonova L. V., Elovicheva Ya. K. Osnovnye etapy razvitiya rastitel'nosti lesov i bolot na territorii zapovednika «Kivach» [Main stages of vegetation development in forests and marches of the Kivach Nature Reserve]. *Bolotnye ekosistemy evropeiskogo Severa* [March ecosystems of the European part of the North]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1988. P. 94–109.

Filimonova L. V., Lavrova N. B. Paleogeografiya Zaonezhskogo poluostrova v pozdnem pleistotsene i go-

lotsene [Paleogeography of the Zaonezhye Peninsula in the Late Pleistocene and Holocene]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 4. P. 30–47. doi: 10.17076/bg22

Flora severo-vostoka evropeiskoi chasti SSSR [Flora of the north-east of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1974. Vol. I. 274 p.; 1976. Vol. II. 316 p., vol. III. 293 p.; 1977. Vol. IV. 312 p.

Geologiya i paleoekologiya verkhnego pleistotsena Severo-Zapada Rossiiskoi Federatsii: otchet o NIR (zaklyuch.) [Geology and paleoecology of the North-West of the Russian Federation: a scientific report (final)]. Petrozavodsk, 2002. 163 p. No. GP 01.9.70004836. (Scientific Archives KarRC RAS. F. 13, inv. 4, f. 637; 163 p.)

Grichuk M. P., Grichuk V. P. O prilednikovoi rastitel'nosti na territorii SSSR [On periglacial vegetation on the territory of the USSR]. *Periglyatsial'nye yavleniya na territorii SSSR* [Periglacial phenomena on the territory of the USSR]. Moscow: MGU, 1960. P. 15–26.

Grichuk V. P., Monoszon M. Kh. Opredelitel' odnoluchevykh spor paporotnikov iz semeistva Polypodiaceae R. Vg., proizrastayushchikh na territorii SSSR [A key to monoletete spores of ferns from the family Polypodiaceae R. Vg. growing on the territory of the USSR]. Moscow: Nauka, 1971. 124 p.

Grichuk V. P., Mal'gina E. A., Monoszon M. Kh. Znachenie paleobotanicheskikh materialov dlya stratigrafii valdaiskikh otlozhenii [The importance of paleobotanical materials for Valdai deposits stratigraphy]. *Poslednii lednikovyi pokrov na severo-zapade evropeiskoi chasti SSSR* [The last glacial cover of the north-west of the European part of the USSR]. Moscow: Nauka, 1969. P. 57–105.

Khomutova V. I. Geokhronologiya donnykh otlozhenii po rezul'tatam palinologicheskogo analiza [Geochronology of bottom sediments according to the results of palynological analysis]. *Paleolimnologiya Onezhskogo ozera* [Paleolimnology of Lake Onega]. Leningrad: Nauka, 1976. P. 45–73.

Kozhevnikov Yu. P. Paleogeografiya roda Dguas L. [Paleogeography of the genus Dguas L.]. *Chetvertichnyi period: metody issled., stratigrafiya i ekologiya: tez. VII Vsesoyuz. soveshch.* (Tallinn, 26–30 marta 1990 g.) [The Quaternary period: methods of study, stratigraphy and ecology: abs. VII All-Union meeting (Tallinn, March 26–30, 1990)]. Vol. 2. Tallinn, 1990. P. 75–76.

Kozhevnikov Yu. P., Arkhangel'skii D. B. Diferentsiatsiya pyl'tsy i filogeniya roda Dryas (Rosaceae) [Pollen differentiation and phylogeny of the genus Dryas (Rosaceae)]. *Botan. zhurn.* [Bot. J.]. 1996. Vol. 81, no. 7. P. 10–22.

Kupriyanova L. A. Palinologiya serezhkotsvetnykh (Amentiferae) [Palynology of Amentiferae]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1965. 214 p.

Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. Pyl'tsa i spory rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Plants pollen and spores of flora in the European part of the USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka, 1972. 171 p.

Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. Pyl'tsa dvudol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Pollen of dicotyledon plants of flora in the European part of the USSR]. Lamiaceae Zygophyllaceae. Leningrad: Nauka, 1978. 184 p.

Kvasov D. D. Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozer i vnutrennikh morei Vostochnoi Evropy [The Late Quaternary history of big lakes and inland seas in Eastern Europe]. Leningrad: Nauka, 1975. 278 p.

Lavrova N. B. Flora i rastitel'nost' allerede periglyatsial'noi zony vostochnoi Karelii [Flora and vegetation of Allerød of the periglacial zone in eastern Karelia]. *Voprosy geologii i paleoekologii Karelii: po materialam konf. molodykh uchenykh* [Issues of geology and paleoecology of Karelia: Proceed. of the conf. of young scientists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1999a. P. 36–39.

Lavrova N. B. Flora i rastitel'nost' pozdnelednikov'ya Karelii [Flora and vegetation of the Late Glacial Period]. *Aktual'nye problemy palinologii na rubezhe tret'ego tysyacheletiya: tezisy dokl. IX Vseros. palinologicheskoi konf. (Moskva, 13–17 sentyabrya, 1999)* [Topical problems of palynology on the cusp of the Third Millennium: Proceed. of IX All-Russ. Palynological Conf. (Moscow, September 13–17, 1999)]. Moscow, 1999b. P. 156–157.

Lavrova N. B. Palinologicheskaya kharakteristika donnykh otlozhenii Onezhskogo ozera [Palynological description of bottom sediments of Lake Onega]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 7. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. P. 207–218.

Lavrova N. B. Razvitie rastitel'nosti basseina Onezhskogo ozera v khode degradatsii poslednego oledeniya [Development of vegetation in the Lake Onega basin during degradation of the Late Glaciation]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 8. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005a. P. 143–148.

Lavrova N. B. Flora i rastitel'nost' pozdnelednikov'ya Karelii (po dannym sporovo-pyl'tsevogo analiza) [Flora and vegetation of the Late Glacial period in Karelia]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2005b. 241 p.

Lavrova N. B. Nekotorye osobennosti sostava sporovo-pyl'tsevykh spektrov pozdnelednikovykh otlozhenii Olonetskogo plato [Some compositional characteristics of spore-pollen spectra of the Late Glacial deposits on the Olonets Plateau]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 9. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006a. P. 183–188.

Lavrova N. B. Osobennosti razvitiya rastitel'nosti Karelii v pozdnelednikov'e [Features of vegetation development in Karelia in the Late Glacial Period]. *Severnaya Evropa v XXI veke: priroda, kul'tura, ekonomika: materialy mezhdunar. konf. (Petrozavodsk, 24–27 oktyabrya 2006 g.)* [Northern Europe in the XXI century: nature, culture, economy: Proceed. of the int. conf. (Petrozavodsk, October 24–27, 2006)]. Petrozavodsk, 2006b. P. 288–290.

Lavrova N. B. Rastitel'nost' pozdnelednikov'ya Karelii [Vegetation of the Late Glacial Period in Karelia]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka: materialy Vseros. konf. (Petrozavodsk, 22–27 sent. 2008 g.)* [Fundamental and applied problems of botany in the beginning of 21st century: Proceed. of the All-Russ. conf. (Petrozavodsk, September 22–27, 2008)]. Petrozavodsk, 2008. P. 190–192.

Lavrova N. B. Znachenie iskopaemoi flory dlya rekonstruktsii rastitel'nosti zaklyuchitel'nogo etapa verkhnevaldaiskogo oledeneniya Karelii [Role of the fos-

sil flora for reconstruction of vegetation of the final stage of the Upper Valdai glaciation in Karelia]. *Problemy sovremennoi palinologii: materialy XIII Ross. palinologicheskoi konf. (Syktyvkar, 5–8 sent. 2011 g.)* [Problems of modern palynology: Proceed. of XIII Russ. palynological conf.]. Syktyvkar, 2011. P. 134–136.

Lavrova N. B., Demidov I. N. Osobennosti zarozhdeniya malykh ozer yugo-vostochnoi okrainy Fennoskandii v pozdnelednikov'e i rannem golotsene [Peculiarities of small lakes origin in the south-eastern part of Fennoscandia in the Late Glacial Period and Holocene]. *Teoreticheskie i prikladnye problemy sovremennoi limnologii: materialy mezhdunar. konf. (Minsk, 20–24 okt. 2003 g.)* [Theoretical and applied problems of modern limnology: Proceed. of the int. conf. (Minsk, October 20–24, 2003)]. Minsk, 2003. P. 166–168.

Lavrova N. B., Subetto D. A. Palinologicheskaya kharakteristika lentochnykh glin Onezhskogo prilednikovogo ozera (novye dannye) [Palynological description of varved clay of periglacial Lake Onega (new data)]. *Paleolimnologiya Severnoi Evrazii. Opyt, metodologiya, sovremennoe sostoyanie: Trudy mezhdunar. konf. (Yakutsk, 22–27 avgusta, 2016 g.)* [Paleolimnology of Northern Eurasia. Experience, methodology, current state: Proceed. of the int. conf. (Yakutsk, August 22–27, 2016)]. Yakutsk, 2016. P. 119–122.

Liivrand E. Metodicheskie problemy palinostratigrafii pleistotsena [Methodological problems of the Pleistocene palynostratigraphy]. Tallinn: Valgus, 1990. 174 p.

Malyasova E. S. Rezul'taty primeneniya metoda sporovo-pyl'tsevogo analiza dlya stratigraficheskogo raschleneniya chetvertichnykh otlozhenii Kol'skogo poluostrova, Karelii i Karel'skogo peresheika [Results of application of spore-and-pollen analysis for stratigraphic division of the Quaternary sediments in the Kola Peninsula, Karelia, and the Karelian Isthmus]. *Paleogeogr. i stratigr. chetvert. otlozhenii* [Paleogeogr. and stratigr. of the Quaternary deposits]. Leningrad, 1960. Iss. 2. P. 26–38.

Monoszon M. Kh. Opredelitel' pyl'tsy vidov semeistva marevykh (posobie po sporovo-pyl'tsevomu analizu) [A key to pollen of the family Chenopodiaceae species (manual on spore-pollen analysis)]. Moscow: Nauka, 1973. 96 p.

Nikolaev A. N., Skachkov Yu. B. Vliyanie dinamiki snezhnogo pokrova na rost i razvitie lesov v tsentral'noi Yakutii [Impact of snow cover dynamics on the growth and developments of forests in central Yakutia]. *Kriosfera Zemli* [Cryosphere of the Earth]. 2011. Vol. XV, no. 3. P. 71–80.

Plantarium. *Opredelitel' rastenii on-line. Otkrytyi atlas rastenii i lishainikov Rossii i sopredel'nykh stran* [Plantarium. An on-line key to plants. An open atlas of plants and lichens of Russia and adjacent countries]. URL: <http://www.plantarium.ru/> (accessed: 15.05.2018)

Pyl'tsevoi analiz [Pollen analysis]. Moscow: Gosgeolizdat, 1950. 571 p.

Ramenskaya M. L. Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of flora of the Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1983. 215 p.

Rashke E. A., Savel'eva L. A. Subretsentnye sporovo-pyl'tsevye spektry i sovremennaya rastitel'nost' del'ty reki Lena, Rossiiskaya Arktika [Subrecent spore-

pollen spectra and modern vegetation from the Lena River Delta, Russian Arctic]. *Sibirskii ekol. zhurn.* [Contemp. Problems of Ecol.]. 2017. No. 4. P. 456–472. doi: 10.15372/SEJ20170407

Savel'eva L. A., Malakhovskii D. B. Problemy paleogeografii severo-zapada Russkoi ravniny na rubezhe pozdne-poslelednikovogo vremeni [Problems of paleogeography of the north-western Russian Plain on the cusp of the Late Post-Glacial Period]. *Izv. RGO* [Proceed. Russ. Geogr. Society]. 2004. Vol. 136, iss. 1. P. 25–36.

Sapelko T. V. Osobennosti formirovaniya rastitel'nogo pokrova v pozdne-poslelednikov'e na yuge Karelii [Features of vegetation cover formation in the Late Post-Glacial Period in the south of Karelia]. *Vestn. SPbGU* [Vestnik of St. Petersburg Univ.]. Ser. 7. 2002. Iss. 2, no. 15. P. 105–110.

Shelekhova T. S., Vas'ko O. V., Demidov I. N. Paleoeologicheskie usloviya razvitiya severo-zapadnogo Prionezh'ya v pozdnelednikov'e i golotsene [Paleoecological conditions of the development of the north-western part of Lake Onega area in the Late Glacial Period and Holocene]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii* [Geology and Mineral Resources of Karelia]. Iss. 8. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. P. 149–157.

Sladkov A. N. Vvedenie v sporovo-pyl'tsevoi analiz [Introduction in spore-pollen analysis]. Moscow: Nauka, 1967. 270 p.

Vas'kovskii A. P. Sporovo-pyl'tsevye spektry sovremennykh rastitel'nykh soobshchestv Krainego Severo-Vostoka SSSR i ikh znachenie dlya vosstanovleniya chetvertichnoi rastitel'nosti [Spores and pollen spectrum of modern vegetation communities of the High North-East of the USSR and their importance for the Quaternary vegetation restoration]. *Materialy po geologii i poleznym iskopaemyym Severo-Vostoka SSSR* [Proceed. on the geology and min. resources of the North-East of the USSR]. Iss. 11. Magadan, 1957. P. 130–178.

Zelikson E. M., Monoszon M. Kh. Flora i rastitel'nost' basseina Oki v interstadial'nye epokhi srednego pleistotsena [Flora and vegetation of the Oka River basin during interstadial periods of the Middle Pleistocene]. *Voprosy paleogeografii pleistotsena lednikovyykh i periglyatsial'nykh oblastei* [Iss. of paleogeography of the Pleistocene of glacial and periglacial areas]. Moscow: Nauka, 1981. P. 91–110.

Elina G., Filimonova L. Late glacial vegetation on the territory of Karelia. *Palaeohydrology of the temperate zone*. Vol. III. Mires and Lakes. Tallin: Valgus, 1987. P. 53–69.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia. *Palaeoecological events during the last 15000 years. Regional syntheses of palaeoecological studies of lake and mires in Europe*. Chichester, New York et al., 1996. P. 353–366, 755–756.

Elina G. A., Klimanov V. A. The late-glacial vegetation and climate of soviet Karelia. *Proceedings of the Finnish-Soviet symposium on methods in palaeoecology and Nordic meeting diatomologist*. Joensuu, 1986. P. 17–26.

Komarek J., Jankovska V. Review of the Green Algal Genus *Pediastrum*: Implication for Pollen analytical Research. *Bibliotheca Phycologica*. Band 108. Berlin; Stuttgart: Cramer J., 1999. 127 p.

Korsakova O. P., Kolka V. V., Tolstobrova A. N., Lavrova N. B., Tolstobrov D. S., Shelekhova T. S. Lithology and Late Postglacial Stratigraphy of bottom sediments in isolated basins of the White Sea coast exemplified by a small lake in the Chupa settlement area (Northern Karelia). *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2016. Vol. 24, no. 3. P. 294–312. doi: 10.1134/S0869593816030035

Lundqvist J., Saarnisto M. Summary of project IGCP-253. *Quaternary international*. 1995. Vol. 28. P. 9–17.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis. Second edition. London, Maiden, Carlton: Blackwell Science, 1991. 216 p.

Saarnisto M., Saarinen T. Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the lake Onega basin to the Salpausselkya End Moraine. *Global and Planetary Changes*. 31. Elsevier Science. 2001. P. 333–405.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee. *Ann. Acad. Sci. Fennica*. 1958. Vol. 51, ser. A, III. 51 p.

Stockmarr J. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores*. 1971. Vol. 13. P. 614–621.

Vasari Y., Kuznetsov O., Lavrova N., Shelekhova T., Vasari A. Alinlanpi, a Late-Glacial site in the northern Karelian Republic. *Ann. Bot. Fenn.* 2007. Vol. 44. P. 42–55.

Wohlfarth B., Bennike O., Brunberg L., Demidov I., Possnert G., Vyahirev S. AMS ¹⁴C measurements and macrofossil analyses of a varved sequence near Pudozh, eastern Karelia, NW Russia. *Boreas*. 1999. Vol. 29. P. 575–586.

Wohlfarth B., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climatic Change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia. *Quaternary Research*. 2002. No. 58. P. 261–272.

Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Brunberg L., Demidov I., Possnert G. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lake-sediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia. *The Holocene*. 2004. Vol. 14, no. 5. P. 732–746.

Received June 14, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лаврова Надежда Борисовна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт геологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: lavrova@krc.karelia.ru
тел.: 89214545451

Филимонова Людмила Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: filimonovaluda@mail.ru
тел.: 89535444890

CONTRIBUTORS:

Lavrova, Nadezhda

Institute of Geology, Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lavrova@krc.karelia.ru
tel.: +79214545451

Filimonova, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: filimonovaluda@mail.ru
tel.: +79535444890

УДК 631.47:528.94

ПОЧВЕННО-ГЕОМОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТЕРРИТОРИИ, ПРОЕКТИРУЕМОЙ ПОД ОРОСИТЕЛЬНУЮ СИСТЕМУ

**Р. Р. Сулейманов¹, А. Р. Сулейманов¹, И. Ю. Сайфуллин^{1,2},
Г. М. Гизатшина², М. Г. Юркевич³, И. М. Габбасова¹**

¹ Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Россия

² Башкирский государственный университет, Уфа, Россия

³ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В работе приводятся результаты комплексного анализа почвенного покрова территории, планируемой под строительство оросительной системы. Обследованный участок расположен в пределах лесостепной зоны Республики Башкортостан. На основе полевого обследования и полученных аналитических данных составлены карты содержания гумуса, щелочногидролизуемого азота, подвижных форм фосфора и калия, кислотности. Показано, что почвенный покров является достаточно однородным и представлен агросерой остаточно-карбонатной почвой, которая характеризуется в целом невысоким содержанием гумуса и питательных элементов. Уровень кислотности изменяется от среднекислого до нейтрального и зависит от мощности гумусово-аккумулятивного горизонта и характера протекания эрозионных процессов. Анализ экспозиции склонов по сторонам света и характер уклонов показал, что преобладают склоны северо-западной и западной экспозиций с уклонами 4–6 и 6–8°. Характер рельефа также оказывает существенное влияние на бонитировочную оценку. При расчете баллов бонитета с учетом поправочных коэффициентов на характер рельефа их максимальное снижение отмечалось в точках, расположенных в пределах крутых склонов. Таким образом, комплекс проведенных исследований определяет данную территорию как эрозионно-опасную, и, соответственно, в системе земледелия должны применяться почвозащитные севообороты и строго соблюдаться режим орошения.

Ключевые слова: агросерая остаточно-карбонатная почва; оросительная мелиорация; содержание гумуса; агрохимические свойства; кислотность; рельеф; эрозионная устойчивость, бонитировка.

R. R. Suleymanov, A. R. Suleymanov, I. Yu. Saifullin, G. M. Gizatshina, M. G. Yurkevich, I. M. Gabbasova. PEDOLOGICAL-GEOMORPHOMETRIC ANALYSIS OF AN AREA DESIGNATED FOR AN IRRIGATION PROJECT

The paper presents the results of a comprehensive analysis of the soil cover of an area where construction of an irrigation system has been planned. The surveyed site is located within the forest-steppe zone of the Republic of Bashkortostan. Based on the field survey and the obtained analytical data were compiled maps of humus content, alkaline hydrolyzable nitrogen, labile phosphorus and potassium, acidity. The soil cover was found to be quite homogeneous, represented by agro-grey residually calcareous soil, which is generally characterized by a low content of humus and nutrients. The acidity level varies from

“medium acid” to “neutral”, and depends on the thickness of the humus accumulation horizon and the nature of weathering processes. Analysis of the orientation and grade of slopes showed there prevail north-west- and west-facing 4–6° and 6–8° slopes. Valuation is also significantly influenced by the topographic relief. When re-calculating the valuation scores with the addition of correction factors for the relief, the greatest decrease was noted at points situated on steep slopes. Thus, according to these studies, this area can be described as erosion-risky, wherefore the farming system should employ conservation cropping procedures and strictly adhere to irrigation regimes.

Key words: agro-grey forest residually calcareous soil; irrigation reclamation; humus content; agrochemical properties; acidity; relief; resistance to erosion; valuation.

Введение

Оросительная мелиорация является одним из важных факторов антропогенного почвообразования, которая способствует, с одной стороны, повышению урожайности сельскохозяйственных культур в условиях недостатка влаги, а с другой – деградации почвенного покрова при несоблюдении режимов орошения и нарушении устойчивости самой почвы под его влиянием. Деградация почвенного покрова выражается в интенсивном развитии водной эрозии, приводящей к уменьшению мощности гумусово-аккумулятивного горизонта, снижению доли агрономически ценных агрегатов, гумуса и питательных элементов, засолению [Bjorneberg и др., 2002; Pujin et al., 2002]. Процессы деградации почвенного покрова особенно усиливаются при интенсивном использовании склоновых земель [Mitova, Rousseva, 2014; Анисимова, 2015; Левшунов, 2016; Мамедов, 2016].

В соответствии с физико-географическим районированием Республика Башкортостан относится к зоне рискованного земледелия, где одним из главных лимитирующих факторов выступает недостаток почвенной влаги, особенно остро проявившийся при катастрофической засухе 2010 года и периодически повторяющихся локальных засухах в последующие годы. В связи с этим возникает необходимость более интенсивного развития оросительной мелиорации и увеличения площадей орошаемых земель. Однако для выбора участков необходимо проведение специальных почвенно-мелиоративных обследований в целях определения пригодности их использования под орошение и предотвращения развития деградационных процессов.

В последнее время широкое распространение получил комплексный подход к экологической оценке и бонитировке земель сельскохозяйственного назначения, основанный на почвенно-полевом и агрохимическом обследовании территории в сочетании с метода-

ми геоморфометрии, цифрового геоинформационного картографирования [Krasteva и др., 2009; Link и др., 2010; Nestroy, Ulonska, 2012; Рулев и др., 2013; Онищук, 2015; Чинь Ле Хунг и др., 2015; Махт, Руди, 2016; Rousseva и др., 2016; Prus и др., 2016; Гопп и др., 2017; Ермолаев, 2017; Мамедов и др., 2017].

Материалы и методы

Исследования проводились на территории, планируемой под строительство оросительной системы, расположенной в лесостепной зоне Республики Башкортостан (рис. 1). Изначально данный участок находился в системе зерно-паро-пропашного севооборота. Проведена топографическая съемка участка в масштабе 1:5000, заложено 11 полнопрофильных почвенных разрезов и около 40 уточняющих прикопок. Определение типа почвы и генетических горизонтов осуществлялось в соответствии с субстантивной почвенной классификацией [Полевой..., 2008]. В отобранных по генетическим горизонтам почвенных образцах определяли гумус по Тюрину, подвижный фосфор и обменный калий по Чирикову, доступный азот по Корнфильду, pH солевой и водной суспензии – потенциометрически [Аринушкина, 1970]. Агроэкологическая оценка почвенных условий проводилась согласно руководству по экологическим основам земледелия [Кирюшин, 1996]. Карты по содержанию общего гумуса, питательных элементов и pH KCl созданы для верхнего пахотного гумусово-аккумулятивного горизонта (слой 0–20 см). Качественная оценка почвы (бонитировка) проведена по Тайчинову [1966]. Для расчета баллов бонитета почв исследуемой территории использовали пять диагностических признаков: мощность гумусового горизонта, содержание гумуса и подвижного фосфора, кислотность и характер рельефа местности (крутизна склонов). Картографический материал создан на основе полученных данных с использованием ГИС-пакета Quantum GIS.

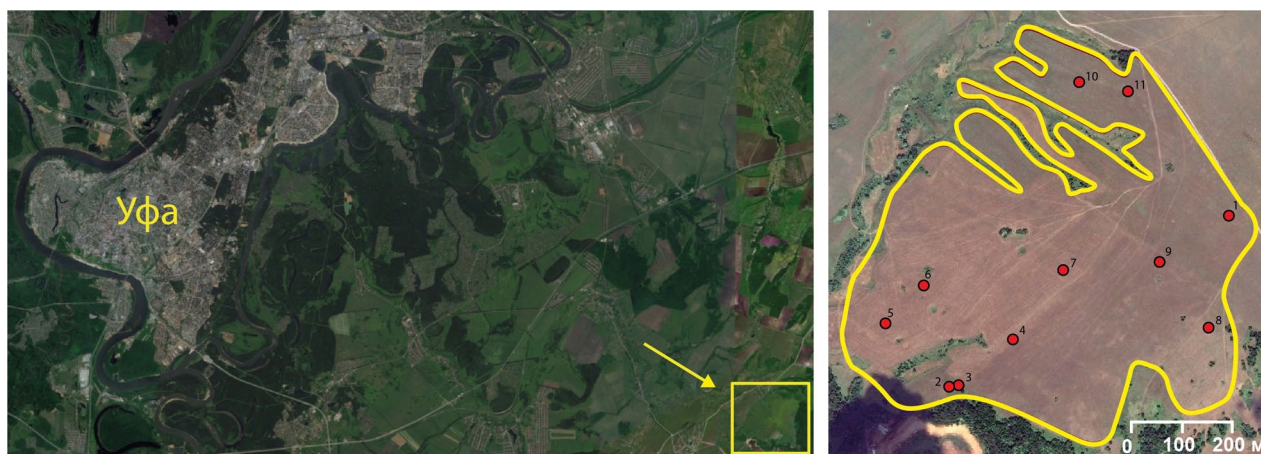


Рис. 1. Общий вид района исследований (использовано изображение с Публичной кадастровой карты Российской Федерации: <https://pkk5.rosreestr.ru>)

Fig. 1. General view of the research area (with the use of an image from the Public cadastral map of the Russian Federation: <https://pkk5.rosreestr.ru>)

Таблица 1. Физико-химические свойства агросерой остаточно-карбонатной почвы (усредненные значения)
Table 1. Physico-chemical properties of the agro-grey residually calcareous soil (average values)

Горизонт, глубина, см Horizon, depth, cm	рН		Ca ²⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺ + Mg ²⁺	Сухой остаток Dry residue
	H ₂ O	KCl	мг-экв./100 г почвы mg-eq./100 g of soil			%
P, 0–26	6,17	5,58	35	13	48	0,06
AEL, 26–44	6,14	5,34	30	12	42	0,01
BEL, 44–72	6,26	5,69	36	9	45	0,08
BTnc, 72–110	7,91	7,17	41	12	53	0,14
C, 110–150	8,07	7,45	42	12	54	0,18

Результаты и обсуждение

Проведенное полевое обследование показало, что почвенный покров исследуемой территории достаточно однородный и представлен агросерой остаточно-карбонатной почвой, усредненный профиль которой характеризуется следующей формулой: P (0–26 см) + AEL (26–44 см) + BEL (44–72 см) + BTnc (72–110 см) + C (110–150 см).

Анализ морфологических свойств показывает, что гумусово-аккумулятивный горизонт P характеризуется небольшой мощностью, которая изменяется в пределах от 23 до 41 см, порошисто-зернистой структурой, слабой уплотненностью, тяжелосуглинистым гранулометрическим составом, отмечаются проявления небольшой эрозии. В профиле почв карбонаты выявляются в иллювиальных горизонтах, что связано с характером почвообразующих пород (карбонатные делювиальные глины). Верхние горизонты почв характеризуются слабокислой реакцией среды, которая с глубиной изменяется до слабощелочной. Сумма поглощенных

оснований в верхнем горизонте составляет 48 мг-экв./100 г почвы, в оподзоленных слоях несколько снижается и возрастает в нижних карбонатных горизонтах. В составе поглощенных оснований преобладает кальций. По содержанию водорастворимых солей профиль почвы классифицируется как «незасоленный» (табл. 1).

В целях разработки эффективных и почвосберегающих режимов использования сельскохозяйственных земель в условиях оросительной мелиорации возникает необходимость создания соответствующих тематических карт, которые позволяют наиболее наглядно и подробно отражать протекающие почвообразовательные процессы и явления в почвенном покрове данной территории.

Согласно данным полевого обследования и химического анализа почв, содержание гумуса изменяется в пределах 3,2–4,3 % (рис. 2) и по показателю, характеризующему гумусное состояние почв по градации В. И. Кирюшина [1996], находится на границе низкого (2–4 %) и среднего (4–6 %) показателей. Хотелось бы

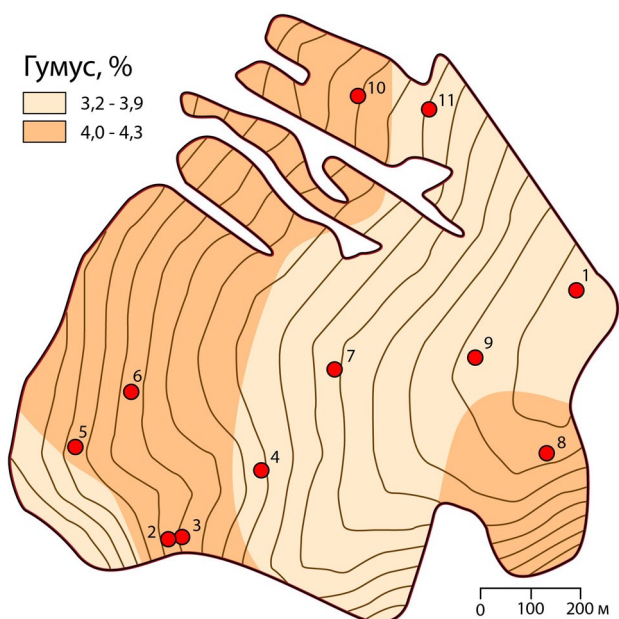


Рис. 2. Содержание общего гумуса в агросерой остаточной карбонатной почве, %

Fig. 2. Humus content in the agro-grey residually calcareous soil, %

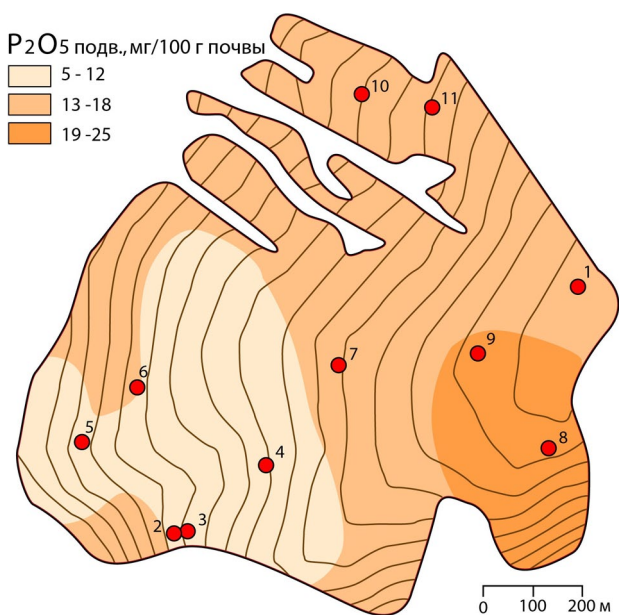


Рис. 3. Содержание подвижного фосфора в агросерой остаточной карбонатной почве (слой 0–20 см), мг/100 г почвы

Fig. 3. Content of labile phosphorus in the agro-grey residually calcareous soil (layer 0–20 cm), mg/100 g of soil

отметить, что при сопоставлении полученных данных рисунков 2 и 7 отмечается некоторая зависимость содержания гумуса от крутизны склонов. Так, низкий критерий содержания органического вещества приурочен к пологим и покатым склонам (2–6°), а средний – к покато-

крутым и крутым (6–10°), что свидетельствует о проявлении эрозионных процессов, приводящих к его вымыванию с пологих и переотложению и накоплению на более крутых склонах.

Создание агрохимических карт позволяет наиболее эффективно и рационально использовать и применять удобрения с учетом потребностей выращиваемых культур и особенностей самого участка. Анализ карты по содержанию подвижного фосфора показывает большую неравномерность его распределения по территории участка (рис. 3). Минимальные значения, соответствующие низкому уровню обеспеченности почв, отмечаются в западной и юго-западной части в районе точек 2–5; в центральной и северной части его содержание соответствовало среднему (точки 1, 7, 10, 11), а в восточной и юго-восточной части – высокому уровню обеспеченности (точки 8, 9). Содержание подвижных форм калия распространено приблизительно равномерно по всему участку и соответствует очень низкому уровню обеспеченности, а разница между минимальным и максимальным значениями составляет всего 0,4 мг/100 г почвы (рис. 4).

Также низок уровень обеспеченности агросерой остаточной карбонатной почвы и щелочногидролизующим азотом, содержание которого изменяется в пределах 10–20 мг/100 г почвы (рис. 5). В целом каких-либо закономерностей распространения питательных элементов по территории участка не прослеживается, и, скорее всего, оно обусловлено видом применяемых ранее минеральных удобрений, методом их внесения в почву и потреблением сельскохозяйственными культурами.

Характер реакции среды пахотного горизонта (слой 0–20 см) агросерой остаточной карбонатной почвы, с одной стороны, обусловлен мощностью самого гумусово-аккумулятивного горизонта и, соответственно, близостью залегания кислых элювиальных горизонтов, с другой – некоторым развитием эрозионных процессов в центральной части участка на пологих и покатых склонах, приводящих к снижению данного показателя до среднекислого уровня по сравнению с другими, не эродированными точками, где величина pH_{KCl} соответствовала нейтральному показателю (рис. 6).

Как отмечают ряд авторов, в том числе М. М. Аличаев и М. Г. Султанова [2015], интенсивность проявления эрозии на землях сельскохозяйственного назначения зависит от длины, экспозиции, крутизны и формы склона. Тем не менее определяющую роль в формировании стока играет крутизна склона. Интервал от 1 до 3° характеризует наиболее благоприятные

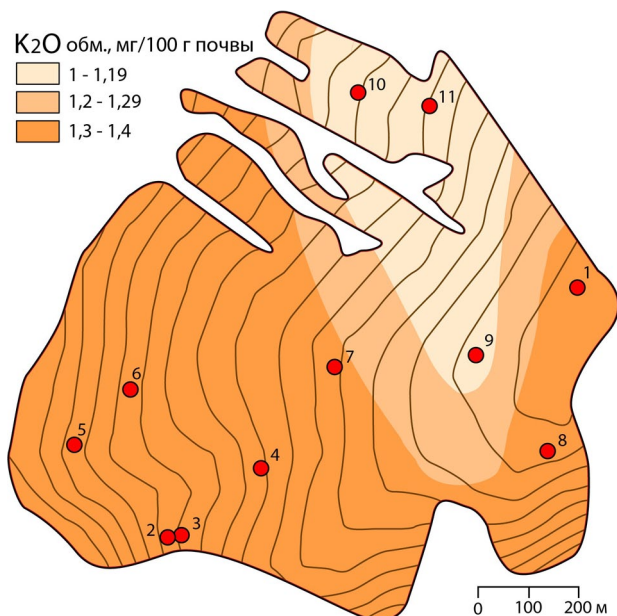


Рис. 4. Содержание обменного калия в агросерой остаточно-карбонатной почве (слой 0–20 см), мг/100 г почвы

Fig. 4. Content of exchange potassium in the agro-grey residually calcareous soil (layer 0–20 cm), mg/100 g of soil

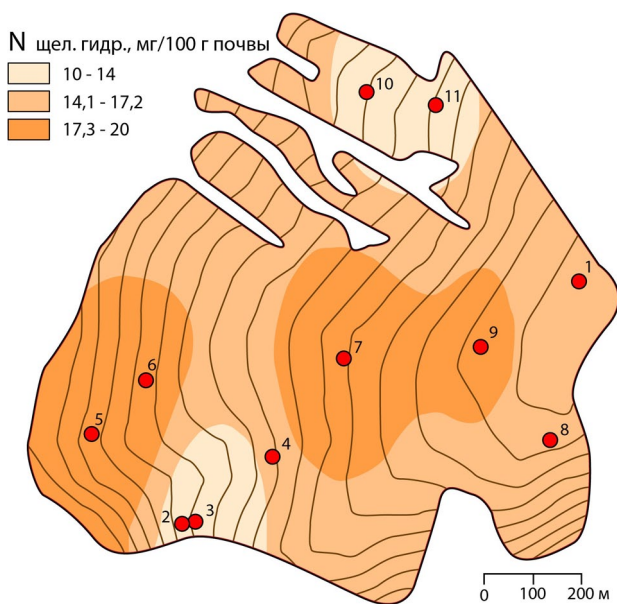


Рис. 5. Содержание щелочногидролизуемого азота в агросерой остаточно-карбонатной почве (слой 0–20 см), мг/100 г почвы

Fig. 5. Content of alkaline hydrolyzable nitrogen in the agro-grey residually calcareous soil (layer 0–20 cm), mg/100 g of soil

условия дренированности, при уклонах в 3–5° наблюдается значительное развитие эрозионных процессов, использование таких земель в пашне должно осуществляться в системе противозерозионных мероприятий с исключением

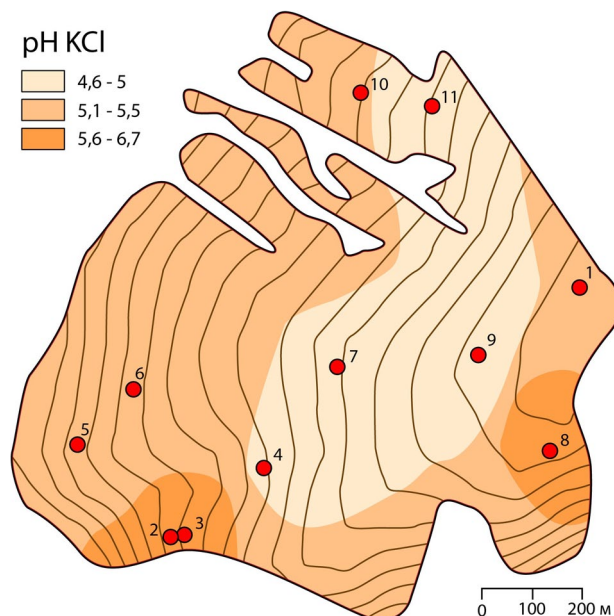


Рис. 6. Кислотность (pH KCl) агросерой остаточно-карбонатной почвы (слой 0–20 см)

Fig. 6. Acidity (pH KCl) of the agro-grey residually calcareous soil (layer 0–20 cm)

пропашных культур. При уклонах 5–8° практикуются почвозащитные севообороты, на склонах круче 8° преобладает сенокосно-пастбищное использование земель [Киришин, 1996].

Анализ экспозиции склонов по сторонам света показал, что на изученной территории преобладают склоны северо-западной и западной экспозиций, их доля в сумме составляет около 70 % (рис. 7, табл. 2). Преобладают уклоны с крутизной 4–6 и 6–8°, их совместная доля от общей площади участка составляет около 80 % (рис. 8, табл. 3). Таким образом, данная территория является эрозионно-опасной и в системе земледелия должны применяться почвозащитные севообороты и строго соблюдаться режимы орошения.

Для оценки устойчивости почв к водной эрозии применяются методы моделирования полива или дождя различной интенсивности [Sanroque и др., 1988; Stanczyk, Baryla, 2016]. Панее Н. В. Соболев с соавт. [2017] в условиях модельного опыта в лабораторных условиях на малогабаритной дождевальная установка оценили эрозионную устойчивость агросерой остаточно-карбонатной почвы. Результаты проведенных экспериментов показали, что зависимость смытой почвы от интенсивности ливней и крутизны склона имеет линейный характер. Так, например, на пашне от начала стока и по достижении его 20 мм при уклоне 3° масса смытой почвы составила 70 т/га, а при уклоне 7° эта величина увеличивалась до 300 т/га. В эрозионном ма-

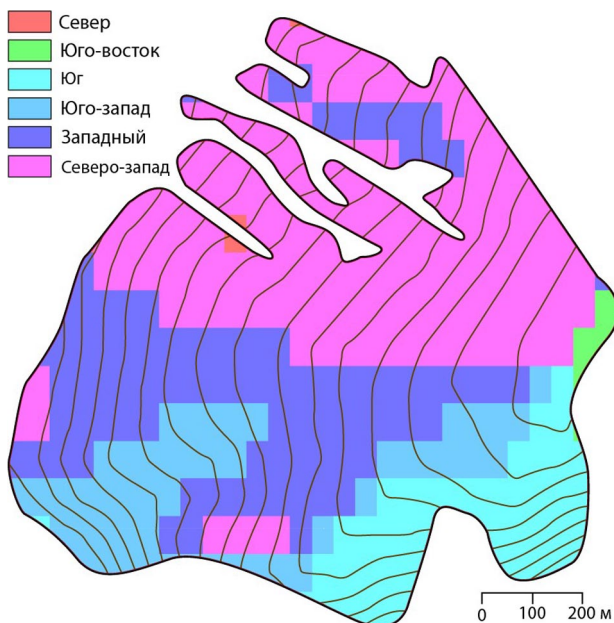


Рис. 7. Экспозиция склонов территории по сторонам света

Fig. 7. Exposure of the slopes in the cardinal and intercardinal directions

териале содержание физической глины было выше, чем в исходных почвах, а в составе наносов преобладали мелкодисперсные фракции, что и определило более высокое содержание в них гумуса. На залежи масса смытой почвы была значительно ниже и составила 7 и 40 т/га при уклоне 3° и 7° соответственно. По результатам исследований делается вывод, что вспаханная агросерая остаточная карбонатная почва обладает слабой эрозионной устойчивостью.

Таблица 2. Удельный вес экспозиции склонов по сторонам света

Table 2. Proportion of the slopes exposure in the cardinal and intercardinal directions

Сторона света Orientation	Площадь, га Area, ha	Удельный вес, в % от общей площади Proportion, % of the total area
Север North	0,1	0,1
Юго-восток Southeast	5,0	3,7
Юг South	16,8	12,4
Юго-запад Southwest	18,3	13,5
Запад West	38,4	28,3
Северо-запад Northwest	57,1	42,1
Сумма Total	135,7	100,0

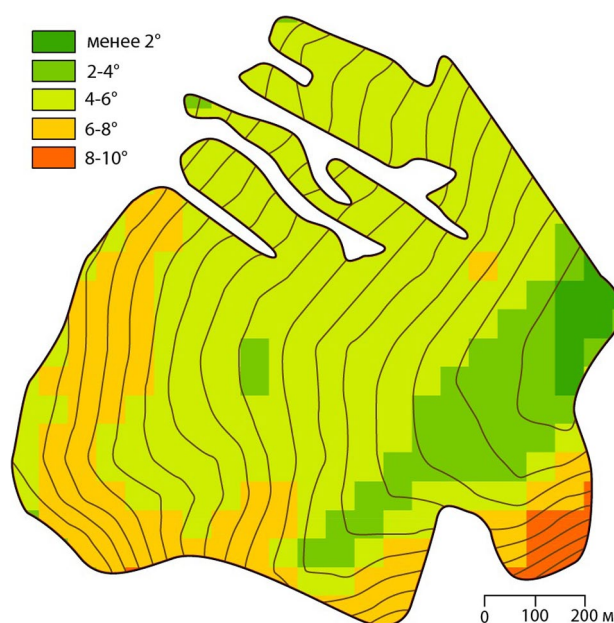


Рис. 8. Крутизна склонов, градусы

Fig. 8. Steepness of the slopes, degrees

Одним из показателей, характеризующих качественное состояние почвенного покрова, является бонитировочная оценка. Как правило, для бонитировки почв используют показатели содержания общего гумуса и питательных элементов, гранулометрический состав, кислотность, мощность гумусово-аккумулятивного горизонта и т. д., то есть объективные признаки и свойства, имеющие наиболее важное значение для развития и роста сельскохозяйственных культур. Однако, как было показано ранее, поскольку рельеф изученной территории характеризуется наличием уклонов различной крутизны, возникает необходимость внесения поправок с учетом данного показателя.

В качестве эталонной почвы в Республике Башкортостан принят чернозем выщелоченный, бонитировочный балл которого составляет 100 [Тайчинов, 1966]. Средний балл по при-

Таблица 3. Удельный вес крутизны склонов

Table 3. Proportion of the slopes steepness

Уклон Inclination	Площадь, га Area, ha	Удельный вес, в % от общей площади Proportion, % of the total area
менее 2° less than 2°	3,2	2,4
2-4°	18,2	13,4
4-6°	87,6	64,5
6-8°	24,0	17,7
8-10°	2,7	2,0
Сумма Total	135,7	100,0

Таблица 4. Бонитировочная оценка агросерой остаточно-карбонатной почвы

Table 4. Valuation of the agro-grey residually calcareous soil

№ точки Point no.	Мощность гумусового горизонта Thickness of the humus accumulation horizon		Содержание гумуса Humus content		Содержание подвижного фосфора Content of labile phosphorus		Кислотность Acidity		Средний балл по признакам Average score	Рельеф местности Topographic relief		Итоговый балл бонитета Total score of the valuation
	см cm	балл score	%	балл score	мг/100 г почвы mg/100 g of soil	балл score	pH KCl	балл score		балл score	уклон (градусы) inclination (angle degree)	
1	24	30,0	3,21	32,1	12,1	80,7	5,61	85,0	56,95	0,02 (1,14)	0,80	45,56
2	24	30,0	4,18	41,8	12,1	80,7	6,56	99,0	62,88	0,146 (8,3)	0,11	6,92
3	24	28,75	3,64	36,4	8,4	56,0	6,24	94,5	53,91	0,088 (5,0)	0,18	4,74
4	36	45,0	3,69	36,9	4,6	30,3	5,08	76,9	47,28	0,054 (3,1)	0,29	13,71
5	41	51,25	3,42	34,2	10,1	67,3	5,45	82,6	58,84	0,061 (3,5)	0,26	15,3
6	25	31,25	3,90	39,0	12,5	83,3	5,13	77,7	57,81	0,053 (3,0)	0,30	17,34
7	24	30,0	3,69	36,9	12,5	83,3	5,14	77,9	57,03	0,053 (3,0)	0,30	17,11
8	28	35,0	4,28	42,8	24,6	164,0	6,70	90,9	83,18	0,1 (5,7)	0,16	13,31
9	24	30,0	3,53	35,3	17,5	116,7	4,58	69,4	62,85	0,04 (2,3)	0,40	25,15
10	23	28,75	3,97	39,7	16,5	110,0	4,94	74,8	63,31	0,049 (2,8)	0,33	20,89
11	28	35,0	3,63	36,3	16,4	109,3	4,96	75,2	63,95	0,051 (2,9)	0,31	10,82
эталон standard	80	100	10,0	100	15,0	100	6,60	100	100	0,016 (0,91)	1,0	100

нятым для подсчета признакам (мощность гумусово-аккумулятивного горизонта, кислотность, содержание гумуса и подвижного фосфора) составил 60,73, при этом минимальное значение составило 47,28, а максимальное – 83,18 балла. На такой значительный разброс в 1,8 раза между минимальным и максимальным значением оказало влияние содержание подвижного фосфора. Следует отметить, что в точках 8–11 его значение превышало эталонный показатель. При внесении поправочных коэффициентов на рельеф местности произошло существенное снижение баллов бонитета, особенно в точках 2, 3 и 8, расположенных на самых крутых склонах, с 62,88; 53,91 и 83,18 до 6,92; 4,74 и 13,31 балла соответственно. В целом по всему участку средний бонитировочный балл снизился до 17,35 (табл. 4). Таким образом, при проектировании мелиоративных систем и мероприятий, постановке участка на кадастровый учет и его экономической оценке необходимо учитывать особенности условий рельефа данной территории.

Заключение

Проведенное комплексное обследование территории, планируемой под строительство

оросительной системы, показало, что почвенный покров является достаточно однородным и представлен агросерой остаточно-карбонатной почвой, которая характеризуется в целом невысоким уровнем содержания гумуса и питательных элементов. Уровень кислотности изменяется от среднекислого до нейтрального и зависит от мощности гумусово-аккумулятивного горизонта и характера протекания эрозионных процессов. Анализ экспозиции склонов по сторонам света и характер уклонов показал, что преобладают склоны северо-западной и западной экспозиций с уклонами 4–6 и 6–8°. Характер рельефа также оказывает существенное влияние на бонитировочную оценку. При расчете баллов бонитета с учетом поправочных коэффициентов на характер рельефа их максимальное снижение отмечалось в точках, расположенных в пределах крутых склонов. Таким образом, комплекс проведенных исследований определяет данную территорию как эрозионно-опасную, и, соответственно, в системе земледелия должны применяться почвозащитные севообороты и строго соблюдаться режимы орошения.

Работа выполнена в рамках гос. заданий УИБ УФИЦ РАН (№ 01201361802), КарНЦ РАН

(№ 0221-2017-0047) и при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 17-45-020546-р_а «Изучение и научно-практическое обоснование основных направлений динамики ландшафтов, выведенных из сельскохозяйственного оборота на рубеже XX и XXI столетий на Южном Предуралье и перспективные пути их оптимального использования».

Литература

- Аличаев М. М., Султанова М. Г. Интенсивность проявления эрозии почв на пашне в зависимости от длины, экспозиции, крутизны и формы склона // Инновац. технологии в адаптив.-ландшафт. земледелии / Владим. науч.-исслед. ин-т сел. хоз-ва. Суздаль, 2015. С. 138–141.
- Анисимова Т. Ю. Способы повышения плодородия пахотных склонов в Центральном Нечерноземье // Земледелие. 2015. № 1. С. 18–20.
- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 488 с.
- Гопп Н. В., Нечаева Т. В., Савенков О. А., Смирнова Н. В., Смирнов В. В. Методы геоморфометрии и цифрового картографирования для оценки пространственной изменчивости свойств агросерой почвы склона // Почвоведение. 2017. № 1. С. 24–34. doi: 10.7868/S0032180X17010087
- Ермолаев О. П. Геоинформационное картографирование эрозии почв в регионе Среднего Поволжья // Почвоведение. 2017. № 1. С. 130–144. doi: 10.7868/S0032180X17010075
- Кирюшин В. И. Экологические основы земледелия. М.: Колос, 1996. 367 с.
- Левшунов И. А. Влияние интенсивности атмосферных осадков, уклона поверхности и сельскохозяйственного использования земель на поверхностный сток // Мелиорация. 2016. № 4. С. 40–43.
- Мамедов Б. М. К вопросу орошения на склоновых землях Азербайджана // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. 2016. № 3. С. 114–117.
- Мамедов Г. Ш., Шабанов Дж. А., Холина Т. А. Экологическая оценка почв высокогорных ландшафтов северо-восточной части Азербайджана // Почвоведение. 2017. № 5. С. 634–640. doi: 10.7868/S0032180X17050112
- Махт В. А., Руди В. А. Основы методики и современные проблемы оценки плодородия почв для кадастровой оценки сельскохозяйственных угодий // Вестник Омского гос. агр. ун-та. 2016. № 4(24). С. 106–112.
- Онищук В. С. Результаты агроэкологической оценки земель равнинных ландшафтов Приамурья для проектирования адаптивно-ландшафтной системы земледелия по ГИС-технологии // Адаптивные технологии в растениеводстве Амурской области / Дальневост. гос. агр. ун-т. Благовещенск, 2015. Вып. 11. С. 68–73.
- Полевой определитель почв. М.: Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 182 с.
- Рулев А. С., Юферев В. Г., Юферев М. В. Геоинформационные исследования эрозионной деградации в агроландшафтах // Изв. Нижневолж. агроунив. комплекса. Наука и высш. проф. образование. Волгоград, 2013. № 2(30). С. 84–88
- Соболь Н. В., Габбасова И. М., Комиссаров М. А. Влияние различной интенсивности дождей и крутизны склонов на развитие эрозии почв в Южном Предуралье (модельный опыт) // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1134–1140. doi: 10.7868/S0032180X17090064
- Тайчинов С. Н. Качественная оценка почвы (бонитировка). М.: Россельхозиздат, 1966. 88 с.
- Чинь Ле Хунг, Ву Зань Туен, До Хны Хиеп. Оценка риска эрозии почв по данным дистанционного зондирования и ГИС (на примере района Ланг Чань, провинция Тхань Хоа, Вьетнам) // Вестн. ОрелГАУ / Орлов. гос. аграр. ун-т. 2015. № 4(55). С. 57–64.
- Bjorneberg D. L., Sojka R. E., Aase J. K. Pre-wetting effect on furrow irrigation erosion: a field study // Trans. ASAE. St. Joseph (Mich.), 2002. Vol. 45, no. 3. P. 717–722.
- Krasteva V., Saratov A., Samalieva A., Georgiev B. Mechanisms for Use of the Existed Data Bases – Soil, Agro Climatic, Agro Economic for Large Scale Land Evaluation Mapping and Square Crop Yield Prediction in GIS Medium // Bulg. J. Soil Sci., Agrochem. Ecol. 2009. Vol. 43, no. 2. P. 42–48.
- Link M., Vorderbrugge T., Michalski A., Kowalkowski A., Harrach T. Interpretation of German and Polish soil assessment data in order to deduce and to evaluate soil parameters and functions. Pt I. Methodical basis and database // Die Bodenkultur: Journal of Land Management, Food and Environment. 2010. Vol. 61, no. 4. P. 11–23.
- Mitova M., Rousseva S. Sensitivity Analysis of Predicted Soil Loss from Erosion to Its Determining Factors // Bulg. J. Soil Sci., Agrochem. Ecol. 2014. Vol. 48, no. 1. P. 26–30.
- Nestroy O., Ulonska H.-J. Soil assessment for land taxation – chances and risks of harmonisation in a European context // Die Bodenkultur: Journal of Land Management, Food and Environment. 2012. Vol. 63, no. 1. P. 17–25.
- Prus B., Salata T., Gawronski K. The method of determining surface water erosion influence on agricultural valorization of soils with usage of geoprocessing techniques and spatial information systems // Annals of Warsaw Agr. Univ. Land reclamation. 2016. No. 48(4). P. 313–328.
- Rousseva S., Malinov I., Stefanova V. Soil Erosion Risk Assessments Using GIS Technologies – Bulgarian experience // Bulg. J. Agr. Sci. 2016. Vol. 22, no. 2. P. 205–208.
- Sanroque P., Rubio J. L., Izquierdo L. Estudio mediante un simulador de lluvia del comportamiento de suelos de Valencia (España) frente a los procesos de erosión por escorrentía y salpicadura // An. Edafol. Agrobiol. 1988. Vol. 47, no. 9/10. P. 1253–1267.
- Stanczyk T., Baryla A. Application of digital elevation model (DEM) for description of soil microtopography changes in laboratory experiments // Annals

of Warsaw Agr. Univ. Land reclamation. 2016. No. 48(4). P. 377–388.

Pujin Y., Xingfa H., Tingwu L., Jianguo Z., Weihua Z., Jianping W., Zhizhong L., Chunmei Y. Experimental study on soil water erosion under surge irrigation

and use of PAM in Hetao irrigation region, Inner Mongolia // J. China Agr. Univ. 2002. Vol. 7, no. 2. P. 36–40.

Поступила в редакцию 21.02.2018

References

Alichaev M. M., Sultanova M. G. Intensivnost' provyleniya erozii pochv na pashne v zavisimosti ot dliny, ekspozitsii, krutizny i formy sklona [The intensity of soil erosion on arable land depending on the length, exposure, steepness and shape of a slope]. *Innovats. tekhnologii v adaptiv.-landshaft. zemledelii* [Innovative technologies in adaptive landscape specific agriculture]. Suzdal, 2015. P. 138–141.

Arinimova T. Yu. Sposoby povysheniya plodorodiya pakhotnykh sklonov v Tsentral'nom Nechernozem'e [The ways for increasing fertility of arable slopes in the Central non-black earth region]. *Zemledelie* [Agriculture]. 2015. No. 1. P. 18–20.

Arinushkina E. V. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Manual on the chemical analysis of soils]. Moscow: Moscow State Univ., 1970. 488 p.

Chin' Le Khung, By Zan' Tuen, Do Khny Khiep. Otsenka riska erozii pochv po dannym distantsionno-gondirovaniya i GIS (na primere raiona Lang Chan', provintsiya Tkhan' Khoa, V'etnam) [Risk assessment of soil erosion based on remote sensing data and GIS (for example: Lang Tran district, Thanh Hoa province, Vietnam)]. *Vestn. OrelGAU*. 2015. No. 4(55). P. 57–64.

Ermolaev O. P. Geoinformatsionnoe kartografirovaniye erozii pochv v regione Srednego Povolzh'ya [Geoinformation mapping of soil erosion in the Middle Volga region]. *Eur. Soil Sci.* 2017. Vol. 50, no. 1. P. 118–131. doi: 10.7868/S0032180X17010075

Gopp N. V., Nechaeva T. V., Savenkov O. A., Smirnova N. V., Smirnov V. V. Metody geomorfometrii tsifrovogo kartografirovaniya dlya otsenki prostranstvennoi izmenchivosti svoistv agroseroi pochvy sklona [The methods of geomorphometry and digital soil mapping for assessing spatial variability in the properties of agrogray soils on a slope]. *Eur. Soil Sci.* 2017. Vol. 50, no. 1. P. 20–29. doi: 10.7868/S0032180X17010087

Kiryushin V. I. Ekologicheskie osnovy zemledeliya [Ecological basis of agriculture]. Moscow: Kolos, 1996. 367 p.

Levshunov I. A. Vliyanie intensivnosti atmosferynykh osadkov, uklona poverkhnosti i sel'skokhozyaistvennogo ispol'zovaniya zemel' na poverkhnostnyi stok [The influence of rainfall intensity, surface slope and agricultural land use on surface runoff]. *Melioratsiya* [Land Reclamation]. 2016. No. 4. P. 40–43.

Mamedov B. M. K voprosu orosheniya na sklonovykh zemlyakh Azerbaidzhana [To the issue of irrigation on the slope lands of Azerbaijan]. *Vestnik Belorusskoi gos. sel'skokhoz. akad.* [Proceed. Belarusian St. Agricultural Acad.]. 2016. No. 3. P. 114–117.

Mamedov G. S., Shabanov J. A., Kholina T. A. Ekologicheskaya otsenka pochv vysokogornyykh landshaftov severo-vostochnoi chasti Azerbaidzhana [Ecological assessment of soils in high-mountain landscapes of north-

eastern part of the Greater Caucasus (Azerbaijan)]. *Eur. Soil Sci.* 2017. Vol. 50, no. 5. P. 630–635. doi: 10.7868/S0032180X17050112

Makht V. A., Rudi V. A. Osnovy metodiki i sovremennye problemy otsenki plodorodiya pochv dlya kadastrvoi otsenki sel'skokhozyaistvennykh ugodii [Fundamentals of methodology and modern problems of soil fertility assessment for cadastral evaluation of agricultural lands]. *Vestnik Omskogo gos. agr. univ.* [Bull. Omsk St. Agrarian Univ.]. 2016. No. 4(24). P. 106–112.

Onishchuk V. S. Rezul'taty agroekologicheskoi otsenki zemel' ravninnykh landshaftov Priamur'ya dlya proektirovaniya adaptivno-landshaftnoi sistemy zemledeliya po GIS-tekhnologii [The results of agroecological assessment of lowland landscapes of the Amur region for the design of adaptive-landscape system of agriculture using GIS technology]. *Adaptivnye tekhnologii v rastenievodstve Amurskoi oblasti / Dal'nevost. gos. agrar. un-t* [Adaptive technologies in agriculture of the Amur Region / Far-East St. Agrarian Univ.]. 2015. Iss. 11. P. 68–73.

Polevoi opredelitel' pochv [Field guide of soils]. Moscow: Pochvennyi in-t im. V. V. Dokuchaeva, 2008. 182 p.

Rulev A. C., Yuferev V. G., Yuferev M. V. Geoinformatsionnye issledovaniya erozionnoi degradatsii v agrolandshaftakh [GIS studies of erosion and degradation in agricultural landscapes]. *Izv. Nizhnevolsk. agrouniv. kompleksa. Nauka i vyssh. prof. obrazovanie* [Proceed. of Nizhnevolskiy Agrouniv. Complex: Science and Higher Vocational Education]. 2013. No. 2(30). P. 84–88.

Sobol' N. V., Gabbasova I. M., Komissarov M. A. Vliyanie razlichnoi intensivnosti dozhdiei i krutizny sklonov na razvitie erozii pochv v Yuzhnom Predural'e (model'nyi opyt) [Effect of rainfall intensity and slope steepness on the development of soil erosion in the southern CIS-Ural region (a model experiment)]. *Eur. Soil Sci.* 2017. Vol. 50, no. 9. P. 1098–1104. doi: 10.1134/S106422931709006X

Taichinov S. N. Kachestvennaya otsenka pochvy (bonitirovka) [Qualitative assessment of soils (valuation)]. Moscow: Rossel'khozizdat, 1966. 88 p.

Bjorneberg D. L., Sojka R. E., Aase J. K. Pre-wetting effect on furrow irrigation erosion: a field study. *Trans. ASAE. St. Joseph (Mich.)*. 2002. Vol. 45, no. 3. P. 717–722.

Krasteva V., Saratov A., Samalieva A., Georgiev B. Mechanisms for Use of the Existed Data Bases – Soil, Agro Climatic, Agro Economic for Large Scale Land Evaluation Mapping and Square Crop Yield Prediction in GIS Medium. *Bulg. J. Soil Sci., Agrochem. Ecol.* 2009. Vol. 43, no. 2. P. 42–48.

Link M., Vorderbrugge T., Michalski A., Kowalkowski A., Harrach T. Interpretation of German and Polish soil

assessment data in order to deduce and to evaluate soil parameters and functions. Pt I. Methodical basis and database. *Die Bodenkultur: Journal of Land Management, Food and Environment*. 2010. Vol. 61, no. 4. P. 11–23.

Mitova M., Rousseva S. Sensitivity Analysis of Predicted Soil Loss from Erosion to Its Determining Factors. *Bulg. J. Soil Sci., Agrochem. Ecol.* 2014. Vol. 48, no. 1. P. 26–30.

Nestroy O., Ulonska H. J. Soil assessment for land taxation – chances and risks of harmonisation in a European context. *Die Bodenkultur: Journal of Land Management, Food and Environment*. 2012. Vol. 63, no. 1. P. 17–25.

Prus B., Salata T., Gawronski K. The method of determining surface water erosion influence on agricultural valorization of soils with usage of geoprocessing techniques and spatial information systems. *Annals of Warsaw Agr. Univ. Land reclamation*. 2016. No. 48(4). P. 313–328.

Rousseva S., Malinov I., Stefanova V. Soil Erosion Risk Assessments Using GIS Technologies – Bulgarian

experience. *Bulg. J. Agr. Sci.* 2016. Vol. 22, no. 2. P. 205–208.

Sanroque P., Rubio J. L., Izquierdo L. Estudio mediante un simulador de lluvia del comportamiento de suelos de Valencia (España) frente a los procesos de erosión por escorrentía y salpicadura. *An. Edafol. Agrobiol.* 1988. Vol. 47, no. 9/10. P. 1253–1267.

Stanczyk T., Baryla A. Application of digital elevation model (DEM) for description of soil microtopography changes in laboratory experiments. *Annals of Warsaw Agr. Univ. Land reclamation*. 2016. No. 48(4). P. 377–388.

Pujin Y., Xingfa H., Tingwu L., Jianguo Z., Weihua Z., Jianping W., Zhizhong L., Chunmei Y. Experimental study on soil water erosion under surge irrigation and use of PAM in Hetao irrigation region, Inner Mongolia. *J. China Agr. Univ.* 2002. Vol. 7, no. 2. P. 36–40.

Received February 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сулейманов Руслан Римович

главный научный сотрудник лаб. почвоведения, д. б. н.
Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
пр. Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450054
эл. почта: soils@mail.ru

Сулейманов Азамат Русланович

аспирант
Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
пр. Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450054
эл. почта: filpip@yandex.ru

Сайфуллин Ирик Юлаевич

аспирант
Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
пр. Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450054

старший преподаватель каф. физической географии,
картографии и геодезии
Башкирский государственный университет
ул. Заки Валиди, 32, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450076
эл. почта: irekle@mail.ru

Гизатшина Гульназ Маратовна

аспирант
Башкирский государственный университет
ул. Заки Валиди, 32, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450076
эл. почта: gulnazgizatshina@yandex.ru

Юркевич Мария Геннадьевна

заведующая лаб. экологии и географии почв, к. с.-х. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: svirinka@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Suleymanov, Ruslan

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre,
Russian Academy of Sciences
69 Prospekt Octyabrya, 450054
Ufa, Bashkortostan, Russia
e-mail: soils@mail.ru

Suleymanov, Azamat

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre,
Russian Academy of Sciences
69 Prospekt Octyabrya, 450054
Ufa, Bashkortostan, Russia
e-mail: filpip@yandex.ru

Saifullin, Irik

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre,
Russian Academy of Sciences
69 Prospekt Octyabrya, 450054
Ufa, Bashkortostan, Russia

Bashkir State University
32 Validy St., 450076 Ufa, Bashkortostan, Russia
e-mail: irekle@mail.ru

Gizatshina, Gulnaz

Bashkir State University
32 Validy St., 450076 Ufa, Bashkortostan, Russia
e-mail: gulnazgizatshina@yandex.ru

Yurkevich, Maria

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

Габбасова Илюся Масгутовна

заведующая лаб. почвоведения, д. б. н.
Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
пр. Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан,
Россия, 450054
эл. почта: gimib@mail.ru

Gabbasova, Ilyusya

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre,
Russian Academy of Sciences
69 Prospekt Otyabrya, 450054
Ufa, Bashkortostan, Russia
e-mail: gimib@mail.ru

УДК 591.5: 595.43: 595.44: 595.762.12

РАННЕЛЕТНИЙ АСПЕКТ НАСЕЛЕНИЯ НАПОЧВЕННЫХ ПАУКОВ (ARANEI), СЕНОКОСЦЕВ (OPILIONES) И ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В КЕДРОВНИКАХ ШОРСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

Л. А. Триликаускас^{1,2}, Р. Ю. Дудко¹

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

² Шорский национальный парк, Таштагол, Россия

В кедровых лесах Шорского национального парка в течение пяти лет изучался раннелетний аспект населения напочвенных пауков, сенокосцев и жуужелиц. В его составе были отмечены 39 видов пауков, 5 видов сенокосцев и 12 видов жуужелиц. В населении пауков ведущую роль играют мелкие подстилочные тенетники-линифииды, доля которых обычно выше 70 %. Население пауков-волков, как правило, малочисленно и бедно в таксономическом отношении. Их динамическая плотность в районе исследований невысока и нестабильна. Превосходя другие группы по числу видов, население пауков в целом сравнительно малочисленно и неустойчиво. Состав комплекса доминантов изменчив в разные годы, нестабильны динамическая плотность и доля в населении даже регулярно отмеченных видов. Различия в структуре населения пауков в раннелетнем аспекте при попарном сравнении разных лет не всегда были статистически значимы. В раннелетнем аспекте населения сенокосцев в кедровых лесах наблюдалось абсолютное доминирование неполовозрелых особей *Mitopus morio* (Fabricius, 1779) и появление первых вышедших из яиц нимф *Oligolophus tridens* (C. L. Koch, 1836). Из эврихронных видов наиболее многочисленным был *Sabacon sergeidedicatum* Martens, 1989. Жуужелиц семейства Carabidae в раннелетнем аспекте являются доминирующей группой напочвенных членистоногих. Доминантный комплекс устойчив и включает *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822, *Pterostichus monticoloides* Shilenkov, 1995, *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) и *Pterostichus virescens* (Gebler, 1833). Структура населения в разные годы не имеет статистически значимых отличий. Индексы сходства Сьеренсена при попарном сравнении состава населения жуужелиц в разные годы чаще были выше, чем у пауков.

Ключевые слова: напочвенные членистоногие; динамическая плотность; структура населения; разнообразие; сходство; комплексы доминантов.

L. A. Trilikauskas, R. Yu. Dudko. EARLY SUMMER ASPECT OF THE POPULATION OF GROUND-DWELLING SPIDERS (ARANEI), HARVESTMEN (OPILIONES) AND GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN PINUS SIBIRICA FORESTS OF SHORSKY NATIONAL PARK

The early summer structure of the communities of ground-dwelling spiders, harvestmen and carabids in *Pinus sibirica* forests of the Shorsky National Park has been studied for five years. The community was found to consist of 39 spider, 5 harvestman and 12 carabid

species. Among spiders, small-sized litter-dwelling web-producing spiders (Linyphiidae) predominated, accounting for over 70 % of collected specimens. The community of wolf-spiders (Lycosidae) was small and taxonomically poor, their dynamic density in the study area being rather low and unstable. Although spider species outnumbered the other studied groups, their population was generally scant and unstable. The composition of spider dominants varied among years, their dynamic densities and shares were unstable even in regularly collected species. Pairwise comparisons of the early summer structure of spider communities in different years did not always show statistically significant differences. Early summer communities of harvestmen in *Pinus sibirica* forests were predominated by juveniles of *Mitopus morio* (Fabricius, 1779), with first emergences of newly hatched *Oligolophus tridens* nymphs (C. L. Koch, 1836). The most abundant among eurychronic species was *Sabacon sergeidedicatum* Martens, 1989. In the early summer beetle community, the family Carabidae was the dominant group of ground-dwelling arthropods. The dominants complex was stable, and included *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822, *Pterostichus monticoloides* Shilenkov, 1995, *P. oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), and *P. virescens* (Gebler, 1833). Their population structure did not vary significantly among years. The Sørensen similarity indexes for the species composition of carabid communities in among-year pairwise comparisons were oftener higher than those for spiders.

Key words: ground-dwelling arthropods; dynamic density; population structure; diversity; similarity; dominants complexes.

Введение

Благодаря высокой численности, таксономическому и экологическому разнообразию хищные членистоногие-герпетобионты являются важным компонентом лесных экосистем. Пауки, сенокосцы и жулики относятся к числу самых массовых групп напочвенной фауны в лесах умеренных широт. Синэкологические исследования этих членистоногих активно проводятся зарубежными коллегами в разных регионах мира [Hosoda, 1999; Choi et al., 2010; Ernst, Buddle, 2012; Paschetta et al., 2013; Černecka et al., 2017]. В России данное направление лучше развито в европейской части страны [Узенбаев, 1987; Рыбалов, 1991; Рыбалов, Камаев, 2011 и др.], а также на Урале [Есюнин и др., 2001; Золотарев, Бельская, 2012]. Однако изученность экологии напочвенных беспозвоночных в азиатской части России остается все еще очень неравномерной, а чаще всего совершенно недостаточной. Синэкологические исследования хищных членистоногих юга Западной Сибири пока немногочисленны [Триликаускас, Дудко, 2016а; Любечанский, Азаркина, 2017 и др.]. До сих пор в Сибири остаются регионы, где даже фаунистические сведения о пауках, сенокосцах и жуликах по-прежнему далеки от полноты, а синэкологические исследования и вовсе не проводились. Ситуация с жуликами в целом более благополучна, в то время как работы по синэкологии паукообразных до сих пор редки.

Горная Шория, где расположен Шорский национальный парк, сравнительно хорошо ис-

следована карабидологами в фаунистическом плане [Ефимов, 2001; Дудко и др., 2002], однако таксоцены этой важнейшей группы напочвенных жуков в регионе все еще почти не изучены [Триликаускас, Дудко, 2016б]. С 2010 года здесь начато активное изучение фауны и экологии пауков и сенокосцев. С 2012 года они стали объектом синэкологических исследований в кедровых лесах хребта Бийская грива, отделяющего регион от Горного Алтая. Первые результаты проводимых исследований были опубликованы в 2015 году и содержали сведения о составе и структуре населения пауков и сенокосцев кедровника Горной Шории в раннелетнем аспекте по материалам работ 2012 года [Триликаускас, 2015а]. Кроме того, в 2015 году вышла работа, в которой рассматривается структура таксоценов сенокосцев в темных хвойных лесах Шорского национального парка [Триликаускас, 2015б]. В статье в сравнительном аспекте обсуждаются особенности таксоценов сенокосцев кедровых и пихтовых лесов и их сезонные изменения, в том числе раннелетний аспект в кедровнике на основе материалов 2012–2013 гг. Первые результаты изучения в этом районе жуликов опубликованы авторами в 2016 году [Триликаускас, Дудко, 2016б]. На Северо-Восточном Алтае, сопредельном с Горной Шорией регионе, в 2003 г. проводилось исследование населения жуликов среднегорий и высокогорий. В частности, в этой работе имеются данные о предлетнем и летнем аспектах населения жуликов кедровников [Иванов, Дудко, 2006].

Настоящая работа стала результатом обобщения и анализа многолетних данных о раннелетнем населении трех важнейших групп напочвенных членистоногих в одном из характерных для этого района типов леса.

Район исследований интересен для специалистов разного профиля прежде всего своими климатическими особенностями. Горная Шория относится к избыточно влажной климатической фации [Поликарпов и др., 1986]. Здесь выпадает рекордное для Сибири количество осадков. Мощный снеговой покров предохраняет почву от промерзания и способствует разложению растительных остатков в рекордные сроки – уже к весне следующего года. Под снеговым покровом формируется уникальный для Сибири температурный режим, когда в зимний период температура держится вблизи нулевой отметки. При этом леса практически лишены подстилки. Перечисленные выше факторы не могут не воздействовать на состав населения напочвенных членистоногих, его структуру и сезонную динамику. Изучение и понимание этих вопросов требует специальных и долгосрочных исследований.

В данной работе обсуждается раннелетний аспект населения рассматриваемых групп, прежде всего в связи с тем, что для пауков и жужелиц это время самой высокой активности, когда в населении представлено максимальное число таксонов, а количественные характеристики населения наиболее высоки. Для сенокосцев в лесах умеренных широт характерна высокая активность в конце лета [Узенбаев, 1985], однако в районе исследований активность этих паукообразных стабильно высока с весны до осени [Триликаускас, 2017] и их население в раннелетнем аспекте также представляет интерес в сравнении с другими хищными членистоногими кедровников. Кроме того, раннелетний аспект населения изучался нами наиболее продолжительное время, что делает полученные данные особенно информативными и интересными.

В задачи исследования входило:

- дать характеристику населения пауков, сенокосцев и жужелиц в кедровых лесах Шорского национального парка в раннелетнем аспекте;
- сравнить полученные данные разных лет;
- сравнить реакцию трех рассматриваемых групп на изменяющиеся условия разных лет и оценить устойчивость их населения;
- определить характерные черты раннелетнего аспекта в населении трех изученных групп в районе исследований.

Материалы и методы

Исследования выполнены на территории Шорского национального парка, который расположен на крайнем юге Кемеровской области в границах Таштагольского административного района. Материал собран в кедровнике чернично-папоротниковом зеленомошном – широко распространенном в регионе типе кедровых лесов. Участок кедрового леса (далее кедровник) расположен в нижней части длинного мезосклона западной экспозиции. Координаты: 52°26'18.2" с. ш. 88°17'42.5" в. д. Высота над уровнем моря 752 м. Формула леса 7 К 3П, сомкнутость крон древесного яруса 0,3–0,4, высота кедров 30–35 м, пихт – 15–20 м. Разреженный кустарниковый ярус образован *Sorbus sibirica* Hedl. (высотой 1–8 м), *Padus avium* Mill. (выс. 1 м), *Spiraea media* Franz Schmidt. (выс. 1 м), *Lonicera tatarica* (выс. 0,8 м) и *Rubus idaeus* (выс. 0,8 м). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 30 %. В его составе *Vaccinium myrtillus* L., *Allium microdictyon* Prokh. (*A. victorialis* auct.), *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и другие виды. Проективное покрытие мохового яруса составляет 80–90 %. Ярус образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Polytrichum commune* Hedw. и другими видами.

Количественный учет членистоногих проведен с использованием почвенных ловушек (пластиковых стаканов диаметром 6,5 см) с фиксатором (этиленгликоль) в соотношении с водой 1:5. Места установки ловушек в период исследований совпадали. Приведенные в работе сроки учетов соответствуют срокам установки и закрытия ловушек. Промежуточные учеты не проводились. Работы проводились в 2012, 2013, 2015, 2016 и 2017 гг. в первой-второй декаде июня, что фенологически соответствует раннелетнему сезонному аспекту согласно делению сезона, предложенному С. Л. Есюниным и Л. С. Шумиловских [2003]. Для этого сезонного аспекта обычно характерна краткосрочность, высокая активность самцов и быстрая смена доминантов. В умеренной зоне он фенологически соответствует периоду от отмирания растений-эфемеров до формирования сомкнутого травостоя [Есюнин, Шумиловских, 2003]. В районе исследований данный аспект соответствует периоду от отмирания кандыка сибирского и ветрениц до разворачивания вай папоротников. Количество работающих ловушек в разные годы варьировало от 9 до 13.

Отработано 616 ловушко-суток. Всего собрано 502 экземпляра пауков, 1133 экземпляра сенокосцев и 1496 экземпляров жуужелиц. К доминантам отнесены виды, чье относительное обилие в видовом спектре составило не менее 5 %. В работе учитывались как половозрелые, так и ювенильные особи пауков и сенокосцев, которые идентифицировались до вида, за очень редкими исключениями у пауков. В таких случаях экземпляры не учитывались. Неполовозрелые особи у пауков были представлены преимущественно легкоопределяемой молодой *Pireneitega luctuosa*.

Номенклатура таксонов пауков приведена в соответствии с Каталогом пауков мира [World..., 2018], сенокосцев – в соответствии с последними таксономическими [Chemeris, Logunov, 2000; Tchemeris, 2015] и региональными [Tchemeris et al., 1998] работами, жуужелиц – по Палеарктическому каталогу [Löbl, Smetana, 2003].

В работе использованы данные о погодных условиях в годы проведения работ, полученные на ближайшей метеостанции в поселке Усть-Кабырза, расположенной в 43 км к северу от места проведения работ. Информация предоставлена сайтом «Расписание погоды», <http://www.rp5> (2012, 2013, 2015 и 2017 гг.) и сайтом «Гисметео», <http://www.gismeteo.ru> (2016 г.). На основе представленной информации на каждые сутки рассчитывалась среднемесячная температура, количество осадков и число дней с осадками для месяца, предшествующего периоду наблюдений (май), и месяца, в который непосредственно проводились работы (июнь).

Статистические расчеты выполнены в программе Statistica 6.1. Индексы разнообразия и выравненности рассчитаны в программе PAST.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что в раннелетнем аспекте населения рассматриваемых в работе групп представлены в общей сложности 39 видов пауков, 5 видов сенокосцев и 12 видов жуужелиц.

Пауки. Состав и структура населения пауков кедровых лесов в раннелетнем аспекте даны в таблице 1. Число видов пауков в разные годы варьировало от 12 до 21. Основу населения пауков в рассматриваемый период составляли мелкие подстилочные тенетники семейства Linyphiidae, которые были представлены 26 видами. Во все годы наблюдений, за исключением 2012 г., доля этих пауков в населении

превышала 70 %. Таксономическое разнообразие варьировало незначительно – в разные годы отмечалось 11–13 видов пауков-линифицидов (табл. 1).

Наиболее массовым видом в раннелетнем аспекте населения пауков был *Anguliphantes cerinus*. Регулярно отмечались *Tenuiphantes nigri-ventris* и *Walckenaeria koenboutjei*, однако они не всегда входили в комплекс доминантов. Все три вида – подстилочные тенетники-линифициды. В составе раннелетнего аспекта населения пауков были и относящиеся к этому же семейству *Agyneta conigera*, *Centromerus clarus* и *Gonatium rubellum*, а также крупные бродячие пауки *Pireneitega luctuosa* и *Alopecosa taeniata*. Два последних вида чаще (*Alopecosa taeniata*) или регулярно (*Pireneitega luctuosa*) входили в доминантные комплексы. Из крупных подстилочных тенетников-линифицидов, которые стабильно были представлены в раннелетнем аспекте, можно отметить виды рода *Stemonyphantes*. Однако они были немногочисленны и в комплексы доминантов не входили. Интересно, что в разные годы имело место чередование в населении *Stemonyphantes taiganus* и *S. sibiricus*. Динамическая плотность пауков кедровника в раннелетнем аспекте в разные годы колебалась от 27,5 до 77,2 экземпляра на 100 ловушко-суток (табл. 2). Такие низкие показатели для начала сезона активности обусловлены слабым участием в аранеонаселении представителей семейства Lycosidae. Пауки-волки, динамическая плотность которых в это время обычно бывает очень высокой [Триликаускас, Дудко, 2016а; Любечанский, Азаркина, 2017 и др.], представлены в кедровнике лишь тремя видами, два из которых отмечались единично в разные годы, что свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях обитания для данной группы пауков в этом биотопе.

Изучение даже одного и того же сезонного аспекта населения позволяет ежегодно наблюдать его качественные и количественные различия, связанные в первую очередь с разницей в метеоусловиях разных лет. Так, в 2012 году в раннелетнем аспекте населения пауков кедровника зарегистрировано наибольшее за весь период наблюдений количество видов (21), что было связано со сравнительно высоким участием в населении бродячих пауков сразу нескольких групп (Gnaphosidae, Liocranidae, Thomisidae, Zoridae). Кроме того, в 2012 году наблюдалась самая высокая динамическая плотность и относительное обилие *Alopecosa taeniata*. В последующие годы оба параметра значительно снизились, а в 2013 году этот вид и вовсе не отмечен. Для 2013 года было характерно

Таблица 1. Динамическая плотность (экз. на 100 ловушко-суток) и относительное обилие (%) напочвенных пауков, сенокосцев и журулиц в кедровниках (раннелетний аспект)

Table 1. Dynamic density (number of individuals standardized to 100 pitfall-trap days) and relative abundance (%) of ground living spiders, harvestmen and carabids in *Pinus sibirica* forests (early summer seasonal aspect)

Таксон Taxon	Сроки работ Dates of works				
	8-18.06.2012	7-15.06.2013	7-22.06.2015	9-20.06.2016	3-16.06.2017
Agelenidae	<u>6.7</u> 10,7	<u>6.8</u> 8,8	-	<u>3.5</u> 5,3	<u>5.4</u> 10,2
<i>Pireneitega luctuosa</i> (L. Koch, 1878)	<u>6.7</u> 10,7	<u>6.8</u> 8,8	-	<u>3.5</u> 5,3	<u>5.4</u> 10,2
Clubionidae	-	-	-	-	<u>1.5</u> 2,8
<i>Clubiona kulczynskii</i> Lessert, 1905	-	-	-	-	<u>1.5</u> 2,8
Gnaphosidae	<u>2.5</u> 4,1	-	<u>2.2</u> 8,0	<u>2.1</u> 3,2	-
<i>Haplodrassus soerenseni</i> (Strand, 1900)	<u>1.7</u> 2,8	-	<u>1.5</u> 5,4	<u>2.1</u> 3,2	-
<i>Zelotes subterraneus</i> (C. L. Koch, 1833)	<u>0.8</u> 1,3	-	<u>0.7</u> 2,6	-	-
Linyphiidae	<u>26.4</u> 42,4	<u>70.4</u> 91,2	<u>22.4</u> 81,4	<u>53.9</u> 81,9	<u>37.1</u> 69,8
<i>Agyneta conigera</i> (O. Pickard-Cambridge, 1863)	<u>0.8</u> 1,3	-	<u>0.7</u> 2,6	<u>1.4</u> 2,1	<u>2.3</u> 4,4
<i>A. olivacea</i> (Emerton, 1882)	<u>0.8</u> 1,3	-	-	<u>1.4</u> 2,1	-
<i>A. subtilis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1851)	<u>2.5</u> 4,1	-	-	-	-
<i>Agyphantes sajanensis</i> (Eskov et Marusik, 1994)	-	-	-	-	<u>0.8</u> 1,4
<i>Anguliphantes cerinus</i> (L. Koch, 1879)	<u>10.0</u> 16,0	<u>6.8</u> 8,8	<u>11.6</u> 42,0	<u>35.7</u> 54,1	<u>17.7</u> 33,8
<i>A. sibiricus</i> (Tanasevitch, 1986)	-	-	-	<u>1.4</u> 2,1	<u>0.8</u> 1,4
<i>Bolyphantes distichus</i> (Tanasevitch, 1986)	-	-	-	<u>0.7</u> 1,1	-
<i>Centromerus clarus</i> (L. Koch, 1879)	<u>0.8</u> 1,3	<u>6.8</u> 8,8	<u>0.7</u> 2,6	<u>0.7</u> 1,1	-
<i>Ceratinella brevipes</i> (Westring, 1861)	<u>3.3</u> 5,3	-	-	<u>0.7</u> 1,1	-
<i>C. brevis</i> (Wider, 1834)	-	<u>6.8</u> 8,8	-	-	-
<i>C. scabrosa</i> (O. Pickard-Cambridge, 1871)	-	<u>14.8</u> 19,2	-	-	<u>0.8</u> 1,4
<i>Concavocephalus eskovi</i> Marusik et Tanasevitch, 2003	<u>0.8</u> 1,3	-	-	-	-
<i>Diplocephalus subrostratus</i> (O. Pickard-Cambridge, 1873)	-	-	-	-	<u>0.8</u> 1,4
<i>Gonatium rubellum</i> (Blackwall, 1841)	<u>0.8</u> 1,3	<u>2.3</u> 2,9	<u>2.2</u> 7,9	<u>0.7</u> 1,1	-
<i>Iviellum sibiricum</i> Eskov, 1988	<u>2.5</u> 4,1	-	<u>1.5</u> 5,4	<u>2.1</u> 3,2	-
<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall, 1854)	-	<u>1.1</u> 1,5	-	-	<u>6.2</u> 11,7

Продолжение табл. 1

Table 1 (continued)

Таксон Taxon	Сроки работ Dates of works				
	8–18.06.2012	7–15.06.2013	7–22.06.2015	9–20.06.2016	3–16.06.2017
<i>Neriene clathrata</i> (Sundevall, 1830)	-	-	<u>0,7</u> 2,6	-	-
<i>Panamotops dybowskii</i> (O. Pickard-Cambridge, 1873)	-	<u>10,2</u> 13,2	<u>0,7</u> 2,6	-	-
<i>Silometopoides yodoensis</i> (Oi, 1960)	-	<u>11,4</u> 14,8	-	-	-
<i>Stemonyphantes sibiricus</i> (Grube, 1861)	-	-	<u>0,7</u> 2,6	2,1 3,2	1,5 2,8
<i>S. taiganus</i> Tanasevitch, 2012	<u>0,8</u> 1,3	<u>1,1</u> 1,5	-	-	-
<i>Tenuiphantes nigriventris</i> (L. Koch, 1879)	<u>0,8</u> 1,3	<u>2,3</u> 2,9	<u>0,7</u> 2,6	<u>3,5</u> 5,3	<u>0,8</u> 1,4
<i>Walckenaeria alticeps</i> (Denis, 1952)	-	-	-	-	<u>1,5</u> 2,8
<i>W. koenboutjei</i> Baert, 1994	<u>2,5</u> 4,1	<u>6,8</u> 8,8	<u>2,2</u> 7,9	<u>2,8</u> 4,3	<u>3,1</u> 5,9
<i>W. nodosa</i> O. Pickard-Cambridge, 1873	-	-	<u>0,7</u> 2,6	<u>0,7</u> 1,1	<u>0,8</u> 1,4
Liocranidae	<u>0,8</u> 1,3	-	-	-	-
<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	<u>0,8</u> 1,3	-	-	-	-
Lycosidae	<u>18,3</u> 29,3	-	<u>1,5</u> 5,4	<u>2,1</u> 3,2	<u>6,2</u> 11,6
<i>Alopecosa taeniata</i> (C. L. Koch, 1835)	<u>17,5</u> 28,0	-	<u>1,5</u> 5,4	<u>1,4</u> 2,1	<u>5,4</u> 10,2
<i>Pardosa lugubris</i> (Walckenaer, 1802)	<u>0,8</u> 1,3	-	-	<u>0,7</u> 1,1	-
<i>Piratula hygrophila</i> (Thorell, 1872)	-	-	-	-	<u>0,8</u> 1,4
Salticidae	-	-	-	-	<u>0,8</u> 1,4
<i>Pseudeuophrys erratica</i> (Walckenaer, 1826)	-	-	-	-	<u>0,8</u> 1,4
Theridiidae	-	-	<u>0,7</u> 2,6	<u>3,5</u> 5,3	-
<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	-	-	<u>0,7</u> 2,6	<u>3,5</u> 5,3	-
Thomisidae	<u>4,1</u> 6,6	-	-	<u>0,7</u> 1,1	<u>0,8</u> 1,4
<i>Lysiteles maior</i> Ono, 1979	<u>0,8</u> 1,3	-	-	-	-
<i>Ozyptila trux</i> (Blackwall, 1846)	<u>3,3</u> 5,3	-	-	<u>0,7</u> 1,1	<u>0,8</u> 1,4
Zoridae	<u>3,3</u> 5,3	-	<u>0,7</u> 2,6	-	<u>1,5</u> 2,8
<i>Zora spinimana</i> (Sundevall, 1832)	<u>3,3</u> 5,3	-	<u>0,7</u> 2,6	-	<u>1,5</u> 2,8
Общее число видов пауков Total number of spider species	21	12	16	19	19

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

Таксон Taxon	Сроки работ Dates of works				
	8–18.06.2012	7–15.06.2013	7–22.06.2015	9–20.06.2016	3–16.06.2017
Phalangiidae	77,6	86,4	82,6	91,8	91,0
<i>Acanthomegabunus sibiricus</i> Tsurusaki, Tchemeris et Logunov, 2000)	<u>2,5</u> 2,1	<u>3,4</u> 3,4	<u>3,0</u> 1,3	<u>3,5</u> 1,2	<u>0,8</u> 0,5
<i>Mitopus morio</i> (Fabricius, 1779)	<u>87,5</u> 73,4	<u>83,0</u> 83,0	<u>169,6</u> 76,3	<u>236,4</u> 84,1	<u>129,2</u> 84,0
<i>Oligolophus tridens</i> (C. L. Koch, 1836)	<u>2,5</u> 2,1	-	<u>11,1</u> 5,0	<u>18,2</u> 6,5	<u>10,0</u> 6,5
Sabaconidae	22,4	13,6	17,4	8,2	9,0
<i>Sabacon crassipalpe</i> (C. L. Koch, 1879)	<u>1,7</u> 1,4	<u>1,1</u> 1,1	<u>8,1</u> 3,7	-	-
<i>S. sergeidedicatum</i> Martens, 1989	<u>25,0</u> 21,0	<u>12,5</u> 12,5	<u>30,4</u> 13,7	<u>23,1</u> 8,2	<u>13,8</u> 9,0
Общее число видов сенокосцев Total number of harvestmen species	5	4	5	4	4
Carabidae	+	<u>296,5</u> 100	<u>296,2</u> 100	<u>146,2</u> 100	<u>372,3</u> 100
<i>Carabus aeruginosus</i> Fischer von Waldheim, 1820	+	<u>206,8</u> 69,7	<u>83,9</u> 28,3	<u>78,3</u> 53,6	<u>177,7</u> 47,7
<i>Notiophilus fasciatus</i> Mäklin, 1855	-	-	-	<u>0,7</u> 0,5	-
<i>N. jakovlevi</i> Tschitschérine, 1903	+	<u>2,3</u> 0,8	<u>0,6</u> 0,2	-	<u>0,8</u> 0,2
<i>Platynus krynickii</i> (Sperk, 1835)	+	<u>1,1</u> 0,4	<u>0,6</u> 0,2	-	-
<i>Pterostichus elmbergi</i> Poppius, 1908	-	-	-	<u>0,7</u> 0,5	-
<i>P. magus</i> (Mannerheim, 1825)	-	-	-	<u>0,7</u> 0,5	-
<i>P. maurusiacus</i> (Mannerheim, 1825)	-	-	<u>3,3</u> 1,1	-	<u>3,8</u> 1,0
<i>P. monticoloides</i> Shilenkov, 1995	+	<u>17,0</u> 5,7	<u>22,8</u> 7,7	<u>18,9</u> 12,9	<u>20,8</u> 5,6
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	+	<u>13,6</u> 4,6	<u>18,9</u> 6,4	<u>9,1</u> 6,2	<u>27,7</u> 7,4
<i>P. tomensis</i> (Gebler, 1847)	+	<u>2,3</u> 0,8	<u>3,3</u> 1,1	-	<u>1,5</u> 0,4
<i>P. virescens</i> (Gebler, 1833)	+	<u>53,4</u> 18,0	<u>162,8</u> 55,0	<u>37,1</u> 25,4	<u>140,0</u> 37,6
<i>Trechus dudkorum</i> Belousov et Kabak, 1996	-	-	-	<u>0,7</u> 0,5	-
Общее число видов жуужелиц Total number of carabids species	7	7	8	8	7

Примечание. Над чертой – динамическая плотность, под чертой – относительное обилие (%). (+) – вид был отмечен, (-) – вид не отмечался.

Note. Above line – dynamic density, below line – relative abundance (%). (+) – species was recorded, (-) – species was not recorded.

Таблица 2. Динамическая плотность (число экз. на 100 ловушко-суток) пауков, сенокосцев и жуужелиц в кедровниках (раннелетний аспект)

Table 2. Dynamic density (number of individuals standardized to 100 pitfall-trap days) of spiders, harvestmen and carabid beetles in *Pinus sibirica* forests (early summer seasonal aspect)

Таксоны Taxons	Годы Years				
	2012	2013	2015	2016	2017
Aranei	62,1	77,2	27,5	65,1	53,3
Opiliones	119,2	100,0	222,2	281,1	153,8
Carabidae	217,0	296,5	296,2	145,5	372,3

самое низкое таксономическое разнообразие пауков в раннелетнем аспекте – 12 видов. Это стало результатом выпадения всех упомянутых выше групп бродячих пауков. При этом общая динамическая плотность пауков оказалась самой высокой за весь период наблюдений, что связано с появлением ряда видов мелких подстилочных тенетников-линифиид, которые вошли в состав доминантного комплекса, хотя в другие сезоны даже не зафиксированы (*Ceratinella brevis*, *C. scabrosa* и *Silometopoides yodoensis*). В числе доминантов оказался и самый мелкий вид пауков-линифиид кедровых лесов национального парка *Panamotops dybowskii*, который был повторно отмечен только в 2015 году, но лишь единственным экземпляром. В целом более холодная, с частыми осадками весна 2013 года (табл. 3), по-видимому, оказалась благоприятной для Linyphiidae, известных своей приспособленностью к низким температурам [Марусик, Ковблюк, 2011]. Отметим также, что относительное обилие и динамическая плотность стабильно входящего в комплекс доминантов раннелетнего аспекта *Anguliphantes cerinus* в 2013 году были самыми низкими за весь период наблюдений.

Динамическая плотность пауков в раннелетнем аспекте населения в 2015 году оказалась самой низкой за весь период наблюдений. Состав и структура населения пауков в раннелетнем аспекте представляли собой некую промежуточную картину между тем, что наблюдалось в 2012 и 2013 гг. Из 16 отмеченных видов 11 были подстилочными тенетниками-линифидами. В населении оказались представлены бродячие формы семейств Gnaphosidae, Lycosidae и Zoridae. Однако в 2015 году в населении не зарегистрирован *Pireneitega luctuosa*, который в другие годы стабильно входил в число доминантов.

В населении пауков раннелетнего аспекта в 2016 году, хотя и в меньшем количестве, также отмечены бродячие формы (нет видов-доминантов), однако более половины таксонов (13 видов из 19) составили подстилочные тенетники, среди которых были не только линифиды, но и *Robertus lividus* (Theridiidae), ставший одним из доминантов. В 2016 году необычно высокой для исследованного участка оказалась динамическая плотность *Anguliphantes cerinus* (самый высокий показатель среди всех видов за все время наблюдений). Этот вид мелких подстилочных тенетников составил более половины всего населения пауков (табл. 1).

В 2017 году наблюдалось сходное с предыдущим годом соотношение видов подстилочных тенетников и бродячих пауков (12 видов из 19). Общая динамическая плотность при этом оказалась примерно вдвое меньше. Среди линифид наиболее многочисленными были *Anguliphantes cerinus* и *Micrargus herbigradus*. Интересно, что второй вид вошел в доминантный комплекс впервые за все время наблюдений и ранее отмечался только в 2013 году.

С помощью непараметрического критерия Манна – Уитни проведено попарное сравне-

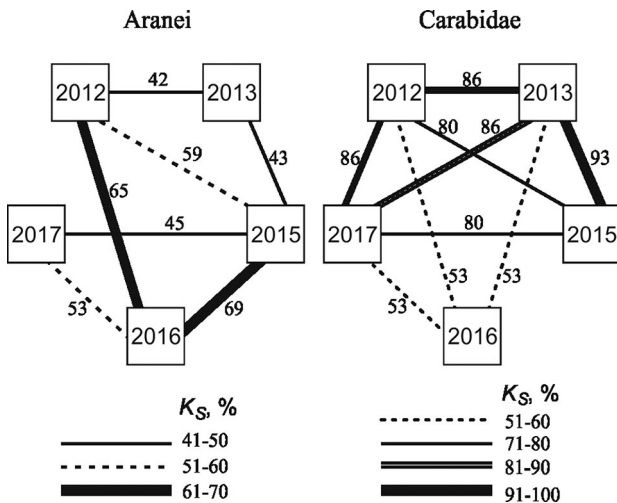
Таблица 3. Климатические показатели мая и июня в годы проведения исследований

Table 3. Climatic indexes of May and June in studies years

Климатические показатели Climatic indexes	2012		2013		2015		2016		2017	
	Май May	Июнь June	Май May	Июнь June	Май May	Июнь June	Май May	Июнь June	Май May	Июнь June
Среднемесячная температура воздуха t, °C Average monthly air temperature t, °C	9,7	18,8	8,2	14,5	10,7	16,8	11,5	19,0	10,9	18,4
Количество осадков, мм Precipitation, mm	50,9	88,4	104,8	73,5	141,0	29,5	н/д	н/д	н/д	н/д
Число дней с осадками Number of days with precipitation	9	11	17	16	15	12	5	10	0	0

Примечание. В мае и июне 2016 и 2017 года не выпадало существенных осадков, за исключением кратковременных дождей с грозами, которые в архиве погоды количественно не отражены. Весна 2017 года отличалась особенно засушливой погодой, нехарактерной для этого района.

Note. No significant precipitation occurred in May and June of 2016 and 2017, except for short-term rains with thunderstorms, which were quantitatively unrepresented in the weather archive. The spring of 2017 was distinguished by particularly dry weather, uncharacteristic for this region.



Граф сходства видовых составов пауков и жужелиц, выявленных в раннелетнем аспекте различных лет, по индексу сходства Сьеренсена (K_s)

The graph of the spiders and ground beetles species composition similarity, revealed in the early summer aspect of different years, according to the Sørensen similarity index (K_s)

ние структуры населения пауков в раннелетнем аспекте. В качестве количественного признака взято относительное обилие каждого вида (%). Установлено, что по структуре обилия видов значительно отличается от всех лет, кроме 2017 года, население пауков кедровников в 2013 году ($p < 0,05$).

Для оценки сходства по качественному составу выборок в разные годы был рассчитан индекс сходства Сьеренсена. Результаты представлены в виде графа (рис.). Наиболее сходными по видовому составу пауков оказались 2012 и 2016 гг. Наиболее обособленным – 2013 г., причем особенно низкое сходство по индексу Сьеренсена наблюдалось между 2013 и 2016 гг., а также между 2013 и 2017 гг. Эти различия в видовом составе пауков согласуются с погодными условиями в мае-июне: 2013 г. характеризуется большим количеством осадков и низкой температурой, а 2016 и 2017 гг., напротив, относительно засушливые и теплые (табл. 3).

Для оценки сравнительного разнообразия населения пауков кедровника в раннелетнем аспекте по данным разных лет были рассчитаны два показателя – индекс разнообразия и выравненность по Шеннону (табл. 4). Расчеты показали, что разнообразие по индексу Шеннона обычно было выше двух единиц (исключение 2016 год). Самым разнообразным по этому показателю население пауков кедровников в раннелетнем аспекте было в 2012 году. Наиболее высоким значением выравненности характери-

Таблица 4. Индексы разнообразия населения пауков и жужелиц в кедровниках (раннелетний аспект)

Table 4. Diversity indexes of the spiders and carabid beetles in *Pinus sibirica* forests (early summer seasonal aspect)

Индексы разнообразия Diversity indexes	Годы Years				
	2012	2013	2015	2016	2017
Индекс Шеннона Shannon index	2,5	2,3	2,2	1,9	2,4
Выравненность Evenness	нд	0,5	0,6	0,6	0,6

Примечание. Над чертой – для пауков, под чертой – для жужелиц.

Note. Above line – for spiders, below line – for carabid beetles.

зовалось население пауков в 2013 году, когда, как сказано ранее, видовой состав был самым бедным за все время наблюдений.

Сенокосцы. Состав и структура населения сенокосцев кедровых лесов Шорского национального парка в раннелетнем аспекте показаны в таблице 1. Всего, как уже было сказано, отмечено 5 видов. Динамическая плотность этих паукообразных в разные годы варьировала довольно широко, однако всегда была выше 100 особей на 100 ловушко-суток и значительно выше, чем пауков (табл. 2). При этом наблюдалось абсолютное доминирование *Mitopus morio*, который в это время был представлен исключительно ювенильными особями. Как показали проведенные исследования, относительное обилие митопусов в начале лета стабильно выше 70 %. Второй по динамической плотности и относительному обилию в населении Opiliones вид в раннелетнем аспекте – *Sabacon sergeiedicatum*, доля которого за 5 лет наблюдений составляла в начале лета в среднем около 13 %. Этот вид сабаконов в раннелетнем аспекте представлен в основном перезимовавшими взрослыми экземплярами. *Sabacon sergeiedicatum* – эврихронный вид, встречающийся во взрослом состоянии в течение всего периода активности. Это же можно сказать о *Sabacon crassipalpe* и *Acanthomegabunus sibiricus*, которые в кедровнике немногочисленны в течение всего периода активности. Первый вид в раннелетнем аспекте встречается нерегулярно, за все время наблюдений преобладали самки. У акантомегабуноса в это время чаще встречались неполовозрелые экземпляры. Говоря о раннелетнем аспекте населения сенокосцев в кедровниках Шорского национального парка, необходимо отметить участие в нем нимф первого возраста *Oligolophus tridens*. Как и митопус, этот вид зимует на стадии яйца. Однако выход из яиц олиголёфусов происходит позже и в раннелетнем ас-

пекте участие данного вида невелико, хотя относительное обилие его несколько выше, чем *Sabacon crassipalpe* и *Acanthomegabunus sibiricus*. В то же время начало выхода нимф этого вида из яйца – важный признак перехода весны в лето.

Сравнительный анализ населения сенокосцев кедровников в раннелетнем аспекте в разные годы наблюдений позволил отметить следующие основные моменты.

Динамическая плотность этих паукообразных в начале периода активности может существенно колебаться в разные годы, но всегда остается высокой – более 100, а в отдельные годы и более 200 экземпляров на 100 ловушко-суток (табл. 2). Определяется она прежде всего количеством ювенильных особей *Mitopus morio*, которое зависит от скорости выхода из яиц и роста личинок. В годы с поздней весной, как это было в 2013 году, динамическая плотность может снижаться, а выходящий из яиц позднее *Oligolophus tridens* может и вовсе выпадать из учетов из-за предельно низкой динамической плотности (табл. 1).

В целом в населении сенокосцев в раннелетнем аспекте в разные годы не наблюдалось существенных различий. Возможно лишь выпадение малочисленных видов (в 2016–2017 гг. не было *Sabacon crassipalpe*) или ранних нимф (в 2013 – *Oligolophus tridens*). Население сенокосцев отличается низким разнообразием вследствие абсолютного доминирования *Mitopus morio*.

Жужелицы. В раннелетнем аспекте населения жужелиц отмечены 12 видов. В разные годы в этом отрезке сезонной активности регистрировались 7 или 8 видов (табл. 1). Ежегодно в населении были представлены *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus monticoloides*, *Pterostichus oblongopunctatus* и *Pterostichus virescens*. Первый и последний из перечисленных видов составляли основу населения карабид. Относительное обилие первого вида было не ниже 28,3 % за весь период наблюдений. У *Pterostichus virescens* за последние четыре года наблюдений относительное обилие составило не менее 18 % от общего населения Carabidae. Наиболее стабильные значения динамической плотности и относительного обилия в раннелетнем аспекте наблюдались у *Pterostichus monticoloides*. Динамическая плотность жужелиц в целом варьировала от 145,5 до 372,3 особи на 100 ловушко-суток. Она всегда была значительно выше, чем у пауков, и во все годы, кроме 2016-го, выше, чем у сенокосцев. Таким образом, жужелицы в кедровнике являются доминирующей группой хищных напочвенных

членистоногих в раннелетнем аспекте населения (табл. 2).

Отсутствие количественных данных по отдельным видам Carabidae в 2012 году (утрачены) не позволяет обсуждать особенности этого года. Имеется лишь информация о видовом составе этих жуков, а также опубликованные данные о том, что в период с 8 по 18 июня 2012 года *Carabus aeruginosus* был супердоминантом (относительное обилие выше 30 %), а *Pterostichus virescens* – доминантом (относительное обилие более 10 %) в соответствии с методикой, принятой в опубликованной работе [Триликаускас, 2014]. Таким образом, имеющаяся информация о составе населения жужелиц в целом и обилии *Carabus aeruginosus* и *Pterostichus virescens* [Триликаускас, 2014] дает основания полагать, что в 2012 году население жужелиц было типично для этого времени и местообитания. В 2013 году наблюдалась самая высокая за все время наблюдений динамическая плотность *Carabus aeruginosus* на фоне одного из самых низких за время исследований значений этого показателя у *Pterostichus virescens*. Обратное соотношение динамической плотности у этих видов в рассматриваемый отрезок сезона было в 2015 году. При этом оба вида, как и во все другие годы, были самыми многочисленными. *Pterostichus virescens* отмечался также среди доминантов в летнем аспекте кедровников Северо-Восточного Алтая, но только как третий по обилию [Иванов, Дудко, 2006]. Два других доминанта (*Pterostichus triseriatus* (Gebler, 1847) и *P. brevicornis* (Kirny, 1837)) в кедровых лесах Горной Шории даже не зарегистрированы.

Раннелетний аспект населения жужелиц кедровника в 2016 году наиболее значительно отличался от этого показателя других лет по составу видов (рис. 1). Так, только в этом сезоне были отмечены сразу 4 вида: характерный для таежных лесов с развитым моховым покровом *Notiophilus fasciatus*, обитатель среднегорий и высокогорий *Pterostichus elmbergi*, характерный для низкогорий *Pterostichus magus* и населяющий преимущественно высокогорные луга *Trechus dudkorum* (табл. 1). Перечисленные виды отмечены в 2016 году единично и в другие годы не регистрировались. Вероятно, условия 2016 года оказались наиболее благоприятными для их активности. При этом не были зарегистрированы *Notiophilus jakovlevi* и *Pterostichus tomensis*, в небольшом количестве присутствовавшие в ловушках в другие годы наблюдений. Можно также отметить наиболее высокое значение относительного обилия в населении 2016 года *Pterostichus monticoloides*, хотя ди-

намическая плотность и обилие этого вида были наиболее устойчивыми в разные годы. В 2017 году динамическая плотность самых многочисленных в кедровнике видов (*Carabus aeruginosus* и *Pterostichus virescens*) имела наиболее близкие между собой за весь период наблюдений значения.

Попарное сравнение структуры населения жужелиц по обилию в 2013, 2015, 2016 и 2017 гг. по критерию Манна – Уитни показало отсутствие статистически значимых различий в раннелетнем аспекте ($p < 0,05$). По индексу сходства Сьеренсена (рис.) состав населения Carabidae в 2016 году оказался наименее сходным с таковым в другие годы. Индексы разнообразия и выравненности для населения жужелиц имели ожидаемо более низкие значения по сравнению с этими показателями для населения пауков (табл. 4), так как жуки заметно уступали по таксономическому разнообразию. Но для жужелиц эти параметры были менее изменчивы в разные годы, особенно это касается выравненности.

Сравнение аспекта населения пауков, сенокосцев и жужелиц

Проведенные исследования показали, что население пауков кедровых лесов Шорского национального парка в раннелетнем аспекте было наименее устойчивым (сравнительно невысокие индексы сходства, достоверные различия в структуре населения для отдельных лет, неустойчивость комплекса доминантов и количественных характеристик регулярно отмеченных видов). По нашим данным о сезонной динамике населения пауков в кедровниках можно сказать, что отличительной чертой раннелетнего аспекта населения пауков в кедровнике является наиболее высокое за сезон активности таксономическое и экологическое разнообразие, а также их динамическая плотность. Это типичная картина для населения пауков в лесах умеренных широт. Однако в районе исследований ведущая роль принадлежит подстилочным тенетникам-линефицидам. Динамическая плотность бродячих пауков-волков невысока и нестабильна, в то время как в начале сезона активности эти пауки обычно особенно многочисленны [Merrett, 1968; Koronen et al., 2002; Любечанский, Азаркина, 2017].

Сенокосцы представлены в районе исследований небольшим числом видов (табл. 1), и при анализе их населения в разные годы статистические методы не применялись, индексы разнообразия и сходства не рассчитывались. Раннелетний аспект населения Opiliones в так-

сономическом плане был вполне устойчивым в разные годы. Важнейшие черты структуры населения Opiliones также не испытывали существенных изменений. Выпадение из учетов некоторых видов в отдельные годы скорее связано с малочисленностью их представителей, чем с отсутствием в раннелетнем аспекте населения кедровых лесов национального парка. Абсолютное доминирование *Mitopus morio*, близкие численно и высокие значения относительного обилия этого вида в населении сенокосцев наблюдались во все годы наблюдений. Возможность идентифицировать виды даже на ювенильной стадии позволила оценить устойчивость не только видового состава и структуры населения сенокосцев, но и особенности половозрастной структуры их населения в раннелетнем аспекте. Отличительной чертой раннелетнего аспекта в населении Opiliones является высокая активность подрастающих нимф *Mitopus morio*, на фоне которой начинается выход из яиц личинок *Oligolophus tridens*. Наиболее многочисленный эврихронный вид (*Sabacon sergeidedicatum*), зимующий как в ювенильном, так и во взрослом состоянии, представлен в раннелетнем аспекте преимущественно взрослыми экземплярами.

Население Carabidae в раннелетнем аспекте оказалось определенно более устойчивым, чем у пауков. Статистически значимых различий в структуре их населения в разные годы не выявлено. Индексы сходства видового состава при сравнении отдельных лет в целом имели более высокие значения. Сравнительно устойчивым оказался и комплекс доминантов, к которому можно отнести *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus monticoloides*, *P. oblongopunctatus* и *P. virescens*. Динамическая плотность и относительное обилие отдельных видов жужелиц в разные годы, как и у пауков, варьировали (табл. 1).

Заключение

В ходе проведенных 5-летних исследований в раннелетнем аспекте населения в кедровом лесу были отмечены 39 видов пауков, 12 видов жужелиц и 5 видов сенокосцев. Основу населения напочвенных пауков составляют подстилочные тенетники семейства Linyphiidae. Пауки-волки чаще немногочисленны. Разнообразие и количественное участие различных групп бродячих пауков в разные годы варьировало. Виды этой экологической группы редко входили в комплекс доминантов. Регулярно в раннелетнем аспекте населения отмечены *Anguliphantes cerinus*, *Tenuiphantes nigriventris*

и *Walckenaeria koenboutjei*. В целом на фоне других рассмотренных групп население пауков отличалось нестабильностью – сравнительно невысокими значениями индексов сходства видового состава в разные годы, в отдельных случаях достоверными различиями в структуре населения, неустойчивостью комплекса доминантов и видового состава в целом, а также количественных характеристик даже регулярно отмеченных видов. Будучи самым разнообразным в таксономическом и экологическом плане, население напочвенных пауков в ранне-летнем аспекте отличается внутренней нестабильностью, что на фоне самых низких среди рассмотренных групп значений динамической плотности дает основания оценивать условия в кедровых лесах Шорского национального парка как неблагоприятные для пауков.

Население сенокосцев кедровника в ранне-летнем аспекте, напротив, было стабильным по своему составу и структуре. Динамическая плотность как отдельных видов, так и группы в целом варьировала в разные годы, но была стабильно высокой для представителей этого отряда. По числу особей на 100 ловушко-суток сенокосцы ежегодно превосходили пауков в несколько раз, при этом обычно уступали по данному показателю жукелицам. Более стабильным на фоне колебаний динамической плотности было и относительное обилие отдельных видов в общей структуре населения Opiliones. На этом отрезке сезонной активности наблюдалось абсолютное доминирование ювенильных особей *Mitopus morio* и начинался выход из яиц молоди *Oligolophus tridens*.

Для населения жукелиц кедровых лесов в районе исследований в ранне-летнем аспекте характерно полное и практически ежегодное доминирование над другими группами напочвенных членистоногих, а также сравнительно устойчивые его количественные и качественные характеристики в разные годы. Не выявлено достоверных различий в структуре населения по обилию, индексы сходства по составу были в большинстве случаев выше, чем у пауков. Кроме того, выявлен устойчивый комплекс доминантов из четырех видов (*Carabus aeruginosus*, *Pterostichus monticoloides*, *P. oblongopunctatus* и *P. virescens*), среди которых первый и последний виды ежегодно были наиболее массовыми. Самые стабильные значения динамической плотности и относительного обилия в ранне-летнем аспекте наблюдались у *Pterostichus monticoloides*.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 15-04-0759) и частично при

поддержке Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проекты VI.51.1.7 (АААА-А16-116121410123-1) и VI.51.1.5 (АААА-А16-116121410121-7).

Литература

Дудко Р. Ю., Ефимов Д. А., Ломакин Д. Е. Структура и своеобразие фауны жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Кузнецкого Алатау и Горной Шории // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 6. С. 664–677.

Есюнин С. Л., Козьминых В. О., Фарзалиева Г. Ш., Шумиловских Л. С., Ухова Н. Л. Динамика изменения структуры и разнообразия герпетобионтных беспозвоночных на травяно-кустарниковой стадии развития гарей пихто-ельников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: Материалы науч. конф., посвящ. 30-летию Висимского заповедника). Екатеринбург, 2001. С. 284–294.

Есюнин С. Л., Шумиловских Л. С. Аспектность населения беспозвоночных животных (замечания к проблемам мониторинга) // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 183–187.

Ефимов Д. А. Жуки-жукелицы (Coleoptera, Carabidae) Кузнецко-Салаирской горной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2001. 21 с.

Золотарев М. Р., Бельская Е. А. Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 3, вып. 1. С. 19–28.

Иванов С. Б., Дудко Р. Ю. Пространственно-временная организация населения жукелиц (Coleoptera, Carabidae) среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал. 2006. Вып. 4. С. 457–467.

Любечанский И. И., Азаркина Г. Н. Экологическая структура сообщества пауков (Arachnida, Araneae) в лесостепи юга Западной Сибири и ее сравнение со структурой населения жукелиц (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2017. Вып. 2. С. 193–209. doi: 10.15372/SEJ20170209

Марусик Ю. М., Ковблюк Н. М. Пауки (Arachnida, Aranei) Сибири и Дальнего Востока России. М.: КМК, 2011. 344 с.

Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.

Рыбалов Л. Б. Сравнительная характеристика населения почвенной мезофауны в эвтрофных болотах и заболоченных лесах Приокско-Террасного заповедника // Изучение экосистем Приокско-Террасного гос. биосферн. заповедника. Пущино: ПНЦ АН СССР, 1991. С. 88–120.

Рыбалов Л. Б., Камаев И. О. Структурно-функциональная организация почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов Северо-Западной Карелии // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1344–1354.

Триликаускас Л. А. О сезонных аспектах населения напочвенных членистоногих в кедровнике Шорского национального парка // Лесные биогеоценозы

бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. уч., посвящ. 70-летию создания Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 16–19 сентября 2014 г. / Ред. Ю. Н. Баранчиков [и др.]; СО РАН, Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 644–647.

Триликаускас Л. А. Пауки и сенокосцы (Arachnida: Aranei, Opiliones) в структуре населения герпетобийных членистоногих (раннелетний аспект) кедровника Горной Шории (Кемеровская область) // Проблемы региональной экологии. 2015а. № 1. С. 16–20.

Триликаускас Л. А. О таксоценозах сенокосцев (Arachnida: Opiliones) в темнохвойных лесах Шорского национального парка // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири: Вып. 5. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2015б. С. 59–64.

Триликаускас Л. А. О структуре и сезонной динамике населения сенокосцев (Arachnida, Opiliones) в черневой тайге Шорского национального парка // Евразийский энтомологический журнал. 2017. Т. 16, вып. 5. С. 450–456.

Триликаускас Л. А., Дудко Р. Ю. О поздневесеннем аспекте населения пауков (Arachnida, Aranei) и жулици (Coleoptera, Carabidae) в хвойных лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины (Новосибирская область) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2016а. № 2. С. 114–125.

Триликаускас Л. А., Дудко Р. Ю. О населении жулици (Coleoptera, Carabidae) в герпетобии лесов Шорского национального парка (Кемеровская область) // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Материалы IV Междунар. конф. 23–26 сентября 2016. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2016б. С. 174–176.

Узенбаев С. Д. О месте пауков в комплексе хищных членистоногих болотного биоценоза Южной Карелии // Фауна и экология пауков СССР. Труды ЗИН АН СССР. 1985. Т. 139. С. 75–83.

Узенбаев С. Д. Экология хищных членистоногих мезотрофного болота. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. 128 с.

Černecká L., Mihál I., Jarčuška B. Response of ground-dwelling harvestmen assemblages (Arachnida: Opiliones) to European beech forest canopy cover // Eur. J. Entomol. 2017. Vol. 114. P. 334–342.

Chemeris A. N., Logunov D. V. Notes on two species on *Sabacon* Simon, 1879 from the Mountains of South Siberia (Arachnida: Opiliones: Sabaconidae) // Arthropoda selecta. 2000. Vol. 9, no. 3. P. 207–213.

Choi W. I., Choi K. S., Lyu D. P., Lee S. Seasonal changes of functional groups in coleopteran communities in pine forest // Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 19. P. 2291–2305.

Ernst C. M., Buddle C. M. Seasonal pattern in the structure of epigeic beetle (Coleoptera) assemblages in two subarctic habitats in Nunavut, Canada // Can. Entomol. 2012. Vol. 145, iss. 2. P. 171–183.

Hosoda H. Altitudinal occurrence of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Mt. Kurobi, central Japan, with special references to forest vegetation and soil characteristics // Pedobiologia. 1999. Vol. 43. P. 364–371.

Löbl I., Smetana A. (Ed.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata – Myxophaga – Adepaga. Stenstrup: Apollo Books Publ., 2003. 819 p.

Koponen S., Relys V., Weiss I., Hoffmann J. On phenology of peat bog spiders // Proceeding of the 20th European Colloquium of Arachnology. Szombathely 22–26 July 2002. P. 163–170.

Merrett P. The phenology of spiders on heathland in Dorset. Families Lycosidae, Pisauridae, Agelenidae, Mimetidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Argiopidae // J. Zool. 1968. Vol. 156. P. 239–256.

Paschetta M., La Morgia V., Masante D., Negro M., Rolando A., Isaia M. Grazing history influences biodiversity: a case study on ground-dwelling arachnids (Arachnida: Araneae, Opiliones) in the Natural Park of Alpi Marittime (NW Italy) // J. Insect Conserv. 2013. Vol. 17. P. 339–356.

Tchemeris A. N. Taxonomic notes on *Acanthomega-bunus* Tsurusaki, Tchemeris & Logunov, 2000 (Arachnida: Opiliones: Phalangiidae), with description of the new species *A. altaicus* sp. n. from Altai Mountains of Russia and NE Kazakhstan // Zootaxa. 2015. Vol. 3990, no. 4. P. 567–574.

Tchemeris A. N., Logunov D. V., Tsurusaki N. A contribution to the knowledge of the harvestmen fauna of Siberia (Arachnida: Opiliones) // Arthropoda selecta. 1998. Vol. 7, no. 3. P. 189–199.

World Spider Catalog. version 19.0. Natural History Museum Bern, 2018. doi: 10.24436/2

Поступила в редакцию 06.03.2018

References

Dudko R. Yu., Efimov D. A., Lomakin D. E. Struktura i svoeobrazie fauny zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Kuznetskogo Alatau i Gornoi Shorii [Structure and specific features of the carabid fauna (Coleoptera, Carabidae) in the Kuznetskii Alatau and Gornaya Shoriya]. Zool. zhurn. [Zool. J.]. 2002. Vol. 81, no. 6. P. 664–677.

Esyunin S. L., Koz'minykh V. O., Farzalieva G. Sh., Shumilovskikh L. S., Ukhova N. L. Dinamika izmeneniya struktury i raznoobraziya gerpetobiontykh bespozvonochnykh na traviano-kustarnichkovoi stadii razvitiya garei pikhto-el'nikov Visimskogo zapovednika [Dynamics of the changes of structure and diversity of herpetobiont

unvertebrates on the grass-shrubs stage of burned areas development in *Abies-Picea* forests of the Visimsky Reserve]. Issled. etalonnykh prirod. kompleksov Urala: Mat-ly nauch. konf., posvyashch. 30-letiyu Visimskogo zapoved. [Studies of standard nature complexes of the Urals: Proceed. sci. conf., dedicated to the 30th anniv. of the Visimsky Res.]. Ekaterinburg, 2001. P. 284–294.

Esyunin S. L., Shumilovskikh L. S. Aspektnost' naseleniya bespozvonochnykh zhivotnykh (zamechaniya k problemam monitoringa) [Seasonal aspects of the population of invertebrate animals (remarks on monitoring

problems)]. *Ekol. probl. zapovednykh territorii Rossii* [Ecol. probl. of the protected territories of Russia]. Tolyatti: IEWA RAS. 2003. P. 183–187.

Efimov D. A. Zhuki-zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) Kuznetsko-Salairskoi gornoj oblasti [Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Kuznetsk-Salair mountain region]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk, 2001. 21 p.

Ivanov S. B., Dudko R. Yu. The Spatial-temporal organization of ground beetle population (Coleoptera, Carabidae) in the middle and highland parts of the north-eastern Altay. *Sibirskiy ekol. zhurn.* [Siberian J. Ecol.]. 2006. Iss. 4. P. 457–467.

Lyubchanskii I. I., Azarkina G. N. Ecological structure of the West Siberian forest-steppe spider community (Arachnida, Araneae) and its comparison with ground-beetle (Coleoptera, Carabidae) community. *Contemp. Probl. Ecol.* 2017. Vol. 10, no. 2. P. 164–177. doi: 10.1134/S1995425517020081

Marusik Yu. M., Kovblyuk N. M. Pauki (Arachnida, Aranei) Sibiri i Dal'nego Vostoka Rossii [Spiders (Arachnida, Aranei) of Siberia and Russian Far East]. Moscow: KMK, 2011. 344 p.

Polikarpov N. P., Chebakova N. M., Nazimova D. I. Klimat i gornye lesa Yuzhnoi Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1986. 226 p.

Rybalov L. B. Sravnitel'naya kharakteristika naseleeniya pochvennoi mezofauny v evtrophnykh bolotakh i zabolochennykh lesakh Prioksko-Terrasnogo zapovednika [A comparative characteristics of the soil mesofauna population in eutrophic bogs and boggy forests of the Prioksko-Terrasny Reserve]. *Izuchenie ekosistem Prioksko-Terrasnogo gos. biosfernogo zapoved.* [Studies of ecosystems of the Prioksko-Terrasny St. Nat. Res.]. Pushchino: PNTs AN SSSR, 1991. P. 88–120.

Rybalov L. B., Kamaev I. O. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya pochvennoi mezofauny bolot i zabolochennykh lesov Severo-Zapadnoi Karelii [Structural and functional organization of soil mesofauna of bogs and boggy forests of the North-Western Karelia]. *Pochvovedenie* [Pedology]. 2011. No. 11. P. 1344–1354.

Trilikauskas L. A. O sezonnykh aspektakh naseleniya napochvennykh chlenistonogikh v kedrovnike Shorskogo natsional'nogo parka [On the seasonal aspects of the population of ground arthropods in the stone pine forest of the Shorsky National Park]. *Lesnye biogeotsenozy boreal'noi zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika: Mat-ly Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 70-letiyu sozdaniya Instituta lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN (Krasnoyarsk, 16–19 sent. 2014 g.)* [Forest Biogeocenoses of the Boreal Zone: Geography, Structure, Functions, Dynamics: Proceed. All-Russian Sci. Conf. with Int. Part., dedicated to the 70th anniv. of the creation of the Forest Institute V. N. Sukachev SB RAS (Krasnoyarsk, Sept. 16–19, 2014)]. Krasnoyarsk, 2014. P. 644–647.

Trilikauskas L. A. Pauki i senokostsy (Arachnida: Aranei, Opiliones) v strukture naseleniya gerpetobiontnykh chlenistonogikh (ranneletnii aspekt) kedrovnika Gornoj Shorii (Kemerovskaya oblast') [The spiders and harvestmen (Arachnida: Aranei and Opiliones) in the structure of ground-living arthropods population (early summer

season) of the *Pinus sibirica* forest of Gornaya Shoria (The Kemerovo Region)]. *Problemy regional'noi ekol.* [Problems of the Regional Ecol.]. 2015a. No. 1. P. 16–20.

Trilikauskas L. A. O taksotsenakh senokostsev (Arachnida: Opiliones) v temnokhvoynykh lesakh Shorskogo natsional'nogo parka [On the taxocenoses of harvestmen (Arachnida: Opiliones) in dark coniferous forests of the Shorkiy National Park]. *Nauchnye issled. v zapoved. i natsional'nykh parkakh Yuzhnoi Sibiri: Vyp. 5.* [Scientific research in nature reserves and national parks of Southern Siberia: Vol. 5.]. Novosibirsk: SB RAS, 2015b. P. 59–64.

Trilikauskas L. A. O strukture i sezonnoi dinamike naseleniya senokostsev (Arachnida, Opiliones) v chernovoi taige Shorskogo natsional'nogo parka [On structure and dynamics of the harvestmen population (Arachnida, Opiliones) in chern' taiga of the Shorskii Nature National Park]. *Evraziatskii entomologicheskii zhurn.* [Euroasian Entomological J.]. 2017. Vol. 16, no. 5. P. 450–456.

Trilikauskas L. A., Dudko R. Yu. O pozdnevesenem aspekte naseleniya paukov (Arachnida, Aranei) i zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v khvoynykh lesakh yugo-vostoka Zapadno-Sibirskoi ravniny (Novosibirskaya oblast') [On late spring aspect of spiders (Arachnida, Aranei) and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) population in coniferous forests of the south-east of the West-Siberian Plain (Novosibirsk region)]. *Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biol.* [Tomsk St. Univ. J. of Biol.]. 2016a. Vol. 2, no. 34. P. 114–125.

Trilikauskas L. A., Dudko R. Yu. O naselenii zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v gerpetobii lesov Shorskogo natsional'nogo parka (Kemerovskaya oblast') [On ground beetles population (Coleoptera, Carabidae) in the forests of Shorsky National Park (Kemerovo Region)]. *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee: Mat-ly IV Mezhdunar. konf. 23–26 sentyabrya 2016 g. Gorno-Altaysk: RIO GAGU* [Biodiversity, ecological issues of Gorny Altai and neighbouring regions: Present, past and future. Proceed. IV Int. Conf. (Sept. 26–30, 2016)]. Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk. State Un-t, 2016b. P. 174–176.

Uzenbaev S. D. O meste paukov v komplekse khishchnykh chlenistonogikh bolotnogo biotsenoza Yuzhnoi Karelii [On the position of spiders in the complex of predatory arthropods of a bog biocenose in southern Karelia]. *Fauna i ekol. paukov SSSR.* Tr. Zool. instituta AN SSSR [The fauna and ecol. of spiders of the USSR. Proceed. Zool. Inst., Acad. of Sci. of the USSR]. 1985. Vol. 139. P. 75–83.

Uzenbaev S. D. Ekologiya khishchnykh chlenistonogikh mezotrophnogo bolota [Ecology of the predatory arthropods of mesotrophic bog]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1987. 128 p.

Zolotarev M. P., Bel'skaya E. A. Vliyanie tekhnogenykh i prirodnykh faktorov na obilie bespozvonochnykh gerpetobiontov [Effects of industrial pollution and habitat characteristics on epigeic invertebrate abundance]. *Evraziatskii entomologicheskii zhurn.* [Euroasian Entomological J.]. 2012. Vol. 11, no. 1. P. 19–28.

Černecka L., Mihal I., Jarčuška B. Response of ground-dwelling harvestmen assemblages (Arachnida: Opiliones) to European beech forest canopy cover. *Eur. J. Entomol.* 2017. Vol. 114. P. 334–342.

Chemeris A. N., Logunov D. V. Notes on two species on *Sabacon* Simon, 1879 from the Mountains of South Siberia (Arachnida: Opiliones: Sabaconidae). *Arthropoda selecta*. 2000. Vol. 9, no. 3. P. 207–213.

Choi W. I., Choi K. S., Lyu D. P., Lee S. Seasonal changes of functional groups in coleopteran communities in pine forest. *Biodiversity and Conservation*. 2010. Vol. 19. P. 2291–2305.

Ernst C. M., Buddle C. M. Seasonal pattern in the structure of epigeic beetle (Coleoptera) assemblages in two subarctic habitats in Nunavut, Canada. *Can. Entomol.* 2012. Vol. 145, iss. 2. P. 171–183.

Hosoda H. Altitudinal occurrence of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Mt. Kurobi, central Japan, with special references to forest vegetation and soil characteristics. *Pedobiologia*. 1999. Vol. 43. P. 364–371.

Koponen S., Relys V., Weiss I., Hoffmann J. On phenology of peat bog spiders. *Proceeding of the 20th European Colloquium of Arachnology*. Szombathely 22–26 July 2002. P. 163–170.

Löbl I., Smetana A. (Ed.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Stenstrup: Apollo Books Publ., 2003. Vol. 1. 819 p.

Merrett P. The phenology of spiders on heathland in Dorset. Families Lycosidae, Pisauridae, Agelenidae, Mimetidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Argiopidae. *J. Zool.* 1968. Vol. 156. P. 239–256.

Paschetta M., La Morgia V., Masante D., Negro M., Rorando A., Isaia M. Grazing history influences biodiversity: a case study on ground-dwelling arachnids (Arachnida: Araneae, Opiliones) in the Natural Park of Alpi Marittime (NW Italy). *J. Insect Conserv.* 2013. Vol. 17. P. 339–356.

Tchemeris A. N. Taxonomic notes on *Acanthomegabunus* Tsurusaki, Tchemeris & Logunov, 2000 (Arachnida: Opiliones: Phalangiidae), with description of the new species *A. altaicus* sp. n. from Altai Mountains of Russia and NE Kazakhstan. *Zootaxa*. 2015. Vol. 3990, no. 4. P. 567–574.

Tchemeris A. N., Logunov D. V., Tsurusaki N. A contribution to the knowledge of the harvestmen fauna of Siberia (Arachnida: Opiliones). *Arthropoda selecta*. 1998. Vol. 7, no. 3. P. 189–199.

World Spider Catalog. version 19.0. Natural History Museum Bern. 2018. doi: 10.24436/2

Received March 06, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Триликаускас Лаймонас Альбертович

научный сотрудник лаборатории экологии беспозвоночных животных, к. б. н.
Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, Россия, 630091

научный сотрудник отдела научно-исследовательской и эколого-просветительской деятельности Шорский национальный парк
ул. Садовая, 8а, Таштагол, Кемеровская область, Россия, 652990
эл. почта: laimont@mail.ru
тел.: 89136934981

Дудко Роман Юрьевич

старший научный сотрудник лаборатории филогении и фауногенеза, к. б. н.
Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, Россия, 630091
эл. почта: rdudko@mail.ru
тел.: 89134530217

CONTRIBUTORS:

Trilikauskas, Laimonas

Institute of Systematics and Ecology of Animals,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
11 Frunze St., 630091 Novosibirsk, Russia

Shorsky National Park
8a Sadovaya St., 652990 Tashtagol, Kemerovo Region, Russia
e-mail: laimont@mail.ru
tel.: +79136934981

Dudko, Roman

Institute of Systematics and Ecology of Animals,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
11 Frunze St., 630091 Novosibirsk, Russia
e-mail: rdudko@mail.ru
tel.: +79134530217

УДК 591.9 (574.587) (282.247.16)

ЗООБЕНТОС РЕКИ КЕМЬ, БАСЕЙН БЕЛОГО МОРЯ (СОСТАВ, ОБИЛИЕ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА)

И. А. Барышев

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

Проведено исследование состава и обилия макрозообентоса пороговых и плесовых участков реки Кемь (бассейн Белого моря). Выявлено 92 вида и надвидовых таксона беспозвоночных. Зообентос порогов более разнообразен, основу составляют амфибиотические насекомые на стадии личинки – поденки сем. Baetidae, ручейники семейств Hydropsychidae и Rhyacophilidae, веснянки (Plecoptera), двукрылые подсем. Orthoclaadiinae. Плесовые участки беднее в видовом отношении, преобладают виды хирономид подсемейства Chironominae. Основу биомассы зообентоса порогов (1112–2150 экз./м² и 1,7–6,9 г/м²) составляют ручейники и поденки, двустворчатые моллюски. Плесы отличаются скудным зообентосом (390–1210 экз./м² и 0,8–2,8 г/м²), биомассу формируют двустворчатые и брюхоногие моллюски, олигохеты и хирономиды. Выявлены локальные скопления крупных двустворчатых моллюсков *Anodonta cygnea* с высокими биомассами (до 460 г/м²). В трофической структуре наиболее показательна доля пассивных фильтраторов, высокая на порогах в нижнем течении реки и ниже проточных озер. По составу организмов – индикаторов сапробности водотоки бассейна р. Кемь относятся к β-мезосапробной зоне.

Ключевые слова: донные беспозвоночные; порог; плес; река; разнообразие; биомасса; фауна; фильтраторы; сапробность.

I. A. Baryshev. ZOOBENTHOS OF THE KEM' RIVER, WHITE SEA DRAINAGE BASIN (COMPOSITION, ABUNDANCE AND TROPHIC STRUCTURE)

The species composition and abundance of macrozoobenthos was studied in rapids and backwaters of the Kem' River (draining to the White Sea). 92 species and supra-species taxa of invertebrates were identified. Zoobenthos of the rapids was more diverse, the bulk of it made up of amphibiotic insects at the larval stage – mayflies of the family Baetidae (Ephemeroptera), caddisflies of the families Hydropsychidae and Rhyacophilidae, stoneflies (Plecoptera), dipterans of the subfamily Orthoclaadiinae. The backwaters are poorer in species diversity, the species of chironomids of the subfamily Chironominae predominate. The zoobenthos biomass in the rapids (1112–2150 ind./m² and 1.7–6.9 g/m²) is mainly composed of Trichoptera, Plecoptera and Bivalvia. The backwaters are poor in zoobenthos (390–1210 ind./m² and 0.8–2.8 g/m²). The biomass is formed by Bivalvia and Gastropoda, Oligochaeta and Chironomidae. Local, high-biomass (up to 460 g/m²) aggregations of large bivalves *Anodonta cygnea* have been found. In the trophic structure, the most indicative is the share of passive filter feeders, which is high in the rapids in the lower reaches of the river and downstream of flowage lakes. According to the composition of saprobity indicator organisms, watercourses of the Kem' River catchment belong to the β-mesosaprobic zone.

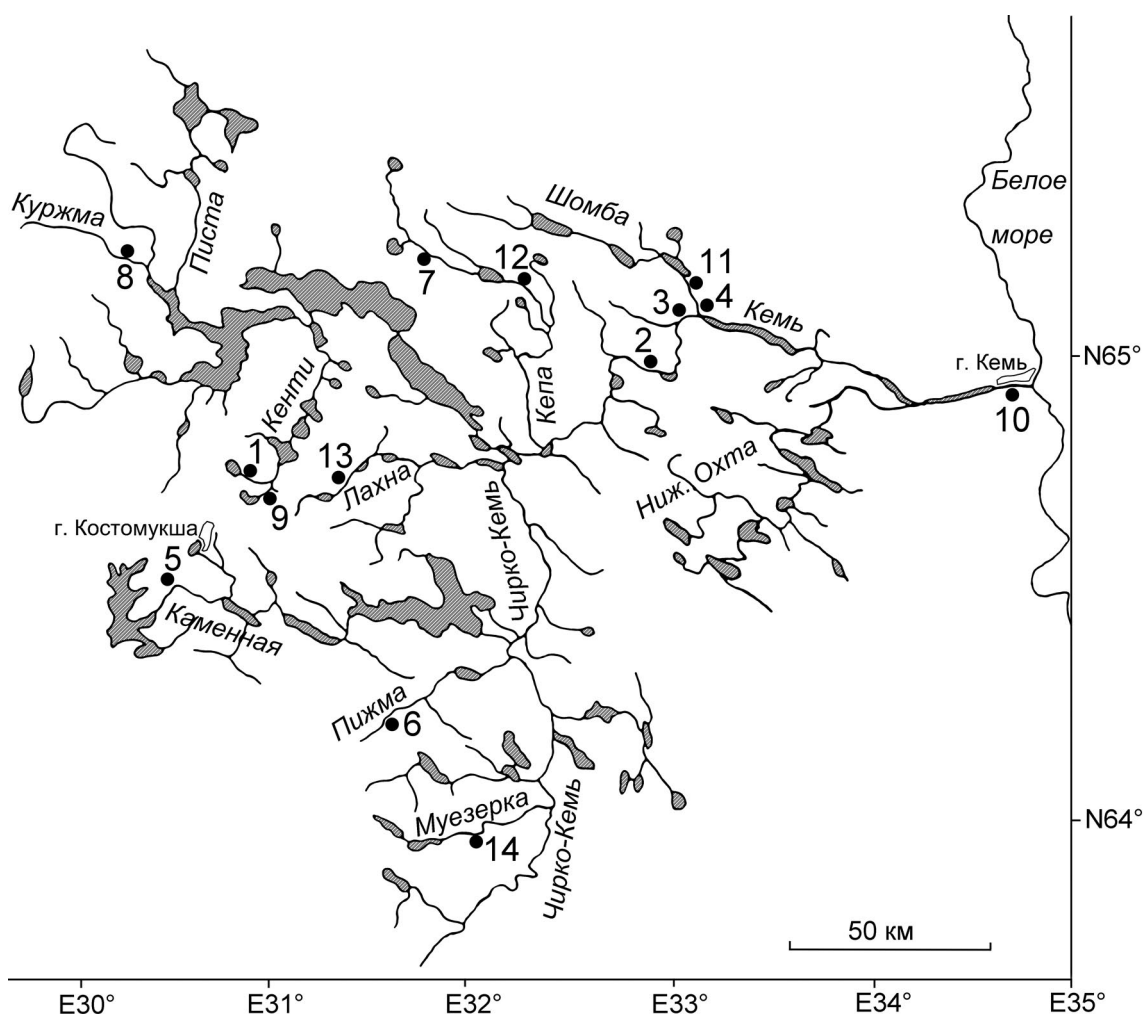
Keywords: benthic invertebrates; rapids; backwater; river; diversity; biomass; fauna; filter feeders; saprobity.

Введение

Река Кемь – крупнейшая по площади водосбора (28396 км²) озерно-речная система на территории Республики Карелия. Гидрологическая сеть чрезвычайно разветвлена – складывается из 1561 водотока разного размера и 11531 озеро площадью более 1 га [Григорьев, Грицевская, 1959]. Расположение водосборного бассейна на территории Фенноскандии (Балтийского кристаллического щита) обуславливает большое количество порогов и каменистых перекатов на речных участках. Для вод р. Кемь характерна высокая цветность (30–100 град.), вызванная значительным содержанием гуминовых веществ. Общая минерализация и содержание биогенов – низкие [Поверхност-

ные..., 2001]. Загрязнение реки бытовыми стоками невелико из-за низкой плотности населения. Наиболее существенным антропогенным воздействием на реку является изменение гидрологического режима вследствие затопления площадей под водохранилища. Существенной техногенной трансформации подвержены реки Кенти и Контокки вследствие деятельности Костомукшского ГОК. Большое значение для энергообеспечения региона имеет каскад Кемских ГЭС, в настоящее время включающий в себя Путкинскую, Пожедумскую, Кривопорожскую и Юшкозерскую электростанции. Кроме того, планируется строительство Белопорожских ГЭС-1 и ГЭС-2.

Первые исследования фауны бентосных беспозвоночных в водотоках бассейна р. Кемь



Карта-схема реки Кемь и расположение станций (1–14). Нумерация в соответствии с табл. 1
Map of the Kem River and the sampling sites (1–14). Numbering is given in accordance with Tab. 1

Таблица 1. Характеристика материала

Table 1. Sampling sites description

№	Название водотока Watercourse name	Плес/ порог Flow pattern	Дата сбора Sampling date	Долгота, широта Longitude, latitude	Число проб Number of samples
1	Ручей Безымянный Bezmyanny Brook	Плес Backwater	15.08.2017	E30.793, N64.764	4
2	Кемь Kem	Плес Backwater	05.08.2017	E32.870, N64.979	3
3	Кемь Kem	Плес Backwater	05.08.2017	E33.039, N65.100	3
4	Шомба Shomba	Плес Backwater	05.08.2017	E33.093, N65.104	3
5	Каменная Kamennaya	Порог Rapids	21.07.1999	E30.682, N64.474	3
6	Пижма Pizhma	Порог Rapids	24.07.2009	E31.468, N64.181	3
7	Кепа Kepa	Порог Rapids	09.08.2008	E31.794, N65.218	3
8	Куржма Kurzhma	Порог Rapids	09.08.2008	E30.297, N65.202	3
9	Кенти Kenti	Порог Rapids	10.08.2008	E30.918, N64.704	3
10	Кемь Kem	Порог Rapids	14.08.2013	E34.618, N64.945	3
11	Шомба Shomba	Порог Rapids	14.08.2013	E33.093, N65.107	3
12	Кепа Kepa	Порог Rapids	15.08.2013	E32.243, N65.159	3
13	Лахна Lakhna	Порог Rapids	15.08.2013	E31.455, N64.767	3
14	Муезерка Muezerka	Порог Rapids	16.08.2013	E31.894, N63.952	3
Всего Total					43

были сосредоточены в основном на жемчужнице *Margaritifera margaritifera* [Верещагин, 1930; Влостов, 1934]. Позже весомый вклад в изучение биоты реки внесли работы по определению возможных последствий строительства Западно-Карельской железной дороги, оценка влияния Костомукшского ГОК, а также инвентаризации флоры и фауны водных объектов заповедника «Костомукшский» [Лазаревская, Потапенко, 1959; Потапова, 1959; Гордеева и др., 1982, 1986; Рябинкин, 1989; Рябинкин, Хазов, 1989; Ecosistem..., 1997; Материалы..., 1998 и др.]. При этом основное внимание уделялось озерам, исследования речного зообентоса единичны [Кухарев и др., 1998; Калинкина и др., 2003]. В ходе отдельных работ выявлено обилие донных беспозвоночных некоторых речных участков и определена основа видового состава. Большая же часть р. Кемь в этом отношении до настоящего времени изучена крайне слабо. Вместе с тем исследование структуры зообентоса речных участков является важным компонентом в рациональном природопользовании, без

которого невозможен полноценный экологический мониторинг. Настоящее исследование макрозообентоса водотоков бассейна р. Кемь проведено с целью анализа структуры сообществ донных беспозвоночных и оценки экологического состояния водотоков региона. В задачи исследования входило: выявить состав и обилие донных беспозвоночных, оценить биологическое разнообразие и трофическую структуру, определить сапробность, сопоставить пороговые и плесовые участки по указанным характеристикам.

Материалы и методы

Материал для исследования – количественные пробы макрозообентоса – отбирали в период с 1999 по 2017 гг. Обследовали пороговые и плесовые участки реки Кемь. Всего собрано и обработано 43 пробы – 30 с пороговых и 13 с плесовых участков. Обследовано 14 станций (табл. 1).

Пороговые участки отличаются высокими скоростями течения (0,3–0,6 м/с) и каменисты-

ми грунтами с преобладанием мелкого валуна, гальки и гравия. Детрита в грунте порогов немного, заиление отсутствует. Плесы формируются на участках с замедленным течением (до 0,3 м/с), где происходит осадконакопление. Грунты отличаются существенным слоем детрита, ила или глинистых отложений.

Отбор проб производили количественной рамкой площадью 0,04 м² с пороговых участков и дночерпателем ДАК 250 площадью 0,025 м² с плесовых. Собранный материал фиксировали 70% этанолом. В лаборатории беспозвоночных изымали из пробы и взвешивали с точностью 0,1 мг по таксономическим группам. Для определения видов использовали современные руководства [Определитель..., 1997, 1999, 2001, 2016; Янковский, 2002]. Определение двустворчатых моллюсков отряда Veneroidea проведено А. А. Фроловым (ММБИ). Названия видов приведены в соответствии со сложившейся к настоящему времени в Европе системой на основе базы данных Fauna Europea [De Jong et al., 2014]. Для оценки сапробности выбран метод Пантле – Букка в модификации, учитывающей «индикаторный вес» видов [Sladecsek, 1973]. Индексы биологического разнообразия рассчитаны по стандартным формулам [Мэгарран, 1992]. Для сравнения количественных характеристик зообентоса плесов и порогов использовали критерий Манна – Уитни (U) для численности и биомассы и критерий Стьюдента для индексов разнообразия и сапробности [Шитиков и др., 2003]. Статистические расчеты проведены с использованием программы Past 3.15 [Hammer et al., 2001]. После знака «±» приведена стандартная ошибка (ошибка средней). Учет биомассы и численности представителей отряда Unionoidea (Bivalvia) производили отдельно от других таксонов зообентоса из-за их крупных размеров. Для оценки трофической структуры приняты следующие группы: хищники (Х), измельчители (И), соскребатели (С) и коллекторы-подбиратели (КП). Кроме того, коллекторы-фильтраторы нами учтены как две группы – активно прокачивающие воду (АФ) и «пассивно» улавливающие пищу в сети, построенные на течении (ПФ) [Vannote et al., 1980; Кочарина, 2005; Тиунова, 2006].

Результаты

В составе зообентоса водотоков реки Кемь нами выявлено 92 таксона различного уровня, 68 – на порогах и 32 – на плесах (табл. 2).

Основу видового состава зообентоса порогов составляют реофильные виды – поденки семейства Baetidae, ручейники семейств

Hydropsychidae и Rhyacophilidae, веснянки Plecoptera. Среди хирономид наибольшее видовое разнообразие приходится на подсемейство Orthocladiinae. Плесовые же участки отличаются значительным числом видов хирономид подсемейства Chironominae и отсутствием реофильных видов. Данные о нахождении 69 видов приводили ранее в литературе, впервые для бассейна нами выявлено 23 вида.

Численность и биомасса зообентоса варьировали по участкам в значительных пределах. Основные характеристики обилия и значения индексов разнообразия и сапробности представлены в табл. 3.

Расчет индекса сапробности показал, что обследованные водотоки относятся к β-мезо-сапробной зоне. Различия между пороговыми и плесовыми участками по этому показателю выявить не удалось.

По численности в бентосе порогов преобладают хирономиды подсемейства Orthocladiinae, поденки (*Baetis rhodani*, *B. vernus*), ручейники (*Hydropsyche pellucidula*, *Rhyacophila nubila*) и олигохеты (*Cognettia glandulosa*, *Eiseniella tetraedra*). Основу биомассы составляют ручейники и поденки, двустворчатые моллюски и клопы *Aphelocheirus aestivalis* (за счет обилия на отдельных участках). В составе зообентоса плесовых участков по численности преобладают хирономиды подсемейства Chironominae (*Stictochironomus crassiforceps*, *Microtendipes* gr. *pedellus*) и олигохеты (*Spirosperma ferox*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Stylaria lacustris*), а по биомассе двустворчатые (*Pisidium amnicum*) и брюхоногие моллюски (*Planorbarius corneus*, *Planorbis* sp.), олигохеты и хирономиды (табл. 4).

На отдельных пороговых участках (р. Кепа) крупные двустворчатые моллюски (*Anodonta cygnea*) присутствовали в значительных количествах (до 25–50 экз./м²). Биомасса зообентоса достигала 420–460 г/м², что на два порядка превышает обычные значения, в связи с чем мы не включили эти данные в табл. 3. Вместе с тем крупные двустворчатые моллюски выявлены только в двух пробах из 43, что составляет менее 5 %.

Соотношение числа видов и биомассы трофических групп в зообентосе порогов и плесов приведено в табл. 5.

По числу видов в зообентосе и плесов и порогов преобладают КП. В зообентосе порогов доля видов И, Х, С и ПФ достоверно выше. Плесовые участки отличаются существенным относительным числом видов КП и АФ. По биомассе плесовые участки отличаются большей долей коллекторов-подбирателей; доля И, Х

Таблица 2. Таксономический состав макрозообентоса водотоков бассейна Кеми

Table 2. Taxonomic composition of the macrozoobenthos of the Kem River basin

Таксон Taxon	Пороги Rapids	Плесь Backwaters	Отмечен ли ранее Previous detection
Nematoda	+	+	+
Oligochaeta			
<i>Aelosoma tenebrarum</i> Vejdovský, 1880	+	–	–
<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen, 1888)	+	–	–
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	–	–
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	–	+	+
<i>Nais simplex</i> Piguët, 1906	–	+	+
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	–	+	+
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	–	+	+
Hirudinea			
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
<i>Proclipsis tessellata</i> (O. F. Müller, 1774)	–	+	–
<i>Theromyzon tessulatum</i> (O. F. Müller, 1774)	–	+	–
Bivalvia			
<i>Anodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
<i>Pisidium amnicum</i> (O. F. Müller, 1774)	–	+	+
<i>P. henslowanum</i> (Sheppard, 1825)	+	–	–
<i>P. hibernicum</i> Westerlund, 1894	+	–	–
<i>P. nitidum</i> Jenyns, 1832	+	–	–
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
Gastropoda			
<i>Ancylus fluviatilis</i> Müller, 1774	+	–	+
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud, 1805	+	–	+
<i>Planorbis corneus</i> Linnaeus, 1758	–	+	+
<i>Planorbis</i> sp.	–	+	+
Hydracarina	+	–	+
Ostracoda	+	+	+
Ephemeroptera			
<i>Baetis fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	–	+
<i>B. rhodani</i> (Pictet, 1843)	+	–	+
<i>B. vernus</i> Curtis, 1834	+	–	+
<i>Cloeon</i> sp.	–	+	+
<i>Ecdyonurus joernensis</i> Bengtsson, 1909	+	–	+
<i>Heptagenia dalecarlica</i> Bengtsson, 1912	+	–	+
<i>H. fuscogrisea</i> (Retzius, 1783)	+	–	+
<i>H. sulphurea</i> (Müller, 1776)	+	–	+
<i>Nigrobaetis digitatus</i> (Bengtsson, 1912)	+	–	–
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	+	–	+
<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)	+	–	+
Plecoptera			
<i>Diura bicaudata</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
<i>D. nanseni</i> (Kempny, 1900)	+	–	–
<i>Isoperla difformis</i> (Klapalek, 1909)	+	–	+
<i>Leuctra digitata</i> Kempny, 1899	+	–	+
<i>L. fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)	+	–	–
<i>Nemoura</i> sp.	+	–	+
<i>Protonemura intricata</i> (Ris, 1902)	+	–	+
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+

Продолжение табл. 2

Table 2 (continued)

Таксон Taxon	Пороги Rapids	Плеса Backwaters	Отмечен ли ранее Previous detection
Trichoptera			
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	+	-	+
<i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis, 1834)	+	-	+
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	+	-	+
<i>Ceraclea</i> sp.	+	-	+
<i>Ceratopsyche silfvenii</i> (Ulmer, 1906)	+	-	+
<i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet, 1834)	+	-	+
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	+	-	+
<i>Hydroptila</i> sp.	+	-	+
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton, 1873	+	-	+
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	+	-	+
<i>Limnephilus</i> sp.	-	+	+
<i>Micrasema setiferum</i> (Pictet, 1834)	+	-	+
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
<i>Oxyethira</i> sp.	+	-	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	+	-	+
<i>Rhyacophila fasciata</i> Hagen, 1859	+	-	+
<i>R. nubila</i> Zetterstedt, 1840	+	-	+
<i>Stenophylax lateralis</i> (Stephens, 1837)	+	-	-
Megaloptera			
<i>Sialis lutaria</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+
Heteroptera			
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)	+	-	-
Coleoptera			
<i>Donacia</i> sp.	+	-	+
<i>Elmis aenea</i> (Muller, 1806)	+	-	-
<i>E. maugetii</i> Latreille, 1802	+	-	-
<i>Hydraena gracilis</i> Germar, 1824	+	-	+
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer, 1793)	+	+	-
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Muller, 1806)	+	-	-
Diptera			
Ceratopogonidae spp.	+	+	+
Simuliidae			
<i>Simulium</i> (<i>Archsimulium</i>) <i>polare</i> Rubtsov, 1940	+	-	-
<i>S. (Odagmia) frigidum</i> Rubtsov, 1940	+	-	+
<i>S. morsitans</i> Edwards, 1915	+	-	+
<i>S. (Eusimulium) angustipes</i> Edwards, 1915	+	-	-
<i>Simulium</i> sp.	+	-	+
Chironomidae			
<i>Chironomus</i> sp.	-	+	+
<i>Corynoneura</i> gr. <i>carriana</i>	-	+	+
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	-	+	+
<i>Heterotrissocladius marcidus</i> (Walker, 1856)	-	+	+
<i>Micropsectra</i> sp.	-	+	-
<i>Microtendipes</i> gr. <i>pedellus</i>	-	+	+
Ortocladeinae spp.	+	+	+
<i>Procladius</i> (<i>Holotanypus</i>) sp.	-	+	+
<i>Psectrocladius simulans</i> (Johannsen, 1937)	-	+	+
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	-	+	+

Окончание табл. 2

Table 2 (continued)

Таксон Taxon	Пороги Rapids	Плеса Backwaters	Отмечен ли ранее Previous detection
Tanypodinae spp.	+	+	+
Tanytarsus sp.	-	+	+
<u>Tipulidae</u>			
<i>Prionocera turcica</i> (Fabricius, 1787)	+	-	-
<u>Tabanidae</u>			
<i>Chrysops</i> sp.	-	+	+
<u>Pediciidae</u>			
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	+	-	+
<u>Empididae</u>			
<i>Hemerodromia</i> sp.	+	-	-
<u>Limoniidae</u>			
<i>Phylidorea</i> sp.	-	+	-
Всего Total	68	32	«+» – 69 «-» – 23

и ПФ достоверно ниже, чем на порогах. Сравнение структуры зообентоса порогов в верхнем и нижнем течении показало, что численность зообентоса несколько выше в верховьях ($U = 50$, $p = 0,04$). По остальным показателям – биомассе, индексам Шеннона и Симпсона, сапробности – достоверных отличий выявить не удалось. Вместе с тем в зообентосе порогов верхнего течения выше доля личинок амфибиотических насекомых – Ephemeroptera, Trichoptera, Simuliidae, Chironomidae. В нижнем течении возрастает доля Oligochaeta и Hemiptera. Наряду с изменением таксономического состава происходит смена трофической структуры. Так, доля биомассы ПФ снижается с 20 % в верхнем течении до 2 % в нижнем (различия достоверны, $U = 44$). В нижнем течении несколько (на нашем материале статистически недостоверно) снижается доля И (с 10 до 3 %) и С (с 26 до 9 %), а доля КП возрастает (с 15 до 35 %). Кроме того, повышенная доля пассивных фильтраторов отмечена ниже проточных озер в пределах 2 км (станции 7, 9, 13) – 27,3 %, в то время как при отсутствии влияния озера – 9,2 %. Различия достоверны, $U = 50$, $p = 0,04$.

Обсуждение

Состав макрозообентоса водотоков бассейна р. Кемь в целом близок к выявленному ранее для рек региона [Khrennikov et al., 2007; Барышев, 2015]. Список видов, который удалось составить в ходе данной работы, очевидно, не является исчерпывающим. Так, по данным А. В. Рябинкина [2008], для водоемов и водотоков бассейна р. Кемь различными авторами

было выявлено 502 таксона. Вместе с тем такое большое число видов обусловлено подробными исследованиями озерной фауны. Для речных участков выявленный ранее видовой состав скромнее. Например, для порогов и каменистых перекатов было установлено 53 таксона [Кухарев, 1995; Кухарев и др., 1995]. Для русловой части плесовых участков реки выявлено 15 систематических групп, из которых наиболее богаты видами малоцетинковые черви (Oligochaeta) и личинки хирономид (Chironomidae) [Рябинкин, 1983, 1989]. Выявленные нами впервые для бассейна 23 вида составляют 25 % от установленного в данной работе видового состава и около 5 % от всей фауны, что довольно много. По всей видимости, это связано с малой изученностью речных экосистем бассейна. В составе зообентоса выявлен один охраняемый вид – *Protonemura intricata*, занесенный в Красную книгу Республики Карелия с категорией 3 (NT). Клоп *Aphelocheirus aestivalis*, выявленный в притоке Кепа (см. рис., ст. 12), находится в бассейне р. Кемь на северной границе ареала (N65, 12). Вероятно, это самая северная область распространения данного европейского вида в России и его присутствие в бассейне р. Кемь установлено в настоящей работе впервые. В соседней Финляндии северная точка ареала этого вида находится на близкой широте – N65,45 [Kuusela, 1994].

В зообентосе выявлено относительно малое число таксонов (8), отмеченных одновременно в порогах и в плесах, что говорит о существенной разнице донного населения этих местобитаний. Наше исследование показывает, что разнообразие зообентоса пороговых участков

Таблица 3. Сравнение численности (N, экз./м²), биомассы (B, мг/м²) зообентоса и биотических индексов пороговых и плесовых участков (без учета крупных Bivalvia отряда Unionoida)

Table 3. Comparison of abundance (N, spec./m²), biomass (B, mg / m²) of the zoobenthos and biotic indices of rapids and backwaters (excluding the large Bivalvia of the Unionoida order)

Показатель Index	Пороги Rapids		Плеса Backwaters		Сравнение порогов и плесов Comparison of rapids and backwaters		
	N	B	N	B	N	B	Отличия Difference (p=0,05)
Среднее Average	1589	4935	778	1818	Кр. Манна – Уитни Mann-Whitney criteria U = 73	Кр. Манна – Уитни Mann-Whitney criteria U = 103	Да Yes
Медиана Median	1475	3197	880	1156			
25% квартиль 25% quartile	1112	1723	390	792			
75% квартиль 75% quartile	2150	6852	1210	2832			
Мин. Min.	125	267	120	248			
Макс. Max.	2950	20612	1560	5900			
Индекс Шеннона Shannon Index	1,7 ± 0,10	1,4 ± 0,12	1,1 ± 0,15	0,9 ± 0,11	Кр. Стюд. t-test t = 3,7	Кр. Стюд. t-test t = 2,5	Да Yes
Индекс Симпсона Simpson Index	0,3 ± 0,03	0,3 ± 0,04	0,4 ± 0,08	0,5 ± 0,07	Кр. Стюд. t-test t = 2,2	Кр. Стюд. t-test t = 2,7	Да Yes
Сапробность Saprobity	1,7 ± 0,25		1,7 ± 0,30		Крит. Стюд. t-test t = 0,01		Нет No

существенно выше, чем плесовых, как по числу видов, так и по биологическим индексам (см. табл. 2, 3). Видовое богатство литореофильного биоценоза отмечали и ранее [Жадин, 1940]. Повышенное разнообразие зообентоса порогов и перекатов по сравнению с плесами также отмечали в реках бассейна Оби [Петкевич, Иоганзен, 1958], п-ова Сахалин [Жуйкова, 1973], Урала и Тимана [Шубина, 2006]. По составу зообентос порогов и перекатов р. Кемь можно оценить как типичный литореофильный биоценоз по классификации В. И. Жадина [1940]. Выявленные виды обычны для порожистых участков с каменистыми грунтами [Шубина, 2006; Khrennikov et al., 2007; Чертопруд, 2011; Барышев, 2015]. Плесовые участки отличаются существенным заилением, и преимущественно здесь формируется пелофильный биоценоз. Многие виды, выявленные нами в зообентосе плесов, отнесены В. И. Жадиным к пелофилам стоячих вод [Жадин, 1940]. По составу зообентос плесовых участков близок к таковому в равнинных реках других регионов [Зверева, 1969; Щербина, 2005]. Имеющиеся в литературе данные по плесовым участкам порожистых рек также указывают на сопоставимый состав зообентоса [Яковлев, 2005; Шубина, 2006]. Кроме того,

население плесовых участков р. Кемь сходно с бентосом проточных озер бассейна реки Кемь [Рябинкин, 1983, 1989; Рябинкин, Хазов, 1995].

Выявленные значения обилия зообентоса сопоставимы с таковыми в других реках зоны северной тайги Восточной Фенноскандии. Так, для порогов рек региона ранее были установлены значения 1,2–10,3 тыс. экз./м² и 1,3–15,4 г/м² [Khrennikov et al., 2007; Барышев, 2015]. Количественные данные по обилию зообентоса плесов региона единичны. Для реки Кемь ранее были выявлены значения 1,5–5,8 тыс. экз./м² и 0,9–4,2 г/м² [Рябинкин, 1989]. Сравнение обилия зообентоса пороговых и плесовых участков показало, что последние статистически достоверно уступают порогам (см. табл. 3). На такое же соотношение обилия указывают и литературные данные [Рябинкин, 1989; Шубина, 2006; Khrennikov et al., 2007; Барышев, 2015]. Известно, что обилие зообентоса значительно варьирует по участкам. Так, для плесов бассейна р. Кемь ранее отмечали снижение биомассы в зависимости от глубины – от 3,6 г/м² в литорали до 0,8 г/м² в медиали – и от типа грунта – от 2 г/м² в слабо заиленном песке до 0,04 г/м² в глине [Рябинкин, 1983, 1989]. Выявленный в данной работе

Таблица 4. Численность и биомасса зообентоса пороговых и плесовых участков реки Кемь (средние значения, без учета крупных двустворчатых моллюсков отряда Unionoidea)

Table 4. Abundance and biomass of the zoobenthos of the Kem River rapids and backwaters (average, excluding the large Bivalvia of the Unionoidea order)

Таксон Taxon	Пороги Rapids				Плеса Backwaters			
	N	N%	B	B%	N	N%	B	B%
Nematoda	2	0,1	1	0,0	0	0,0	0	0,0
Oligochaeta	133	8,3	329	6,7	206	26,6	338	18,6
Hirudinea	3	0,2	20	0,4	3	0,4	4	0,2
Bivalvia	138	8,7	606	12,3	55	7,1	506	27,8
Gastropoda	60	3,8	194	3,9	28	3,6	326	17,9
Crustacea	0	0,0	0	0,0	34	4,4	11	0,6
Hydracarina	20	1,3	12	0,2	0	0,0	0	0,0
Ephemeroptera	272	17,1	436	8,8	3	0,4	6	0,3
Plecoptera	83	5,2	167	3,4	0	0,0	0	0,0
Trichoptera	268	16,8	1672	33,9	3	0,4	179	9,9
Hemiptera	29	1,8	540	10,9	0	0,0	0	0,0
Megaloptera	0	0,0	0	0,0	6	0,8	73	4,0
Coleoptera	50	3,1	85	1,7	3	0,4	5	0,3
Simuliidae	127	8,0	163	3,3	0	0,0	0	0,0
Chironomidae	378	23,8	146	2,9	422	54,4	306	16,8
Ceratopogonidae	4	0,3	4	0,1	3	0,4	3	0,2
Diptera прочие (others)	24	1,5	562	11,4	9	1,2	60	3,3
Всего	1589		4935		778		1818	

Примечание. N – численность, экз./м²; B – биомасса, мг/м².

Note. N is number, spec./m²; B – biomass, mg/m².

большой разброс между минимальным и максимальным значениями подтверждает эти выводы (см. табл. 3). Существенны оказались и различия состава зообентоса порогов и плесов, что не раз отмечали ранее. Так, для многих регионов установлено, что литореофильный биоценоз отличается видовым разнообразием и высокой биомассой [Жадин, 1940; Зверева, 1969; Шубина, 2006]. Кроме того, некоторые классификации относят население каменистого дна порогов и мягких грунтов плесов к разным экологическим группировкам [Протасов, 1994; Шарапова, 2007].

Для бассейна р. Кемь характерно расположение порогов преимущественно в верхнем течении, а плесов в нижнем. Так, из обследованных на плесах в верхнем течении находится одна станция (ст. 1, см. табл. 1), а в нижнем три (ст. 2, 3, 4). На обследованных порогах три станции расположены в нижнем течении (ст. 10, 11, 12), а семь – в верхнем (ст. 5–9, 13, 14). Такое соотношение является обычным для рек, и именно оно рассматривается как основное в концепции речного континуума [Vannote

et al., 1980]. Отличия в трофической структуре порогов и плесов, вероятно, обусловлены разными пищевыми ресурсами в этих биотопах. Наиболее показательной характеристикой структуры зообентоса, вероятно, является доля пассивных фильтраторов. Снижение доли организмов этой группы в зообентосе порогов с 20 % в верхнем течении до 2 % в нижнем полностью соответствует положениям концепции речного континуума [Vannote et al., 1980]. В литературе не раз отмечали влияние поступающего в реку озерного сестона на структуру зообентоса, в частности, на долю пассивных фильтраторов [Richardson, Maskau, 1991; Hoffsten, 1999; Барышев, Кухарев, 2011]. В водотоках бассейна р. Кемь нами также выявлено значительное увеличение обилия зообентоса и увеличение доли пассивных фильтраторов ниже проточных озер.

Выявленный клоп *Aphelocheirus aestivalis* в литературе характеризуется высокой оксифильностью. Считается, что именно этот фактор обуславливает его чувствительность к загрязнению рек [Huxley, 2003]. В водотоках

Таблица 5. Соотношение трофических групп в зообентосе порогов и плесов

Table 5. Ratio of functional groups in zoobenthos of rapids and backwaters

Трофическая группа Functional groups	Пороги Rapids		Плесы Backwaters		Отличия, кр. Манна – Уитни Difference, Mann-Whitney (p = 0,05)	
	Число видов, % Number of sp., %	Биомасса, %, Biom., %	Число видов, % Number of sp., %	Биомасса, %, Biom., %	Число видов, % Number of sp., %	Биомасса, %, Biom., %
Измельчители Shredders	13 ± 1,6	8 ± 1,8	2 ± 1,3	6 ± 5,5	Да, U = 38 Yes	Да, U = 46 Yes
Хищники Predators	13 ± 1,9	26 ± 5,2	7 ± 4,3	8 ± 8,0	Да, U = 102 Yes	Да, U = 62 Yes
Соскребатели Scrapers	18 ± 1,7	21 ± 4,6	9 ± 3,3	22 ± 10,1	Да, U = 95 Yes	Нет, U = 133 No
Коллекторы- подбиратели Collectors	30 ± 3,4	21 ± 4,4	68 ± 5,5	48 ± 9,5	Да, U = 36 Yes	Да, U = 95 Yes
Пассивные фильтраторы Passive filter feeders	17 ± 2,2	15 ± 4,0	0,0	0,0	Да Yes	Да Yes
Активные фильтраторы Active filter feeders	9 ± 1,4	9 ± 3,3	14 ± 2,8	16 ± 4,4	Нет, U = 111 No	Нет, U = 134 No

бассейна р. Кемь этот вид обитает в нижнем течении, и это указывает, что не количество растворенного кислорода является лимитирующим фактором на северной границе ареала. Ранее нами в пределах Фенноскандии существенные скопления этого вида были выявлены именно на участках с повышенной трофностью и биомассой зообентоса – ниже проточных озер и в нижнем течении рек [Барышев, Кухарев, 2011; Барышев, 2017]. Можно предположить, что в условиях рек Севера с насыщенной кислородом водой, но относительно бедными донными сообществами именно недостаток пищи лимитирует распространение этого вида.

Анализ состава видов – индикаторов сапробности показал, что водотоки бассейна р. Кемь относятся к β-мезосапробной зоне. Это указывает на удовлетворительное качество воды и совпадает с результатами предыдущих исследований [Гордеева и др., 1982]. В рамках исследования не удалось выявить существенных различий по данному показателю между пороговыми и плесовыми участками. Вероятно, продолжение работ в этом направлении позволит получить более подробные выводы.

Заключение

В макрозообентосе реки Кемь выявлено 92 вида и таксона надвидового уровня, из которых 23 – впервые для бассейна. Состав видов соответствует фауне реки зоны северной тайги. Выявлен один охраняемый вид – *Protonemura intricata* (Красная книга Республики Карелия,

3 NT). Установлено самое северное в России место обитания клопа *Aphelocheirus aestivalis*. Пороговые участки отличаются от плесов значительным видовым разнообразием и обилием зообентоса. В трофической структуре наиболее показательной оказалась доля пассивных фильтраторов, высокая на пороговых участках в нижнем течении реки и ниже проточных озер. По составу организмов – индикаторов сапробности водотоки бассейна р. Кемь относятся к β-мезосапробной зоне.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ 0221-2017-0045).

Автор чрезвычайно признателен А. А. Фролову (ММБИ) за определение двустворчатых моллюсков отряда Veneroidea и С. В. Айбулатову (ЗИН РАН) за консультации по определению представителей Simuliidae.

Литература

Барышев И. А. Особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 1. С. 29–36. doi: 10.17076/eco36

Барышев И. А. Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области // Биология внутренних вод. 2017. № 4. С. 50–60. doi: 10.7868/S0320965217040064

Барышев И. А., Кухарев В. И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым

течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Учен. зап. ПетрГУ. 2011. № 6(119). С. 16–19.

Верещагин Г. Ю. О добыче перламутра и жемчуга в Карелии и Мурманском крае. Озера Карелии. Л.: Изд. Бородин. биост., 1930. С. 145–156.

Влостов Б. В. Биология жемчужницы (*Margaritana margaritifera*) и проблема использования ее раковины как перламутрового сырья // Тр. Бородин. биол. станции. 1934. Т. 7, вып. 2. С. 5–36.

Гордеева Л. И., Филимонова Н. А., Рябинкин А. В. Гидробиологическая характеристика водоемов озерно-речной системы р. Кеми на участке будущего Белопорожского водохранилища // Исследование озерно-речных систем Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 21–23.

Гордеева Л. И., Власова Л. И., Калугин А. И., Рябинкин А. В., Тимакова Т. М., Фрейндлинг А. В., Хазов А. Р. Биологический контроль качества воды в зоне действия железорудного горно-обогатительного комбината (ГОКа) // Биоиндикация и биотестирование природных вод. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986. С. 52–53.

Григорьев С. В., Грицевская Г. А. Каталог озер Карелии. М.; Л.: АН СССР, 1959. 239 с.

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л.: АН СССР, 1940. 991 с.

Жуйкова Л. И. Фауна донных беспозвоночных реки Белой (о. Сахалин) // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1973. Вып. 4. С. 70–83.

Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1969. 279 с.

Калинкина Н. М., Кухарев В. И., Морозов А. К., Рябинкин А. В. Современное состояние водоемов системы реки Кенти // Водная среда Карелии: исследование, использование и охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 53–59.

Кочарина С. Л. Трофическая структура беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 49–61.

Кухарев В. И. Зообентос р. Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 60–68.

Кухарев В. И., Пальшин Н. И., Сало Ю. А. Общая характеристика озерно-речной системы Кенти-Кенто // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 4–7.

Кухарев В. И., Власова Л. И., Калинкина Н. М., Рябинкин А. В., Хазов А. Р., Чекрыжева Т. А. Исследование влияния техногенных вод Костомукшского ГОКа на водоемы системы р. Кенти (бассейн р. Кемь) методами гидроэкологии // Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия: Тез. докладов Всерос. совещ. Апатиты: КНЦ РАН, 1998. С. 68–70.

Лазаревская Н. И., Попенко Л. К. Озера бассейна р. Каменной – Каменное, Лувозеро, Кимас: Мате-

риалы по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. С. 66–113.

Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский». Препринт доклада. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 44 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые / Ред. С. Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 1997. 440 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / Ред. С. Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 1999. 1000 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / Под общ. ред. С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2001. 836 с.

Петкевич А. Н., Иоганзен Б. Г. Перспективы рыбного хозяйства Верхней Оби в связи с гидростроительством // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1958. Т. 44. С. 5–28.

Поверхностные воды Калевальского района и территории Костомукши в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 168 с.

Потапова О. И. Оз. Ньюозеро // Озера Карелии: Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1959. С. 520–525.

Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 1994. 308 с.

Рябинкин А. В. Донные биоценозы верхнего течения реки Кемь // Тез. докл. 3-й респ. конф. по пробл. рыбохоз. исслед. внутр. водоемов Карелии (26–28 апреля 1983 г.). Петрозаводск.: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 58–60.

Рябинкин А. В. Донные биоценозы водоемов зоны затопления Белопорожского водохранилища (проектируемого) // Современный режим природных вод бассейна р. Кеми. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. С. 213–219.

Рябинкин А. В. Фауна донных беспозвоночных бассейна р. Кеми // Труды КарНЦ РАН. Биогеография. 2008. Вып. 12. С. 134–145.

Рябинкин А. В., Хазов А. Р. Современное состояние и особенности распределения донной фауны озер Куйто // Современный режим природных вод бассейна р. Кеми. Петрозаводск, 1989. С. 109–121.

Рябинкин А. В., Хазов А. Р. Динамика бентоценозов озер системы р. Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 87–93.

Тиунова Т. М. Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. 2006. № 6. С. 457–463.

Чертопруд М. В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 1. С. 51–73.

Шарапова Т. А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2007. 167 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шубина В. Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.

Шербина Г. Х. Влияние промышленных стоков сыроваренного завода на структуру макрозообентоса малой реки // Биология внутренних вод. 2005. № 3. С. 98–103.

Яковлев В. А. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: КНЦ РАН, 2005. Ч. 1. 161 с.; ч. 2. 145 с.

Янковский А. В. Определитель мошек (Diptera: Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). СПб.: ЗИН РАН, 2002. 570 с.

De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity Data Journal 2: e4034. 2014. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034

Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship // Finnish Environment Institute, Helsinki, 1997. 364 p.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. 4(1). 9 p.

Hoffsten P. Distribution of filter-feeding caddisflies (Trichoptera) and plankton drift in a Swedish lake-outlet stream // Aquatic Ecology. 1999. Vol. 33, no. 4. P. 377–386.

Huxley T. Provisional atlas of the British aquatic bugs (Hemiptera, Heteroptera) // Huntingdon, Centre for Ecology and Hydrology Biological records Centre. 2003. 118 p.

Khrennikov V. V., Baryshev I. A., Shustov U. A., Pavlov V. N., Ilmast N. V. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology & Hydrobiology. Vol. 7, no. 1. 2007. P. 71–77.

Kuusela K. Virtaluteen *Aphelocheirus aestivalis* (Heteroptera, Aphelocheiridae) pohjoinen löytö Pudasjärveltä [Northernly record of Saucer Bug, *Aphelocheirus aestivalis*, from Pudasjärvi, Finland] // Sahlbergia. 1994. Vol. 1. P. 30–32.

Richardson J. S., Mackay R. J. Lake outlets and the distribution of filter feeders: an assessment of hypotheses // Oikos. 1991. Vol. 62, no. 3. P. 370–380.

Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol. 1973. Vol. 7. 218 p.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, no. 1. P. 130–137.

Поступила в редакцию 23.01.2018

References

Baryshev I. A. Osobennosti formirovaniya struktury makrozoobentosa porogovykh uchastkov rek Karel'skogo berega Belogo morya [Peculiarities of macrozoobenthos structure formation in riffles of the Karelian coast of the White Sea]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 1. P. 29–36. doi: 10.17076/eco36

Baryshev I. A. Taksonomicheskii sostav i troficheskaya struktura bentofauny porogovykh uchastkov rek Respubliki Kareliya i Murmanskoi oblasti [Taxonomic composition and trophic structure of benthic fauna in rocky rapids and riffles in rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2017. No. 4. P. 50–60. doi: 10.1134/S1995082917040034

Baryshev I. A., Kukharev V. I. Vliyaniye protochnogo ozera na strukturu zoobentosa v reke s bystryim techeniem (na primere r. Lizhma, bassein Onezhskogo ozera) [Influence of drainage lake on zoobenthos structure in rivers with fast current (case study of the Lizhma river, Lake Onega Basin)]. *Uchen. zap. PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2011. No. 6(119). P. 16–19.

Chertoprud M. V. Raznoobrazie i klassifikatsiya reofil'nykh soobshchestv makrobentosa srednei polosy Evropeiskoi Rossii [Diversity and classification of rheophilic communities of macrozoobenthos in middle lati-

tudes of European Russia]. *Zhurn. obshch. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2011. Vol. 72, no. 1. P. 51–73.

Gordeeva L. I., Filimonova N. A., Ryabinkin A. V. Hidrobiologicheskaya kharakteristika vodoemov ozero-rechnoi sistemy r. Kemi na uchastke budushchego Beloporozhskogo vodokhranilishcha [Hydrobiological description of water bodies of the lake-river system of the Kem River at the site of the future Beloporozhsky reservoir]. *Issled. ozerno-rechnykh sistem Karelii* [Study of lake-river systems of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1982. P. 21–23.

Gordeeva L. I., Vlasova L. I., Kalugin A. I., Ryabinkin A. V., Timakova T. M., Freindling A. V., Khazov A. R. Biologicheskii kontrol' kachestva vody v zone deistviya zhelezorudnogo gorno-obogatitel'nogo kombinata (GOKa) [Biological control of quality of the water exposed to the impact of iron-ore mining and processing plant (MPP)]. *Bioindikatsiya i biotestirovanie prirod. vod* [Bioindication and biotesting of natural waters]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1986. P. 52–53.

Grigor'ev S. V., Gritsevskaya G. A. Katalog ozer Karelii [A catalogue of lakes in Karelia]. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 1959. 239 p.

Kalinkina N. M., Kukharev V. I., Morozov A. K., Ryabinkin A. V. Sovremennoe sostoyaniye vodoemov siste-

my reki Kenti [Current state of water bodies of the Kenti River system]. *Vodnaya sreda Karelii: issled., ispol'z. i okhr.* [Water environment of Karelia: research, usage, and protection]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. P. 53–59.

Kocharina S. L. Troficheskaya struktura bespozvonochnykh nekotorykh vodotokov basseina reki Pravaya Sokolovka (Verkhneussuriiskii statsionar, Primorskii krai) [Trophic structure of invertebrates of some watercourses of the Pravaya Sokolovka River basin (Verkhneussuriiskiy station, Primorsky krai)]. *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* [Readings in Memory of V. Ya. Levanidov]. No. 3. Vladivostok: Dal'nauka, 2005. P. 49–61.

Kukharev V. I. Zoobentos r. Kenti [Zoobenthos of the Kenti River]. *Vliyanie tekhnogennykh vod gorno-obogatitel'nogo kombinata na vodoemy sistemy reki Kenti* [Technogenic water impact of the mining and processing plant on water bodies of the Kenti River system]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1995. P. 60–68.

Kukharev V. I., Pal'shin N. I., Salo Yu. A. Obshchaya kharakteristika ozerno-rechnoi sistemy Kenti-Kento [General description of the Kenti-Kento lake-river system]. *Vliyanie tekhnogennykh vod gorno-obogatitel'nogo kombinata na vodoemy sistemy reki Kenti* [Technogenic water impact of the mining and processing plant on water bodies of the Kenti River system]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1995. P. 4–7.

Kukharev V. I., Vlasova L. I., Kalinkina H. M., Ryabinkin A. V., Khazov A. R., Chekryzheva T. A. Issledovanie vliyaniya tekhnogennykh vod Kostomukshskogo GOKa na vodoemy sistemy r. Kenti (bassein r. Kem') metodami gidroekologii [Study of the impact of technogenic waters of the Kostomuksha mining and processing plant on water bodies of the Kenti River system by hydroecological methods]. *Antropogennoe vozdeistvie na prirodu Severa i ego ekologicheskie posledstviya: Tez. dokladov vseros. soveshchaniya KNTs RAN* [Man-induced impact on the nature of the North and its ecological consequences: abs. of all-Russ. meeting KarRC RAS]. Apatity, 1998. P. 68–70.

Lazarevskaya N. I., Popenko L. K. Ozera basseina r. Kamennoi – Kamennoe, Luvozero, Kimas [Lakes of the Kamennaya River basin – Kamennoe, Luvozero, Kimas]. *Materialy po gidrologii (limnologii) Karelii* [Mat. on hydrology (limnology) of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. P. 66–113.

Materialy inventarizatsii prirodnykh kompleksov i ekologicheskoe obosnovanie natsional'nogo parka "Kaleval'skii" [Materials on inventory of natural complexes and ecological basis of the Kalevalsky National Park]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. 44 p.

Megarran E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measuring]. Moscow: Mir, 1992. 184 p.

Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii. T. 2. Zoobentos [The key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of the European Russia. Vol. 2. Zoobenthos]. Moscow; St. Petersburg: T-vo nauch. izd. KMK, 2016. 457 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 3. Paukoobraznye i nizshie nasekomye [The key to freshwater invertebrates in Rus-

sia and adjacent territories. Vol. 3. Arachnids and the lower insects]. St. Petersburg: Nauka, 1997. 440 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 4. Vysshie nasekomye. Dvukrylye [The key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4. Higher insects. Diptera]. St. Petersburg: Nauka, 1999. 1000 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 5. Vysshie nasekomye (rucheiniki, cheshuekrylye, zhestkokrylye, setchatokrylye, bol'shekrylye, pereponchatokrylye) [The key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 5. Higher insects. Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera, Macroptera, Hymenoptera]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 836 p.

Petkevich A. N., Ioganzen B. G. Perspektivy rybnogo khozyaistva Verkhnei Obi v svyazi s gidrostroytel'stvom [Prospects of fish industry of the Upper Ob in view of hydrological construction]. *Izv. Vsesoyuz. Nil ozer. i rech. ryb. khoz-va* [Bull. of the All-Union Res. Inst. of Lake and River Fishery]. 1958. Iss. 44. P. 5–28.

Poverkhnostnye vody Kaleval'skogo raiona i territorii Kostomukshi v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya [Surface waters of Kalevala District and Kostomuksha area under human impact]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 168 p.

Potapova O. I. Oz. Nyukozero [Lake Nyukozero]. *Ozera Karelii: Priroda, ryby i rybnoe khozyaistvo* [Lakes of Karelia: Nature, fish, and fishery]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1959. P. 520–525.

Protasov A. A. Presnovodnyi perifiton [Freshwater periphyton]. Kiev: Naukova dumka, 1994. 308 p.

Ryabinkin A. V. Donnye biotsenozy verkhnego techeniya reki Kem' [Bottom biocenoses of the upper stream of the Kem River]. *Tez. dokl. 3-i resp. konf. po probl. rybokhoz. issled. vnutr. vodoemov Karelii (26–28 apr. 1983 g.)* [Abs. 3rd Rep. conf. on res. on fishery probl. of inland water bodies of Karelia (April 26–28, 1983)]. Petrozavodsk.: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 58–60.

Ryabinkin A. V. Donnye biotsenozy vodoemov zony zatopleniya Beloporozhskogo vodokhranilishcha (proektiruemogo) [Bottom biocenoses of water bodies within the area of the future Beloporozhsky reservoir flood]. *Sovr. rezhim prirod. vod bas. r. Kemi* [Current regime of nat. waters of the Kem River basin]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1989. P. 213–219.

Ryabinkin A. V. Fauna donnykh bespozvonochnykh basseina r. Kemi [Fauna of bottom invertebrates of the Kem River basin]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. Petrozavodsk, 2008. Iss. 12. P. 134–145.

Ryabinkin A. V., Khazov A. R. Sovremennoe sostoyanie i osobennosti raspredeleniya donnoi fauny ozer Kuito [Current state and peculiarities of bottom fauna distribution in Lake Kuito]. *Sovr. rezhim prirod. vod bas. r. Kemi* [Current regime of nat. waters of the Kem River basin]. Petrozavodsk, 1989. P. 109–121.

Ryabinkin A. V., Khazov A. R. Dinamika bentotsenozov ozer sistemy r. Kenti [Biocenoses dynamics of the Kenti River system]. *Vliyanie tekhnogennykh vod gorno-obogatitel'nogo kombinata na vodoemy sistemy reki Kenti* [Technogenic water impact of the mining and processing plant on water bodies of the Kenti River system]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1995. P. 87–93.

Sharapova T. A. Zooperifiton vnutrennikh vodoemov Zapadnoi Sibiri [Zooperyphyton of inland waters of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 2007. 167 p.

Shitikov V. K., Rozenberg G. S., Zinchenko T. D. Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoi identifikatsii [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.

Shubina V. N. Bentos lososevykh rek Urala i Timana [Benthos of salmon rivers of the Urals and the Timan]. St. Petersburg: Nauka, 2006. 401 p.

Shcherbina G. Kh. Vliyanie promyshlennykh stokov syrovarennoogo zavoda na strukturu makrozoobentosa maloi reki [Impact of industrial effluent of a cheese dairy on macrozoobenthos structure of a small river]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2005. No. 3. P. 98–103.

Tiunova T. M. Troficheskaya struktura soobshchestv bespozvonochnykh v ekosistemakh lososevykh rek yuga Dal'nego Vostoka [Trophic structure of invertebrate communities in ecosystems of salmon rivers in the southern Far East]. *Ekologiya* [Russ. J. Ecol.]. 2006. No. 6. P. 457–463.

Vereshchagin G. Yu. O dobyche perlamutra i zhemchuga v Karelii i Murmanskom krae [On the extraction of mother-of-pearl and pearls in Karelia and the Murmansk Region]. *Ozera Karelii* [Lakes of Karelia]. Leningrad: Izd. Borodin. biostantsii, 1930. P. 145–156.

Vlostov B. V. Biologiya zhemchuzhnitsy (*Margaritana margaritifera*) i problema ispol'zovaniya ee rakoviny kak perlamutrovogo syr'ya [Biology of the freshwater pearl mussel (*Margaritana margaritifera*) and the problem of using its shell as mother of pearl raw materials]. *Tr. Borodin. biol. stantsii* [Proceed. Borodinskaya Biol. Station]. 1934. Vol. 7, no. 2. P. 5–36.

Yakovlev V. A. Presnovodnyi zoobentos severnoi Fennoskandii (raznoobrazie, struktura i antropogennaya dinamika) [Freshwater zoobenthos of Northern Fennoscandia (diversity, structure, and anthropogenic dynamics)]. Apatity: KNTs RAN, 2005. Iss. 1. 161 p.; Iss. 2. 145 p.

Yankovskii A. V. Opredelitel' moshek (Diptera: Simuliidae) Rossii i sopredel'nykh territorii (byvshego SSSR) [A key to the black fly (Diptera: Simuliidae) of Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2002. 570 p.

Zhadin V. I. Fauna rek i vodokhranilishch [Fauna of rivers and reservoirs]. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 1940. 991p.

Zhuikova L. I. Fauna donnykh bespozvonochnykh reki Beloi (o. Sakhalin) [Fauna of bottom invertebrates of the Belaya river (Sakhalin island)]. *Issled. po biol. ryb*

i promyslovoi okeanografii [Res. on fish biol. and commercial oceanology]. Vladivostok. 1973. No. 4. P. 70–83.

Zvereva O. S. Osobennosti biologii glavnykh rek Komi ASSR v svyazi s istoriei ikh formirovaniya [Features of biology of the main rivers in the Komi ASSR in view of their formation history]. Leningrad: Nauka, 279 p.

De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser C., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal*. 2014. 2: e4034. doi: 10.3897/BDJ.2. e4034

Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. Finnish Environment Institute, Helsinki, 1997. 364 p.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. 4(1). 9 p.

Hoffsten P. Distribution of filter-feeding caddisflies (Trichoptera) and plankton drift in a Swedish lake-outlet stream. *Aquatic Ecology*. 1999. Vol. 33, no. 4. P. 377–386.

Huxley T. Provisional atlas of the British aquatic bugs (Hemiptera, Heteroptera). Huntingdon, Centre for Ecology and Hydrology Biological records Centre, 2003. 118 p.

Khrennikov V. V., Baryshev I. A., Shustov U. A., Pavlov V. N., Ilmast N. V. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia). *Ecohydrology and Hydrobiology*. 2007. Vol. 7, no. 1. P. 71–77.

Kuusela K. Virtaluteen Aphelocheirus aestivalis (Heteroptera, Aphelocheiridae) phojoinen löytö Pudasjärveltä [Northerly record of Saucer Bug, Aphelocheirus aestivalis, from Pudasjärvi, Finland]. *Sahlbergia*. 1994. Vol. 1. P. 30–32.

Richardson J. S., Mackay R. J. Lake outlets and the distribution of filter feeders: an assessment of hypotheses. *Oikos*. 1991. Vol. 62, no. 3. P. 370–380.

Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol*. 1973. Vol. 7. 218 p.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell I. R., Cushing C. E. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, no. 1. P. 130–137.

Received January 23, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Барышев Игорь Александрович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: i_baryshev@mail.ru
тел.: (8142) 561679

CONTRIBUTOR:

Baryshev, Igor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: i_baryshev@mail.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 574.587:574.622 (282.247.184)

МАКРОЗООБЕНТОС ПРИТОКОВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПОНОЙ (КОЛЬСКИЙ П-ОВ, РОССИЯ) НА УЧАСТКАХ ОБИТАНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) И КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.)

И. А. Барышев¹, А. В. Ткаченко², А. Е. Веселов¹, А. П. Шкателов²

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

² Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия

Исследование состава, численности и биомассы макрозообентоса проведено в приустьевых участках притоков нижнего течения р. Поной (плесы и пороги крупных притоков, впадающие ручьи) для определения состояния экосистемы реки и оценки кормовых ресурсов для молоди лососевых рыб. В составе макрозообентоса преобладают оксифильные беспозвоночные. Выявлено 52 вида, преимущественно относящихся к насекомым отрядам Diptera (14 видов), Trichoptera (10), Ephemeroptera (10) и Plecoptera (5). Обилие макрозообентоса составило в среднем 655 ± 82 экз./м² и $3,4 \pm 0,67$ г/м². Показано, что пороги отличаются от плесов большей биомассой организмов ($4,9 \pm 1,29$ и $2,2 \pm 0,56$ г/м² соответственно). Основу биомассы формируют: в ручьях – собиратели (*Metretopus borealis*, *Baetis fuscatus*), измельчители (*Potamophylax latipennis*), фильтраторы (*Polycentropus flavomaculatus*) и хищники (*Rhyacophila nubila*); в зообентосе порогов рек – соскребатели (*Radix intermedia*, *Heptagenia dalecarlica*, *Ecdyonurus joernensis*) и фильтраторы (*Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche newae*); в зообентосе плесов – соскребатели (*Radix intermedia*) и собиратели (*Lumbriculus variegatus*). Меры разнообразия сообществ – индексы Шеннона и Симпсона (рассчитанные по биомассе) составили 1,19–1,59 и 0,28–0,44 соответственно, без существенной разницы между выделенными биотопами. Оценка кормовой базы для молоди лососевых рыб по классификации Ю. А. Шустова показала средний уровень. Выявленное количество видов беспозвоночных, обилие макрозообентоса, его разнообразие и уровень кормовой базы для молоди лососевых рыб закономерно низки по сравнению с реками южной части Фенноскандии. Экосистема реки Поной находится в стабильном благополучном состоянии.

К л ю ч е в ы е с л о в а: беспозвоночные организмы; трофическая структура; кормовая база; притоки; биомасса; численность.

I. A. Baryshev, A. V. Tkachenko, A. V. Veselov, A. P. Shkatelov.
MACROZOOBENTHOS IN TRIBUTARIES OF THE LOWER REACHES
OF THE PONOY RIVER (KOLA PENINSULA, RUSSIA) IN THE HABITATS
OF YOUNG ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) AND BROWN TROUT
(*SALMO TRUTTA* L.)

The composition, abundance and biomass of zoobenthos was studied at the mouth of the tributaries of the lower reaches of the Ponooy River (still and rapid sections of large

tributaries, inflowing streams) to determine the state of the river ecosystem and assess the feeding resources for young salmonids. In terms of macrozoobenthos composition, oxyphilic invertebrates prevailed. We found 52 taxa, mostly insects of the orders Diptera (14 species), Ephemeroptera (10), Trichoptera (10), and Plecoptera (5). The average zoobenthos abundance and biomass were 655 ± 82 ind./m² and 3.4 ± 0.67 g/m². The biomass of organisms was higher in rapids than in pools (4.9 ± 1.29 vs. 2.2 ± 0.56 g/m², respectively). The main contributors to the biomass were: collectors (*Metretopus borealis*, *Baetis fuscatus*), shredders (*Potamophylax latipennis*), filter-feeders (*Polycentropus flavomaculatus*) and predators (*Rhyacophila nubila*) in brooks; scrapers (*Radix intermedia*, *Heptagenia dalecarlica*, *Ecdyonurus joernensis*) and filter-feeders (*Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche newae*) in river rapids; scrapers (*Radix intermedia*) and collectors (*Lumbriculus variegatus*) in river pools. Community diversity measures – the Shannon and Simpson indices (calculated by biomass), amounted to 1.19–1.59 and 0.28–0.44, respectively, without significant differences between the biotopes. The food resources suitable for young salmonids, assessed according to Yu. A. Shustov's classification, were at an average level. The number of invertebrate species detected, the abundance of macrozoobenthos, its diversity, and the amount of food resources for young salmonids are naturally low compared to rivers of southern Fennoscandia. The ecosystem of the Ponoy River is in a stably good condition.

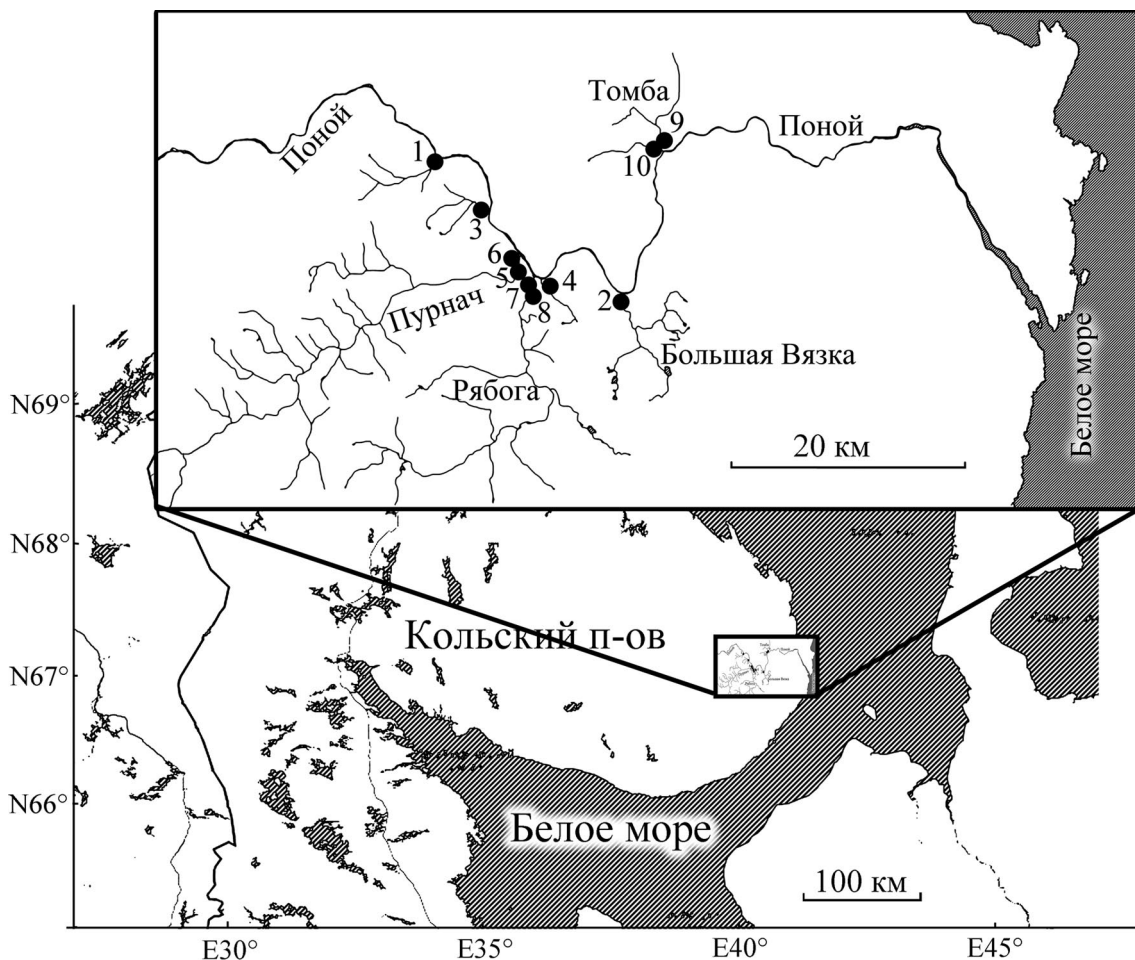
Key words: invertebrate organisms; trophic structure; feeding conditions; tributaries; biomass; abundance.

Введение

Восточная часть Кольского полуострова находится в стороне от основных транспортных путей и до настоящего времени относительно труднодоступна. Уязвимые экосистемы Севера здесь пребывают в естественном состоянии, что обуславливает высокий научный и туристический интерес к этому региону. Река Поной – крупнейшая на Кольском полуострове (длина 426 км, средний расход воды 175 м³/с, площадь водосбора 15500 км²), протекающая по тундровым ландшафтам Заполярья, обладает большим нерестовым стадом атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758, размер которого оценивают в 25–50 тыс. производителей [Калужин, 2003; Прусов, 2004]. Также в реке размножается кумжа *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, размер популяции не оценивали, однако ее молодь есть во всех малых притоках нижнего течения реки Поной, где плотность составляет от 7 до 22 экз./100 м². Проводя первые годы жизни в реке (от 2 до 4 лет), молодь этих видов питается сносимыми потоком беспозвоночными животными, в основном бентосными амфибиотическими насекомыми – поденками, веснянками, ручейниками и двукрылыми, как на стадии личинки, так и вылетающими особями на стадии куколки и имаго [Гринюк, Шустов, 1977; Шустов, 1983; Шустов, Белякова, 2012].

Обилие макрозообентоса, как в основном русле, так и в притоках, в значительной степени определяет кормовые условия в реке и скорость роста молоди лососевых рыб [Шустов,

1983]. Поэтому изучение состава, численности и биомассы макрозообентоса имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение. Однако до настоящего времени структура сообществ донных беспозвоночных в р. Поной и соседних заполярных реках изучена недостаточно. Известно, что формирование речной фауны происходило относительно недавно – около 8 тыс. лет назад, по мере отступления ледника [Гросвальд, 1983]. Состав речных беспозвоночных изучали в связи с оценкой условий обитания молоди лосося в реке [Гринюк, Шустов, 1977]. Ранее были опубликованы отрывочные данные о составе и обилии макрозообентоса некоторых порогов р. Поной и соседней р. Варзуги [Нилова, 1966; Baryshev et al., 2013]. Однако подробных данных о видовом составе, численности и биомассе макрозообентоса водотоков бассейна р. Поной нет. Кроме того, в настоящее время происходит изменение речных экосистем под влиянием дальневосточного интродуцента горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum 1792), заселенного в Белое море в прошлом веке и привносящего в речные экосистемы дополнительные биогенные элементы [Зубченко и др., 2004; Зюганов, Веселов, 2015]. Несмотря на то что сеголетки горбуши в нативном ареале скатываются в море с небольшой задержкой после выклева из икры, как ранее это было показано для большинства рек [Кузнецов, 1928; Гриценко и др., 1987; Heard, 1991; Шунтов, Темных, 2008; Pavlov et al., 2015], в условиях Кольского п-ова отдельные особи могут питаться и расти непосредственно в реке [Veselov et al., 2016].



Карта-схема региона исследований.

Нумерация станций отбора проб (1–10) как в табл. 1

A map of the Ponoy River and the locations of the sampling sites (1–10).

Numbering is given in accordance with Tab. 1.

Ранее подобная ситуация с питанием молоди горбуши была выявлена в реке Амур на Дальнем Востоке, что вероятно связано с ее протяженностью [Миловидова-Дубровская, 1937; Heard, 1991].

Исследование макрозообентоса притоков нижнего течения р. Поной проведено нами для оценки состояния сообществ донных беспозвоночных и кормовых условий для молоди лососевых рыб. Были поставлены следующие задачи: выявить состав, численность и биомассу макрозообентоса (приточные ручьи, пороги и плесы крупных притоков); определить обилие кормовой базы для молоди лососевых рыб, сопоставить результаты с другими регионами Восточной Финноскандии.

Материалы и методы

Количественные пробы макрозообентоса отбирали на приустьевых участках прито-

ков нижнего течения реки Поной (89–49 км от устья): от ручья Алексеевский до реки Томба. Пробы собраны в 2017 г. Ширина р. Поной на данном участке составляет 150–250 м. Выбрана вторая половина лета в период межени (11–16 августа), поскольку именно в это время года уровень воды относительно стабилен и данные по составу и обилию макрозообентоса пригодны для сравнительного анализа. Станции исследования были расположены в ручьях, впадающих в главное русло, плесовых и пороговых участках крупных притоков (рис.).

Ручьи отличаются небольшими размерами, молодь лосося и кумжи мигрирует из них на зимовку в основное русло. Пороги крупных притоков характеризуются турбулентным течением, значительными уклонами (до 3,5 м/км) и преимущественно приурочены к местам выхода кристаллических горных пород. Плесы отличаются от порогов ламинарным течением,

Таблица 1. Характеристика собранного материала (притоки р. Поной, август 2017)

Table 1. Characteristics of the material (tributaries of the Ponoj River, August 2017)

№	Водоток Watercourse	Координаты Coordinates	Ширина, м Width, m	Глубина, м Depth, m	Течение, м/с Current, m/s	Тип Type	Число проб Number of samples
1	Алексеевский Aleksseevsky	N67,1097° E40,0602°	6	0,4	0,4	Ручей Brook	1
2	Большая Вязка Bolshaya Vyazka	N67,0023° E40,4287°	6	0,2	0,4	Ручей Brook	1
3	Запасный Zapasny	N67,0677° E40,1586°	4,5	0,3	0,4	Ручей Brook	1
4	Малая Рябога Malaya Ryaboga	N67,0148° E40,2651°	1,4	0,1	0,4	Ручей Brook	2
5	Пурнач Purnach	N67,0260° E40,2130°	50	0,2	0,4	Плес Glide	5
6	Пурнач Purnach	N67,0290° E40,2190°	26	0,2	0,8	Порог Riffle	5
7	Рябога Ryaboga	N67,0145° E40,2504°	35	0,3	0,3	Плес Glide	5
8	Рябога Ryaboga	N67,0146° E40,2512°	35	0,2	0,5	Порог Riffle	5
9	Томба Tomba	N67,1168° E40,5114°	15	0,3	0,3	Плес Glide	3
10	Томба Tomba	N67,1169° E40,5101°	15	0,3	0,6	Порог Riffle	3

малыми уклонами и, как правило, значительными глубинами. Всего собрана и обработана 31 проба из 5 притоковых ручьев, 13 плесовых участков и 13 порогов крупных притоков (от 1 до 5 проб со станции). Характеристика станций приведена в табл. 1.

Исследованные водотоки отличаются каменистыми грунтами, преобладающими как в ручьях, так и на порогах и плесах крупных притоков р. Поной. Характерно значительное количество макрофитов (мхи рода *Fontinalis*, 5–30 % поверхности грунта) и зеленых водорослей (5–70 %). Вода имеет высокую цветность, обусловленную наличием гуминовых кислот. Температура воды в период исследования составила 16–17 °С в притоках и 12–14 °С в ручьях.

Отбор проб проводили количественной рамкой площадью 0,04 м². Скорость течения на станциях составляла 0,3–0,8 м/с, глубина 0,1–0,4 м. Собранный материал фиксировали 70% этанолом. В лаборатории фиксированных беспозвоночных организмов изымали из пробы, проводили видовое определение и взвешивали с точностью 0,1 мг по таксономическим группам. Полученные результаты пересчитывали на 1 м². Определение видов беспозвоночных проводили по общепринятым руководствам [Определитель..., 1997, 1999, 2001, 2016]. Систематическая принадлежность макрофитов определена по Определителю листостебельных мхов Арктики СССР [1961].

Названия видов приведены на основе базы данных Fauna Europea в соответствии со сложившейся к настоящему времени в Европе системой [De Jong et al., 2014]. Для анализа трофической структуры нами выбран метод функциональных групп FFG [Cummins, Klugg, 1979; Тиунова, 2006]. Названия и содержание функциональных групп (измельчители shredders, соскребаатели scrapers, собиратели gathering collectors, хищники predators и фильтраторы filtering collectors) аналогичны используемым в работах К. В. Камминса и соавторов [Merritt et al., 1996; Cummins et al., 2005].

Для оценки кормовой базы для молоди лососевых рыб принята классификация Ю. А. Шустова [1983]. При расчете средних значений n для притоковых ручьев составляет 5, для плесовых участков – 13, для порогов крупных притоков – 13. После знака «±» приведена стандартная ошибка (ошибка средней).

Результаты

В составе макрозообентоса притоков р. Поной нами выявлено 52 таксона беспозвоночных. Видовой состав по выделенным биотопам представлен в табл. 2.

Основой видового состава являются реофильные оксифильные виды. По числу таксонов выделяются отряды насекомых Ephemeroptera, Plecoptera и Diptera. Представитель ракообраз-

Таблица 2. Состав макрозообентоса притоков р. Поной (август 2017)

Table 2. Macrozoobenthos composition in tributaries of the Ponoj River (August 2017)

Таксон Taxon	Ручьи Brooks	Плесь Glides	Пороги Riffles
Oligochaeta			
Enchytraeidae sp.	-	-	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	+	+	+
Hirudinea			
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-
Bivalvia			
Sphaeriidae sp.	-	+	-
Gastropoda			
<i>Gyraulus stelmachoetius</i> (Bourguignat, 1860)	-	+	+
<i>Radix (Peregriana) intermedia</i> Lamarck, 1822	-	+	+
Grustacea			
<i>Eurycercus lamellatus</i> (Müller, 1776)	-	+	-
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	-	+	-
Hydracarina	+	+	+
Ephemeroptera			
<i>Baetis fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+
<i>B. vernus</i> Curtis, 1834	+	+	+
<i>Caenis</i> sp.	-	-	+
<i>Cloeon (Procloeon) bifidum</i> Bengtsson, 1912	-	+	-
<i>Ecdyonurus joernensis</i> Bengtsson, 1909	-	+	+
<i>Ephemerella aurivillii</i> (Bengtsson, 1909)	-	+	-
<i>Habrophlebia fusca</i> (Curtis, 1834)	-	+	-
<i>Heptagenia dalecarlica</i> Bengtsson, 1912	+	+	+
<i>Metretopus borealis</i> (Eaton, 1871)	+	-	+
<i>Serratella ignita</i> (Poda, 1761)	-	+	+
Plecoptera			
<i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan, 1872)	-	+	+
<i>Diura nanseni</i> (Kempny, 1900)	-	+	+
<i>Leuctra digitata</i> Kempny, 1899	-	+	-
<i>L. fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+
Megaloptera			
<i>Sialis fuliginosa</i> Pictet, 1836	+	-	-
Coleoptera			
<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	+	+	-
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer, 1793)	-	+	-
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	-	+	+
Trichoptera			
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	+	+	+
<i>Ceratopsyche newae</i> (Kolenati, 1858)	-	+	+
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	+	-	-
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	+	+	+
<i>Micrasema setiferum</i> (Pictet, 1834)	-	-	+
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	+	-	-
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	+	+	+
<i>Potamophylax latipennis</i> (Curtis, 1834)	+	-	-
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	+	+	+
<i>Stenophylax</i> sp.	-	+	-

Окончание табл. 2
Table 2 (continued)

Таксон Taxon	Ручьи Brooks	Плесь Glides	Пороги Riffles
Diptera			
<u>Simuliidae</u>			
<i>Helodon ferrugineum</i> (Wahlberg, 1844)	+	–	–
<i>Metacnephia saileri</i> (Stone, 1952)	+	–	–
<i>Simulium bicornе</i> Dorogostaisky et Rubtsov, 1935	+	–	–
<u>Chironomidae</u>			
<i>Arctopelopia</i> sp.	+	+	+
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	+	+
<i>Nanocladius</i> gr. <i>bicolor</i>	–	–	+
<i>Orthocladius</i> sp.	+	+	+
<i>Ortocladeinae</i> spp.	+	+	+
<i>Tanypodinae</i> spp.	+	+	+
<i>Tanytarsini</i> spp.	+	+	–
<u>Ceratopogonidae</u> spp.	–	+	–
<u>Limoniidae</u>			
<i>Hexatoma</i> sp.	–	–	+
<u>Tipulidae</u>			
<i>Prionocera turcica</i> (Fabricius, 1787)	+	–	+
<u>Pediciidae</u>			
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	–	–	+
Vcero Total	26	37	32

ных *Eurycercus lamellatus* населяет донные биотопы факультативно, однако нами он был учтен в составе макрозообентоса, поскольку особи находились на грунте в значительном количестве и размеры особей были достаточно велики для адекватной количественной оценки в рамках используемой методики.

Обилие макрозообентоса составило в среднем 655 ± 82 экз./м² и $3,4 \pm 0,67$ г/м². Варьирование по участкам оказалось значительным – от 175 до 2150 экз./м² и от 0,2 до 17,4 г/м². Средние значения по основным таксономическим группам представлены в табл. 3.

Основа биомассы в макрозообентосе ручьев образована представителями Ephemeroptera (*Metretopus borealis*) и Trichoptera (*Potamophylax latipennis*). Плесовые участки притоков отличаются высокой биомассой Gastropoda (*Radix intermedia*) и Ephemeroptera (*Heptagenia dalecarlica*, *Ecdyonurus joernensis*). В порожистых участках высока биомасса Gastropoda (*Radix intermedia*), Trichoptera (*Arctopsyche ladogensis*) и Ephemeroptera (*Heptagenia dalecarlica*, *Ecdyonurus joernensis*). Наибольшая биомасса макрозообентоса выявлена на пороговых участках, однако различия в суммарном обилии макрозообентоса выделенных местообитаний на основе нашего материала статистически недостоверны.

Средние значения индекса разнообразия Шеннона составили по численности $1,68 \pm 0,067$, по биомассе $1,31 \pm 0,087$; индекса доминирования Симпсона – по численности $0,21 \pm 0,020$, по биомассе $0,38 \pm 0,038$. Сравнение разнообразия беспозвоночных в макрозообентосе ручьев, плесов и порогов рек представлено в табл. 4.

В полученных данных просматриваются тенденции к снижению разнообразия от ручьев к порогам притоков, однако большая вариабельность и ограниченное количество материала не позволили выявить статистически достоверных различий при сравнении выборок с использованием критерия Стьюдента.

Анализ функциональной структуры макрозообентоса показал, что основу биомассы формируют собиратели и соскребатели. Соотношение беспозвоночных разных функциональных групп в макрозообентосе по биомассе представлено в табл. 5.

В ручьях преобладают собиратели (*Metretopus borealis*, *Baetis fuscatus*, *B. vernus*), высока доля измельчителей (*Potamophylax latipennis*, *Leuctra fusca*, *L. digitata*), фильтраторов (*Polycentropus flavomaculatus*) и хищников (*Rhyacophila nubila*, *Tanypodinae* spp.). Порог в реке отличается большой биомассой соскреба-

Таблица 3. Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) макрозообентоса в притоках р. Поной (август 2017)
 Table 3. Number (N, sp. / m²) and biomass (B, g / m²) of zoobenthos in tributaries of the Ponoj River (August 2017)

Taxon	Ручьи Brooks		Плесь Glides		Пороги Riffles	
	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	45	238	40	234	10	26
Hirudinea	0	0	4	163	0	0
Bivalvia	0	0	4	2	0	0
Gastropoda	0	0	12	790	42	2681
Crustacea	0	0	92	101	0	0
Hydracarina	15	20	4	2	10	5
Ephemeroptera	320	852	188	454	223	887
Plecoptera	105	164	71	114	162	273
Trichoptera	70	661	21	223	46	913
Megaloptera	5	234	0	0	0	0
Coleoptera	10	8	10	11	12	12
Simuliidae	100	125	0	0	0	0
Chironomidae	265	186	63	54	177	119
Diptera прочие	5	19	0	0	12	49
Всего	940 ± 319	2505 ± 518	510 ± 79	2148 ± 560	692 ± 128	4965 ± 1291

Примечание. N – численность, экз./м²; B – биомасса, мг/м².

Note. N – number, specimen/m²; B – biomass, mg/m².

Таблица 4. Оценка биологического разнообразия макрозообентоса р. Поной

Table 4. Assessment of the biological diversity of the zoobenthos in the Ponoj River

Индекс Index	Ручьи Brooks	Плесь Glides	Пороги Riffles
Шеннона по численности Shannon's by number	1,76 ± 0,143	1,60 ± 0,124	1,74 ± 0,087
Шеннона по биомассе Shannon's by biomass	1,59 ± 0,219	1,32 ± 0,136	1,19 ± 0,128
Симпсона по численности Simpson's by number	0,21 ± 0,039	0,23 ± 0,042	0,18 ± 0,019
Симпсона по биомассе Simpson's by biomass	0,28 ± 0,060	0,37 ± 0,065	0,44 ± 0,057

Таблица 5. Доли (%) функциональных групп в макрозообентосе р. Поной по биомассе

Table 5. Portion (%) of functional groups in the zoobenthos of the Ponoj River by biomass

Функциональная группа Functional group	Ручьи Brooks	Плесь Glides	Пороги Riffles
Измельчители Shredders	19 ± 9,5	16 ± 4,4	7 ± 2,5
Фильтраторы Filtering collectors	18 ± 7,1	12 ± 3,3	19 ± 8,4
Собиратели Gathering collectors	43 ± 8,0	26 ± 6,1	14 ± 3,8
Соскребатели Scrapers	3 ± 1,8	35 ± 9,7	53 ± 8,3
Хищники Predators	17 ± 8,6	11 ± 6,8	7 ± 2,7

лей (*Radix intermedia*, *Heptagenia dalecarlica*, *Ecdyonurus joernensis*), доля фильтраторов (*Arctopsyche ladogensis*, *Hydropsyche newae*) сопоставима с таковой в ручьях. В зообентосе плесовых участков преобладают соскребатели (*Radix intermedia*, *Heptagenia dalecarlica*

и *Ecdyonurus joernensis*) и собиратели (*Lumbriculus variegatus*).

Кроме бентосных беспозвоночных в грунте выявлена икра, которая, судя по размеру и срокам нереста рыб (вторая половина августа), вероятно, принадлежит горбуше. Распределена

икра локально, отмечена в 12,9 % проб, биомасса на отдельных участках достигает 11 г/м².

Обсуждение

Выявленный состав макрозообентоса вполне обычен для рек Мурманской области. Близкий набор видов отмечали в других реках юго-восточной части Кольского п-ова, а также в северо-западной части Мурманской области [Яковлев, 2004; Барышев, 2010; Baryshev et al., 2013]. Установленное число таксонов (52) отражает относительно бедную фауну, что связано с небольшой историей ее формирования и суровыми условиями севера [Яковлев, 2005; Baryshev, 2017]. Преобладание в макрозообентосе оксифильных видов вполне соответствует климатическим условиям – относительно низким температурам, короткому биологическому лету.

Ранее нами было показано, что для рек Кольского п-ова, протекающих по тундровым ландшафтам, характерно низкое обилие макрозообентоса по сравнению с расположенными южнее реками бассейна Белого моря [Baryshev et al., 2013]. Результаты данного исследования выявили низкую численность (655 ± 82 экз./м²) и относительно высокую биомассу ($3,4 \pm 0,67$ г/м²), что является следствием преобладания крупных брюхоногих моллюсков *Radix intermedia* на отдельных участках.

Структура макрозообентоса характеризуется довольно высоким разнообразием по численности, сопоставимым со значениями в южных районах Восточной Фенноскандии [Барышев, Кухарев, 2011; Комулайнен и др., 2013]. Сравнение значений индексов разнообразия для макрозообентоса ручьев, порогов и плесов в притоках не выявило достоверных отличий, что указывает на близость структуры донных сообществ этих местообитаний. Разнообразие, рассчитанное по численности, оказалось значительно выше, чем по биомассе (особенно это различие велико на порогах притоков). Причина этого – обилие крупных брюхоногих моллюсков *Radix intermedia* (в частности, в достаточном крупном притоке Пурнач).

Выявленные различия в функциональной структуре макрозообентоса вполне объяснимы с позиций концепции речного континуума [Vannote et al., 1980]. Так, доля измельчителей максимальна в ручьях, где наибольшую роль играет поступающая с водосбора органика – листья, ветки и др. В более крупных водотоках возрастает доля соскребателей, что связано с большей ролью первичной продукции (обращений на камнях) по сравнению с ручьями.

Плесовые участки рек данного региона, как и пороги, характеризуются каменистыми грунтами и существенным течением, в отличие от водотоков южной части Восточной Фенноскандии, где дно плесов преимущественно сформировано илистыми и песчаными отложениями. Нами не выявлено значительных и достоверных отличий структуры макрозообентоса плесов и порогов. Сходство бентосных сообществ этих местообитаний в реках Севера Фенноскандии уже отмечали ранее [Яковлев, 2005]. Вероятно, холодная насыщенная кислородом вода позволяет обитать реофильным оксифильным видам и на плесовых участках, а общая низкая трофность водотоков ограничивает осадконакопление.

В соответствии с классификацией Ю. А. Шустова [1983] на низкий уровень корма для молоди лососевых рыб указывает численность макрозообентоса менее 1 тыс. экз./м² и биомасса менее 2 г/м²; средний уровень – до 10 тыс. экз./м² и 10 г/м²; высокий – более 10 тыс. экз./м² и 10 г/м². Выявленное обилие макрозообентоса позволяет оценить кормовые условия для молоди лососевых рыб как промежуточные между средними и низкими. Скудность кормовой базы может проявляться даже на порогах (где обилие макрозообентоса несколько выше), поскольку биомасса в значительной доле формируется крупными брюхоногими моллюсками *Radix intermedia*, не входящими в рацион лососевых рыб. Низкое обилие макрозообентоса и ограниченное развитие кормовых ресурсов рек тундровой зоны Кольского п-ова по сравнению с таковыми в реках Карелии, расположенной южнее, отмечали и ранее [Baryshev et al., 2013; Барышев, 2014].

Выявленная в грунте икра горбуши указывает на нерест этих рыб на обследованных порогово-перекатных участках. Известно, что во время нереста горбуши часть икры попадает в поток и поедается молодью лосося и кумжи, формируя дополнительный кормовой ресурс для этих видов [Rasputina et al., 2016]. Кроме того, было установлено, что некоторые речные беспозвоночные (Gammaridae, Leuctridae) способны питаться икрой лососевых рыб, доступность которой может оказывать влияние на обилие макрозообентоса [Brown, Diamond, 2006].

Заключение

В составе макрозообентоса р. Поной было выявлено 52 таксона беспозвоночных, значительную часть из которых составляют реофильные оксифильные насекомые, относящиеся

к отрядам Ephemeroptera, Plecoptera и Diptera. Такое относительно малое число видов объясняется как бедной пресноводной фауной региона, так и ограниченным объемом материала. Можно ожидать, что более подробное исследование позволит существенно увеличить видовой список. Численность и биомасса макрозообентоса низки по сравнению с расположенными южнее районами Восточной Фенноскандии. Особенностью рек Кольского п-ова являются малые различия структуры макрозообентоса пороговых и плесовых участков. Оценка условий питания для молоди лососевых рыб выявила средний уровень развития кормовой базы, что в целом характерно для водотоков зоны тундры Кольского п-ова. Анализ структуры сообществ донных беспозвоночных показывает, что экосистема реки Поной находится в стабильном благополучном состоянии.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0045).

Авторы благодарят М. В. Винарского (СПбГУ) за определение видов Gastropoda.

Литература

- Барышев И. А.* Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 2. С. 124–131.
- Барышев И. А.* Формирование зообентоса пороговых участков рек северо-запада Мурманской области в зоне повышенных концентраций тяжелых металлов // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 1. С. 105–112.
- Барышев И. А., Кухарев В. И.* Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Учен. зап. ПетрГУ. 2011. № 6(119). С. 16–19.
- Гринюк И. Н., Шустов Ю. А.* Биология семги и молоди других рыб бассейна р. Поной // Тр. ПИНРО. 1977. Вып. 32. С. 79–86.
- Гриценко О. Ф., Ковтун А. А., Косткин В. К.* Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 1987. 168 с.
- Гросвальд М. Г.* Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калюжин С. М.* Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). Проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.
- Зюганов В. В., Веселов А. Е.* Влияние акклиматизации дальневосточного вселенца горбуши на деградацию экосистемы «жемчужница – атлантический лосось» в реках бассейна Белого моря // Использование и охрана природных ресурсов в России: науч.-информ. бюл., разд. Водные биоресурсы. 2015. № 6(144). С. 46–51.
- Калюжин С. М.* Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: Петропресс, 2003. 263 с.
- Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А.* Структура сообществ водных организмов притоков Выгозерского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2013. № 3. С. 261–270.
- Кузнецов И. И.* Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей // Изв. ТОНС. 1928. Т. 2, вып. 3. 196 с.
- Миловидова-Дубровская Н. В.* Материалы к биологии и промыслу приморской горбуши // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 12. С. 101–114.
- Нилова О. И.* Гидробиологическая характеристика реки Поной и ее притоков // Рыбы Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1966. С. 105–112.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России.* Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: КМК, 2016. 457 с.
- Определитель листостебельных мхов Арктики СССР.* М.; Л.: АН СССР, 1961. 716 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые / Ред. С. Я. Цалолыхин. СПб.: Наука, 1997. 440 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые / Ред. С. Я. Цалолыхин. СПб.: Наука, 1999. 1000 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые). СПб.: Наука, 2001. 836 с.
- Прусов С. В.* Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) реки Поной: Экология, воспроизводство, эксплуатация: Дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2004. 136 с.
- Тиунова Т. М.* Трофическая структура сообществ беспозвоночных в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Экология. 2006. № 6. С. 457–463.
- Шунтов В. П., Темных О. С.* Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. Т. 1. 481 с.
- Шустов Ю. А.* Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.
- Шустов Ю. А., Белякова Е. Н.* Питание молоди лососевых рыб в осенний период // Учен. зап. ПетрГУ. 2012. № 2(123). С. 7–10.
- Яковлев В. А.* Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты, 2005. Ч. 1. 161 с.; ч. 2. 145 с.
- Яковлев В. А.* Фаунистический обзор пресноводного зообентоса северо-восточной части Фенноскандии // Биология внутренних вод. 2004. № 3. С. 16–23.
- Baryshev I. A.* Taxonomic Composition and Trophic Structure of Benthic Fauna in Rocky Rapids and Riffles in Rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, no. 4. P. 405–414. doi: 10.1134/S1995082917040034

Baryshev I. A., Belyakova E. N., Veselov A. E. Zoobenthos in Riffles of Salmon River in Southeast of Kola Peninsula // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6, no. 4. P. 298–305. doi: 10.1134/S1995082913040044

Brown A. F., Diamond M. The consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) eggs by macroinvertebrates in the field // *Freshwater Biology*. 2006. Vol. 14, iss. 2. P. 211–215. doi: 10.1111/j.1365-2427.1984.tb00036

Cummins K. W., Klugg M. J. Feeding ecology of stream invertebrates // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 147–172.

Cummins K. W., Merritt R. W., Andrade P. C. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil // *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 2005. Vol. 40, iss. 1. P. 69–89. doi: 10.1080/01650520400025720

De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., de Place Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F. T., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser Ch., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. Fauna Europaea – all European animal species on the web // *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. 2014. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034

Heard W. R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Pacific salmon life histories* / Eds. Groot C., Margolis L. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 121–230.

Merritt R. W., Wallace J. R., Higgins M. J., Alexander M. K., Berg M. B., Morgan W. T., Cummins K. W., Vandeneeden B. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-floodplain ecosystem // *Florida Scientist Fla. Sci.* 1996. Vol. 59, no. 4. P. 216–274.

Pavlov D. S., Kirillov P. I., Kirillova E. A., Chereshkevich F. G. Downstream migration of fry of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the Malaya Huzi River (Northeastern Sakhalin) // *Inland Water Biology*. 2015. Vol. 8, iss. 4. P. 384–394. doi: 10.1134/S1995082915010137

Rasputina E. N., Shustov Yu. A., Tyrkin I. A. The eggs of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* as additional non-traditional food for juvenile atlantic salmon *Salmo salar* in the rivers of the Kola Peninsula // *Russ. J. Biol. Invasions*. 2016. Vol. 7, no. 3. P. 294–296. doi: 10.1134/S2075111716030115

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, no. 1. P. 130–137.

Veselov A. E., Baryshev I. A., Efremov D. A., Ruchiev M. A., Pavlov D. S., Potutkin A. G. Polymorphism of smolts of Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Indera river (Kola peninsula) // *J. Ichthyol.* 2016. Vol. 56, no. 5. P. 738–743. doi: 10.1134/S0032945216040159

Поступила в редакцию 17.04.2018

References

Baryshev I. A. Faktory formirovaniya soobshchestv makrozoobentosa kamenistyykh porogov i perekatov vodotokov Vostochnoi Fennoskandii [Factors of macro-zoobenthic communities formation on stony rapids and bars in streams of East Fennoscandia]. *Zhurn. obshchei biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2014. Vol. 75, no. 2. P. 124–131.

Baryshev I. A. Formirovanie zoobentosa porogovykh uchastkov rek severo-zapada Murmanskoi oblasti v zone povyshennykh kontsentratsii tyazhelykh metallov [Formation of zoobenthos in river rapids in the north-west of the Murmansk Region under heavy metal impact]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2010. No. 1. P. 105–112.

Baryshev I. A., Kukharev V. I. Vliyanie protochnogo ozera na strukturu zoobentosa v reke s bystrym techeniem (na primere r. Lizhma, bassein Onezhskogo ozera) [Influence of the lake on the structure of the zoobenthos in a river with a rapid current (on the example of the Lizhma River, Lake Onego basin)]. *Uchen. zap. PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2011. No. 6(119). P. 16–19.

Grinyuk I. N., Shustov Yu. A. Biologiya semgi i molodi drugih ryb basseina r. Ponoj [Biology of salmon and juveniles of other fish in the Ponoj River Basin]. *Tr. PINRO* [Proceed. Polar Res. Inst. of Marine Fisheries and Oceanography]. 1977. Iss. 32. P. 79–86.

Gritsenko O. F., Kovtun A. A., Kostkin V. K. Ekologiya i vosпроизводство kety i gorbushi [Ecology and re-

production of chum and pink salmon]. Moscow: Agropromizdat, 1987. 168 p.

Grosval'd M. G. Pokrovnye ledniki kontinental'nykh shel'fov [Cover glaciers of continental shelves]. Moscow: Nauka, 1983. 216 p.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosпроизvodstva i ekspluatatsii [Atlantic salmon of the White Sea: problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: Petropress, 2003. 263 p.

Komulainen S. F., Kruglova A. N., Baryshev I. A. Struktura soobshchestv vodnykh organizmov pritokov Vygozerskogo vodokhranilishcha [Structure of communities of aquatic organisms in the tributaries of the Vygozersk reservoir]. *Povolzhskii ekol. zhurn.* [Povolzhskiy J. of Ecol.]. 2013. No. 3. P. 261–270.

Kuznetsov I. I. Nekotorye nablyudeniya nad razmnuzheniem amurskikh i kamchatskikh lososei [Some observations on the reproduction of Amur and Kamchatka salmon]. *Izv. TONS* [Trans. Pacific Sci. Fisheries Station]. 1928. Vol. 2, iss. 3. 196 p.

Milovidova-Dubrovskaya N. V. Materialy k biologii i promyslu primorskoi gorbushi [Materials on the biology and fishery of the pink salmon of the Primorsky region]. *Izv. TINRO* [Trans. Pacific Res. Inst. of Fisheries and Oceanography]. 1937. Vol. 12. P. 101–114.

Nilova O. I. Gidrobiologicheskaya kharakteristika reki Ponoja i ee pritokov [The hydrobiological characteristics of the Ponoj River and its tributaries]. *Ryby Murmans-*

koi oblasti [Fish of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1966. P. 105–112.

Opredelitel' listostebelnykh mkhov Arktiki SSSR [The key to the leafy mosses of the Arctic regions of the USSR]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1961. 716 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 3. Paukoobraznye i nizshie nasekomye [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 3. Spiders and lower insects.]. St. Petersburg: Nauka, 1997. 440 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 4. Vysshie nasekomye. Dvukrylye [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 4. Higher insects. Diptera]. St. Petersburg: Nauka, 1999. 1000 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. Vysshie nasekomye (rucheiniki, cheshuekrylye, zhestkokrylye, setchatokrylye, bol'shekrylye, pereponchatokrylye) [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Higher insects (Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Hymenoptera)]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 836 p.

Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii. T. 5. Zoobentos [The key to zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia. Vol. 5. Zoobenthos]. Moscow; St. Petersburg: KMK, 2016. 457 p.

Prusov S. V. Atlanticheskii losos' (Salmo salar L.) reki Ponoj: Ekologiya, vosproizvodstvo, ekspluatatsiya [Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) of the Ponoj River: Ecology, reproduction, exploitation]. PhD (Cand. of Biol.) thesis. Murmansk, 2004. 136 p.

Shuntov V. P., Temnykh O. S. Tikhookeanskii lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh [Pacific salmon in marine and ocean ecosystems]. Vladivostok: TINRO-tsentr, 2008. Vol. 1. 481 p.

Shustov Yu. A. Ekologiya molodi atlanticheskogo lososya [Ecology of juveniles of Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 1983. 152 p.

Shustov Yu. A. Belyakova E. N. Pitanie molodi lososevykh ryb v osennii period [Feeding salmon fry in the autumn]. *Uchen. zap. PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2012. No. 2(123). P. 7–10.

Tiunova T. M. Troficheskaya struktura soobshchestv bespozvonochnykh v ekosistemakh lososevykh rek yuga Dal'nego Vostoka [Trophic structure of invertebrate communities in the ecosystems of salmon rivers in the south of the Far East]. *Ekologiya* [Ecology]. 2006. No. 6. P. 457–463.

Yakovlev V. A. Faunisticheskii obzor presnovodnogo zoobentosa severo-vostochnoi chasti Fennoskandii [A faunistic survey of the freshwater zoobenthos of the northeastern part of Fennoscandia]. *Biol. vnutrennikh vod* [Inland Water Biol.]. 2004. No. 3. P. 16–23.

Yakovlev V. A. Presnovodnyi zoobentos Severnoi Fennoskandii (raznoobrazie, struktura i antropogennaya dinamika) [Freshwater zoobenthos of northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamics)]. Apatity, 2005. Part. 1. 161 p. Part. 2. 145 p.

Zubchenko A. V., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Gorbusha (Oncorhynchus gorbusha). Problemy akkli-

matizatsii na Evropeiskom Severe Rossii [Pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*). Problems of acclimatization in the European North of Russia]. Petrozavodsk: Murmansk: Folium, 2004. 82 p.

Zyuganov V. V., Veselov A. E. Vliyanie akklimatizatsii dal'nevostochnogo vselentsa gorbushi na degradatsiyu ekosistemy "zhemchuzhnitsa – atlanticheskii losos'" v rekakh basseina Belogo morya [Influence of acclimatization of the Far Eastern invader of pink salmon on the degradation of the "Pearl mussel – Atlantic salmon" ecosystem in the rivers of the White Sea basin]. *Ispol'zovanie i okhrana prirodn. resursov v Rossii, razdel «Vodnye bioresursy»: Nauchno-inform. i byull.* [The use and protection of natural resources in Russia, section *Water bioresources: a scientific and reference bull.*]. 2015. No. 6(144). P. 46–51.

Baryshev I. A. Taxonomic Composition and Trophic Structure of Benthic Fauna in Rocky Rapids and Riffles in Rivers of the Republic of Karelia and Murmansk Oblast. *Inland Water Biology*. 2017. Vol. 10, no. 4. P. 405–414. doi: 10.1134/S1995082917040034

Baryshev I. A., Belyakova E. N., Veselov A. E. Zoobenthos in Riffles of Salmon River in Southeast of Kola Peninsula. *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6, no. 4. P. 298–305. doi: 10.1134/S1995082913040044

*Brown A. F., Diamond M. The consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) eggs by macroinvertebrates in the field.* *Freshwater Biology*. 2006. Vol. 14, iss. 2. P. 211–215. doi: 10.1111/j.1365-2427.1984.tb00036

Cummins K. W., Klugg M. J. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 147–172.

Cummins K. W., Merritt R. W., Andrade P. C. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 2005. Vol. 40, iss. 1. P. 69–89. doi: 10.1080/01650520400025720

De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V., de Place Bjørn P., Los W., Steeman F., Bailly N., Basire C., Chylarecki P., Stloukal E., Hagedorn G., Wetzel F. T., Glöckler F., Kroupa A., Korb G., Hoffmann A., Häuser Ch., Kohlbecker A., Müller A., Güntsch A., Stoev P., Penev L. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034. 2014. doi: 10.3897/BDJ.2.e4034

*Heard W. R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*).* *Pacific salmon life histories*. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 121–230.

Merritt R. W., Wallace J. R., Higgins M. J., Alexander M. K., Berg M. B., Morgan W. T., Cummins K. W., Vandeneeden B. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-floodplain ecosystem. *Fla. Sci.* 1996. Vol. 59, no. 4. P. 216–274.

*Pavlov D. S., Kirillov P. I., Kirillova E. A., Chereshekevich F. G. Downstream migration of fry of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) in the Malaya Huzi River (Northeastern Sakhalin).* *Inland Water Biology*. 2015. Vol. 8, iss. 4. P. 384–394. doi: 10.1134/S1995082915010137

Rasputina E. N., Shustov Yu. A., Tyrkin I. A.
The eggs of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha*
as additional non-traditional food for juvenile atlantic
salmon *Salmo salar* in the rivers of the Kola Peninsula.
Russ. J. Biol. Invasions. 2016. Vol. 7, no. 3. P. 294–296.
doi: 10.1134/S2075111716030115

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W.
The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
1980. Vol. 37, no. 1. P. 130–137.

Veselov A. E., Baryshev I. A., Efremov D. A., Ru-
chiev M. A., Pavlov D. S., Potutkin A. G. Polymor-
phism of smolts of Pink salmon *Oncorhynchus gor-*
busha in the Indera river (Kola peninsula). *J. Ich-*
thyol. 2016. Vol. 56, no. 5. P. 738–743. doi: 10.1134/
S0032945216040159

Received April 17, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Барышев Игорь Александрович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: i_baryshev@mail.ru
тел.: (8142) 561679

Ткаченко Артем Владимирович

научный сотрудник
Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича (ПИНРО)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: tkach@pinro.ru

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: veselov7771@mail.ru
тел.: +79114093805, (8142) 767812

Шкателов Антон Павлович

инженер 2 категории
Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича (ПИНРО)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: antoshka@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Baryshev, Igor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: i_baryshev@mail.ru
tel.: (8142) 561679

Tkachenko Artyom

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries
and Oceanography (PINRO)
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: tkach@pinro.ru

Veselov, Aleksey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov7771@mail.ru
tel.: +79114093805, (8142) 767812

Shkatelov, Anton

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries
and Oceanography (PINRO)
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia;
e-mail: antoshka@pinro.ru

УДК 597.2/5

РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст, Н. П. Милянчук

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

Приведены результаты исследований двух малых озер Суккозеро и Кедрозеро, расположенных в западной и южной части Республики Карелия. Проанализированы гидрологические и гидрохимические показатели. Водоемы имеют ледниковое происхождение и принадлежат к бассейну Онежского озера. Водосборная площадь озер заселена слабо, нет крупных промышленных предприятий, рыбоводных ферм и др. По шкале трофности их можно отнести к β -олиготрофным водоемам. В оз. Кедрозеро отдельные губы и участки приобретают мезотрофные черты. Впервые подробно представлены гидробиологические данные, включая рыбное население озер. Изучен видовой состав рыб, линейно-весовой рост и питание преобладающих видов. Рыбное население оз. Суккозеро представлено 10 видами рыб, оз. Кедрозеро – 14. В обоих водоемах наибольшую численность составляют корюшка, окунь, плотва и лещ. К ценным рыбам относятся лосось, кумжа, сиг и ряпушка, из которых два первых вида включены в Красную книгу Карелии. Более высокий темп роста рыб характерен для оз. Кедрозеро, что связано с более богатой кормовой базой. Сравнительный анализ данных показывает, что исследуемые водоемы на протяжении длительного времени находятся практически в неизменном состоянии. В настоящее время это большая редкость не только для региона, но и для России в целом. Водоемы могут служить как эталонные для оценки состояния водных экосистем при значительно усиливающемся антропогенном воздействии. Малые озера в связи с отсутствием промышленного лова являются перспективными для любительского, спортивного рыболовства и развития туризма.

Ключевые слова: озеро; сообщество гидробионтов; ихтиофауна; образ жизни; хозяйственное использование.

O. P. Sterligova, N. V. Ilmast, N. P. Milyanchuk. THE FISH POPULATION OF SMALL WATER BODIES IN LAKE ONEGO CATCHMENT, AND THEIR PROSPECTIVE USES

The results of the surveys of two small lakes located in the western and southern parts of the Republic of Karelia (Sukkozzero and Kedrozzero) are reported. Hydrological and hydrochemical indices were analyzed. The water bodies are of glacial genesis, and belong to the catchment of Lake Onego. Human population in the catchments of the lakes is scarce, there are no large industrial enterprises, fish farms, etc. The lakes are classified as β -oligotrophic on the trophicity scale. Some bays and sites of Lake Kedrozzero have acquired mesotrophic traits. Hydrobiological data, including the fish population of the lakes, are presented in detail for the first time. The fish species composition, length-weight growth and diet of the prevalent species were studied. The fish popula-

tion of Lake Sukkozero is represented by 10 species, of Lake Kedrozero – by 14 species. Smelt, perch, roach and bream are the most abundant in both lakes. Atlantic salmon, brown trout, whitefish and vendace are valuable fish. Salmon and trout are included in the Red Data Book of Karelia. A higher growth rate is observed in fish from Kedrozero, obviously due to the richer food resources. A comparative analysis of the data shows that the investigated water bodies have remained practically unchanged over a long time. This situation is now very rare, not only in the region, but also in Russia at large. Water bodies can serve as benchmarks for assessing the state of aquatic ecosystems under a significantly increased human impact. Small lakes, due to the lack of industrial-scope fishing, are promising for amateur, sport fishing and tourism development.

Key words: lake; community of aquatic organisms; ichthyofauna; lifestyle; economic use.

Введение

Исследование структуры, закономерностей формирования разнообразия сообществ гидробионтов в естественных и трансформированных экосистемах – одна из основных задач гидроэкологических исследований [Решетников и др., 1982; Стерлигова, 2000; Павлов, Стриганова, 2005; Ильмаст, 2012; Алимов и др., 2013 и др.]. В Республике Карелия основными структурными элементами гидрографической сети являются озера и водохранилища – более 60 тыс., из них около 50 тыс. имеют площадь от 1 до 9 гектаров – это в основном лесные и болотные озера – ламбы. Озер, зеркало которых составляет от 100 до 10000 га, насчитывается 1250, а водоемов с большей площадью – только 155 [Водные..., 2006]. Хорошо изучены большие и средние по площади водоемы, в то время как малые исследованы значительно слабее. К таковым можно отнести озера Суккозеро и Кедрозеро, где проводились наши исследования. Эти озера находятся практически в естественном природном состоянии, что очень редко как для Карелии, так и для России в целом. Водосборная площадь озер заселена слабо, нет крупных промышленных предприятий, рыбоводных ферм и др. Водоемы имеют ледниковое происхождение и принадлежат к бассейну Онежского озера. Они значительно различаются по гидрологическим, гидрохимическим, гидробиологическим показателям и по использованию в хозяйственной деятельности человека.

Цель исследований – изучить современное состояние рыбного населения озер Суккозеро и Кедрозеро и определить перспективные направления их использования.

Материалы и методы

Основной работы послужили как собственные сборы авторов в летний период 2015–2016 гг.

на водоемах Суккозеро и Кедрозеро, так и литературные данные. Рыб для анализа брали из опытных уловов однотипным набором сетей (ячея от 14 до 60 мм). Анализировались следующие показатели: длина и масса тела, пол, стадия зрелости гонад, плодовитость и питание. При камеральной обработке материала использовали общепринятые методики [Правдин, 1966; Методическое..., 1974; Стерлигова, 2016]. Возраст рыб определяли по чешуе, жаберным крышкам и отолитам. У всех выловленных сигов просчитывалось число жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

Оз. Суккозеро расположено в западной части Карелии (63°11' с. ш. 32°14' в. д.). Высота над уровнем моря 176 м. Водоем имеет прямоугольную форму с вытянутыми в стороны заливами и ориентирован с севера на юг (рис. 1). В озеро впадает р. Сулос и 13 ручьев, вытекает р. Суккозерка, впадающая в Гимольское озеро.

Площадь водосбора составляет 315 км², озера – 37 км². Наибольшая длина 13 км, ширина – около 6 км. Имеется около 130 островов площадью 1,4 км² (табл. 1). Озеро неглубокое, средняя глубина – 5,4 м, наибольшая – 28,4 м. Дно неровное, имеются глубокие впадины и поднятия, образующие ямы и подводные луды [Соколова, 1959; Ресурсы..., 1972; Озера..., 2013].

Оз. Кедрозеро расположено в южной части Карелии (63°27' с. ш. 34°22' в. д.). Высота над уровнем моря 62 м. Водоем сильно вытянут в направлении с ССЗ на ЮЮВ (см. рис. 1). Площадь водосбора составляет 895 км², водоема – 24 км². На озере насчитывается 20 островов площадью 0,36 км² (см. табл. 1).

В озеро впадают реки Лижма и Кондозерка и 5 ручьев, вытекает р. Лижма, которая впадает в губу Чорга Онежского озера. Средняя глубина озера – 10,0 м, наибольшая – 28,0 м [Макарова, 1959; Озера..., 2013]. Зона озера с глубинами от 0 до 4 м составляет 35 %, от 4 до 10 м – 38 % и свыше 10 м – 27 %.

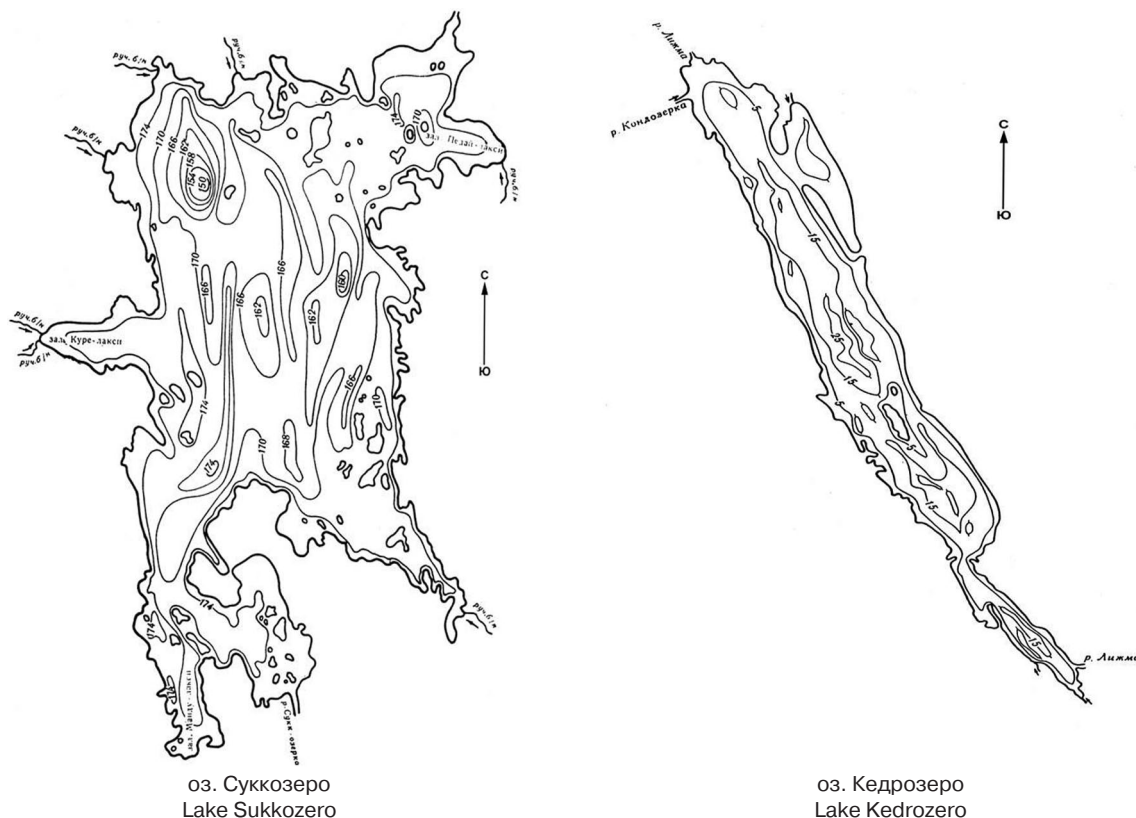


Рис. 1. Карта-схема исследуемых озер
 Fig. 1. Map-scheme of the studied lakes

Результаты и обсуждение

Химический состав вод исследуемых водоемов формируется под влиянием поверхностного и подземного стока с водосборов и развивающихся в них внутренних водоемных процессов (табл. 2).

Минерализация воды в Суккозере равна 30 мг/л, в Кедрозере – 38 мг/л. Вода имеет слабокислую реакцию среды (рН 7,1). Прозрачность воды в северной части Суккозера составляет 3,6 м, в южной – 2,5 м, в Кедрозере она достигает 3,0 м. Перманганатная окисляемость в озерах отличается незначительно и равна 10,0 мгО₂/л в Суккозере и 8,2 – в Кедрозере (см. табл. 2). Кислородный режим благоприятный для обитания гидробионтов и в среднем достигает 90 % (84–100 %). Содержание свободной углекислоты в Суккозере варьирует от 1,5 до 2,9 мг/л, в Кедрозере – от 3,0 до 4,0 мг/л [Озера..., 2013]. Насыщение воды кислородом колеблется от 80 до 98 %, углекислоты – 3,0 мг/л (см. табл. 2). Концентрации биогенов (азот и фосфор) в обоих озерах очень низкие и не влияют на качество вод [Макрушин, 1974, Лозовик, Ефременко, 2017].

Суккозеро имеет более высокий коэффициент условного водообмена (КУВ) – 1,2, и это означает, что вода в озере заменяется водой с водосборной площади в течение одного года, в Кедрозере КУВ равен 0,4, т. е. вода заменяется раз в 2,5 года.

По показателям результатов гидробиологических анализов высшая водная растительность в обоих озерах развита слабо. Массовыми видами являются тростник обыкновенный, камыш озерный, рдест, хвощ, кубышка, осоки. Степень зарастания в Суккозере составляет 16 %, в Кедрозере – 4,0 % [Чекрыжева, 2013].

В составе зоопланктона Суккозера отмечено 28 таксонов: Rotatoria – 10, Calanoida – 3, Cyclopoida – 3, Cladocera – 12. По численности (39 тыс. экз./м³) доминируют коловратки *Kellicottia longispina* и *Polyarthra* sp. (до 70 %), по биомассе (0,6 г/м³) – *Mesocyclops leuckartii*. Макрозообентос озера по численности (1110 экз./м²) состоит на 60 % из олигохет, на 31 % из моллюсков и на 8 % из хирономид. По биомассе (1,7 г/м²) в равных долях преобладают моллюски и олигохеты – по 45 % [Куликова, 2007].

В зоопланктоне Кедрозера определено 62 таксона: Rotatoria – 12, Calanoida – 4, Cyclo-

Таблица 1. Основные гидрологические показатели водоемов

Table 1. Main hydrological indicators of water bodies

Показатель Index	Оз. Суккозеро Lake Sukkozero	Оз. Кедрозеро Lake Kedrozero
Координаты озер Coordinates of the lakes	63°11' с. ш. 32°14' в. д.	62°27' с. ш. 34°22' в. д.
Высота над уровнем моря, м Height above sea level, m	176	62
Площадь водосбора, км ² Catchment area, km ²	315	895
Площадь озера, км ² Lake area, km ²	37,0	24,3
Наибольшая длина, км Maximum length, km	12,7	19,3
Наибольшая ширина, км Maximum width, km	6,0	2,1
Количество островов Number of islands	130	20
Средняя глубина, м Average depth, m	5	10
Максимальная глубина, м Maximum depth, m	28	28
Коэффициент услов. водообмена Coefficient of conditional water exchange	0,4	1,2
Сред. расход воды из истока м ³ /сек. Average consumption of water from the source m ³ /s.	3,2	7,4
Удельный водосбор Specific catchment area	7,4	35,6
Показатель стока л/сек./га Flow rate l/sec./ha	0,7	2,4

poida – 10, Cladocera – 36. Среди коловраток к числу преобладающих относятся: *K. longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Ploesoma truncatum*. Основу планктонного комплекса ракообразных в пелагиали составляли широко распространенные в большинстве озер Карелии представители северной фауны (*Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni*, *Holopedium gibberum*), а также ряд эвритопных организмов, отличающихся широкой экологической валентностью и гетеротопностью (*Chydorus sphaericus*, *B. longirostris*, *Mesocyclops oithonoides*, *M. leuckarti*, *Leptodora kindtii*). Биомасса зоопланктона озера составляла 0,9 г/м³ [Кучко, 2004].

В макрозообентосе озера выявлено 18 таксонов, по численности преобладали Chironomidae (70 %), по биомассе – Oligochaeta и Chironomidae (37 и 35 % соответственно). Биомасса бентоса была на уровне 1,1 г/м² [Рябинкин, Полякова, 2013; Павловский, 2014].

По шкале трофности озера Суккозеро и Кедрозеро можно отнести к β-олиготрофным озерам [Китаев, 2007]. В Кедрозере отдельные губы и участки приобретают мезотрофные черты.

Рыбное население этих водоемов изучено слабо. В литературных источниках имеются сведения только по видовому составу рыб и совсем нет данных по их биологии, что и определило одну из задач исследований. Нами был уточнен видовой состав ихтиофауны этих озер. Рыбное население Суккозера представлено 10 видами рыб (табл. 3). К ценным рыбам относятся сиг и ряпушка. В Кедрозере обитает 14 видов рыб, среди которых три вида рыб – лосось, форель и хариус – относятся к проходным формам (озеро-река), остальные – озерные. Как уже указывалось выше, наибольшую численность составляют корюшка, окунь, плотва и лещ.

Все выловленные рыбы относятся к четырем фаунистическим комплексам [Никольский, 1980]. По числу видов рыб доминирует бореальный равнинный комплекс – 35,7 % (щука, язь, плотва, ерш, окунь). На арктический пресноводный комплекс приходится 28,6 % (сиг, ряпушка, корюшка, налим), на бореальный предгорный – 21,4 % (кумжа, лосось, хариус), на понтический пресноводный – 14,3 % (лещ, уклейка).

Таблица 2. Гидрохимические и гидробиологические показатели исследуемых водоемов

Table 2. Hydrochemical and hydrobiological parameters of the studied water bodies

Показатель Index	Оз. Суккозеро Lake Sukkozero	Оз. Кедрозеро Lake Kedrozer
Минерализация, мг/л Mineralization, mg/l	30	38
Цветность, град. Color, degree	57	30
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /л Permanganate oxidability, mgO ₂ /l	10,0	8,0
Фосфор (мин.), мг/л Phosphorus (miner.), mg/l	0,002	0,001
Фосфор (общ.), мг/л Phosphorus (total), mg/l	0,005	0,006
N-NH ₄ мг/л N-NH ₄ mg/l	0,04	0,05
N-NO ₂ мг/л N-NO ₂ mg/l	0,004	0,004
N-NO ₃ мг/л N-NO ₃ mg/l	0,01	0,01
N (орг.), мг/л N (organic), mg/l	0,33	0,43
O ₂ , % насыщ. O ₂ , % saturation	84–99	80–98
CO ₂ , мг/л CO ₂ , mg/l	1,5–2,9	2,0–4,0
pH	6,0–7,1	7,2
Биомасса зоопланктона, г/м ³ Biomass of zooplankton, g/m ³	0,5	0,9
Биомасса бентоса, г/м ² Biomass of benthos, g/m ²	1,4	1,7
Число видов рыб The number of fish species	10	14

По биомассе рыб в озерах преобладают два комплекса – арктический пресноводный и бореальный равнинный – до 95 %. Биомасса рыб понтического пресноводного комплекса составляла около 4 %, принадлежащие к бореальному предгорному комплексу лосось и кумжа – менее 1 %. Эти рыбы включены в Красную книгу РК [2007], и вылов их запрещен.

Линейно-весовой рост рыб представлен в таблице 4. Более высокий темп роста характерен для рыб Кедрозера, особенно хищных видов (щука, налим, окунь), питающихся в основном корюшкой, которая имеет высокую численность и доступную для питания форму тела (прогонистое). Эту закономерность отмечали многие исследователи по питанию хищных рыб [Балагурова, 1967; Фортунатова, Попова, 1973; Попова, 1982; Дятлов, 2002].

Мирные виды рыб (ряпушка, сиг, плотва, лещ) также растут быстрее в Кедрозере, что связано с более высокой кормовой базой (зоопланктон, зообентос) (см. табл. 2). К ценным видам рыб относятся атлантический лосось

и форель. Язь, уклея, хариус и ерш встречались в уловах единично.

В Суккозере до 1970-х годов существовал промышленный лов рыбы. На озере работали две бригады, которые облавливали озеро шестью неводами [Соколова, 1959]. Кроме того, на осенний лов ряпушки и сига с неводами приезжали рыбаки из д. Сойминоярви. За одну тоню добывалось 300–500 кг ряпушки. Уловы ряпушки составляли до 22 т в год. Возможный вылов рыбы в год был определен в 40–45 т (7–8 кг/га). В настоящее время на озере лов рыбы осуществляется только рыбаками-любителями, которые вылавливают до 25 т рыбы в год.

В Кедрозере специальный промысловый лов рыбы отсутствовал. Рыбаки-любители вылавливали от 4 до 7 т рыбы в год. В настоящее время озеро используется для забора воды (с 2003 г.) для форелевого хозяйства, расположенного на Тарасозере, для нужд жителей д. Кедрозеро и любительского рыболовства.

Таблица 3. Состав рыбного населения исследуемых озер

Table 3. Composition of the fish population of the studied lakes

Вид Species	Оз. Суккозеро Lake Sukkozero	Оз. Кедрозеро Lake Kedrozero
I. Семейство Лососевые (Salmon Family) – Salmonidae		
Атлантический лосось (Atlantic salmon) – <i>Salmo salar</i> L.	–	+
Кумжа (Trout) – <i>Salmo trutta</i> L.	–	+
II. Семейство Сиговые (Coregonid Family) – Coregonidae		
Ряпушка (Vendace) – <i>Coregonus albula</i> (L.)	+	+
Сиг обыкновенный (Whitefish) – <i>C. lavaretus</i> (L.)	+	+
III. Семейство Хариусовые (Grayling Family) – Thymallidae		
Хариус (Grayling) – <i>Thymallus thymallus</i> L.	–	+
IV. Семейство Корюшковые (Smelt Family) – Osmeridae		
Корюшка (Smelt) – <i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	–	+
V. Семейство Щуковые (Pike Family) – Esocidae		
Щука (Pike) – <i>Esox lucius</i> L.	+	+
VI. Семейство Карповые (Carp Family) – Cyprinidae		
Лещ (Bream) – <i>Abramis brama</i> (L.)	+	+
Уклейка (Bleak) – <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	+	+
Язь (Ide) – <i>Leuciscus idus</i> (L.)	+	+
Плотва (Roach) – <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	+	+
VII. Семейство Налимовые (Burbot Family) – Lotidae		
Налим (Burbot) – <i>Lota lota</i> (L.)	+	+
VIII. Семейство Окуневые (Perch Family) – Percidae		
Ерш (Ruff) – <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	+	+
Окунь (Perch) – <i>Perca fluviatilis</i> L.	+	+
Всего Total	10	14

Таблица 4. Линейно-весовой рост основных видов рыб исследуемых озер

Table 4. Linear-weight growth of the main fish species of the studied lakes

Водоем Lake	Возраст, лет Age, years									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Окунь Perch										
Суккозеро Sukkozero	$\frac{8,1}{16}$	$\frac{10,8}{20}$	$\frac{12,1}{27}$	$\frac{13,5}{48}$	$\frac{15,7}{64}$	$\frac{18,6}{100}$	$\frac{19,1}{110}$	$\frac{20,0}{140}$	$\frac{21,0}{190}$	$\frac{22,0}{200}$
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{7,5}{15}$	$\frac{9,0}{30}$	$\frac{12,4}{38}$	$\frac{14,2}{55}$	$\frac{16,5}{93}$	$\frac{19,0}{160}$	$\frac{21,0}{215}$	$\frac{23,0}{270}$	$\frac{26,1}{360}$	$\frac{28,0}{420}$
Щука Pike										
Суккозеро Sukkozero	$\frac{20,0}{60}$	$\frac{25,1}{230}$	$\frac{30,8}{256}$	$\frac{37,3}{480}$	$\frac{45,3}{800}$	$\frac{52,0}{1200}$	$\frac{58,0}{1700}$	$\frac{66,0}{1800}$	–	–
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{22,0}{74}$	$\frac{28,0}{250}$	$\frac{35,3}{330}$	$\frac{40,7}{550}$	$\frac{46,6}{860}$	$\frac{54,5}{1400}$	$\frac{60,0}{1900}$	$\frac{62,0}{2300}$	$\frac{65,3}{2500}$	–
Налим Burbot										
Суккозеро Sukkozero	–	$\frac{17,5}{36}$	$\frac{18,2}{44}$	$\frac{19,1}{60}$	$\frac{29,0}{180}$	$\frac{36,0}{385}$	$\frac{40,0}{650}$	$\frac{45,0}{800}$	$\frac{50,0}{1200}$	–
Кедрозеро Kedrozero	–	–	–	$\frac{25,5}{160}$	$\frac{31,0}{240}$	$\frac{38,0}{450}$	$\frac{41,5}{730}$	$\frac{47,0}{920}$	$\frac{50,0}{1200}$	$\frac{53,5}{1400}$
Лещ Bream										
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{4,2}{4}$	$\frac{7,3}{13}$	$\frac{11,5}{35}$	$\frac{15,7}{50}$	$\frac{17,1}{90}$	$\frac{20,5}{140}$	$\frac{23,3}{220}$	$\frac{28,2}{350}$	$\frac{29,5}{500}$	$\frac{30,0}{625}$

Окончание табл. 4
Table 4 (continued)

Водоем Lake	Возраст, лет Age, years									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Сиг Whitefish										
Суккозеро Sukkozero	$\frac{14,7}{28}$	$\frac{16,0}{40}$	$\frac{18,6}{80}$	$\frac{23,0}{133}$	$\frac{28,0}{196}$	$\frac{29,1}{234}$	$\frac{30,4}{340}$	$\frac{32,6}{370}$	-	-
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{16,4}{43}$	$\frac{20,0}{88}$	$\frac{22,0}{114}$	$\frac{23,4}{141}$	$\frac{26,5}{230}$	$\frac{27,7}{270}$	$\frac{32,0}{330}$	-	$\frac{35,0}{525}$	-
Ряпушка Vendace										
Суккозеро Sukkozero	$\frac{11,2}{11}$	$\frac{12,8}{15}$	$\frac{13,6}{22}$	$\frac{14,2}{37}$	$\frac{17,0}{43}$	-	-	-	-	-
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{12,0}{15}$	$\frac{15,0}{21}$	$\frac{17,0}{25}$	$\frac{18,0}{58}$	-	-	-	-	-	-
Корюшка Smelt										
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{7,0}{3}$	$\frac{9,5}{6}$	$\frac{11,5}{8}$	$\frac{12,6}{11}$	$\frac{14,2}{22}$	-	-	-	-	-
Плотва Roach										
Суккозеро Sukkozero	$\frac{5,0}{6}$	$\frac{6,1}{8}$	$\frac{8,8}{13}$	$\frac{10,0}{25}$	$\frac{12,6}{33}$	$\frac{14,5}{45}$	$\frac{17,0}{60}$	$\frac{19,0}{70}$	$\frac{20,2}{100}$	-
Кедрозеро Kedrozero	$\frac{7,3}{9}$	$\frac{10,2}{13}$	$\frac{11,7}{24}$	$\frac{13,0}{36}$	$\frac{14,7}{49}$	$\frac{16,0}{72}$	$\frac{17,0}{80}$	$\frac{18,0}{100}$	$\frac{19,0}{127}$	$\frac{20,0}{140}$

Примечание. В числителе – средняя длина (см), в знаменателе – средняя масса (г).
Note. Here and in Tab. 4 in the numerator – length (cm), in the denominator – mass (g).

Заключение

Исследуемые водоемы Суккозеро и Кедрозеро по химическому составу вод отвечают всем требованиям, предъявляемым к их качеству, и пригодны как для питьевых, так и для хозяйственных целей поселков Суккозеро и Кедрозеро. Малые озера в связи с отсутствием промышленного лова являются перспективными для любительского, спортивного рыболовства и развития туризма.

Сравнительный анализ приведенных в статье и ретроспективных данных показывает, что исследуемые водоемы на протяжении длительного времени находятся практически в неизменном состоянии, и это очень большая редкость в современных условиях. Они могут использоваться в качестве эталона для оценки состояния водных экосистем и служить исходным ориентиром при определении направления и динамики негативных процессов в случае возникновения выраженного антропогенного воздействия.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0045),

при поддержке Программы Президиума РАН (проект № 02220-2018-0002) и РФФИ (проект № 18-04-00163).

Литература

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
- Балагурова М. В. Материалы по питанию щуки // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 195–205.
- Водные ресурсы Республики Карелия и пути их использования для питьевого водоснабжения. Опыт Карельско-Финляндского сотрудничества. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 263 с.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Ильмаст Н. В. Рыбное население пресноводных экосистем Карелии в условиях их хозяйственного освоения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 44 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
- Куликова Т. П. Зоопланктон водоемов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 224 с.
- Кучко Я. А. Влияние форелевого хозяйства на общество зоопланктона озерно-речной экосистемы:

Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 20 с.

Лозовик П. А., Ефременко Н. А. Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике. СПб: Нестор-История, 2017. 272 с.

Макарова Е. Ф. Оз. Кедрозеро // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. С. 330–331.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л.: Наука, 1974. 60 с.

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

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром., 1980. 182 с.

Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.

Павлов Д. С., Стриганова Б. Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: КМК, 2005. С. 4–20.

Павловский С. А. Сравнительная характеристика и многолетняя динамика макрозообентоса и основных биотопов экосистем Южной Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 140–146.

Попова О. А. Питание хищных рыб Сязозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 106–145.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром., 1966. 376 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 2. Карелия и Северо-Запад, ч. 3. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 958 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрозообентос // Озера Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 53–55.

Соколова В. А. Оз. Суккозеро // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. С. 278–279.

Стерлигова О. П. Динамика рыбного населения водоемов Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2000. 48 с.

Стерлигова О. П. Методы определения возраста рыб и его практическое значение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 56 с.

Фортунатова К. Р., Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте р. Волги. М.: Наука, 1973. 298 с.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон // Озера Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 45–47.

Поступила в редакцию 26.02.2018

References

Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. *Produktionnaya gidrobiologiya* [Production hydrobiology]. St. Petersburg: Nauka, 2013. 343 p.

Balagurova M. V. *Materialy po pitaniyu shchuki* [Materials on the food of pike]. *Izv. GosNIORKh* [Proceed. Berg St. Res. Inst. on Lake and River Fisheries]. 1967. Vol. 62. P. 195–205.

Чекрыжева Т. А. *Fitoplankton* [Phytoplankton]. *Ozera Karelii* [Lakes of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. P. 45–47.

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

Fortunatova K. R., Popova O. A. *Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya khishchnykh ryb v del'te r. Volgi* [Feeding and food relationships of predatory fishes in the Volga river delta]. Moscow: Nauka, 1973. 298 p.

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

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

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [The Red Data Book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 368 p.

Kulikova T. P. *Zooplankton vodoemov basseina Onezhskogo ozera* [Zooplankton in water bodies of the catchment of Lake Onega]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 224 p.

Kuchko Ya. A. *Vliyanie forelevogo khozyaistva na soobshchestvo zooplanktona ozerno-rechnoi ekosistemy* [The effect of trout farm on the zooplankton community of the lake-river ecosystem]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2004. 20 p.

Lozovik P. A., Efremenko N. A. *Analiticheskie, kineticheskie i raschetnye metody v gidrokhimicheskoi praktike* [Analytical, kinetic and computational methods in hydrochemical practice]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2017. 272 p.

Макарова Е. Ф. *Oz. Kedrozero* [Lake Kedrozero]. *Ozera Karelii. Priroda, ryby i rybnoe khozyaistvo* [Lakes of Karelia. Nature, fish and fisheries]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1959. P. 330–331.

Макрушин А. В. *Biologicheskii analiz kachestva vod* [Biological analysis of water quality]. Leningrad: Nauka, 1974. 60 p.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [Methodological guide for studying food and food relations of fish under natural conditions]. Moscow: Nauka, 1974. 254 p.

Nikol'skii G. V. *Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb* [The structure and regularities of fish variability]. Moscow: Pishch. prom., 1980. 182 p.

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

Pavlov D. S., Striganova B. R. Biologicheskie resursy Rossii i osnovnye napravleniya fundamental'nykh issledovaniy [Biological resources of Russia and the main directions of fundamental research]. *Fund. osnovy upravleniya biol. resursami* [Fundamentals of biol. resources management]. Moscow: KMK, 2005. P. 4–20.

Pavlovskii S. A. Sravnitel'naya kharakteristika i mnogoletnyaya dinamika makrozoobentosa i osnovnykh biotopov ekosistem Yuzhnoi Karelii [Comparative characteristics and long-term changes of macrozoobenthos in the main habitats and ecosystems of South Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 2. P. 140–146.

Popova O. A. Pitanie khishchnykh ryb Syamozera posle vseleniya koryushki [The feeding of the piscivorous fish of Lake Syamozero after introduction of smelt]. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrophuemogo vodoema* [The change in the structure of fish populations of the eutrophicated reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. P. 106–145.

Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [A guide for studying fish]. Moscow: Pishch. prom., 1966. 376 p.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Kareliya i Severo-Zapad [Resources of surface waters of the USSR. Karelia and the North-West]. Vol. 2. Part. 3. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1972. 958 p.

Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P., Titova V. F., Bushman L. G., Ieshko E. P., Makarova N. P.,

Malakhova R. P., Pomazovskaya I. V., Smirnov Yu. A. Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrophuemogo vodoema [The change in the structure of fish populations of the eutrophicated reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. 248 p.

Ryabinkin A. V., Polyakova T. N. Makrozoobentos [Makrozoobenthos]. *Ozera Karelii* [Lakes of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. P. 53–55.

Sokolova V. A. Oz. Sukkozero [Lake Sukkozero]. *Ozera Karelii. Priroda, ryby i rybnoe khozyaistvo* [Lakes of Karelia. Nature, fish and fisheries]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1959. P. 278–279.

Sterligova O. P. Dinamika rybnogo naseleniya vodoemov Vostochnoi Fennoskandii [The dynamics of fish populations in reservoirs in Eastern Fennoscandia]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2000. 48 p.

Sterligova O. P. Metody opredeleniya vozrasta ryb i ego prakticheskoe znachenie [Methods for determining the age of fish and its practical value]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 56 p.

Vodnye resursy Respubliki Kareliya i puti ikh ispol'zovaniya dlya pit'evogo vodosnabzheniya. Opyt Karel'sko-Finlyandskogo sotrudnichestva [Water resources of the Republic of Karelia and ways of their use for drinking water supply. Experience of Karelian-Finnish cooperation]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 263 p.

Received February 26, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Стерлигова Ольга Павловна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: o.sterligova@yandex.ru
тел.: (8142) 561679

Ильмаст Николай Викторович

заведующий лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных,
д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilmast@mail.ru
тел.: (8142) 561679, 89114011869

Милянчук Николай Петрович

аспирант
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: milyanchuk90@mail.ru
тел.: (8142) 561679

CONTRIBUTORS:

Sterligova, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: o.sterligova@yandex.ru
tel.: (8142) 561679

Ilmast, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilmast@mail.ru
tel.: (8142) 561679, 89114011869

Milyanchuk, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: milyanchuk90@mail.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 639.2.03:639.211.2(1-751.1)(268.46)

СОСТОЯНИЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) В РЕКЕ ЗОЛОТИЦА, ПРИТОКЕ ПАРАНИНСКИЙ И ПРИЛЕГАЮЩЕМ РУЧЬЕ ЛОПАТКА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ОНЕЖСКОЕ ПОМОРЬЕ» (БАСЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

А. Е. Веселов, Д. А. Ефремов, М. А. Ручьев

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

В национальном парке «Онежское Поморье» (бассейн Белого моря, с 2016 г. присоединен к НП «Кенозерский») обследована лососевая нерестовая река Золотица, ее малый приток Паранинский, а также прилегающий ручей Лопатка (всего 11 участков). Впервые установлено распространение атлантического лосося и условия его обитания. Проведена оценка плотности распределения молоди разных возрастных групп. Показатель составил 59 экз./100 м², что выше среднего значения (50 экз./100 м²) для нерестовых рек Северо-Запада России. Плотность сеголеток на разных участках реки колебалась от 13 до более чем 200 экз./100 м² (август), остальное население, в среднем 25 экз./100 м² по всем 11 участкам, составляли пестрятки старших возрастных групп (1+, 2+, 3+). В работе дана биологическая характеристика речной компоненты популяции атлантического лосося: соотношение численности разных возрастных групп и размерно-массовые показатели рыб. Установлено, что пороги верхнего течения реки потенциально недостаточно заселены молодь. Предлагается усилить охрану производителей в период нерестовой миграции.

Ключевые слова: атлантический лосось; воспроизводство; пестрятки; реки национального парка «Онежское Поморье».

A. E. Veselov, D. A. Efremov, M. A. Ruch'ev. STATUS OF ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) REPRODUCTION IN THE ZOLOTITSA RIVER, PARANINSKY TRIBUTARY, AND THE ADJACENT LOPATKA STREAM IN ONEZHSKOYE POMORYE NATIONAL PARK (WHITE SEA DRAINAGE BASIN)

The salmon spawning river Zolotitsa, its small tributary Paraninsky, and adjacent stream Lopatka were surveyed (11 sites in total) in Onezhskoye Pomorye National Park (White Sea drainage basin, joined to Kenozersky NP since 2016). The distribution of the Atlantic salmon and conditions in its habitats were determined for the first time. The distribution densities of parr of different age categories were estimated. The average value was 59 fish/100 m², which is above the average (50 fish/100 m²) across spawning rivers of Northwest Russia. The density of 0+ salmon varied among river sites from 13 to over 200 fish/100 m² (August), and the rest of the population, with 25 fish/100 m² average density in all 11 sites, was represented by older parr (1+, 2+, 3+). The biological characteristics of the river component of the Atlantic salmon population are given: ratios of different age classes, and length-weight parameters of the fish. Rapids in the river upper course

were found to have a potentially insufficient juvenile salmon population. We suggest intensifying brooder protection during spawning migrations.

Key words: Atlantic salmon; reproduction; parr; rivers of the National Park Onezhskoye Pomorye.

*Посвящается памяти Олега Продана,
первого директора НП «Онежское Поморье».*

Введение

Сложный жизненный цикл атлантического лосося (*Salmo salar* L.) связан с нерестом производителей и длительным обитанием молоди в реках. При усиленном и нелегальном вылове лосося на нерестилищах произошло резкое сокращение численности этого вида даже в удаленных и труднодоступных реках [Веселов, Калюжин, 2001; Зубченко, 2006; Веселов и др., 2009]. В сложившихся условиях высокое значение имеют особо охраняемые природные территории, для которых действует заповедный режим охраны [Владимирская, 1957]. Одним из ярких примеров успешной работы по сохранению редких видов является национальный парк (НП) «Онежское Поморье», основанный в 2000-х годах на Онежском полуострове (Архангельская область, с 2016 г. объединен с НП «Кенозерский»). По территории парка протекает лососевая нерестовая река Золотица. Научным сотрудникам НП удалось наладить взаимодействие с местным населением из д. Летняя Золотица и значительно снизить уровень нелегального вылова в нерестовой реке. После 10 лет успешной рыбоохранной работы, в том числе и сотрудников НП, в августе 2015 г. нами проведено исследование нерестово-выростных участков (НВУ) реки и притоков.

Цель работы заключалась в оценке распространения атлантического лосося, плотностей распределения, возрастной структуры и размерно-массовых показателей молоди. Результаты исследования позволят дополнительно разработать меры восстановления, сохранения и поддержания запасов лосося в НП «Кенозерский».

Материалы и методы

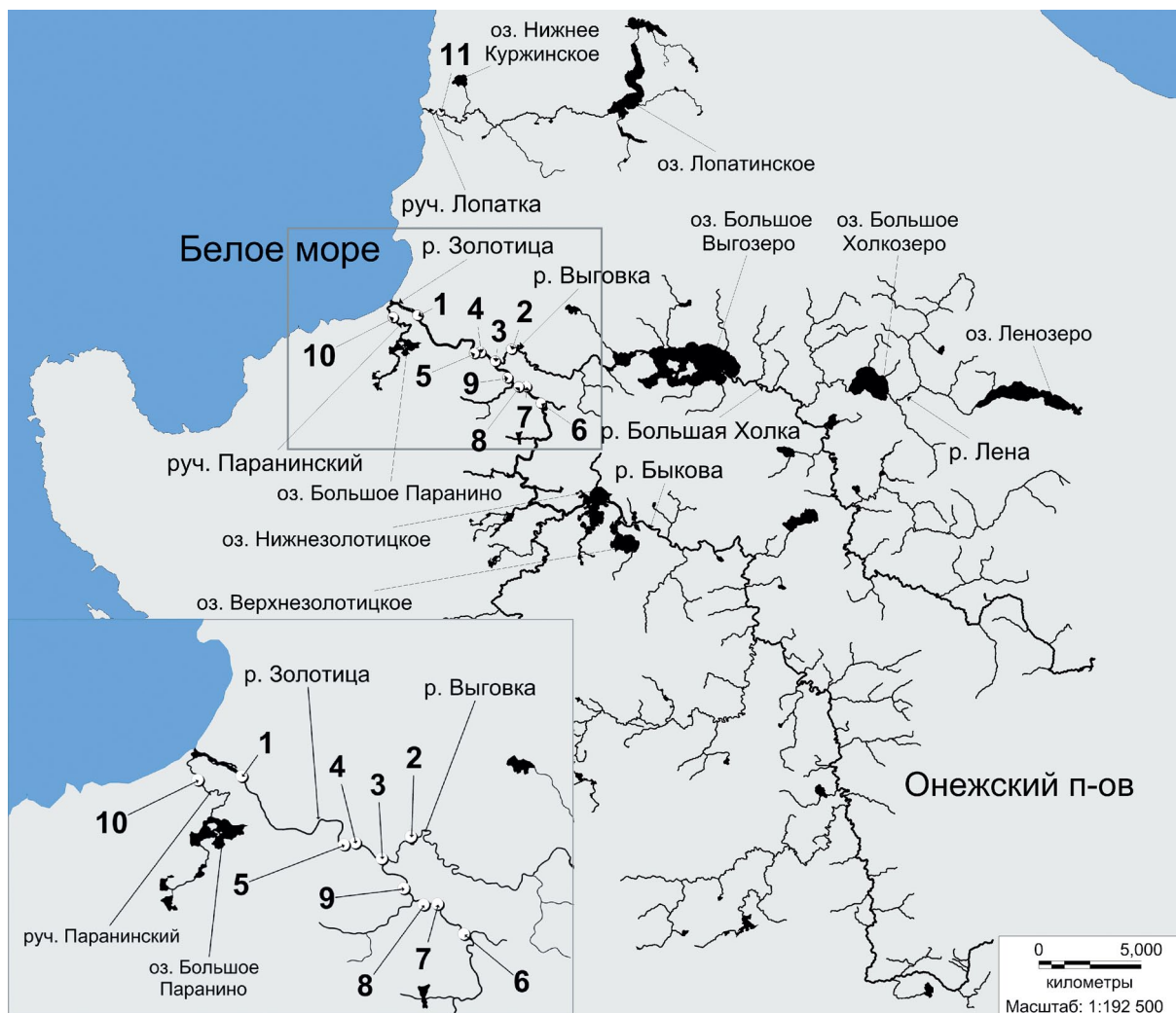
Река Золотица является самым большим водотоком Онежского полуострова. По нашей оценке, ее среднегодовой расход воды около 8–10 м³/с, площадь водосборного бассейна составляет 1150 км² (рис.). Общее падение реки достигает 62 м, уклон – 2,3 м/км. Исток проис-

ходит из оз. Верхнезолотицкое, устье расположено в губе Летняя Золотица Белого моря. Коэффициент извилистости русла 1,742. Питание реки преимущественно снеговое. Среди фаз водного режима можно выделить высокое весеннее половодье, низкую летнюю и зимнюю межень. Русло реки каменистое, местами песчано-галечное. Для р. Золотица характерно чередование порожистых и плесовых участков [Ресурсы..., 1965]. Растительность в верхнем течении реки представлена северотаежными еловыми лесами. В нижнем ее течении вдоль морского побережья узкой полосой произрастает сосновый лес.

Использовали метод маршрутной съемки [Антонова и др., 2000; Веселов, Калюжин, 2001]. Всего в русле р. Золотица вместе с прилегающими двумя ручьями было обследовано 11 участков, на которых воспроизводится атлантический лосось. Расположенные в самом верховье реки НВУ не исследовались из-за их труднодоступности. По всем типам участков реки и ручьев создан банк фотографий. Оценку численности и распределения ихтиофауны проводили методами электролова и подводных наблюдений. Электролов применяли по стандартной методике [Ziprin, 1958; Клыпучо и др., 1987]. Зарегистрированные плотности распределения молоди приводили к средним значениям – количество экз./100 м². После лова, оценки возраста, размера и взвешивания (в кювете с водой) пестряток лосося выпускали в реку. Всего было поймано 375 особей разновозрастной молоди лосося. Изъятие рыб с целью дальнейших биохимических и генетических исследований проводили только на одном участке – точка 1 (Морской порог). Дополнительно на 10 из 11 участков провели подводные наблюдения. Прозрачность воды в реке составляет 1,5–2,0 м, что позволяет успешно выполнять подводные наблюдения и учет рыб по отработанной стандартной методике [Wankowski, Thorp, 1979; Павлов и др., 1981; Веселов, Калюжин, 2001].

Результаты и обсуждение

Размерно-массовые показатели рыб представлены в таблице 1, возрастная структура и плотность распределения молоди лосося по участкам приведены в таблице 2.



Расположение р. Золотица, притока Паранинский и ручья Лопатка в национальном парке «Онежское Поморье». Обследованные участки пронумерованы. Карта-схема составлена с помощью Лоции Белого моря

Scheme of the Zolotitsa River, the Paraninsky Tributary and the Lopatka Stream in the Onegzhskoye Pomorye National Park. The numbers show the studied areas. The schematic map was drawn with the use of the Sailing directions for the White Sea

Анализ возрастной структуры молоди рыб на точке 1 показывает, что воспроизводство лосося на Морском пороге стабильное (табл. 1). Присутствуют все возрастные группы, с нормальным распределением по возрастам: преобладают сеголетки, несколько меньше, но также многочисленны годовики, двух- и трехлетки. Возраст смолтификации, вероятно, 3+, поскольку особей 4+ в реке практически не наблюдается. На обследованном участке обнаружены карликовые самцы в возрасте 3+. Они имели почти созревшие половые продукты и готовились к нересту (в сентябре). По всему руслу реки удалось отловить лишь 11 карликовых самцов. Их незначительное количество свидетельствует о высокой продуктивности реки, близко расположенной к полярному кру-

гу. Это же подтверждается и размерно-массовыми показателями пестряток. Рыбы всех возрастов имеют увеличенную длину и массу по сравнению с молодь лосося р. Варзуга (Кольский п-ов, бассейн Белого моря), отловленной также в августе 2015 г. Например, для особей 1+ из р. Варзуга, выборка 65 особей, длина (АВ) составила $5,16 \pm 0,37$ (4,2–5,9) см, а масса $1,15 \pm 0,23$ (0,59–1,72) г.

Плотность распределения молоди лосося и возрастной состав рыб на порогах р. Золотица неоднородны (табл. 2). На удаленных участках среднего течения, точки 6, 7 и 8, преобладают особи в возрасте 2+ (более 50%), на участках мало сеголеток (15%). При этом плотность пестряток всех возрастных групп составляла 23–38 экз./100 м². Это нормальный показатель

Таблица 1. Биологическая характеристика речной компоненты популяции атлантического лосося в бассейне р. Золотица (точка 1, Морской порог)

Table 1. Biological characteristics of the river component of the Atlantic salmon population in the Zolotitsa River basin (point 1, Sea rapids)

Пол / возраст, лет Sex / age, yrs	Число рыб, экз. Number of fish, spec.	Длина АВ, см (мин.–макс.) Abs. length, cm (min–max)	Масса, г (мин.–макс.) Weight, g (min–max)
Пестрятки Parr			
Ювенильный / 0+ Juveniles / 0+	51	3,71 ± 0,22 (3,30–4,20)	0,46 ± 0,10 (0,29–0,73)
Ювенильный / 1+ Juveniles / 1+	37	8,33 ± 0,54 (7,30–9,30)	5,19 ± 1,03 (3,40–7,21)
Ювенильный / 2+ Juveniles / 2+	43	9,17 ± 0,58 (8,20–10,40)	7,41 ± 1,24 (5,85–10,47)
Самцы / 3+ Males / 3+	5	10,64 ± 0,36 (10,40–11,20)	11,06 ± 1,40 (9,64–12,89)
Самки / 3+ Females / 3+	4	10,60 ± 0,65 (9,90–11,40)	11,12 ± 0,65 (8,16–14,28)
Ювенильный / 3+ Juveniles / 3+	12	11,22 ± 0,73 (10,30–12,50)	14,06 ± 2,57 (11,35–19,74)
Карликовые самцы Dwarf males			
Самцы / 3+ Males / 3+	6	10,47 ± 0,49 (10,00–11,30)	12,92 ± 1,95 (9,48–15,35)
Самцы / 4+ Males / 4+	5	14,14 ± 1,13 (13,10–15,80)	30,01 ± 5,39 (22,56–37,56)

для нерестовых рек бассейна Белого моря [Веселов, Калюжин, 2001]. Похожая возрастная структура сохраняется для точек 2 и 3 в притоке Выговка и на участке межводья (слияние Золотицы и Выговки). Здесь плотность молоди несколько выше – 38 и 56 экз./100 м² соответственно. Для точек 1, 4 и 9 характерно сохранение возрастной пирамиды, когда по численности преобладают младшие возрастные группы. Например, доля сеголеток 0+ составляет 30–50 %. Из этих трех участков точка 4 имеет наивысшую плотность – 164 экз./100 м², с учетом всех возрастных групп. По возрастной структуре значительно отличается точка 5, здесь обнаружена высокая плотность сеголеток лосося 0+, свыше 200 экз./100 м². Однако точно определить плотность затруднительно, поскольку мальки лосося распределены пятнами в избранных ими по гидрологическим условиям участках порога, где происходит нерест производителей лосося. При контрольном лове на этом участке других возрастных групп обнаружить не удалось. По-видимому, подрастая, они мигрируют на соседние пороги и перекаты, т. к. грунт на данном участке сложен галькой разных размеров и наиболее подходит только для нереста производителей. Пороги верхнего течения реки потенциально недостаточно заселены молодь, поскольку туда, видимо, мигрирует мало производителей лосося.

В целом средний показатель плотности молоди для р. Золотица составил 59 экз./100 м². Это выше среднего значения (50 экз./100 м², возрастные группы 0+ – 3+) для нерестовых рек Северо-Запада России [Веселов, Калюжин, 2001]. Без учета сеголеток плотность пестряток возрастом 1+ – 3+ (включая карликовых особей 3+ и 4+) в среднем по всем 11 участкам оценена в 25 экз./100 м² (мин. 1 экз., точка 11; макс. 50 экз., точка 1).

При обследовании реки моллюск пресноводная жемчужница (*Margaritifera margaritifera* L.), весьма распространенный в лососевых экосистемах, не обнаружен. Вместе с тем сотрудники утверждают, что этот моллюск был найден в небольшом ручье отдаленного района НП.

Дополнительно были обследованы соседние с устьем р. Золотица ручьи (табл. 2). В мелководном притоке р. Золотица ручье Паранинский (точка 10, рис. 1), шириной 0,3–0,7 м, длиной не более 6 км, который считался типично кумжевым, кумжу обнаружить не удалось. Однако в нем отловлены пестрятки лосося (возраст 1+, 2+ и 3+). В ручье Лопатка, длиной 13,6 км и шириной 3–5 м (точка 11, рис. 1), в уловах вместе с многочисленной кумжей обнаружена всего одна пестрятка лосося (возраст 2+). Это свидетельствует о нерегулярном нересте лосося, который мигрирует, по-види-

Таблица 2. Возрастной состав, доля карликовых самцов и средняя плотность распределения молоди атлантического лосося в бассейне р. Золотица, притоке Паранинский и ручье Лопатка в 2015 г.

Table 2. Age composition, portion of dwarf males and average density of distribution of juvenile Atlantic salmon in the Zolotitsa River basin, the Paraninsky Tributary and the Lopatka Stream in 2015

Участок лова, № Fishing site, No.	Возрастной состав: пестрятки / карликовые самцы, % Age composition: parr / dwarf males, %					Доля карликовых самцов, % Portion of dwarf males, %	Средняя плотность экз./100 м ² Average density spec./100 m ²
	0+	1+	2+	3+	4+		
1	32,1 / -	23,3 / -	27,0 / -	11,4 / 3,8	6,2 / 3,1	6,9	74
2	4,3 / -	8,7 / -	87,0 / -	-	-	-	38
3	41,6 / -	5,6 / -	52,8 / -	-	-	-	56
4	86,4 / -	3,4 / -	10,2 / -	-	-	-	164
5	100 / -	-	-	-	-	-	> 200
6	12,5 / -	18,9 / -	62,5 / -	6,3 / -	-	-	33
7	8,7 / -	17,4 / -	52,2 / -	21,7 / -	-	-	38
8	14,3 / -	33,3 / -	52,4 / -	-	-	-	23
9	50,0 / -	8,3 / -	33,4 / -	-	8,3 / 8,3	8,3	19
10	-	11,1 / -	22,2 / -	66,7 / -	-	-	9
11	-	-	100 / -	-	-	-	1

Примечание. Нумерация участков лова – см. рисунок.

Note. For fishing sites numeration see Fig.

тому, из р. Золотица (явление стрейнга). Ранее считалось [Зубченко, 2006], что атлантический лосось не использует для воспроизводства небольшие ручьи и реки, в которых обитает кумжа. В связи с находкой молоди в ручье следует пересмотреть планы по инвентаризации малых водотоков Белого и Баренцева морей, т. к. они имеют отношение к сохранению внутривидового биоразнообразия атлантического лосося.

Заключение

Обследованием лососевой нерестовой реки Золотица, ее притока Паранинский, а также прилегающего ручья Лопатка в НП «Онежское Поморье» (бассейн Белого моря) впервые установлено распространение атлантического лосося и условия его обитания. Проведена оценка плотности распределения молоди разных возрастных групп. Показано, что плотности здесь выше среднего значения для нерестовых рек Северо-Запада России. На НВУ в основном поддерживается нормальное распределение по возрастным группам, когда преобладают младшие пестрятки. Выполненная биологическая характеристика указывает, что размерно-массовые показатели молоди выше, чем в других реках бассейна Белого моря.

Анализ собранных данных свидетельствует о стабильном и достаточно высоком уровне воспроизводства атлантического лосося в р. Золотица. Это связано с созданием и ра-

ботой НП «Онежское Поморье» (с 2016 г. НП «Кенозерский»). Вместе с тем очевидно, что следует усилить охрану малых рек и ручьев, а также производителей лосося в период их нерестовой миграции.

Обнаружение молоди лосося в двух ручьях НП «Кенозерский» позволяет пересмотреть подход к изучению нерестовых рек атлантического лосося на Северо-Западе России и уделить внимание ранее неизученным малым кумжево-лососевым ручьям, имеющим значение в поддержании популяционно-генетического разнообразия атлантического лосося.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-24-00102 по квотам вылова НП «Онежское Поморье».

Литература

Антонова В. А., Чуксина Н. А., Студенов И. И., Титов С. Ф., Семенова О. В., Шустов Ю. А., Веселов А. Е., Хренников В. В., Широков В. А., Щуров И. Л. Обзор методов оценки лососевых рек. Архангельск: АГМА, 2000. 47 с.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Веселов А. Е., Павлов Д. С., Приммер К. Р., Калюжин С. М., Лумме Я. И., Сысоева М. И., Озеров М. Ю. Лососевые нерестовые реки Восточной Финноскандии: первые результаты анализа гидрологических и биологических показателей // Реки

Фенноскандии: Тез. докл. Беломорской конф. Петрозаводск, 2009. С. 111–116.

Владимирская М. И. Нерестилища семги в верховьях Печоры и меры увеличения их производительности // Тр. Печоро-Ильч. заповедн. 1957. Вып. 6. С. 130–200.

Зубченко А. В. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 48 с.

Клыпуто В. С., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Маслов С. Е. Эффективность использования аппаратов электролова ранцевого типа БТ-1 «Форель» на лососевых реках Европейского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 260. С. 121–125.

Лотция Белого моря (От мыса Ухтнаволок до мыса Летний Орлов) [Электронный ресурс]. URL:

<http://rivermaps.ru/doc/beloe/beloe-9.htm> (дата обращения: 26.07.2017).

Павлов Д. С., Мочек А. Д., Капустин С. Н. Дневное распределение рыб в реке, по данным подводных наблюдений // Вопр. ихтиол. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 177–180.

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / Под ред. Н. М. Жила. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 612 с.

Wankowski J. W. J., Thorpe J. E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles // J. Fish. Biol. 1979. Vol. 14, no. 3. P. 239–248.

Zippin C. The removal method of population estimation // J. Wildl. Manag. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Поступила в редакцию 03.08.2017

References

Antonova V. A., Chuksina N. A., Studenov I. I., Titov S. F., Semenova O. V., Shustov Yu. A., Veselov A. E., Khrennikov V. V., Shirokov V. A., Shchurov I. L. Obzor metodov otsenki lososevykh rek [Review of methods for assessing salmon rivers]. Arkhangel'sk: AGMA, 2000. 47 p.

Klyputo V. S., Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Maslov S. E. Effektivnost' ispol'zovaniya apparatov elektrolova rantsevogo tipa BT-1 "Forel" na lososevykh rekakh Evropeiskogo Severa [Efficiency of Trout BT-1 backpack electric fishing equipment in salmon rivers of the European North]. *Sb. nauch. tr. GosNIORKH*. 1987. Vol. 260. P. 121–125.

Lotsiya Belogo morya (Ot mysa Ukhtnavolok do mysa Letnii Orlov) [Sailing directions for the White Sea (From the cape Ukhtnavolok to the cape Summer Orlov)]. URL: <http://rivermaps.ru/doc/beloe/beloe-9.htm> (accessed: 26.07.2017).

Pavlov D. S., Mochek A. D., Kapustin S. N. Dnevnoe raspredelenie ryb v reke, po dannym podvodnykh nablyudenii [Day distribution of fishes in a river, according to underwater observations]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 1981. Vol. 21, iss. 1. P. 177–180.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR: Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 3. Severnyi krai [Resources of surface waters of the USSR: Hydrological study. Vol. 3. Northern region]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1965. 612 p.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior, and distribution of juveniles of the Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 2001. 160 p.

Veselov A. E., Pavlov D. S., Primmer K. R., Kalyuzhin S. M., Lumme Y. I., Syssoeva M. I., Ozerov M. Yu. Lososevye nerestovye reki Vostochnoi Fennoskandii: pervye rezul'taty analiza gidrologicheskikh i biologicheskikh pokazatelei [Salmon spawning rivers of East Fennoscandia: first results of the analysis of hydrological and biological indexes]. *Reki Fennoskandii: Tez. dokl. Belomorskoj konf.* [Rivers of Fennoscandia: abs. of the Belomorsk conf.]. Petrozavodsk, 2009. P. 111–116.

Vladimirskaya M. I. Nerestilishcha semgi v verkhov'yakh Pechory i mery dlya uvelicheniya ikh proizvoditel'nosti [Spawning areas of salmon in the upper courses of the Pechora and measures for increasing their efficiency]. *Tr. Pechoro-Ilych. zapovedn.* [Proceed. Pechora-Ilych Nat. Res.]. 1957. Iss. 6. P. 130–200.

Zubchenko A. V. Osobennosti biologii, sostoyanie i upravlenie zapasami atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) Kol'skogo poluostrova [Features of biology, state, and stock management of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Kola Peninsula]: Summary of DSc. (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 48 p.

Wankowski J. W. J., Thorpe J. E. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles. *J. Fish. Biol.* 1979. Vol. 14, no. 3. P. 239–248.

Zippin C. The removal method of population estimation. *J. Wildl. Manag.* 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Received August 03, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: veselov7771@mail.ru
тел.: +79114093805, (8142) 767812

Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: denisefremov@list.ru
тел.: +79114103105, (8142) 769810

Ручьев Михаил Андреевич

младший научный сотрудник
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: lsstyle@ya.ru
тел.: +79214571845, (8142) 769810

CONTRIBUTORS:

Veselov, Aleksey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov7771@mail.ru
tel.: +79114093805, (8142) 767812

Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: denisefremov@list.ru
tel.: +79114103105, (8142) 769810

Ruch'ev, Mikhail

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lsstyle@ya.ru
tel.: +79214571845, (8142) 769810

УДК 599.323.4:591(470.2)

К ИЗУЧЕНИЮ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUFOCANUS* SUND.) НА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Э. В. Ивантер, О. Ю. Жулинская

Петрозаводский государственный университет, Россия

Анализируются многолетние (1958–2014 гг.) материалы по распространению, численности, размножению, пространственной и экологической структуре популяции красно-серой полевки (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) в Восточной Фенноскандии, представляющей для вида юго-западную периферию ареала. Установлено, что в этих условиях вид распространен только в северной части региона и характеризуется мозаичным размещением, а также неустойчивой и в целом невысокой численностью. Средний многолетний показатель численности вида для всей территории Карелии составил 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,04 % от общего улова мелких млекопитающих) и 0,005 экз. на 10 канавко-суток (0,04 %), а для северной половины этой территории – 0,08 экз. на 100 ловушко-суток (1,9 %). За сезон репродукции перезимовавшие самки приносят два-три, а прибылые ранние выводков до двух пометов за сезон. В популяции присутствуют несколько сезонных генераций молодых зверьков, различающихся скоростью роста и развития и степенью участия в размножении. Сеголетки ранних выводков отличаются быстрым ростом и развитием и практически поголовно размножаются в год рождения. Молодые же, появившиеся на свет во второй половине июля и позднее, созревают в основном лишь после зимовки. Размер выводка – от 2–3 до 11–13, в среднем 6,5 эмбриона на самку, что заметно ниже, чем в оптимуме ареала. Интенсивность и сроки размножения меняются по годам в зависимости от экологических условий и численности популяций. Проведен сравнительный анализ и обзор экологии и динамики популяций этого вида в других частях ареала.

Ключевые слова: грызуны; популяция; динамика численности; размножение; линька, экология.

E. V. Ivanter, O. Yu. Zhulinskaya. ON THE STUDY OF THE GREY RED-BACKED VOLE (*MYODES RUFOCANUS* SUND.) IN THE SOUTH-WESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE

We review long-term (1958–2014) materials on the extent of distribution, abundance, reproduction, spatial and ecological structure of the grey red-backed vole (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) population in Eastern Fennoscandia, which is the south-western periphery of the species range. It was found that the species was present in the northern part of the region only, its distribution there was mosaic, and its numbers were unstable and generally low. The long-term species abundance average for the whole of Karelia was 0.005 specimens per 100 trap-days (0.04 % of the total catch of small mammals) and 0.005 specimens per 10 pitfall-days (0.04 %), whereas for the Northern half of this territory the value was 0.08 specimens per 100 trap-days (1.9 %). Overwintered females produce two or three litters in a breeding season, and newly recruited females from early broods bear up to two litters in the season. The population comprises sev-

eral seasonal generations of the young, differing in the rates of growth and development, and the scope of participation in breeding. Young-of-the-year from early litters demonstrate rapid growth and development, and almost all of them breed in the year of birth. The young born in the second half of July or later mainly mature only after a winter. Litter size is from 2–3 to 11–13, with an average of 6.5 fetuses per female, which is notably lower than the values in the optimum area. The intensity and timing of breeding vary among years depending on the environmental conditions and population abundances.

Key words: rodents; population; abundance variation; reproduction; molting; ecology.

Введение

Представленная статья посвящена обобщенному анализу собственных (1958–2014) и литературных данных о распространении, численности и биологии красно-серой полевки (*Myodes rufocanus* Sund., 1846) в условиях юго-западной периферии ареала (в основном Восточная Фенноскандия) в сопоставлении с популяциями оптимальной сибирской его части. Красно-серая полевка – фоновый вид темнохвойной тайги, распространенный в Северной Евразии от Кольского п-ова до Северо-Восточной Сибири. Высокой численности достигает в горно-таежной зоне Сибири и на Урале, где вместе с красной полевкой является массовым видом лесных грызунов. Охотно заселяет заросшие и зарастающие каменные россыпи, а также гари и вырубki темнохвойных лесов на разной стадии зарастания. Достигает высокой плотности как в первичных таежных лесах, так и во вторичных лиственных и смешанных древостоях с участием березы, обычен также по окраинам травяных и моховых болот, в долинах рек, где злаковые и злаково-разнотравные луга перемежаются с зарослями кустарников. Не избегает, особенно осенью и зимой, и сельскохозяйственных угодий.

По данным В. В. Виноградова [2011] и О. А. Жигальского [2013], в гетерогенных биотопах высотных поясов гор Западного Саяна красно-серая полевка является самым распространенным видом мелких млекопитающих, заселяющим все лесные биотопы, а также субальпийские мелколесья, высокогорные тундры, каменные россыпи и лесостепные участки со среднемноголетней численностью, достигающей к августу 5,2–7,4 экз. на 100 ловушко-суток. Большинство других авторов [Флеров, 1933; Банников, 1954; Юргенсон, 1957] особо отмечают для восточной (сибирской) части ареала этой полевки приуроченность ее к биотопам с наличием каменных россыпей и каменистого субстрата. Другие [Кошкина, 1957; Кривошеев, 1964; Ревин, 1968; Попов, 1971] указывают на широкую эвритопность этого вида и заселение им самого широкого диапа-

зона станций – от лесных и безлесных участков до нагорных каменистых россыпей с лишайниками на высотах до 1300 м над уровнем моря. В Сибири зона высокой плотности красно-серой полевки отмечена в коренных лиственных, кедрово-широколиственных и производных широколиственных, а в южных районах этого края – в смешанных широколиственных лесах. На пространствах Приморья отмечена в дубовых с участием липы и других широколиственных пород лесах, их редианах и кустарниковых зарослях, местами в сочетании с остепненными травяными сообществами, осоково-вейниковыми и разнотравно-вейниковыми, постоянно и периодически переувлажненных лугах, а также на сельскохозяйственных землях в неморальной зоне [Костенко, 2000].

Результаты и обсуждение

В европейской части ареала, особенно на его периферии, красно-серая полевка становится достаточно узким стенотопом, проявляющим тяготение к сомкнутым ельникам, и в первую очередь к приречным типам, наиболее богатым разнообразными кормами и удобным для устройства убежищ (табл. 1). Интересно, что предпочитаемые видом на большей части ареала луговые и кустарниковые станции заселяет только там, где нет серых полевков, однако на заболоченных участках иногда обитает рядом с полевкой-экономкой.

В годы, предшествовавшие нашим исследованиям, в пределах южной и средней Карелии красно-серая полевка была обнаружена всего в нескольких пунктах. Ю. А. Исаков [1939] добыл 2 экз. близ дер. Данилово Медвежьегорского района, М. Я. Марвин [1959] – 1 экз. в окрестностях г. Лахденпохья (1946 г.), 3 экз. – у дер. Григорьев Наволок Сегежского района (1948 г.) и 1 экз. в окрестностях дер. Поросозеро Суоярвского района (1949 г.). О нахождении красно-серой полевки в Лахденпохском районе, входившем до 1940 года в состав Финляндии, имеется указание у А. Мела и В. Кивирикко [Mela, Kivirikko, 1909]. В последние годы

Таблица 1. Биотопическое размещение красно-серой полевки (по учетам в Костомукшском заповеднике)
Table 1. Biotopic location of the red-gray voles (according to the records in the Kostomuksha Reserve)

Биотоп Biotope	Оработано Used	Добыто зверьков Extracted animals			Коэффициент верности биотопу Coefficient of fidelity to the biotope
	лов.-суток trap-days	абс. absolute	на 100 лов.-сут. per 100 trap-days	от всех Micromammalia from all Micromammalia	
Сосняк багульниковый Vog dwarf-shrub pine forest	1660	4	0,24	1,9	+0,22
Сосняк черничный Bilberry pine forest	2500	–	–	–	–
Сосняк брусничный Cowberry pine forest	3800	10	0,18	3,8	+1,25
Ельник черничный Bilberry spruce forest	3300	1	0,03	0,3	–0,36
Ельник приручейный Wet valley spruce forest	5100	5	0,10	2,6	+1,85
Смешанный лес Mixed forest	3200	3	0,09	0,7	+0,45
Луг разнотравный Forbs meadow	1900	2	0,11	0,8	–0,2
Болото Mire	3800	–	–	–	–

в Карелии добыто еще 9 экз., три из них – в Лоухском районе (пос. Софьянга, 1950 г.; с. Кестеньга, 1959 г.; биостанция Картеш, 1966 г.), 2 – в Муезерском (дер. Тикша, 1949 и 1950 гг.), 2 – в Сегежском (западнее г. Сегежи, 1958 г.), 1 – в Кондопожском (заповедник «Кивач», 1959 г.) и 1 экз. в Пудожском (дер. Нигижма, 1960 г.). Именно здесь, между средней и южной Карелией, скорее всего, и проходит южная граница распространения красно-серой полевки. В этом регионе севернее она хоть и немногочисленна, но встречается достаточно регулярно. Что же касается находящихся в нашем распоряжении материалов по биологии и численности данного вида, то в основном они собирались под руководством и с участием Э. В. Ивантера на территории Костомукшского заповедника, где в 1987–2010 гг. работали, готовя свои диссертации, его аспиранты С. А. Поздняков и Н. С. Сикеля (см. табл. 1).

Средний многолетний показатель численности красно-серой полевки для всей территории Карелии составил 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,04 % от общего улова всех мелких млекопитающих) и 0,005 на 10 канавко-суток (0,04 %), для северной половины этой территории – 0,08 на 100 ловушко-суток (1,9 %), а для Костомукшского заповедника – 0,10 на 100 ловушко-суток (1,26 %). Приблизительно такая же численность вида отмечена в Вологодской обл.: 0,005 экз. на 100 ловушко-суток (0,05 % в общих уловах) [Башенина, 1968]. Много выше она лишь на Кольском полуострове. Так, в сен-

тябре 1959 г. в окрестностях ст. Имандра сотрудники лаборатории зоологии Карельского филиала АН СССР, работая в составе полевого экспедиционного отряда, за неделю учетов отловили 127 экз. этого вида, что составило около 40 % всех добытых там зверьков. В августе–сентябре 1960 г. там же было поймано 30 красно-серых полевок, или 22 % от общего числа мелких млекопитающих. В Лапландском заповеднике численность красно-серых полевок колебалась по годам от 0 до 58 экз. на 100 ловушко-суток и составила в среднем 18,7 экз. (индекс доминирования 61,2 %) [Кошкина, 1958; Семенов-Тян-Шанский, 1970].

Детальное исследование территориальных отношений красно-серых полевок было проведено в 1967–1970 гг. в Финляндии [Viitala, 1977]. Автор применила традиционную методику мечения зверьков с повторными их отловами на площадке размером 2,4 га в летне-осенний период (с июня по сентябрь). Исследование показало, что взрослые самки этого вида демонстрируют высокую степень оседлости: их гнездовые участки смещались не более чем на 20–30 м за один сезон наблюдений. При этом они могли совершать кратковременные выходы за пределы участков обитания на расстояние более 100 м. Распределение участков обитания взрослых самок на площадке мечения показано на рис. 1.

Характер использования пространства у самцов в период размножения позволил разделить их на две категории – доминанты и субординанты. Расположение индивидуальных

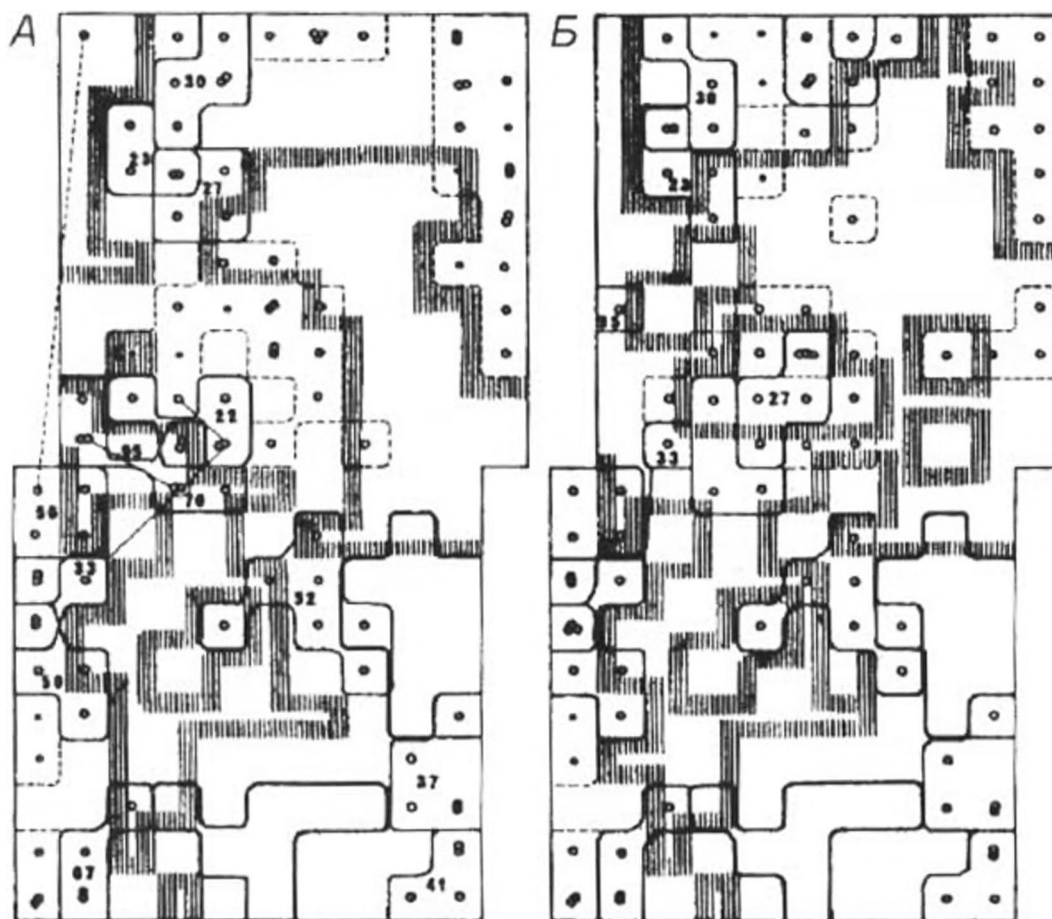


Рис. 1. Участки обитания взрослых самок красно-серой полевки на площадке мечения размером 2,4 га в июле (А) и в августе (Б) 1959 г. Цифрами указаны номера оседлых зверьков. Штриховкой выделены области, заселенные темной полевкой [по: Viitala, 1977]

Fig. 1. The habitats of adult females of the red-gray voles at the 2.4-hectare tagging site in July (A) and in August (Б) in 1959. The numbers indicate the numbers of sedentary animals. The dashed line indicates regions inhabited by dark voles [according to Viitala, 1977]

участков доминантов не менялось на протяжении всего сезона размножения, они занимали обширные участки обитания, между которыми располагались меньшие по размеру индивидуальные участки самцов-субординантов. Степень оседлости последних была низкой, и некоторые особи, относящиеся к этой категории, перемещались с одной части площадки на другую либо вообще исчезали с площадки. При низкой плотности населения все самцы становились оседлыми и занимали обширные участки обитания. Следовательно, существование двух категорий самцов в популяциях этого вида является производной от плотности населения. Оценка площади участка обитания (без учета половых различий) показала, что при низкой плотности населения каждая особь занимает втрое больший участок (в среднем 900 м^2), чем при высокой плотности (в среднем 300 м^2). Площадь участков обитания доминирующих самцов в среднем составляла 1170 м^2 (рис. 2).

Молодые особи в течение сезона размножения держались группами на участках своих матерей, при этом отмечены переходы некоторых зверьков из одной группы в другую, так что не все члены подобных группировок состояли в кровном родстве. Высокая подвижность и активность самцов-доминантов оказывала угнетающее воздействие на поведение молодых самцов, вследствие чего у последних существенно задерживалось наступление половой зрелости [Kalela et al., 1971]. Молодые зверьки из последней генерации оставались неполовозрелыми до осени, когда происходило их окончательное расселение (в конце сентября), при этом они отселялись на несколько десятков метров от материнского участка.

Осенью, по завершении расселения молодняка, степень пространственного обособления участков обитания взрослых самок и молодых неполовозрелых зверьков была очень высокой, так что правомерно говорить о существовании

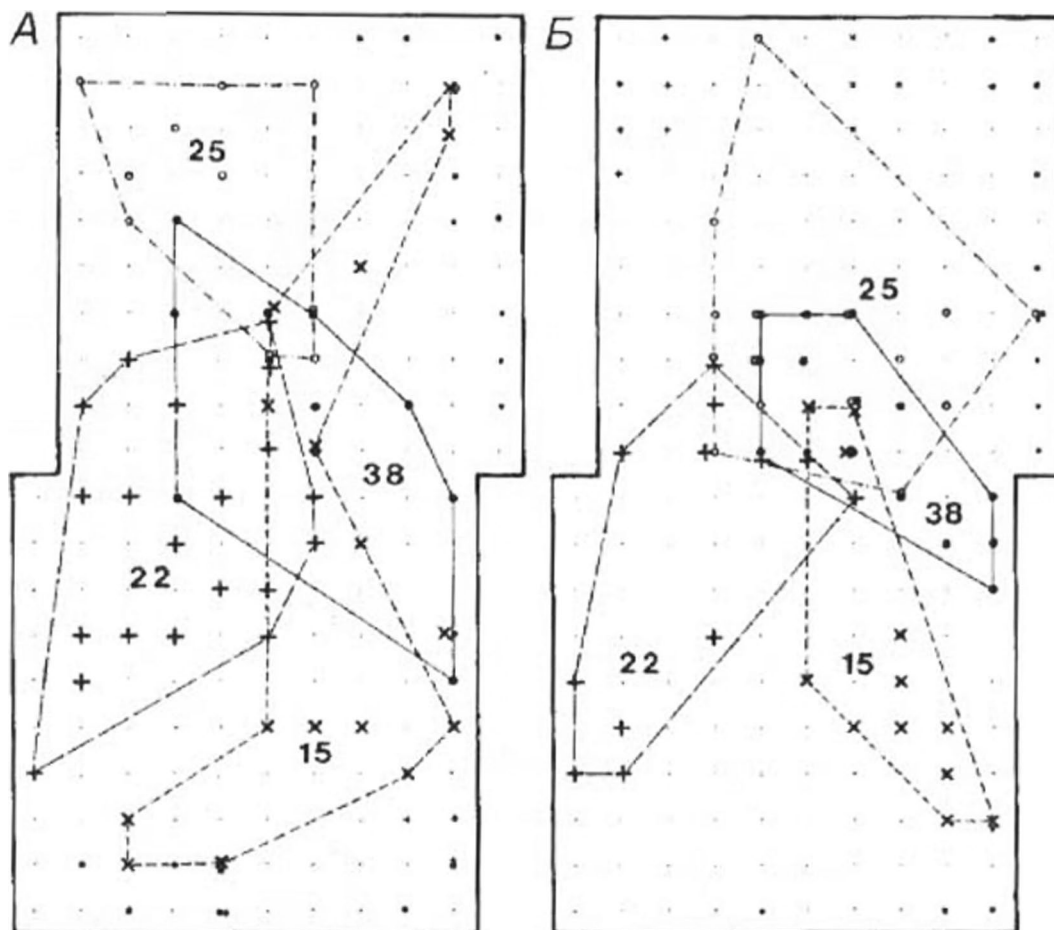


Рис. 2. Участок обитания четырех доминирующих самцов красно-серой полевки на площадке мечения размером 2,4 га в июле (А) и в августе (Б) 1969 г. Цифры обозначают номера зверьков [по: Viitala, 1977]

Fig. 2. The habitat of the four dominant males of the red-gray voles at the 2.4-hectare tagging site in July (A) and in August (Б) in 1969. Figures denote the numbers of the animals [according to Viitala, 1977]

территориальных отношений между особями-соседями вне зависимости от их возраста. Наряду с территориальностью обнаружена определенная степень агрегированности, благодаря которой выделялись группировки особей, пространственно изолированные от других подобных образований. Одна из таких агрегаций, образовавшихся на площадке мечения осенью 1968 г., состояла из семи самок и шести самцов.

Зимовочные группировки красно-серой полевки служат основой образования размножающихся колоний (летних агрегаций), которые характерны для этого вида в сезон размножения [Kalela, 1957]. Первые отличаются от вторых по двум признакам: а) неполовозрелые молодые зверьки и прекратившие размножаться взрослые особи обладают одинаковым социальным статусом, б) половые различия в системе использования пространства отсутствуют – и самцы, и самки занимают в одинаковой

степени обособленные участки обитания приблизительно равной площади.

Когда зимовочная группировка превращается в размножающуюся колонию (летнюю агрегацию), основные изменения в системе использования пространства заметны только у самцов, чьи индивидуальные участки многократно увеличиваются в размерах [Kalela, 1957]. В этот период они становятся агрессивными по отношению к другим особям своего пола. Весной 1969 г. большинство самцов из первых выводков достигли половой зрелости. В июле 1969 г. на площадке обитали 23 самца (в том числе 4 перезимовавших), из них 8 были доминантами, а 15 – субординантами.

Участки четырех доминирующих самцов, составляющих основу размножающейся группировки (летней агрегации), перекрывались в центре площадки мечения (рис. 2), где располагался и центр этой летней агрегации. Расположение участков самцов-доминантов оста-

валось неизменным до осени. Границы летней агрегации можно было определить по периферии участков самцов, где они не перекрываются.

Для оценки взаимоотношений оседлых зверьков J. Viitala [1977] использовала специальные ловушки с двумя входами и центральной камерой, разделенной сетчатой перегородкой на две половины. Такие ловушки позволяли отлавливать одновременно двух зверьков и наблюдать за их взаимодействиями через перегородку. Отловы показали, что контакты самцов были исключительно агрессивными. Самки, напротив, относились к особям своего пола более терпимо. Агрессивные взаимодействия самцов вполне вписываются в иерархическую систему их взаимоотношений. Осталось, однако, неясным, препятствуют ли самцы-доминанты спариванию самцов-субординантов с самками. Отмечено, что в период размножения рецептивную самку могут преследовать одновременно два или три самца, однако не было возможности их идентифицировать.

Еще одно обстоятельное исследование проведено в 1983–1984 гг. на острове Хоккайдо в Японии, где пространственно-этологическую структуру поселений красно-серой полевки изучали на площадке мечения размером 1,2 га, расположенной в лесополосе [Kawata, 1985, 1988; Ishibashi et al., 1998a, b]. В этом исследовании также использован традиционный метод повторных отловов.

Исследование показало, что взрослые самки занимали обособленные участки обитания, тогда как участки самцов значительно перекрывались между собой и с участками самок (рис. 3). Вместе с тем на периферии площадки были обнаружены перекрывающиеся участки нескольких самок. Участки некоторых половозрелых самок, родившихся ранней весной, тоже перекрывались между собой и с участками обитания перезимовавших самок. Максимальное расстояние между точками поимок самцов в среднем было вдвое большим, чем у самок: 38,6 и 18,6 м соответственно [Kawata, 1985].

Молодые самцы демонстрировали тенденцию расселения из материнских семейных групп независимо от внешних условий, тогда как молодые самки предпочитали селиться вблизи материнского участка. Средняя дистанция расселения у молодых самцов составляла 64,9 м, а у молодых самок – лишь 35,3 м [Saitoh, 1995]. Аналогичная пространственная структура обнаруживается в поселениях красно-серой полевки в конце сезона размножения [Ishibasi et al., 1998a]. Охраняемые территории самок занимали площадь 200–600 м (рис. 4). Пло-

щадь участков обитания самцов, перекрывающих территории нескольких самок, варьировала в пределах 400–1400 м². Молодые самки, не обладающие собственной охраняемой территорией, не достигали половой зрелости. Если участок обитания самки перекрывался участками других самок, она не принимала участие в размножении.

Пространственное распределение участков обитания взрослых разнополых особей позволяет предположить, что система спаривания у красно-серой полевки – промискуитет. Как показывают наблюдения, рецептивную самку могут преследовать и успешно с ней спариваться одновременно несколько самцов [Kalela, 1957; Viitala, 1977]. В связи с этим вполне закономерен факт обнаружения в выводках красно-серой полевки множественного отцовства. Осенью 1992 г. на площадке мечения размером около 3 га были зарегистрированы 18 оседлых самок и 12 оседлых самцов. Самки в общей сложности принесли 32 выводка, и в двух из них были обнаружены детеныши от двух самцов [Ishibasi et al., 1998b].

В течение зимы, когда размножение прекращается, в исследуемом районе формируются агрегации, в которых зверьки совместно используют общие убежища и норы [Kalela, 1957; Ylonen, Viitala, 1987]. В состав большей части зимовочных агрегаций входят зверьки, участки которых взаимно перекрывались в конце сезона размножения. Поскольку осенью у молодых зверьков отчетливо выражена филопатрия, зимовочные агрегации состоят преимущественно из самок с подростками детенышами либо из сиблингов. В составе некоторых агрегаций обнаруживаются взрослые самцы, а также неродственные особи. Молодые зверьки, выселяющиеся осенью из семейных групп и живущие обособленно, в период зимовки также образуют агрегации, состоящие из неродственных особей [Ishibasi et al., 1998b].

В качестве примера распределения особей в зимний период показано взаимное расположение их участков обитания на одной из площадок мечения (рис. 5), где отлов проводили осенью и зимой 1992–1993 гг.

С началом же весеннего сезона размножения зимовочные агрегации распадаются, но участки самок, находящихся в кровном родстве, благодаря отчетливо выраженной филопатрии образуют достаточно обособленные кластеры.

Третье из известных нам исследований пространственной структуры населения красно-серой полевки принадлежит нашему соотечественнику Ю. Ф. Марину [1976] и было выполнено

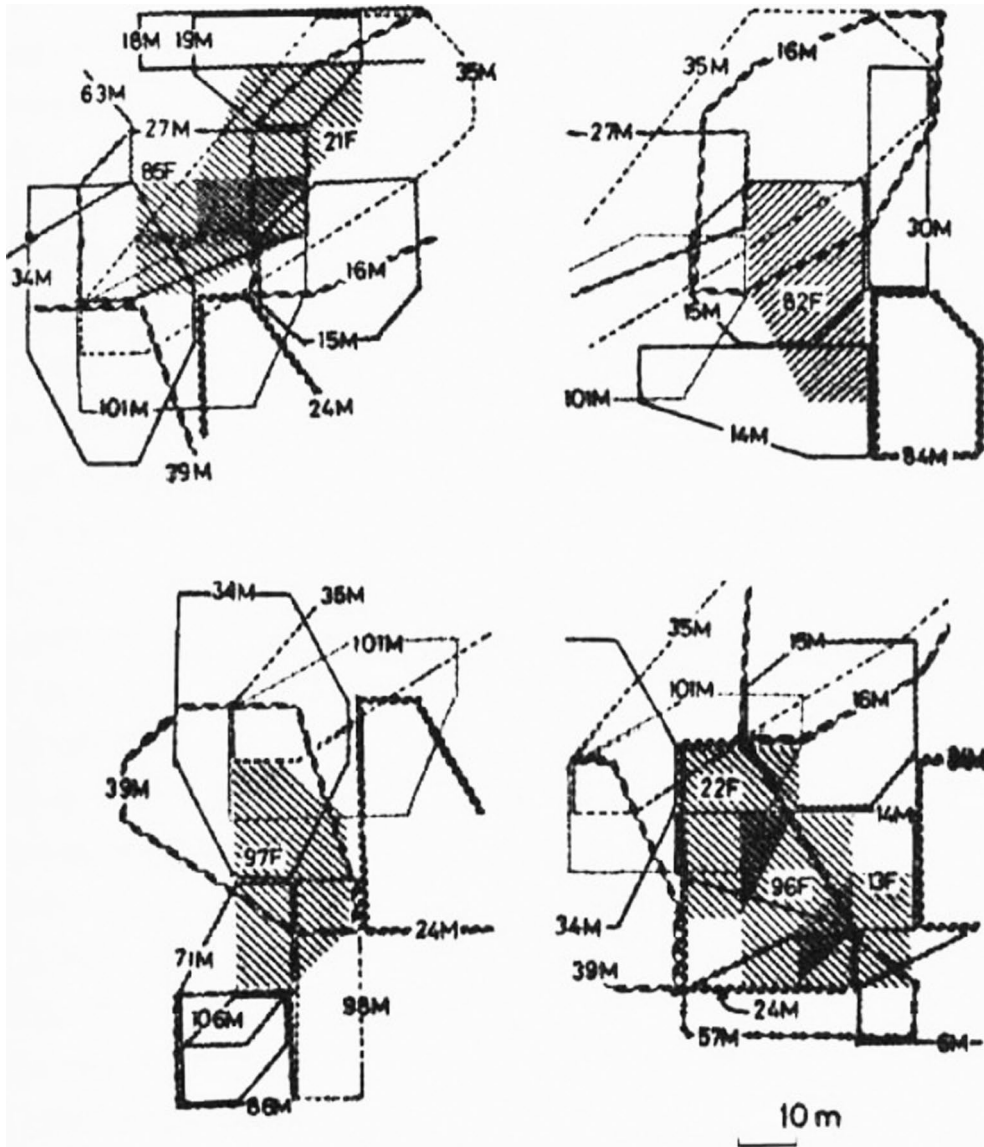


Рис. 3. Распределение участков обитания самок и двух-трех десятков самцов красно-серой полевки на площадке мечения размером 1,2 га в лесополосе о. Хоккайдо
 Fig. 3. Distribution of habitats of females and 20–30 males of the red-gray voles at the 1.2-hectare tagging site in the tree belt area of Hokkaido

им с 15 июля по 11 августа 1974 г. на территории Алтайского заповедника. Не располагая ни таким длительным, как у предшественников, временем (его наблюдения заняли меньше месяца, тогда как финские и японские коллеги работали 4 и 2 года соответственно), ни какой-либо помощью со стороны, ни даже достаточным оборудованием, он тем не менее выполнил чрезвычайно интересное и в чем-то даже оригинальное исследование. Его отличительной чертой было то, что автору удалось провести наблюдения не только в отношении одной красно-серой полевки, но и параллельно изучая территориальное поведение ее главного конкурента – красной полевки.

Согласно полученным на площадке мечения и путем повторных отловов зверьков данным, красно-серая полевка все время наблюдений оставалась там абсолютным доминантом. Ее численность была равна 99 зверькам на 1 га, среди которых 29,3 % приходилось на размножающихся самок, 32,3 % – на размножающихся самцов, 21,2 % – на не размножающихся самок-сеголеток и 17,2 % – на не размножающихся самцов-сеголеток. Красная же полевка уступала ей по численности: 21 зверек на 1 га с соотношением возрастно-половых групп соответственно 33,3; 42,9; 4,8 и 19,0 %. За время мечения зафиксировано уменьшение веса многих зверьков и гибель 24 красно-серых и 5

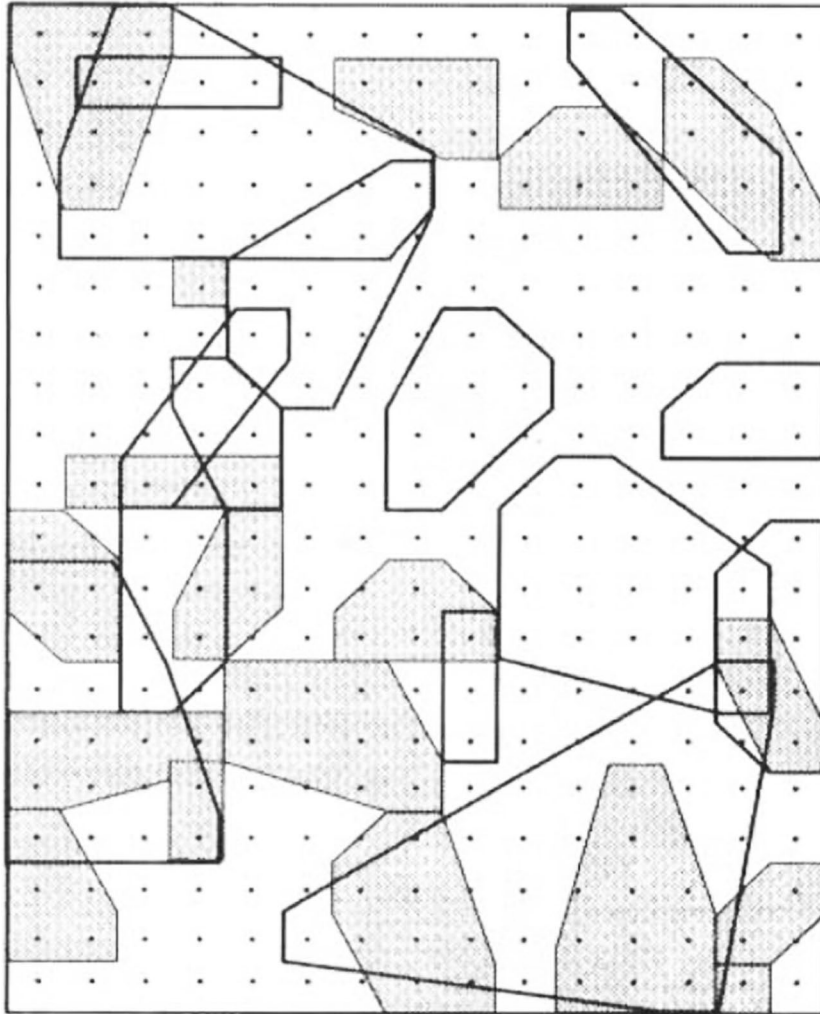


Рис. 4. Распределение участков обитания самцов и самок красно-серой полевки на площадке размером 3 га осенью (октябрь) 1992 г. Жирные линии – границы участков самцов, затененные области – участки самок. Точками отмечено размещение ловушек с интервалом 10 м [по: Ishibashi et al., 1998a]

Fig. 4. Distribution of habitats of males and females of the red-gray voles on a 3-hectare site in autumn (October) in 1992. Fat lines are the boundaries of the sites of males, shaded areas – areas of females. The dots indicate the placement of traps with an interval of 10 m [according to Ishibashi et al., 1998a]

красных полевков. Причем при общей плотности населения мелких млекопитающих 128 зверьков на 1 га ими использовалось более 90 % территории.

Самые многочисленные красно-серые полевки сравнительно равномерно использовали территорию участка мечения. Их плотность была выше на участке папоротниково-зеленомошного кедровника, особенно в местах с сильной захламенностью. Всего красно-серыми полевками использовалось 82 % территории. Красные же полевки чаще отлавливались на границе участков с сильно развитым подлеском, вблизи микропонижений, они ис-

пользовали 32 % территории участка мечения, в том числе совместно с красно-серой полевкой – 26 %.

Более оседло жили на площадке красные полевки, основное их количество (81 %) ловилось повторно в течение 5–20 дней и более. Красно-серые полевки, ловившиеся на площадке лишь 1–2 дня, причислялись к группе мигрантов (43,4 %). Более половины зверьков этого вида (56,6 %) отмечалось на площадке в течение более длительного периода, главным образом от 5 до 20 дней (40,4 %). При этом наиболее подвижной группой среди красно-серых полевков были неразмножающиеся самцы-се-

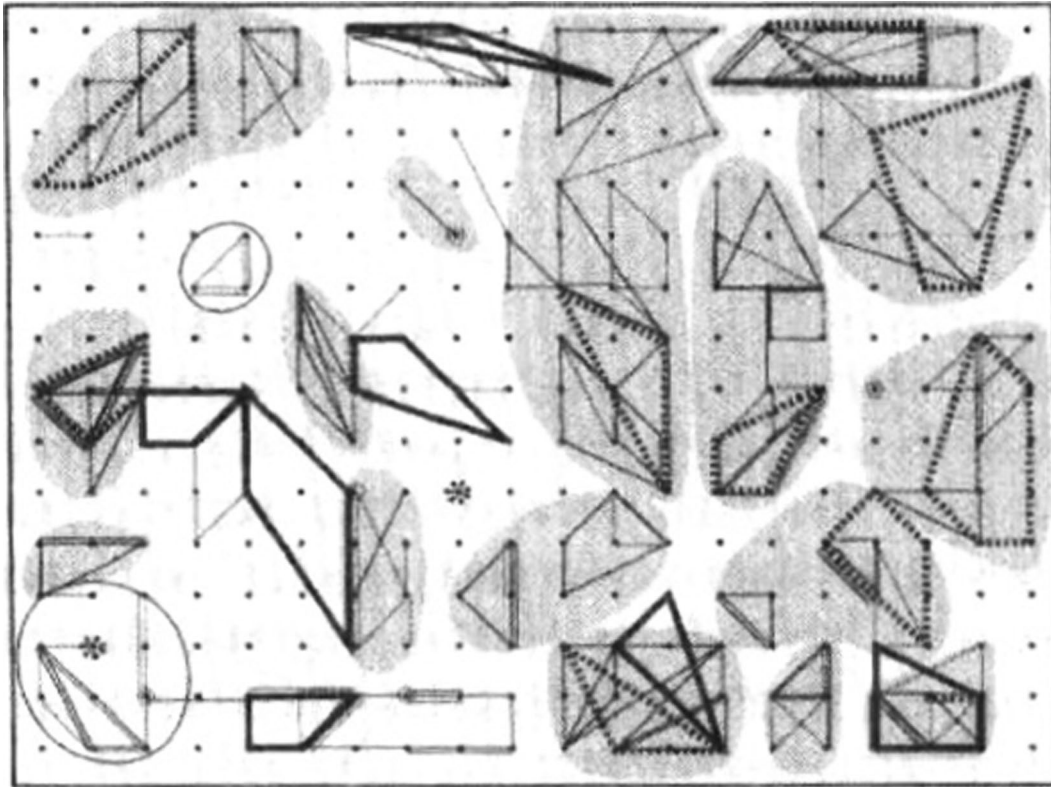


Рис. 5. Расположение участков обитания взрослых и молодых особей красно-серой полевки на площадке мечения размером 3 га зимой 1993 г. Сплошные жирные линии – участки взрослых самцов, жирные пунктирные линии – участки взрослых самок, тонкие сплошные и пунктирные линии – участки молодых самцов и самок. Затененными областями выделены группы родственных зверьков. Точками показано размещение ловушек с интервалом 10 м [по: Ishibashi et al., 1998б]

Fig. 5. Location of habitats of adults and young individuals of the red-gray voles at a 3-hectare tagging site in the winter of 1993. Solid fat lines are the areas of adult males, fatty dotted lines are areas of adult females, thin solid and dashed lines indicate young males and females. Shaded areas indicate groups of related animals. The dots show the placement of traps with an interval of 10 m [according to Ishibashi et al., 1998b]

голетки, около 50 % особей этой группы ловилось не более 2 дней. Среди взрослых размножающихся самцов мигрантов было около 17 %, причем не исключено, что в эту группу вошли и зверьки, оседло живущие рядом с площадкой мечения и лишь периодически посещавшие ее. Размножающиеся и неполовозрелые самки, причисленные нами к мигрантам, составляли в соответствующих группах 34,5 и 38,1 %.

Площадь индивидуальных участков красно-серых полевок изменялась в широких пределах: у размножающихся самок от 300 до 950 м², у самцов от 600 до 1400 м². У самок средние размеры участков обитания были значительно меньше, чем у самцов (530 и 910 м² соответственно). Неполовозрелые зверьки обладали участками площадью 400–800 м².

Средний размер индивидуальных участков размножающихся самок (1040 м²) и самцов (1200 м²) красных полевок был больше, чем

у красно-серых. Для сравнения приведем литературные данные о площади индивидуальных участков красно-серых полевок по Среднему Сихотэ-Алиню [Смирнов, 1972]: половозрелые самки – 717 м², половозрелые самцы – 1210, неполовозрелые – 488–670 м²; по Кемеровской области [Никитина, 1972]: 300–1100, 1000–2000 и 1300 м² в соответствующих группах.

При этом индивидуальные участки красно-серых полевок при отмечаемой плотности (90 зверьков на 1 га) сильно перекрываются. Тем не менее у самок они перекрываются между собой сравнительно мало: на один участок размножающейся самки заходило не более одного участка другой размножающейся самки (в среднем 0,63). Количество индивидуальных участков размножающихся самцов, заходящих на участок одной размножающейся самки, изменялось от 2 до 5 (в среднем 3,25) и не зави-

село от ранга самок (по весу), площади участков и длительности пребывания на площадке. Число же неразмножающихся красно-серых полевков, участки которых выходили на участок одной неразмножающейся самки, в среднем равно 1,26 – скорее всего, это зверьки, после выхода из гнезд продолжающие использовать часть родительского участка.

Взрослые размножающиеся самцы красно-серой полевки имеют большие и в значительной мере перекрывающиеся индивидуальные участки – на один участок заходило от 1 до 8 участков других размножающихся самцов (в среднем 4,7).

Активность у рассматриваемого вида, как и у других лесных полевков, круглосуточная и полифазная. Тем не менее летом на поверхности земли она деятельна преимущественно в сумерки и ночью. Согласно данным В. А. Костенко [2000], суммарная продолжительность активных периодов у особей этого вида составляла в ноябре 10,8 ч, причем 16,6 % указанного времени приходилось на дневное время.

Настоящих нор не роет, или они очень короткие и неглубокие. Чаще же довольствуется естественными пустотами в корнях деревьев и пней, в поваленных стволах, под выворотами, в кучах хвороста и валежника. «Минирует» лесную подстилку и дерновый слой.

Выводковые норы, как, впрочем, и временные убежища, устраивает обычно под каким-либо естественным укрытием – валежинами, корнями деревьев, пнями и т. п. По описаниям В. А. Костенко, шарообразное гнездо диаметром до 15 см строится из листьев деревьев и кустарников и расщепленных листьев и стеблей осоки и злаков. Расположено оно на глубине 10–25 см и имеет обычно два входных отверстия. Недалеко от входа в расширении хода находится кормовой столик с остатками не съеденных полностью трав. Рядом с гнездом – уборная. На сырых местах зверьки устраивают наземные гнезда из травы, а вместо подземных ходов протаптывают и прогрызают в дернине целую систему наземных дорожек. В зимнее же время они строят под снегом наземные гнезда, аналогичные по строению наземным летним выводковым.

Красно-серая полевка – из числа лесных полевков, вид нашей фауны, в наибольшей степени использующий растительные корма. Большую часть года она питается вегетативными частями растений (побеги, стебли, листья, корневища и т. п.). В осеннее время в питании возрастает роль семян травянистых, кустарниковых и древесных пород, ягод и грибов. Животные корма (различные беспозвоночные, особенно

насекомые и их личинки) в небольшом количестве отмечаются в большинстве просмотренных желудков. По поводу запасания ею корма на зиму авторы расходятся. Одни такую возможность вполне допускают и даже приводят соответствующие примеры. Таково сообщение В. И. Чипанина [1968], описывающее случай запасания красно-серой полевкой разгрызенных на отрезки длиной 5–7 см веток кустарников и подростов деревьев, затащенных в нору и переложенных листьями орешника. Другие если подобное и допускают, то только как редчайшее исключение. В качестве примера можно привести чрезвычайно редкое, как уверяет сам автор, наблюдение, сделанное В. А. Костенко [2000] на о. Большой Шантар (Курилы), где на приморском лугу красно-серая полевка, заняв экологическую нишу серых полевков, создала сеть наземных тропинок, на которых в местах кормления настигались такой же длины стебли злаков и осоки и складывались в небольшие стожки. Однако признавать этот единичный случай за доказательство обычной для данного вида способности запасать корм на зиму этот автор категорически отказывается, поскольку считает, что на большей части ареала этого вида, и в частности в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, на данное время года этой полевке вполне достаточно естественного «подножного» корма – почвенного запаса семян, сохранившейся под снегом зелени, коры и тонких веточек деревьев и т. д. Кстати, здесь, в зоне широколиственных лесов, большую роль в питании этого вида круглый год играют орехи кедра корейского (частота встречаемости в желудках 66–72 %). Прочие же семенные корма имеют гораздо меньшее значение (9–30 %), как и вегетативные части растений (0,7–14,8 %). Достаточно характерны и изменения питания красно-серой полевки по месяцам и сезонам года (табл. 2).

В июне, после окончания достаточно тяжелого весеннего периода, относительно большой продолжает оставаться доля лишайников, а также коры деревьев и кустарников, которые являются в основном компонентами зимнего питания, но уже в этом месяце заметную роль начинают играть вегетативные части травянистых растений, встречаясь в 10–100 % обследованных желудков. В июле доля этих кормов снижается благодаря массовому созреванию ягод голубики и брусники, составляющих около 18 % поедаемых кормов, а в августе их доля доходит до 53 %, в отдельные годы в конце лета – начале осени существенную роль играют грибы. Кроме того, в июле–августе отмечено частое потребление этой полевкой хвоща, что объясняется

Таблица 2. Встречаемость разных кормов в желудках красно-серой полевки, % к числу наполненных [по: Вольперт, Шадрина, 2002]

Table 2. Occurrence of different feed in the stomachs of the red-gray voles, % to the number of filled ones [according to Volpert, Shadrina, 2002]

Вид корма Type of feed	Долина средней Лены The valley of the middle Lena (n = 296)				Долина средней Колымы Valley of the middle Kolyma (n = 211)				Долина нижней Индигирки The valley of the lower Indigirka (n = 211)			
	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII	IX
Зеленые части растений Green parts of plants	9,3	74,7	84,2	29,0	22,9	54,2	43,4	44,0	62,5	42,4	19,2	15,2
Ягоды голубики Blueberry berries	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,4	20,8	10,7	0,0	3,4	42,3	50,0
Ягоды брусники Cowberry berries	5,2	3,4	10,5	3,2	14,3	6,3	15,1	22,7	0,0	11,9	11,5	19,7
Другие ягоды Other berries	0,0	10,3	0,0	0,0	0,0	2,1	7,5	0,0	0,0	3,4	2,6	0,0
Листья брусники Cowberry leaves	77,3	6,9	0,0	54,8	48,6	10,4	3,8	22,7	0,0	1,7	1,3	10,6
Грибы Mushrooms	0,0	1,1	0,0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,7	1,5
Хвощи Horsetail	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	6,3	7,5	0,0	0,0	16,9	10,3	1,5
Зеленые мхи Green mosses	8,2	1,1	0,0	0,0	8,6	4,2	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0
Семена Seeds	0,0	1,1	5,3	3,2	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5
Лишайники Lichens	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1	1,9	0,0	25	15,2	0,0	0,0
Кора деревьев и кустарников Bark of trees and shrubs	0,0	0,0	0,0	7,5	5,7	0,0	0,0	0,0	12,5	0,0	0,0	0,0

массовым выселением молодняка в пойменные станции, где хвощ является одним из наиболее распространенных растений [Вольперт, Шадрина, 2002]; в течение этих двух месяцев рацион вида отличается наибольшим разнообразием. В начале сентября ягоды по-прежнему играют большую роль, но потребление зелени и хвоща снижается, отмечено более частое поедание листьев брусники, что отражает начало перехода к зимнему типу питания. Известно, что побеги ягодных кустарничков на протяжении всего ареала играют большую роль в зимнем питании лесных полевок [Кошкина, 1957; Сафронов, 1983; Ревин, 1989].

В то же время в дальневосточном регионе в зоне интенсивного сельскохозяйственного освоения красно-серые полевки, поселяясь около посевов зерновых и других культурных растений, поедают семена зерновых, бобовых и других культур, обгрызают торчащие над землей части корнеплодов – моркови, свеклы и др. Наибольший вред приносят они в садах, где не только расхищают ягоды и плоды, а в зимнюю бескормицу также обгрызают кору с оснований стволов молодых и средневозрастных деревьев и кустарников, что часто

приводит к гибели последних. В садах, таким образом, они повреждают плодово-ягодные культуры, принимая на себя функцию отсутствующего к востоку от Урала главного садового и полевого вредителя – обыкновенной серой полевки.

Изучение линьки красно-серой полевки проведено А. И. Крыльцовым [1959] по коллекционному материалу Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ. В первом из этих учреждений имелось 53 шкурки линяющих зверьков, собранных, очевидно, Т. В. Кошкиной на Кольском п-ове. На этикетках время сбора и возраст зверьков указаны не были. В Зоологическом музее МГУ имелось лишь 10 пластованных шкурок линяющих зверьков различного возраста, собранных в Саянском заповеднике весной, летом и осенью.

Осмотр шкурок показал, что осенняя, весенняя и возрастная линька этих полевок шли в той же последовательности, что и у полевок рода *Microtus*. Большинство зверьков линяло по типу второй разновидности осенней линьки степных пеструшек (рис. 6, А). И лишь в единичных случаях линька их шла по типу четвертой и пятой разновидностей (рис. 6, Б, В).

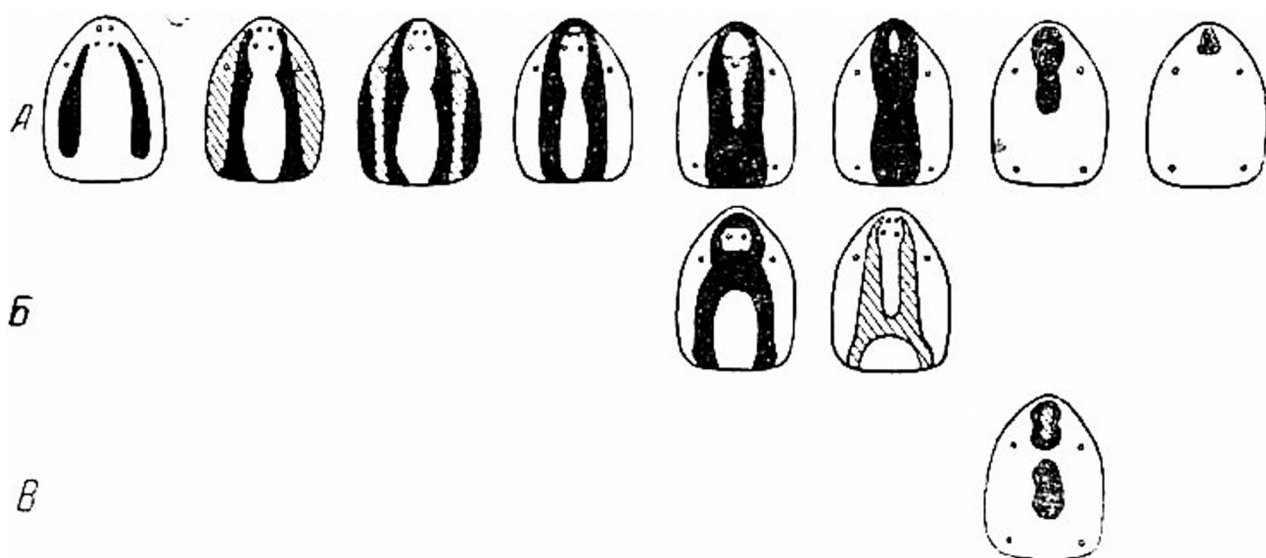


Рис. 6. Линька красно-серой полевки. А – осенняя линька по типу второй разновидности; Б – линька по типу четвертой разновидности; В – линька по типу пятой разновидности [по: Крыльцов, 1959]

Fig. 6. Moults of the red-gray voles. А – autumn molt in the second type; Б – moult in the fourth type; В is a type 5 moult [according to Kryltsov, 1959]

Материалов по многолетней динамике численности красно-серой полевки, несмотря на ее неплохую изученность, по крайней мере в восточной части ареала, немного. Тем не менее известно, что в большинстве регионов численность популяций этого вида резко изменяется по годам, причем высоких показателей (до 70–90 % уловистости на 100 ловушко-суток в годы пика численности) эта полевка достигает только в лесной зоне. Период подъема плотности популяций у этого вида в среднем наблюдается через 2–3 года, когда она возрастает не только в лесной зоне, но и на безлесных участках [Костенко, 2000].

Материала по размножению красно-серых полевков в Карелии у нас немного. Не получилось добрать его и в Костомукшском заповеднике. Что же касается серий зверьков, добытых в сентябре–октябре 1959 и 1960 гг. в Мурманской обл., то при их анализе обращает на себя внимание резкое преобладание прибылых особей в возрасте 1–2 мес. (зубы без корней). В сентябре–октябре 1959 г. на их долю пришлось 90 % улова, а в сентябре 1960 г. – 100 %. Прибылых ранних выводков (родившихся в мае–июне) в осенних сборах 1959 г. было всего 3 экз. (7 %), а зимовавших зверьков – 1 (2,4 %). Таким образом, у красно-серой полевки, как и у других наших лесных грызунов, к концу репродуктивного периода наблюдается резкое омоложение популяции за счет отмирания размножавшихся летом зимовавших и прибылых особей ранних выводков. В результате осенью популяция в основном представлена

зверьками июльского и августовского рождения, которые созревают и размножаются лишь весной следующего года, после зимовки. Этими достаточно краткими замечаниями мы и вынуждены ограничиться.

Если же ориентироваться на регионы, пролегающие к северо-востоку от Карелии, то наиболее полными данными и по срокам, ходу и интенсивности размножения, и по скорости полового созревания и уровню плодовитости самок, и по участию в репродукции разных возрастных генераций располагают лишь авторы, проводившие исследования на территории Сибири и Дальнего Востока. К краткому обзору их исследований мы теперь и переходим.

Практически по всему ареалу красно-серой полевки размножение у взрослых перезимовавших самок начинается с апреля (а после депрессии численности – на месяц позднее), но в массе оно проходит в первой половине мая. Соответственно, первые беременные самки начинают отлавливаться с середины этого месяца, а кормящие – с конца мая – начала июня. У хорошо изученной в этом отношении популяции красно-серой полевки Западного Саяна [Жигальский, 2013] репродуктивный сезон начинается в конце апреля – начале мая практически одновременно на всех высотах. В некоторые годы в мае уже встречается небольшое число перезимовавших самок, имевших по одному помету. Их доля иногда достигает 17 %, но коэффициент вариации числа размножающихся самок составляет, по данным О. А. Жигальского, около 300 %; это,

Таблица 3. Степень участия в размножении красно-серых полевков разного пола и возраста [по: Вольперт, Шадрина, 2002]

Table 3. The degree of participation in reproduction of the red-gray voles of different sex and age [according to Volpert, Shadrina, 2002]

Месяц Month	Перезимовавшие Were overwintered					Сеголетки Young of the year					
	Самки Females			Самцы Males		Самки Females				Самцы Males	
	n	Рожавшие maternal	Бере- менные pregnant	n	Размно- жавшиеся breeding	n	Рожав- шие maternal	Бере- менные pregnant	Яло- вые virgin	n	Размно- жавшиеся breeding
Долина нижней Индигирки The valley of the lower Indigirka											
Июнь June	3	33,3	100	6	100	–	–	–	–	–	–
Июль July	9	77,7	77,7	22	100	39	46,2	5,1	51,3	34	2,6
Август August	1	0,0	100	2	100	53	3,8	3,8	92,4	65	1,5
Сентябрь September	–	–	–	1	0,0	37	12,1	0,0	87,9	35	0,0
Долина средней Колымы Valley of the middle Kolyma											
Июнь June	19	31,6	68,4	34	100	–	–	–	–	–	–
Июль July	3	0,0	100	43	100	13	0,0	76,9	23,1	19	42,1
Август August	–	–	–	2	100	45	8,8	4,4	86,7	42	4,4
Сентябрь September	2	100	0,0	6	0,0	43	11,6	88,4	–	39	0,0
Долина средней Лены The valley of the middle Lena											
Июнь June	48	16,7	83,3	59	100	1	0,0	100	0,0	2	50,0
Июль July	13	84,6	15,4	14	100	16	6,3	37,5	37,5	34	32,3
Август August	1	0,0	100	1	100	9	55,5	0,0	0,0	7	14,3
Сентябрь September	7	100	0,0	3	0,0	45	4,4	0,0	0,0	54	0,0

по справедливому замечанию указанного автора, означает, что в мае число самок, принесших хотя бы один помет, – событие достаточно редкое. Перезимовавшие самцы приобретают половую активность еще в марте и сохраняют ее до самого конца периода размножения. В июне–июле все половозрелые самки, как перезимовавшие, так и родившиеся в конце весны – начале лета, активно участвуют в процессе репродукции – находятся в состоянии первой или второй беременности, кормят выводок или приступают к очередному спариванию. Массовый же выход из гнезд и расселение прибылых полевков наблюдается начиная с первой декады июня и проходит со все большей интенсивностью до середины августа, когда размножение популяции постепенно завершается. За этот

период зимовавшие полевки приносят нормально два, а иногда три выводка, а прибылые, причем это почти исключительно родившиеся в мае – первой половине июня (первые, ранние выводки), – один или два помета. Соответственно этому меняется и интенсивность размножения популяции, которая заканчивается, как правило, в сентябре.

Показатель плодовитости может изменяться по годам, но при максимальных колебаниях от 2–3 до 11–13 эмбрионов на самку дает достаточно близкие средние величины (обычно в пределах 6–7), почти не зависящие ни от возраста вынашивающей выводок самки, ни от времени (месяца) рождения выводка, ни от географического положения (табл. 3).

Таблица 4. Возрастной и половой состав популяции красно-серой полевки на хребте Улан-Бургасы [по: Костенко, 2000]

Table 4. Age and sex composition of the red-gray voles population on the Ulan-Bourgass ridge [according to Kostenko, 2000]

Месяц Month	Число сеголеток Number of juveniles		Число зимовавших Number of wintering		Общее число зверьков Total number of animals	Количество зверьков, % от общего числа Number of animals, % of the total number		
	абс. absolute	из них самцы, % of them males, %	абс. absolute	из них самцы, % of them males, %		зимо- вавших wintering	ранних пометов early litters	поздних пометов late litters
Апрель April	–	–	9	44,4	9	100,0	–	–
Май May	–	–	33	56,0	59	100,0	–	–
Июнь June	6	83,0	31	48,3	37	83,7	16,3	–
Июль July	82	47,5	54	50,0	136	39,7	27,9	32,4
Август August	43	67,4	–	–	43	–	14,2	85,8
Сентябрь September	56	44,6	–	–	56	–	9,3	90,7
Октябрь October	16	50,0	–	–	16	–	–	100,0

Исследования возрастной структуры населения красно-серой полевки по данным отлова зверьков на хребте Улан-Бургасы (Восточное Прибайкалье) (табл. 4), как и в ряде других мест исследований (табл. 5) [Ревин, 1968; Юдин и др., 1976; Швецов, 1977; Костенко, 2000; Вольперт, Шадрина, 2002; Жигальский, 2013], показали ее типичность для таежных и субарктических популяций вида, характеризующихся полным обновлением состава за один период репродукции [Шварц, 1963]. В мае, а в отдельные годы даже в июне, в популяции преобладают перезимовавшие особи, в основном поздних пометов предыдущего года, а начиная с июля наблюдается численное превосходство прибылых, которое в августе–сентябре становится безусловным. При этом, как и следовало ожидать, в июле среди сеголеток встречаются в основном прибылые ранних выводков, а родившиеся позднее (позднелетнее поколение) отлавливаются только начиная с конца июля – начала августа. При этом доля поздних прибылых в предзимней популяции находится в прямой зависимости от степени интенсивности размножения ранних прибылых. Известно, что первые генерации молодых полевок активно участвуют в воспроизводстве популяции, а это требует от них больших энергозатрат [Ивантер и др., 1985]. Вследствие этого размножающиеся особи быстро элиминируются из популяции, которая в зимний период крайне однородна и состоит практически из одних только мелких

и незрелых полевок поздних летне-осенних генераций. В этой «незрелой» фазе они успешно переживают зиму и, сохранив немалый энергетический потенциал, успешно вступают в весенне-летнее размножение популяции. Как уже указывалось, в популяции красно-серой полевки Западного Саяна среди зверьков старших возрастных групп постоянно присутствует около 5 % яловых самок, и эта доля не зависит от места обитания и сезона [Жигальский, 2013]. Среди молодых в размножении участвует здесь от 45 до 69 % зверьков, причем их доля меняется как в течение сезона размножения, так и по градиенту высот. В период интенсивного размножения общая численность и количество прибылых животных неуклонно растут, доля прибылых, участвующих в размножении, достигает 67 %, а перезимовавшие зверьки практически все участвуют в размножении. В этот период наблюдается снижение изменчивости большинства популяционных характеристик. Причем в начале сезона размножения погодные и климатические условия изменяются в широком диапазоне. Кроме того, по словам О. А. Жигальского [2013. С. 107], «именно в этот период изменения внешних условий могут носить катастрофический для животных характер (обледенения, повторные появления снежного покрова, резкие неоднократные колебания температуры воздуха и т. д.), что приводит к увеличению смертности (особенно молодых зверьков), именно интенсивности размноже-

Таблица 5. Географическая изменчивость плодовитости красно-серой полевки

Table 5. Geographic variability in fecundity of the red-gray voles

Район исследований Research Area	n	Показатель плодовитости Fertility indicator	Источник Source
Чаунская низменность Chaun lowlands	6	7,4 ± 0,47	Юдин и др., 1976 Yudin et al., 1976
Среднее течение р. Анадырь The middle course of the Anadyr River	5	7,6 ± 0,67	Юдин и др., 1976 Yudin et al., 1976
Долина средней Колымы Valley of the Middle Kolyma	17	7,2 ± 0,27	Вольперт, Шадрина, 2002 Volpert, Shadrina, 2002
Долина нижней Индигирки The valley of the lower Indigirka	36	6,83 ± 0,36	Вольперт, Шадрина, 2002 Volpert, Shadrina, 2002
Долина средней Лены The valley of the middle Lena	96	6,8 ± 0,16	Вольперт, Шадрина, 2002 Volpert, Shadrina, 2002
Корякское нагорье Koryak Highlands	9	6,7 ± 0,62	Портенко и др., 1963 Portenko et al., 1963
Долина средней Индигирки The valley of the middle Indigirka	11	6,2 ± 0,35	Вольперт, Шадрина, 2002 Volpert, Shadrina, 2002
Восточное Прибайкалье Eastern Baikal region	173	6,0	Матурова, 1982 Maturova, 1982
Бассейн Омолона The pool of Omolon	52	5,9	Чернявский и др., 1978 Chernyavsky et al., 1978
Долина верхней Колымы The Valley of Upper Kolyma	23	5,7 ± 0,28	Вольперт, Шадрина, 2002 Volpert, Shadrina, 2002
Долина верхней Лены The valley of the upper Lena	17	5,65 ± 0,68	Реймерс, Воронов, 1963 Reimers, Voronov, 1963
Южная Якутия South Yakutia	208	5,45 ± 0,09	Ревин, 1968 Revin, 1968
Якутия Yakutia	232	5,56 ± 0,09	Тавровский и др., 1971 Tavrovsky et al., 1971
Алтае-Саянская горная страна The Altai-Sayan mountainous country	106	5,4	Юдин и др., 1976 Yudin et al., 1976
Полярный Урал The Polar Urals	36	6,4	Семенов, 1974 Semenov, 1974
Кольский полуостров Kola Peninsula	430	5,09 ± 0,06	Кошкина, 1957 Koshkina, 1957

ния и в результате к возрастанию изменчивости популяционных процессов [Жигальский, 2002; Жигальский, Белан, 2004, 2006]».

Сложнее, особенно в плане поиска убедительных объяснений, обстоит дело с половой структурой популяции. Как известно, на момент рождения в популяции красно-серой полевки самцов и самок появляется примерно поровну [Шляпникова, 1980]. В то же время половой состав видового населения считается весьма лабильным показателем [Большаков, Кубанцев, 1984]. В сборах Я. Л. Вольперта и Е. Г. Шадринной [2002] в долине средней Лены среди перезимовавших красно-серых полевок не наблюдалось типичного для периода воспроизводства численного преобладания самцов. Кстати, по свидетельству К. И. Бердюгина [1978], это довольно часто бывает в популяциях данного вида.

Выполненный Я. Л. Вольпертом и Е. Г. Шадринной [2002] анализ многолетних данных по ландшафтным особенностям половой структуры популяции красно-серой полевки показал, что в горно-таежном и равнинно-таежном ландшафтах среди перезимовавших зверьков преобладают самцы. При этом в год доминирования вида в горно-таежном ландшафте соотношение полов составило 1:1,4 с преобладанием самцов (n = 78), а в равнинно-таежном (где вид занимает подчиненное положение) самцов в это время было незначительно меньше, чем самок, – 1:0,8 (n = 15), отличия статистически недостоверны. На площадке мечения, расположенной в равнинно-таежном ландшафте, в 1984 г. большинство помеченных полевок были самками, как и у других второстепенных видов, а среди красных полевок преобладали самцы [Попов и др., 1978].

В среднем течении Колымы и Индигирки среди перезимовавших зверьков численно преобладали самцы; при высокой численности вида в д. Жирково в 1981 г. соотношение в уловах между самками и самцами в июне доходило до 1:2. В низовьях же Индигирки в период размножения среди перезимовавших преобладали самцы, но соотношение полов зависело от численности зверьков и хода репродукции. В 1987 г. при относительно высокой численности и повышенной активности размножения численное преобладание самцов над самками (3:1) было статистически достоверным (по критерию хи-квадрат $p < 0,01$, а в год депрессии (1988) – паритетным. У прибылых в целом соотношение было близким к равному, но в течение лета оно колебалось, отражая разницу в подвижности самцов и самок, связанную с участием в размножении. К концу репродуктивного периода соотношение полов среди сеголеток близко к 1:1 или преобладают самки; для ранних прибылых, наиболее активно участвующих в репродукции, это преобладание статистически значимо.

Таким образом, в периоды высокой численности красно-серой полевки соотношение полов в популяции сдвигается в сторону самцов. Не исключено, что в годы депрессии численности повышается подвижность самок под давлением доминирующего вида [Кошкина, 1957], которое может выражаться как территориальное преследование со стороны доминирующего вида в репродуктивный период, когда агрессивность полевок повышается.

Заключение

Отмеченные выше экологические особенности красно-серой полевки, проявляющиеся в специфических условиях юго-западной периферии ареала в сравнении с оптимумом области распространения, характеризуются значительной лабильностью и разнообразием адаптивных реакций, их трансформацией и сменой во времени и пространстве. Отмечена и выработка в этих условиях проявляющихся на широком уровне адаптивных комплексов, отличающихся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Все это вплотную приближает нас к разработке общей концепции периферических популяций мегаареальных политипических видов животных. Анализ закономерных географических отличий, характеризующий популяционную специфику красно-серых полевок, обитающих в разных регионах, подтвердил положение о том, что в экологическом центре (в оптимуме) видового

ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как у границ ареала она изменяется в широком диапазоне и с большой амплитудой. Соответственно, более выражено и гораздо рельефнее проявляются в условиях юго-западной периферии ареала и специфические структурно-популяционные адаптации, направленные на максимально эффективное производство видового населения, способное обеспечить виду и его популяциям необходимое преодоление экстремальных условий экологического пессимума.

Литература

- Банников А. Г.* Млекопитающие Монгольской народной республики. М.: АН СССР, 1954. 669 с.
- Башенина Н. В.* Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1968. 52 с.
- Бердюгин К. И.* Влияние относительной изоляции на пространственную и демографическую структуру популяций грызунов // II съезд Всесоюз. териологического об-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978. С. 116–117.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Виноградов В. В.* Состав и структура населения мышевидных грызунов лесного пояса Саян и Кузнецкого Алатау // Зоол. журнал. 2001. Т. 90, № 3. С. 351–359.
- Виноградов В. В.* Экологический анализ сообществ мышевидных грызунов лесного пояса гор юга средней Сибири // Экология. 2011. № 3. С. 197–204.
- Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Жигальский О. А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О. А.* Динамика популяции красно-серой полевки в Западном Саяне // География и природ. ресурсы. 2013. № 2. С. 103–109.
- Жигальский О. А., Белан О. Р.* Пространственно-временная динамика полевок в гетерогенных местообитаниях Ирмельского горного массива // Зоол. журнал. 2004. № 2. С. 1–8.
- Жигальский О. А., Белан О. Р.* Сопряженный анализ пространственной и демографической структуры населения красно-серой полевки в гетерогенных местообитаниях // Зоол. журнал. 2006. Т. 85, № 11. С. 1370–1381.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Исаков Ю. А.* Материалы по фауне млекопитающих Средней и Северной Карелии // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. 1939. Т. 48. С. 2–3.
- Костенко В. А.* Грызуны (*Rodentia*) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.

- Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М.: МГУ, 1957. С. 3–65.
- Кошкина Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 1. Вологда: Вологод. кн. изд-во, 1958. С. 161–191.
- Кривошеев В. Г. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности // Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. М.: Наука, 1964. С. 175–236.
- Крыльцов А. И. Материалы по линьке мышевидных грызунов. Линька различных представителей подсемейства полевок // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 5. С. 745–755.
- Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАСССР, 1959. 237 с.
- Марин Ю. Ф. Абсолютная численность красносерой и красной полевок и использование ими территории в среднегорье Северо-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1976. С. 80–85.
- Матурова Р. Т. Мелкие млекопитающие хребта Улан-Бургасы. Новосибирск: Наука, 1982. 150 с.
- Никитина Н. А. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 119–126.
- Попов М. В., Вольперт Я. Л., Сафронов В. М. Некоторые результаты мечения мышевидных грызунов в бассейне средней Лены // Бюлл. НТИ ЯФ СО АН ЗР. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1978. С. 11–13.
- Попов М. В. Равнозубая, средняя и малая бурозубки, красная, красно-серая полевки // Млекопитающие Якутии. М.; Л.: Наука, 1971. С. 51–71.
- Портенко Л. А., Кишинский А. А., Чернявский Ф. Б. Млекопитающие Коряцкого нагорья. М.-Л.: АН СССР, 1963. 130 с.
- Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомых и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск: Якутск. кн. изд-во, 1968. С. 5–86.
- Ревин Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 1989. 321 с.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны верхней Лены. Иркутск: Кн. изд-во, 1963. 191 с.
- Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 156 с.
- Семенов Р. А. Размножение и структура популяции красно-серой полевки // Экология. 1974. № 1. С. 62–67.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 11–26.
- Симонов П. С., Симонов С. Б., Симонова Т. Л. Высотно-поясное распределение мышевидных грызунов на примере хребта Ливадийского (Южное Приморье) // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 96–102.
- Смирнов Е. Н. Подвижность и смертность мышевидных грызунов в лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 5. С. 704–714.
- Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г., Попов М. В., Лабутин Ю. В. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 659 с.
- Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1933. № 3. С. 445–470.
- Чернявский Ф. Б., Докучаев Н. Е., Короленко Г. Е. Млекопитающие среднего течения р. Омолон // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 26–65.
- Чипанин В. И. Стациональное размещение лесных полевок в природных очагах инфекций Приамурья // Изв. Иркутского ПЧИ Сибири и Дальнего Востока. 1968. Т. 27. С. 100–108.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Труды Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. 1963. Т. 1, вып. 33. 133 с.
- Швецов Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск: Наука, 1977. 157 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 261 с.
- Шляпкинова М. С. Экспериментальные данные по экологии красной полевки // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 307–308.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 288 с.
- Юргенсон П. Б. Межвидовые отношения у лесных полевок рода *Clethrionomys* по данным изменения численности популяции // Труды Воронежск. гос. заповедника. 1957. С. 171–183.
- Ishibashi Y., Saitoh S., Kawata M. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and demographic and genetic consequences: A review // Res. Popul. Ecol. 1998a. Vol. 40. P. 39–50.
- Ishibashi Y., Saitoh S., Abe S., Yoshida M. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus* // Res. Popul. Ecol. 1998b. Vol. 40. P. 51–59.
- Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 1957. Vol. 4. P. 7–60.
- Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. I'bersicht iiber das Vorkoniraen von Kleinsiuugern anf verschiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland // Suomal. tiedeakat. toim., 1971. Ser. A 4. 185 p.
- Kawata M. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. 1985. Vol. 57. P. 217–235.
- Kawata M. Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. 1988. Vol. 57. P. 217–235.
- Mela A. J., Kivirikko K. E. Suomen luurankoiset (Vertebrata Fennica). Porvoossa, 1909. 532 s.

Saitoh T. Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the gray-sided vole // Res. Popl. Ecol. 1995. Vol. 37. P. 49–57.

Viitala J. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocamus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. 1977. Vol. 14. P. 53–93.

Ylönen H., Viitala J. Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) in Central Finland // Z. Säugetriekr. 1987. Vol. 52. P. 354–363.

Поступила в редакцию 04.03.2018

References

Bannikov A. G. Mlekopitayushchie Mongol'skoi narodnoi respubliki [Mammals of the Mongolian National Republic]. Moscow: AS USSR, 1954. 669 p.

Bashenina N. V. Materialy k ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeiskoi taigi [Materials on the ecology of small mammals in the zone of the European taiga]. Uch. zap. Permskogo gos. ped. inst. [Proceed. Perm Pedagogical Univ.]. 1968. 52 p.

Berdyugin K. I. Vliyaniye odnositel'noi izolatsii na prostranstvennyuyu i demographicheskuyu strukturu populyatsii gryzunov [Influence of relative isolation on the spatial and demographic structure of rodent populations]. II s'ezd Vsesoyuzn. teriologich. obshchestva: tez. dokl. [Second Congress of the All-Union theriological society: abs.]. Moscow: Nauka, 1978. P. 116–117.

Bol'shakov V. N., Kubantsev B. S. Polovaya struktura populyatsii mlekopitayushchikh i ee dinamika [Sexual structure of populations of mammals and its dynamics]. Moscow: Nauka, 1984. 232 p.

Chernyavsky F. B., Dokuchaev N. E., Korolenko G. E. Mlekopitayushchie srednego techeniya r. Omolon [Mammals of the middle course of the Omolon River]. Fauna i zoogeografiya mlekopitayushchikh Severo-Vostoka Sibiri [Fauna and zoogeography of mammals in northeastern Siberia]. Vladivostok, 1978. P. 26–65.

Chipanin V. I. Statsial'noe razmeshchenie lesnykh polevok v prirodnykh ochagakh infektsii Priamur'ya [Static location of forest voles in natural foci of Priamur'ye infections]. Izvestiya Irkutskogo PChI Sibiri I Dal'nego Vostoka [Proceed. Irkutsk AI of Siberia and the Far East]. 1968. Vol. 27. P. 100–108.

Flerov K. K. Ocherki po mlekopitayushchim Polyarnogo Urala i Zapadnoi Sibiri [Essays on mammals of the Polar Urals and Western Siberia]. Izvestiya AN SSSR [Proceed. the USSR Acad. of Sci.]. VII seriya, Otd. matemat. i estestv. nauk. 1933. No. 3. P. 445–470.

Isakov Yu. A. Materialy po faune mlekopitayushchikh Srednei i Severnoi Karelii [Materials on the fauna of mammals of Middle and North Karelia]. Bull. Mosk. ob-va ispyt. prir., otd. biol [Bull. Moscow Society of Naturalists and Biologists]. 1939. P. 2–3.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh: ekologo-morfologicheskie i fiziologicheskie aspekty [Adaptive features of small mammals: Ecological-morphological and physiological aspects]. Leningrad: Nauka, 1985. 318 p.

Koshkina T. V. Sravnitel'naya ekologiya ryzhikh polevok v severnoi taige [Comparative ecology of bank voles in the northern taiga]. Fauna i ecol. gryzunov. [Fauna and ecol. of rodents]. Iss. 5. Moscow: MGU, 1957. P. 3–65.

Koshkina T. V. Myshevidnye gryzuny Kol'skogo poluoostrova i dinamika ikh chislennosti [Mouse rodents of the Kola Peninsula and the dynamics of their abundance]. Trudy Kandalakshskogo gos. zapovednika [Proceed. the Kandalaksha State Nat. Reserve]. Iss. 1. Vologda: Vologod. kn. izd-vo, 1958. P. 161–191.

Kostenko V. A. Gryzuny (Rodentia) Dal'nego Vostoka Rossii [Rodents (Rodentia) of the Far East of Russia]. Vladivostok: Dal'nauka, 2000. 210 p.

Kryl'tsov A. I. Materialy po lin'ke myshevidnykh gryzunov. Soobshchenie 2. Lin'ka razlichnykh predstavitelei podsemeistva polevok [Materials on mouse-like rodent moulting. Message 2. Moulting of various representatives of the vole subfamily]. Zoologicheskii zhurn. [Zool. J.]. 1959. Vol. 38, iss. 5. P. 745–755.

Krivosheev V. G. Biofaunisticheskie materialy po melkim mlekopitayushchim taigi Kolymskoi nizmennosti [Bio-faunistic materials on small mammals of the taiga of the Kolyma Lowland]. Issled. po ekologii, dinamike chislennosti i boleznyam mlekopitayushchikh Yakutii [Studies on the ecology, dynamics of numbers and diseases of mammals in Yakutia]. Moscow: Nauka, 1964. P. 175–236.

Marin Yu. Ph. Absolyutnaya chislennost' krasnoseroi i krasnoi polevok i ispol'zovanie imi territorii v srednegor'e Severo-Vostochnogo Altaya [Absolute abundance of red-gray and bank voles and their use of the territory in the middle reaches of the North-Eastern Altai]. Izv. SO AN SSSR [Proceed. SB AS USSR]. 1976. P. 80–85.

Marvin M. Ya. Mlekopitayushchie Karelii [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. 237 p.

Maturova R. T. Melkie mlekopitayushchie khrebtu Ulan-Burgasy [Small mammals of the Ulan-Burgas range]. Novosibirsk: Nauka, 1982. 150 p.

Nikitina N. A. O razmerakh individual'nykh uchastkov gryzunov fauny SSSR [On the size of individual sites of rodents of the USSR fauna]. Zoologicheskii zhurn. [Zool. J.]. 1972. Vol. 51, iss. 1. P. 119–126.

Popov M. V., Vol'pert Ya. L., Safronov V. M. Nekotorye rezul'taty mecheniya myshevidnykh gryzunov v basseine srednei Leny [Some results of tagging rodent mice in the basin of the middle Lena]. Bull. NTI YaF SO AN ZR [Bull. of Sci. and Tech. Inf., Yakut Div. of SB AS]. Yakutsk: YaF SO AN SSSR, 1978. P. 11–13.

Popov M. V. Ravnouzubaya, srednyaya i malaya buruzubki, krasnaya, krasno-seraya polevki [Equal, medium and small shrews, bank, red-gray vole]. Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]. Leningrad: Nauka, 1971. P. 51–71.

Portenko L. A., Kishchinsky A. A., Chernyavsky F. B. Mlekopitayushchie Koryatskogo nagorya [Mammals

of the Koryatsky Highlands]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1963. 130 p.

Reimers N. F., Voronov G. A. Nasekomoyadnye i gryzuny verkhnei Leny [Insectivorous and rodents of the upper Lena]. Irkutsk: Kn. Izd-vo, 1963. 191 p.

Revin Yu. V. Ekologo-faunisticheskii ocherk nasekomoyadnykh i melkikh gryzunov Olekmo-Charskogo nagor'ya [Ecological faunistic essay of insectivorous and small rodents of the Olekma-Charsky highland]. *Materialy po biologii i dinamike chislennosti melkikh mlekopitayushchikh Yakutii* [Materials on the biology and dynamics of small mammals abundance in Yakutia]. Yakutsk: Yakutsk. kn. izd-vo, 1968. P. 5–86.

Revin Yu. V. Mlekopitayushchie Yuzhnoi Yakutii [Mammals of Southern Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, 1989. 321 p.

Safronov V. M. Zimnyaya ekologiya lesnykh polevok v Tsentral'noi Yakutii [Winter ecology of forest voles in Central Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, 1983. 156 p.

Semenov R. A. Razmnozhenie i struktura populyatsii krasno-seroi polevki [Reproduction and population structure of the red-gray vole]. *Ekologiya* [Ecology]. 1974. No. 1. P. 62–67.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Tsiklichnost' v populyatsiyakh lesnykh polevok [Cyclicality in forest vole populations]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. of the MOIP. Department of Biol.]. 1970. Vol. 75, iss. 2. P. 11–26.

Shilov I. A. Ekologo-fiziologicheskie osnovy populyatsionnykh otnoshenii u zhivotnykh [Ecological and physiological basis of population relations in animals]. Moscow: MGU, 1977. 261 p.

Shlyapnikova M. S. Eksperimental'nye dannye po ekologii krasnoi polevki. Gryzuny [Experimental data on the ecology of the red voles. Rodents]. *Materialy V Vsesoyuz. soveshch.* [Proceed. The All-Union Meeting]. Moscow: Nauka, 1980. P. 307–308.

Shvarts S. S. Puti prispособleniya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh k usloviyam sushchestvovaniya v Subarktike. T. 1. Mlekopitayushchie [The ways of adaptation of terrestrial vertebrates to the conditions of the Subarctic. Vol. 1. Mammals]. *Trudy In-ta biol. Ural'sk. fil. AN SSSR* [Proceed. Biol. Inst. Ural. Br. AS USSR]. 1963. Vol. 1, iss. 33. 133 p.

Shvetsov Yu. G. Melkie mlekopitayushchie Baikalskoi kotloviny [Small mammals of the Baikal basin]. Novosibirsk: Nauka, 1977. 157 p.

Simonov P. S., Simonov S. B., Simonova T. L. Vysotno-poyasnoe raspredelenie myshevidnykh gryzunov na primere khrebtta Livadiiskogo (Yuzhnoe Primor'ye) [Altitudinal-belt distribution of mouse-shaped rodents on the example of the Livadia Range (Southern Primorye)]. *Geografiya i prirod. resursy* [Geography and natural resources]. 2008. No. 3. P. 96–102.

Smirnov E. N. Podvizhnost' i smertnost' mishevidnykh gryzunov v lesakh Srednego Sikhote-Alinya [Mobility and mortality of rodent mice in the forests of the Middle Sikhote-Alin]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 1972. Vol. 5. P. 704–714.

Tavrovsky V. A., Egorov O. V., Krivosheev V. G., Popov M. V., Labutin Yu. V. Mlekopitayushchie Yakutii [Mammals of Yakutia]. Moscow: Nauka, 1971. 659 p.

Vinogradov V. V. Sostav i struktura naseleniya myshevidnykh gryzunov lesnogo poyasa Sayan i Kuznets-

kogo Alatau [Composition and structure of the population of mouse-shaped rodents of the forest belt of the Sayan and Kuznetsky Alatau]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2001. Vol. 90, no. 3. P. 351–359.

Vinogradov V. V. Ekologicheskii analiz soobshchestv myshevidnykh gryzunov lesnogo poyasa gor yuga srednei Sibiri [The ecological analysis of communities of the mouse-like rodents of the forest belt of the mountains of the south of Middle Siberia]. *Ekologiya* [Ecology]. 2011. No 3. P. 197–204.

Vol'pert Ya. L., Shadrina E. G. Melkie mlekopitayushchie severo-vostoka Sibiri [Small mammals of north-eastern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 2002. 246 p.

Yudin B. S., Krivosheev V. G., Belyaev V. G. Melkie mlekopitayushchie severa Dal'nego Vostoka [Small mammals of the north of the Far East]. Novosibirsk: Nauka, 1976. 288 p.

Yurgenson P. B. Mezhdvidovye otnosheniya u lesnykh polevok roda *Clethrionomys* po dannym izmeneniya chislennosti populyatsii [Interspecific relations in forest voles of the genus *Clethrionomys* according to the population change data]. *Trudy Voronezhskogo gos. zapoved.* [Proceed. the Voronezh State Reserve]. 1957. P. 171–183.

Zhigal'skii O. A. Analiz populyatsionnoi dinamiki melkikh mlekopitayushchikh [Analysis of the population dynamics of small mammals]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2002. Vol. 81, no. 9. P. 1078–1106.

Zhigal'skii O. A. Dinamika populyatsii krasno-seroi polevki v Zapadnom Sayane [Dynamics of the population of the red-gray voles in the Western Sayan]. *Geografiya i prirod. resursy* [Geography and natural resources]. 2013. No. 2. P. 103–109.

Zhigal'skii O. A., Belan O. R. Prostranstvenno-vremennaya dinamika polevok v geterogennykh mestoobitaniyakh Iremalskogo gornogo massiva [Spatial-temporal dynamics of voles in heterogeneous habitats of the Iremel mountain range]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2004. No. 2. P. 1–8.

Zhigal'skii O. A., Belan O. R. Sopryazhonnyi analiz prostranstvennoi i demograficheskoi struktury naseleeniya krasno-seroi polevki v geterogennykh mestoobitaniyakh [Conjugated analysis of the spatial and demographic structure of the population of the red-gray voles in heterogeneous habitats]. *Zoologicheskii zhurn.* [Zool. J.]. 2006. Vol. 85, no. 11. P. 1370–1381.

Ishibashi Y., Saitoh S., Kawata M. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and demographic and genetic consequences: A review. *Res. Popul. Ecol.* 1998. Vol. 40. P. 39–50.

Ishibashi Y., Saitoh S., Abe S., Yoshida M. Kin-related social organization in a winter population of the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Res. Popul. Ecol.* 1998. Vol. 40. P. 51–59.

Kalela O. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A.* 1957. Vol. 4. P. 7–60.

Kalela O., Koponen T., Yli-Pietila M. I'bersicht iiber das Vorkoniraen von Kleinsiuigern anf verschiiedenen Wald- und Moortypen in Nordfinnland. *Suomal. tiedeakat. toim.* 1971. Ser. A 4. 185 p. (in German).

Kawata M. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Cle-*

thronomys rufocanus bedfordiae. *J. Anim. Ecol.* 1985. Vol. 57. P. 217–235.

Kawata M. Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae*. *J. Anim. Ecol.* 1988. Vol. 57. P. 217–235.

Mela A. J., Kivirikko K. E. Suomen luurankoiset (Vertebrata Fennica). Porvoossa, 1909. 532 p. (in Finnish).

Saitoh T. Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the gray-sided vole. *Res. Popl. Ecol.* 1995. Vol. 37. P. 49–57.

Viitala J., Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocamus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.). *Ann. Zool. Fennici.* 1977. Vol. 14. P. 53–93.

Ylönen H., Viitala J. Social organization and habitat use of introduced populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) in Central Finland. *Z. Säugetriek.* 1987. Vol. 52. P. 354–363.

Received March 04, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ивантер Эрнест Викторович

заведующий кафедрой зоологии и экологии
Института биологии, экологии и агротехнологий,
член-корр. РАН, д. б. н., проф.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ivanter@petsu.ru

Жулинская Ольга Юрьевна

аспирант кафедры зоологии и экологии
Института биологии, экологии и агротехнологий
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910
эл. почта: zhulinskaya@petsu.ru

CONTRIBUTORS:

Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ivanter@petsu.ru

Zhulinskaya, Olga

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: zhulinskaya@petsu.ru

ХРОНИКА

VII МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЫ» (Петрозаводск, 24–28 сентября 2018 года)

Уже в седьмой раз в Республике Карелия состоялся международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», ставший заметным научным событием для самого широкого круга зоологов и специалистов, вовлеченных в сферу изучения, управления и сохранения охотничьей фауны в России и странах Северной Европы. Основная

тематика симпозиума – изучение закономерностей динамических процессов, протекающих в популяциях, – не теряет своей актуальности и привлекает все больше ученых из различных областей биологических наук. Изучение закономерностей циклических и асинхронных изменений популяций, а также популяционной структуры видов – один из ключевых разделов





современной экологии. Эти вопросы остаются в центре внимания международных научных съездов и конференций.

Организатором всех симпозиумов уже более 20 лет является лаборатория зоологии Института биологии КарНЦ РАН, что далеко не случайно. Коллектив лаборатории на протяжении десятилетий активно проводит комплексные исследования и мониторинговые работы в области изучения и сохранения популяций охотничьих животных как одного из наиболее уязвимых компонентов биоценозов.

Основной практической задачей симпозиума является обмен информацией о результатах исследований, о новых методах изучения животных и опыте их применения, о технологиях охраны и восстановления популяций и видов, о результатах реализации российских и международных проектов. По всем направлениям удалось достичь заметных успехов. Организация и проведение симпозиумов помогает наладить плодотворное сотрудничество на уровне академических институтов, вузов, а также государственных учреждений, ответственных за управление, сохранение и восстановление охотничьей фауны в России и соседних странах Северной Европы. Установились прочные научные связи, подписаны международные соглашения о партнерстве с университетами и научными организациями стран Балтийского и Баренцева регионов. В последние годы реализованы масштабные международные проекты: «Организация трансграничного сотрудничества для сохранения сокращающейся

популяции лесного северного оленя» (КА518), «Интеллектуальное управление природными ресурсами Зеленого пояса Фенноскандии – ИнтеллГринБелт» (КА529), «Связь экологических изменений с изменениями биоразнообразия: долгосрочные и масштабные данные о биологическом разнообразии бореальных лесов Европы» (№ 1250243).

История проведения симпозиума началась в 1994 г., когда был организован первый Российско-Финляндский симпозиум в п. Марциальные Воды (Республика Карелия). В последующем с периодичностью раз в 4 года, но с уже большим списком участвующих стран он повторялся в 1998 (г. Петрозаводск), 2002 (г. Сортавала), 2006 (п. Александровка), 2010 (п. Рабочеостровск) и 2014 (п. Киркколаhti) годах. Республика Карелия стала радушным и гостеприимным домом для симпозиума, а непосредственные места его проведения не повторялись. Всякий раз делегаты имели возможность не только принять участие в научной части мероприятия, но и познакомиться с уникальным природным и историко-культурным наследием карельской земли. Популярность симпозиума росла, о чем красноречиво свидетельствует положительная динамика числа его участников – от 20 до 110 человек. Материалы первых симпозиумов издавались отдельными сборниками, а в последующем – специальными выпусками журнала «Вестник охотоведения».

VII Международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» был организован и проведен ИБ КарНЦ

РАН при партнерском участии ООО «Карелика» и финансовой поддержке ФАНО России, ГК «Научное обоснование создания и развития российской части единой с Норвегией и Финляндией сети особо охраняемых природных территорий», ООО «АргусСофт», ООО «Восток-Запад» и ООО «Охотничье хозяйство «Черные камни».

В работе симпозиума приняли участие 3 члена-корреспондента РАН, 20 докторов и 27 кандидатов наук, 18 зарубежных специалистов и 18 молодых ученых. Оргкомитет возглавил инициатор проведения симпозиумов – профессор, д. б. н. П. И. Данилов. Научное мероприятие объединило более 90 участников из России, Финляндии, Эстонии, Литвы, Польши, Словакии. Они выступили с 3 пленарными, 72 устными и 27 стендовыми докладами.

С приветственными словами с трибуны симпозиума обратились: врио председателя КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН О. Н. Бахмет и научный руководитель биологического направления КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН Н. Н. Немова, а также директор ИБ КарНЦ РАН д. б. н. В. А. Илюха. Основоположник симпозиума профессор П. И. Данилов представил короткий экскурс в историю возникновения и проведения мероприятия. Пленарную сессию открыл доклад профессора П. Хелле (Luke, Финляндия), который представил многоуровневый анализ динамики численности тетеревиных птиц на территориях Финляндии и Республики Карелия. Новейший интерактивный подход к широкомасштабному сбору и анализу информации через интернет-портал о распространении млекопитающих в России представил д. б. н. А. П. Савельев (ВНИИОЗ, г. Киров) в докладе «Охотничьи животные в проекте Атлас млекопитающих России». Глобальные тренды изменений динамики численности и миграционных путей гусей и казарок продемонстрировал в своем докладе д. б. н. А. В. Артемьев (ИБ КарНЦ РАН, г. Петрозаводск).

Работа сессионных заседаний по ряду научных направлений, связанных с изучением экологии, физиологии, болезней и паразитов охотничьих животных, вызвала широкий интерес аудитории. Серия докладов о роли Зеленого пояса Фенноскандии в сохранении диких животных показала высокую природоохранную значимость этой территории. Доклады известных ученых вызвали неизменный интерес со стороны научной молодежи. Весьма дискуссионные вопросы обсуждались на сессии «Инвазивные виды и их роль в автохтонных экосистемах». Заседания двух «больших» сессий состоялись 25 сентября и были посвящены

изучению экологии и динамических процессов в популяциях охотничьих зверей, а также актуальным вопросам мониторинга, управления и восстановления популяций этих животных. 30 докладчиков представили результаты своих исследований, отразив широкий спектр вопросов и подняв к обсуждению многие дискуссионные проблемы. Открыл сессионные заседания профессор П. Хелле, он представил глубокий анализ многолетних данных изменений численности и распределения населения охотничьих зверей в Финляндии и Карелии. Логическим продолжением озвученной тематики стал доклад главного научного сотрудника ИБ КарНЦ РАН д. б. н. П. И. Данилова, показавшего характер динамических процессов, протекающих в популяциях ресурсных видов млекопитающих на Европейском Севере России. Недостаточно изученные вопросы функционирования системы «хищник – жертва» на примере периферийных популяций мелких млекопитающих и хищников, связанных с ними, раскрыл чл.-корр. РАН Э. В. Ивантер и продолжила в своем докладе к. б. н. А. Е. Якимова.

Неизменный интерес исследователей вызывает изучение особенностей экологии, биотопической роли и средообразующей деятельности речных бобров, как восстанавливающего свой исторический ареал европейского, так и интродуцированного в Финляндии североамериканского вида. Прогностический и вместе с тем весьма дискуссионный доклад о теоретических предпосылках распространения канадских бобров в России, на основе синтеза математических моделей, сделал д. б. н. В. Г. Петросян (ИПЭЭ РАН). Ряд докладов были посвящены чрезвычайно актуальной на сегодняшний день в России и за рубежом проблеме – развитию эпизоотии африканской чумы свиней среди диких кабанов и ее воздействию на различные популяции этих зверей. Так, на территории Воронежского заповедника вспышка АЧС полностью уничтожила кабанов; сейчас их население постепенно восстанавливается. В Эстонии та же болезнь привела к 10-кратному сокращению популяции вида.

Особый интерес вызвали отчеты ученых о возможностях применения новых методических приемов мониторинга, управления и восстановления популяций охотничьих видов, таких как бурый медведь или сайменская нерпа. Все более активно используются беспилотные летательные аппараты как средства мониторинга диких животных. Это было продемонстрировано учеными из Финляндии (М. Куннасранта) и Карелии (Н. В. Медведев) на примере



учетов охраняемых видов млекопитающих – сайменской и ладожской нерп.

Широкие возможности молекулярной биологии в изучении копытных и хищных млекопитающих, а также диагностики опасных заболеваний продемонстрировали участники симпозиума во время сессионных заседаний 26 сентября. Молодые исследователи из Финляндии (Д. Буйнакова и Г. Лансик) представили

первые результаты генетического мониторинга росомахи – вида, в этом отношении совершенно не изученного на Европейском Севере России. Доклады аспирантов из г. Тарту, Эстония (К. Суси) и г. Петрозаводска, Карелия (А. Кузнецова) об изучении популяционной структуры крупных хищных млекопитающих Балтийского региона и Карело-Мурманского края на основе методов молекулярной биологии



получили высокую оценку и вызвали немало вопросов. Особое внимание обратил на себя весьма тревожный материал, представленный д. б. н. М. В. Холодовой (ИПЭЭ РАН), о высокой генетической предрасположенности копытных севера России к опаснейшему прионному заболеванию – хроническому изнурению оленей. Научные коллективы из университетов Оулу (Финляндия), Тарту (Эстония), Института проблем экологии и эволюции РАН (Москва) и Карельского научного центра договорились о продолжении совместных работ и необходимости укрепления научных связей в области применения генетических методов изучения охотничьих животных.

Заключительная сессия симпозиума объединила специалистов, занимающихся изучением, сохранением и восстановлением северного оленя. Этот вид, являющийся одним из символов Севера, в свете данных по современному изменению климата и растущему хозяйственному освоению Арктического региона сегодня как никогда нуждается в пристальном внимании ученых.

Яркие и содержательные презентации, жаркие дискуссии, интересные вопросы и просто удовольствие от общения единомышленников наполняли дни напряженной работы сессионных заседаний. Помимо устных докладов 27

участников симпозиума поделились с коллегами результатами своих исследований на стендовой сессии. Завершением симпозиума стало проведение круглых столов, на которых обсуждались наиболее интересные и дискуссионные вопросы, требующие более пристального внимания и поиска научно обоснованных путей их решения. По окончании научных дебатов участники симпозиума побывали на экскурсиях и смогли познакомиться со многими достопримечательностями карельской земли, чему немало поспособствовала довольно хорошая для этого сезона погода.

Материалы симпозиума будут опубликованы в специальном выпуске журнала «Вестник охотоведения». Организационный комитет симпозиума выражает глубокую признательность главному редактору журнала профессору Е. К. Еськову, предоставившему эту уникальную возможность.

Делегация участников симпозиума из Института природных ресурсов Финляндии (Luke) в лице старшего научного сотрудника профессора П. Хелле выступила с инициативой проведения следующего симпозиума в Финляндии в рамках одного из действующих проектов.

*К. Ф. Тирронен, П. И. Данилов,
В. В. Белкин*

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редакционные серии и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляют за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил 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 редколлегией серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или 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 русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности, ученые 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 в 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 вкладышах (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. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ 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, двуязычные таблицы и подписи к рисункам, 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 приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicis* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общепотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. 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 бесплатных онлайн-сервисов транслитерации, вариант BSI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² 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. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(а) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 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. Mezhhvidovaya konkurentsia i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. [Biol. Bull. Reviews]. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi: 10.1199/tab.0142

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

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 mezhhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

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).

Demografija. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

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

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. THE ROLE OF PROTECTED AREAS IN THE CONSERVATION OF THE CURLY BIRCH GENE POOL.	3
N. V. Genikova, E. V. Toropova, A. M. Kryshen', V. N. Mamontov. CHANGES IN THE GROUND COVER STRUCTURE IN THE "FOREST – FOREST EDGE – CUTOVER" ECOTONE IN A BILBERRY SPRUCE STAND TEN YEARS AFTER LOGGING	12
N. B. Lavrova, L. V. Filimonova. USING THE FOSSIL FLORA COMPOSITION ANALYSIS FOR THE RECONSTRUCTION OF VEGETATION AND PALAEOECOLOGICAL CONDITIONS DURING LATE GLACIAL TIME IN KARELIA	27
R. R. Suleymanov, A. R. Suleymanov, I. Yu. Saifullin, G. M. Gizatshina, M. G. Yurkevich, I. M. Gabbasova. PEDOLOGICAL-GEOMORPHOMETRIC ANALYSIS OF AN AREA DESIGNATED FOR AN IRRIGATION PROJECT	44
L. A. Trilikauskas, R. Yu. Dudko. EARLY SUMMER ASPECT OF THE POPULATION OF GROUND-DWELLING SPIDERS (ARANEI), HARVESTMEN (OPILIONES) AND GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN <i>PINUS SIBIRICA</i> FORESTS OF SHORSKY NATIONAL PARK	55
I. A. Baryshev. ZOOBENTHOS OF THE KEM' RIVER, WHITE SEA DRAINAGE BASIN (COMPOSITION, ABUNDANCE AND TROPHIC STRUCTURE).	70
I. A. Baryshev, A. V. Tkachenko, A. V. Veselov, A. P. Shkatelov. MACROZOOBENTHOS IN TRIBUTARIES OF THE LOWER REACHES OF THE PONOY RIVER (KOLA PENINSULA, RUSSIA) IN THE HABITATS OF YOUNG ATLANTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) AND BROWN TROUT (<i>SALMO TRUTTA</i> L.).	84
O. P. Sterligova, N. V. Ilmast, N. P. Milyanchuk. THE FISH POPULATION OF SMALL WATER BODIES IN LAKE ONEGO CATCHMENT, AND THEIR PROSPECTIVE USES	96
A. E. Veselov, D. A. Efremov, M. A. Ruch'ev. STATUS OF ATLANTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) REPRODUCTION IN THE ZOLOTITSA RIVER, PARANINSKY TRIBUTARY, AND THE ADJACENT LOPATKA STREAM IN ONEZHSKOYE POMORYE NATIONAL PARK (WHITE SEA DRAINAGE BASIN)	105
E. V. Ivanter, O. Yu. Zhulinskaya. ON THE STUDY OF THE GREY RED-BACKED VOLE (<i>MYODES RUFOCANUS</i> SUND.) IN THE SOUTH-WESTERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE	112
CHRONICLE	
K. F. Tirronen, P. I. Danilov, V. V. Belkin. 7 th International Symposium "Dynamics of game animals populations in Northern Europe" (Petrozavodsk, September 24–28, 2018).	132
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	137

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 10, 2018

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 18.10.2018. Дата выхода 31.10.2018. Формат 60x84¹/₈.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 16,7. Усл. печ. л. 16,7.
Тираж 150 экз. Заказ 517. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50