

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 11, 2019

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2019

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. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

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

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

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

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2019
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2019
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2019
© Институт леса КарНЦ РАН, 2019

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 11, 2019

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2019

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.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

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

Published since January 2009

Monthly

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

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

- © Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2019
- © Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2019
- © Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2019
- © Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2019

УДК 599.735.31 (985)

СОВРЕМЕННАЯ ИСТОРИЯ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ: ДИНАМИКА, УПРАВЛЕНИЕ, УГРОЗЫ И ПУТИ СОХРАНЕНИЯ

Л. А. Колпащиков¹, М. Г. Бондарь¹, В. В. Михайлов²

¹ Объединенная дирекция заповедников Таймыра, Норильск, Россия

² Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Россия

Представлены данные о современной истории таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus tarandus* L.). Текущая стадия существования оленей условно названа стадией уничтожения популяции. Данные авиаучетов фиксируют резкое снижение численности популяции с 1 млн голов в 2000 году до 400–420 тысяч в 2017 г. Проанализированы природные и антропогенные факторы, влияющие на численность популяции. Главными факторами, ведущими к катастрофическому снижению численности, являются широкомасштабный браконьерский промысел и хищничество волка на фоне низкой продуктивности популяции. Результаты моделирования подтвердили обоснованность тревоги биологов о судьбе таймырской популяции и возможности ее разгрома уже в ближайшее десятилетие. Представлен комплекс мер по восстановлению контроля над популяцией и ее сохранению, включая воссоздание системы мониторинга на базе современных технических средств и модификацию системы охотконтроля, с передачей части функций коренному населению в лице Ассоциации коренных народов Таймыра и совместному управлению популяцией по принципу ко-менеджмента.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Арктическая зона РФ; дикий северный олень; динамика численности; экология; рациональное природопользование; моделирование; мониторинг; спутниковая телеметрия; тяжелые металлы.

L. A. Kolpashchikov, M. G. Bondar¹, V. V. Mikhailov. CONTEMPORARY HISTORY OF THE TAIMYR POPULATION OF WILD REINDEER: PATTERNS, MANAGEMENT, THREATS AND CONSERVATION OPTIONS

Data on the modern history of the wild reindeer Taimyr population (*Rangifer tarandus tarandus* L.) are presented. The current stage was conventionally termed the “stage of population destruction”. Data from aerial surveys have recorded a sharp decline in the population size from 1 million reindeer in 2000 to 400,000–420,000 in 2017. The natural and anthropogenic factors influencing the population size were analyzed. The main factors responsible for the catastrophic decline in numbers are large-scale poaching and predation by wolves coupled with low productivity of the population. The results of simulations confirmed the validity of biologists’ concerns about the fate of the Taimyr population and the risk of its extirpation in the next 7–10 years. A set of measures to regain control over the population and preserve it, including reconstruction of the monitoring system based on modern technical means and modification of the hunting control system, with a transfer of some functions to the indigenous population represented by the Association of Indigenous Peoples of Taimyr, is presented.

Key words: Russian Arctic zone, wild reindeer; abundance patterns; ecology; sustainable environmental management; modeling; monitoring; satellite telemetry; heavy metals.

Введение

Таймырская популяция диких северных оленей является одной из крупнейших в мире. В начале XXI века ее численность составляла около 1 млн голов. Ареал таймырской популяции диких северных оленей охватывает обширную территорию площадью 1,5 млн км². Таймырские северные олени являются важнейшим компонентом экосистем тундры, горных лесов плато Путорана, северотаежных лесов севера Средней Сибири. Таймырская популяция северных оленей является природным достоянием России, объектом изучения, экологического туризма, компонентом традиционного природопользования коренных народов Таймыра, важнейшим промысловым ресурсом населения Таймыра, севера Эвенкии и западных районов Якутии. Исторически дикие северные олени были объектом охоты нганасан – аборигенов Таймыра. В 1970-х – начале 90-х годов была создана и успешно функционировала промысловая система (госпромхоз «Таймырский» и АПО «Арктика»). Промысел осуществлялся в рамках годового прироста популяции и жестко контролировался органами охотинспекции. В первой половине 1990-х годов разрушилась организационно-производственная структура охотничье-промысловых хозяйств по всему северу Сибири. Средний уровень заготовки диких оленей снизился почти в два раза и составил в 1995–2001 гг. в среднем 44 тыс. голов в год. С начала 2000-х интенсивный промысел северных оленей возобновился. В промысле животных участвуют охотники Таймырского (Долгано-Ненецкого) и Эвенкийского муниципальных районов, Ямало-Ненецкого автономного округа, Республики Саха (Якутия). Немногочисленный штат охотинспекции не в состоянии контролировать промысел, который ведется без соблюдения норм и правил охоты. Происходит незаконная заготовка пантов диких северных оленей [Павлов, 2017а]. Потепление климата и сдвиг популяции в восточные районы ареала привели к удлинению путей миграций, изменению структуры миграционных потоков, смещению мест отела в предгорья Путораны. При движении на север, в районы летних пастбищ, самки с неокрепшими телятами вынуждены переплывать многочисленные реки. В результате значительная доля телят гибнут от переохлаждения и пневмонии.

Воздействие комплекса негативных факторов привело к снижению численности диких северных оленей на Таймыре. По авиаучету 2017 года количество оленей оценивается в 400–420 тыс. голов при весьма низкой доле телят – около 6 % от общей численности жи-

вотных [Бондарь, Колпащиков, 2018]. Ситуация с таймырской популяцией вызывает крайнюю озабоченность и тревогу охотоведов и специалистов-биологов.

В работе проанализировано современное состояние популяции, рассмотрены природные и антропогенные факторы, влияющие на динамику численности оленей, разработаны предложения по сохранению и рациональному использованию уникальной популяции в современных социально-экономических условиях, разработаны предложения для восстановления ее численности. Среди наиболее важных – восстановление контроля за деятельностью охотпользователей с привлечением местного населения в лице Ассоциации коренных народов Таймыра, налаживание мониторинга за состоянием популяции, включая дистанционное слежение за животными с использованием радиоошейников и регулярные авиаучеты численности, согласование программ развития хозяйственной инфраструктуры в ареале популяции с условиями существования животных – сохранением основных путей миграций северных оленей, мест отела и районов сезонных пастбищ.

Материалы и методы

Основной методический подход, который использовался в данных исследованиях, состоит в комплексном системном анализе данных для выявления и анализа влияния природных и антропогенных факторов на динамику численности популяции диких северных оленей Таймыра и причин происходящего в последние годы стремительного спада численности животных. Для составления краткосрочного прогноза численности оленей использовалась модель динамики численности животных.

В качестве исходных данных служили современные и ретроспективные сведения о численности популяции диких северных оленей Таймыра, ее половозрастной структуре [Колпащиков и др., 2011; Михайлов, Колпащиков, 2012; Бондарь, Колпащиков, 2018], данные о естественной смертности и хищниках [Колпащиков, Михайлов, 2001; Губарь, 2007; Колпащиков, 2016], официальная информация о добыче диких северных оленей и экспертные данные о браконьерском промысле и заготовке пантов, данные о содержании тяжелых металлов в органах оленя [Кочкарев, 2015; Кочкарев, Михайлов, 2016; Павлов, 2017а].

Авиаучет 2017 г. на Таймыре проводился по методике, разработанной в НИИСХ Крайнего Севера [Павлов и др., 1976] и утвержденной

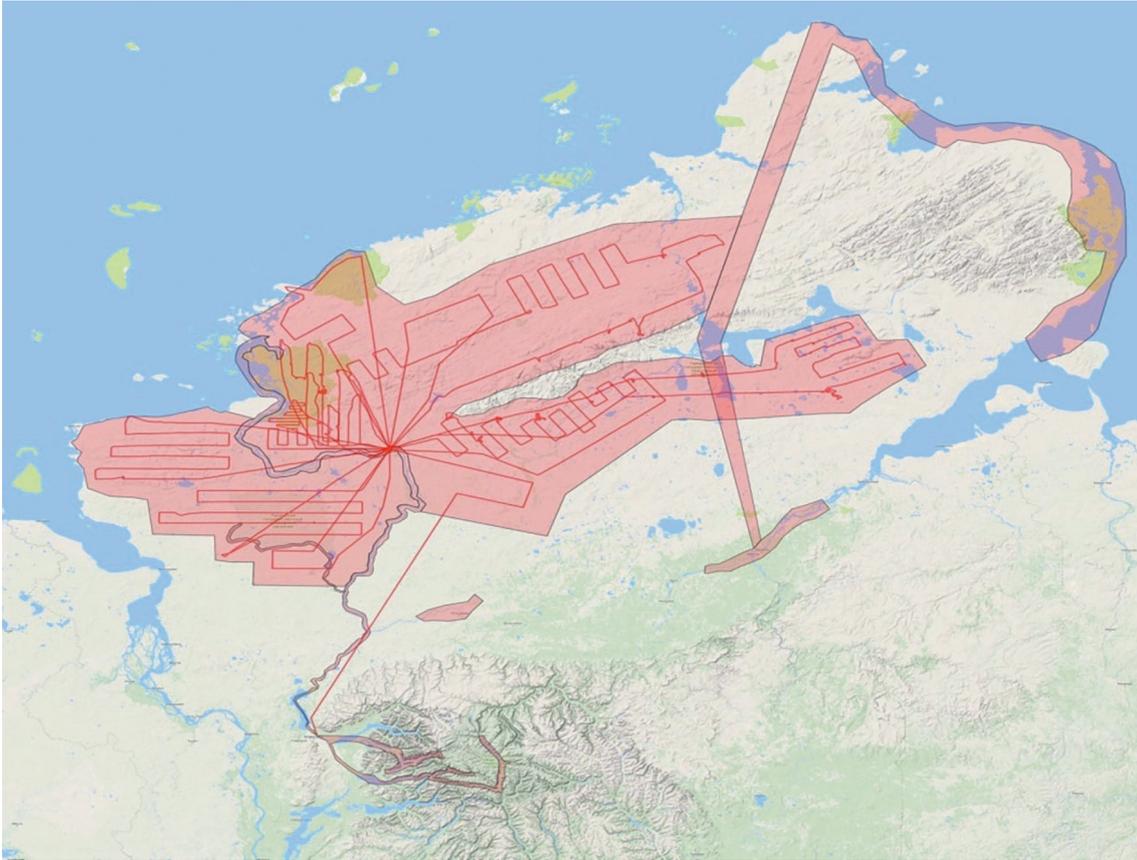


Рис. 1. Треки авиационных маршрутов по учету численности дикого северного оленя и площадь обследованной территории на Таймыре в июле 2017 г.

Fig. 1. Tracks of aviation routes for counting the number of wild reindeer and the surveyed territory in Taimyr in July 2017

в 1977 г. Главохоты РСФСР в качестве единой инструкции при авиаучете диких оленей тундровых популяций. Впоследствии методика была дополнена [Колпащиков и др., 2008]. Особенность авиаучета 2017 г. состояла в следующем. Впервые для отслеживания перемещения и выявления мест концентрации стад диких оленей в период авиаучета были использованы спутниковые ошейники. Это позволило значительно сократить затраты полетного времени на поиск стад с помощью самолета и оперативно оценить их численность [Бондарь, Колпащиков, 2017].

Авиационные работы выполнялись на многоцелевом самолете-амфибии Л-44 с двумя пилотами и двумя летными наблюдателями (учетчиками). Средняя скорость воздушного судна на параллельных учетных маршрутах (галсах) была равной 157 км/ч. Общее летное время, в том числе затраченное на перелеты и рекогносцировочные обследования, составило 87 часов, из них на учетные маршруты затрачен 51 час. Общая протяженность авиамаршрутов составила около 13874 км, учет-

ных – 10271 км. При учете применялись два навигатора Garmin GPSMAP 62stc (у каждого учетчика по правому и левому борту) и один авиационный навигатор Garmin GPSMAP 695. Загруженная карта масштаба 1:200000 обеспечивала контроль текущего местоположения. Для повышения эффективности поиска мест скопления оленей использовались сведения системы спутниковой телеметрии Argos, поступающие от спутниковых ошейников, установленных на северных оленей.

Вся информация о ходе учета записывалась на цифровой диктофон Olympus WS-812 с геопривязкой аудиофайла. Все используемое оборудование было синхронизировано по времени с точностью до 1 секунды.

Непременным условием являлось строгое соблюдение режима полета. Галсы располагались на расстоянии 15 км друг от друга, ширина полосы учета составляла 4 км (2 км по каждому борту) (рис. 1). В полосе учета фиксировались все встречаемые животные, а рассчитанная плотность населения экстраполировалась на всю область учета.

Поиск крупных скоплений (более 1000 особей) проводился и вне полосы учета (2–7,5 км по каждому борту) при помощи зум-объективов и 12-кратных биноклей. Для этого выполнялись следующие действия: 1) уход с маршрута; 2) облет на высоте 100–150 м по периметру всего скопления, с попыткой растянуть и сплотить его, при этом производя фотофиксацию на пол и возраст; 3) подъем на высоту 250–450 метров (в зависимости от плотности стада); 4) фотосъемка (с минимальным углом к надиру) таким образом, чтобы последовательно отснять фрагменты всего стада; 5) возврат на прежнее место маршрута и продолжение учета в полосе. Всего было отснято 12813 цифровых фотографий.

Результаты и обсуждение

СОСТОЯНИЕ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ – ПРОШЛОЕ И НАСТОЯЩЕЕ

Стадия организованного промысла

На Енисейском Севере дикий северный олень до 1960 г. находился под охраной в связи с низкой численностью. Его ограниченное использование разрешалось только местному аборигенному населению. Промысловое оленеводство как новая хозяйственная отрасль сформировалось на Таймыре в восьмидесятые годы прошлого века в связи со значительным ростом поголовья вида [Павлов и др., 1976; Сыроечковский, 1986].

Цель создания промысловой отрасли состояла в повышении жизненного уровня коренных народов Таймыра за счет использования ресурсов популяции диких северных оленей. Изъятие оленей планировалось на уровне годового прироста для стабилизации численности популяции. В 1971 г. было организовано государственное промысловое хозяйство «Таймырский», специализирующееся на добыче диких оленей, с этого времени началось промышленное освоение ресурсов дикого оленя.

С 1978 г. плановым отстрелом диких оленей таймырской популяции стали также заниматься совхозы Таймыра и Эвенкии. В промысловых хозяйствах было организовано комплексное использование всей продукции отстрела диких северных оленей. Кроме реализации государству мяса были организованы цеха по переработке шкуровой продукции, пошиву одежды и обуви из меха оленей, по производству сувениров. Широкое развитие получило клеточное звероводство, использующее побочные продукты промысла оленей в качестве

кормовой базы. Развитие промысловой отрасли благоприятно отразилось на благосостоянии и занятости коренного населения Таймыра. К 1993 году общая промысловая добыча животных составила более 1,3 млн особей, что превосходило продукцию всех оленеводческих хозяйств севера Средней Сибири. Аналогов столь крупномасштабного и эффективного использования ресурсов дикого северного оленя не было ни в других районах России, ни за рубежом. При этом контролируемый отстрел диких оленей в целом благоприятно отразился на состоянии популяции [Колпашиков, 2000].

Из-за систематического недоиспользования промысловой квоты стабилизировать численность оленей на планируемом уровне не удалось. Средний процент изъятия промыслового запаса в 1971–1990 гг. составил около 80 %. Это позволило снизить темпы роста численности почти в 4 раза по сравнению с допромысловым периодом, а в 1985–1990 гг. стабилизировать поголовье на уровне 590–620 тыс. голов.

Период организованного промысла (1971–1993 гг.) был наиболее плодотворным в изучении популяции. Исследования выполнялись мобильными группами на всей территории ареала, работы проводились на стационарах и промысловых пунктах. В работах широко использовалась авиация. Как отмечено в материалах международной программы CARMA (Circum Arctic Rangifer Monitoring and Assessment), таймырская популяция диких северных оленей является наиболее изученной среди крупных промысловых популяций северных оленей и карibu в мире, а методы управления популяцией – наиболее успешными. Методические основы и опыт промыслового использования ресурсов диких северных оленей Таймыра являются объектом изучения для исследователей и управленцев северных территорий США и Канады [Kolpashikov et al., 2015; Mikhailov, Kolpashikov, 2017].

Эффективное функционирование промысловой отрасли определили:

Система мониторинга и научной поддержки. Разработана структура системы мониторинга популяции и методика авиаучетов диких северных оленей. Научно-исследовательским институтом сельского хозяйства Крайнего Севера (НИИСХ Крайнего Севера) при поддержке Главохоты РСФСР были организованы регулярные авиаучеты численности и половозрастного состава популяции (взрослых самцов, телят, самок и молодняка 1–2 лет). Частота авиаучетов – каждые 3 года с 1978 по 1989 г., затем до 1993 г. – ежегодно. Для оценки яловости самок с 1978 по 1993 г. проводились специальные на-

учные отстрелы самок в период весенних миграций. Полученные данные использовались для расчета промысловой квоты. Разработаны и апробированы технологии добычи оленей на водных переправах и на суше в зимний период с учетом экологических особенностей вида. На промысловых пунктах собран уникальный массовый материал о морфофизиологическом составе и половозрастной структуре животных, что позволило построить возрастные пирамиды, оценить естественную смертность и выявить процесс формирования половозрастной структуры популяции диких северных оленей [Колпащиков, Михайлов, 2001]. Проведено геоботаническое обследование Таймыра и определено зональное распределение кормовой фитомассы [Щелкунова, 1982]. Полученные данные в сочетании с имеющейся информацией об особенностях питания и поведения оленей позволили оценить предельную численность таймырской популяции диких северных оленей. Для выявления методических ошибок натурных измерений, косвенной оценки популяционных параметров, прогнозирования использовались методы компьютерной обработки данных, анализа и математического моделирования. В этой работе принимали участие сотрудники Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН.

Система контроля за деятельностью промысловых хозяйств и индивидуальных охотпользователей. Сотрудники Госохотинспекции осуществляли распределение квот по промысловым хозяйствам и продаже лицензий индивидуальным охотникам. Для наблюдения за ходом промысла было создано специальное подразделение – «Северный отряд» Главохоты в количестве 60 человек. В период промысла охотинспекторы и сотрудники «Северного отряда» контролировали количество и половозрастной состав изымаемых животных непосредственно на промысловых точках, выполняли периодические облеты охотничьих, рыболовных баз и населенных пунктов для выявления браконьерского отстрела оленей, нарушений правил охоты и для определения фактических объемов промысла. В эти годы лицензируемый промысел оленя соответствовал фактической добыче его в пределах ареала на 90 %.

Ограничение хищничества волка и охрана популяции. Для ограничения хищничества волка с 1972 до начала 1980-х годов велось истребление хищников с применением авиации и наземными бригадами охотников. В результате численность волка в этот период на Таймыре и в Эвенкии оценивалась в 1500 голов [Лавов, 1976, 1986].

Таким образом, эффективность промысловой отрасли обеспечивалась за счет совместного функционирования ее компонентов и своевременного внедрения научно обоснованных рекомендаций по охране и управлению популяцией, базирующихся на знании экологических особенностей диких северных оленей.

Стадия постпромыслового роста численности

В начале 1990-х годов разрушилась организационно-производственная структура охотничье-промысловых хозяйств по всему Северу Сибири. Средний уровень заготовки диких оленей снизился почти в 2 раза и составил в 1995–2001 гг. в среднем 44 тыс. голов в год. Эвенкия добывала в этот период ежегодно 22–25 тыс. оленей.

Резкое снижение интенсивности промысла не могло не привести к росту численности диких северных оленей на Таймыре. Численность популяции по авиаучету 2000 г. составила около 1 млн голов и превысила расчетную оленемкость ареала (800–850 тыс. голов) [Якушкин и др., 2001]. Такой рост численности закономерно привел к локальной деградации дефицитных зимних и весенних переходных пастбищ (Центральный Таймыр и север Эвенкии) и включению механизмов саморегуляции в системе «олени – пастбища» [Сыроечковский, 1986].

На рубеже XXI века стала кардинально меняться ситуация с природопользованием на Таймыре. Возросло количество охотпользователей разных форм собственности, произошла приватизация лучших охотугодий. Малочисленный штат охотинспекции оказался не в состоянии контролировать промысел диких северных оленей, объем которого в ареале популяции, включая Эвенкию и западные районы Якутии, приблизился, по экспертным оценкам, к 70 тыс. голов, что существенно превышает данные официальных заготовок (30–35 тыс. голов). Волки, количество которых на Таймыре и в Эвенкии к 2007 г. достигло 4,9 тыс., стали главным фактором естественного отхода оленей [Губарь, 2007].

Стадия уничтожения популяции

Период после 2008 г. можно назвать стадией цивилизованного варварства в использовании ресурсов популяции, стадией ее разгрома [Mikhailov, Kolpaschikov, 2017]. Начало ей положило постановление Правительства Красноярского края N 103-п от 25.09.2008 г.,

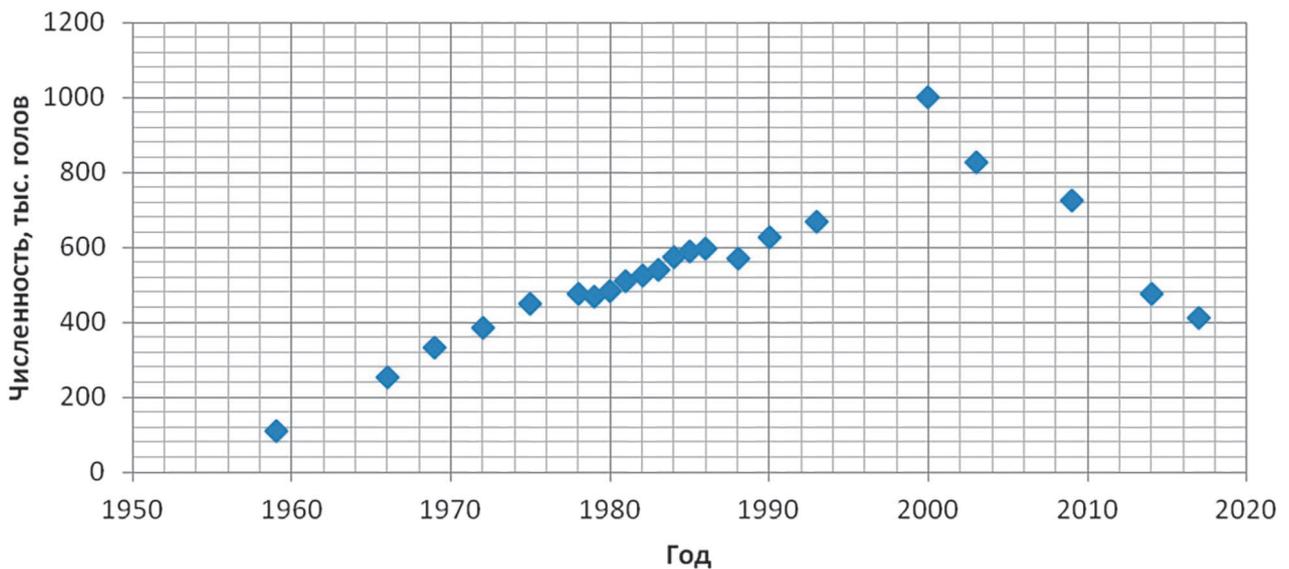


Рис. 2. Динамика численности популяции диких северных оленей Таймыра по учетам 2000–2017 гг.

Fig. 2. Dynamics of the Taimyr population of wild reindeer according to the records of 2000–2017

разрешающее коренным жителям без лицензий добывать ежегодно до 8 оленей на человека, как на собственные нужды, так и на продажу. По максимуму общая добыча при этом может достигнуть 80 тыс. оленей в год, что в несколько раз превосходит научно обоснованную квоту. Принятое из благих побуждений, для повышения благосостояния коренных жителей Таймыра, это постановление на деле дало возможность узаконить браконьерский промысел, прикрываясь фальсифицированными справками о добыче оленей коренными жителями.

В 2010 г. по Постановлению МПР был запрещен отстрел оленей на водных переправах. Причина запрета – загрязнение водоемов отходами промысла. Однако при добыче оленей на суше остается много подранков (до 20 % от числа убитых животных), которые гибнут или становятся жертвами хищников. Отходы промысла (шкуры, внутренние органы, головы) бросаются в тундре и способствуют размножению хищников.

Браконьерство стало носить истребительный характер. С помощью многокилометровых направляющих изгородей и коралей, а также мощных и быстроходных снегоходов из стад добываются лишь самые крупные животные. В 1980-х годах при пропорциональном изъятии оленей всех половозрастных групп средний вес туш добытых животных составлял 30 кг, а в 2015 г. при избирательном отстреле он достиг 52 кг. Из этого можно заключить, что отстреливались исключительно взрослые самцы и самые крупные важенки. Ведется массовая

незаконная заготовка пантов. При срезке пантов с живых оленей весной на водных переправах значительная часть их впоследствии гибнет по причине нарушения правил срезки и, как результат, длительного кровотечения. Оставшиеся безрогие животные не способны участвовать в спаривании. Ущерб можно оценить по количеству заготовленных пантов. В 2016 г. только на водных переправах через реку Хета (Восточный Таймыр) была заготовлена партия в 20 т пантов, перевозимых под видом заготовок с домашних оленей [Павлов, 2017а]. При среднем весе рогов 1,5–2 кг получается, что более 10 тыс. взрослых самцов или погибли, или не участвовали в гоне. Нелегальная заготовка пантов активно продолжается и в 2018 и 2019 годах.

Если численность популяции в 2000 г. оценивалась в 1 млн голов, то все последующие авиаучеты (2003, 2009, 2014, 2017 гг.) подтверждают снижение поголовья оленей (рис. 2).

Доля телят-сеголеток в популяции диких северных оленей Таймыра в 1969–1993 гг. составляла в среднем 23,5 % (20,2–26,0 %). В последующие годы произошло снижение этого показателя – 21,0 % в 2000, 19,9 % в 2003, 18,4 % в 2009, 11,2–13,6 % в 2014, 15,5 % в 2017 гг. (рис. 3).

Моделирование динамики численности популяции

Для сопоставления количественных данных и экспертных оценок о состоянии популяции и составления прогнозов была использована

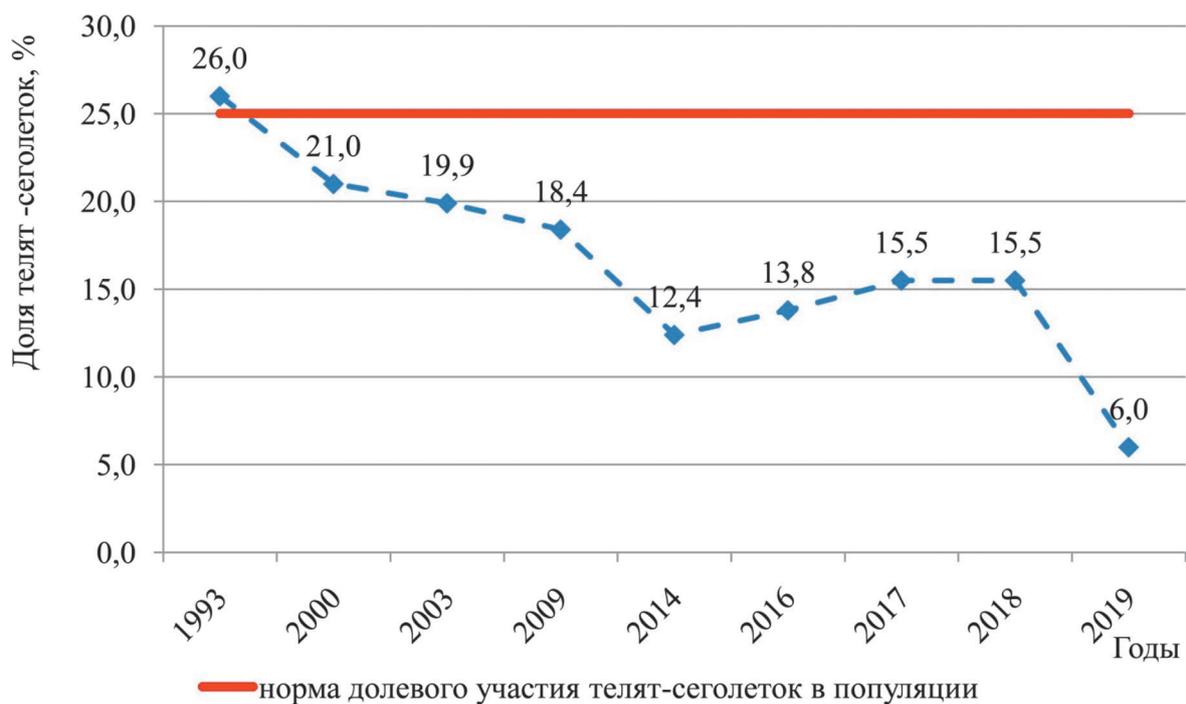


Рис. 3. Динамика доли телят-сеголеток в таймырской популяции дикого северного оленя

Fig. 3. Dynamics of the calves-yearlings share in the Taimyr population of wild reindeer

модель динамики численности и половозрастной структуры популяции, аналогичная известной модели Лесли [Leslie, 1948; Логофет, Белова, 2007]. Для настройки модели мы использовали наиболее достоверные сведения о популяции. К ним относятся данные о доле телят в популяции по авиаучетам, характеризующие продуктивность популяции, о соотношении смертности оленей в возрастных классах и о средней естественной смертности оленей в популяции по результатам массовых промысловых выборок [Колпащиков, Михайлов, 2001; Колпащиков и др., 2011]. При подборе параметров модели принято, что численность популяции в 2000 г. составляла около 1 млн голов и снизилась до 400 тыс. к 2017 г.

О промысловом изъятии оленей мы располагаем лишь экспертными сведениями. По этим оценкам, на Таймыре, в Эвенкии и Якутии отстреливается около 60–70 тыс. оленей в год. Численность волка в 2003–2007 гг. на Таймыре оценивалась в 900 особей и на всей территории Эвенкии – в 4000 особей [Губарь, 2007]. Количество оленей – жертв волков предположительно составляет 40–50 тыс. На модели имитировались различные варианты влияния волков и промысла на численность оленей при спаде численности популяции. Для волка были рассмотрены граничные варианты воздействия – сохранение хищничества в указанном выше объеме или его снижение пропор-

ционально численности популяции жертв. Экспертные оценки промыслового изъятия оленей корректировались по балансу численности с учетом наблюдаемого снижения размеров популяции на ретроспективе. Так, при естественной смертности в 10 % от численности популяции (среднее с 1974 по 1993 г.) реальный промысел оценивается в 70 тыс. голов, при естественной смертности в 12 % промысловое изъятие должно быть на уровне 50 тыс. оленей в год.

Прогнозные расчеты показали, что при существующей крайне низкой продуктивности популяции (доля телят около 6 % от общей численности оленей), истребительном воздействии антропогенных факторов (в основном беспрецедентном браконьерстве) неизбежно катастрофическое падение численности и разгром популяции (рис. 4).

По разным вариантам расчетов, это может наступить уже через 5–7 лет. Популяция сможет сохраниться в форме разрозненных мелких группировок, охота на которые экономически невыгодна. Для стабилизации численности популяции на уровне 400 тыс. особей (современный уровень по учету 2017 г.) промысловая квота не должна превышать 20 тыс. голов.

Результаты моделирования подтверждают обоснованность тревоги и озабоченности биологов-охотоведов за судьбу таймырской популяции диких северных оленей.

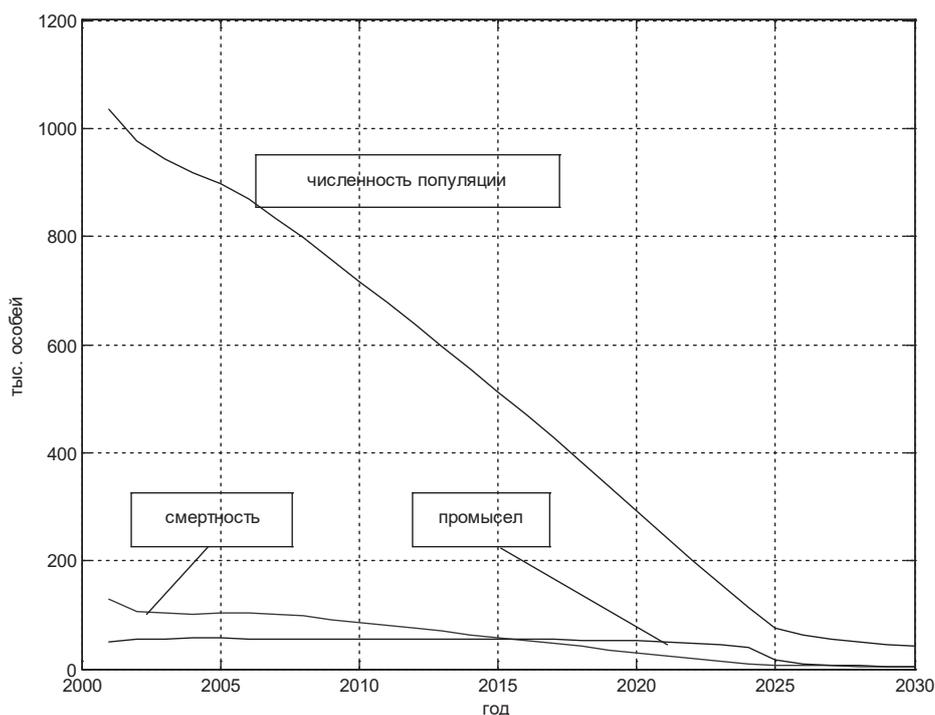


Рис. 4. Динамика численности популяции, естественной смертности и промысла
 Fig. 4. Population dynamics, natural mortality, and hunting

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ

Среди факторов, влияющих на численность популяции, можно выделить природные и антропогенные.

Природные факторы

Локальная деградация пастбищ на основных путях сезонных миграций, в районах зимовок оленей и в местах скопления животных перед искусственными препятствиями. Деградация касается главным образом лишайников, обладающих низкой скоростью прироста и восстановления биомассы после скусывания их оленями и механического повреждения при прохождении оленьих стад и проезде большегрузных и гусеничных машин, используемых в проведении геологоразведочных работ. Неуправляемый рост численности популяции диких оленей в 1990-х – начале 2000-х годов [Лайшев и др., 2002] способствовал ускорению процессов деградации пастбищ. На территории Мойеро-Котуской котловины (север Эвенкии) значительная часть зимних лишайниковых пастбищ уничтожена пожарами. Стада диких северных оленей не задерживаются теперь на этой территории в период сезонных миграций и осваивают пастбища восточнее, в бассейне реки

Оленек. Отметим, что доля лишайников в годовом рационе диких северных оленей Таймыра в снежный период составляет 24–36 % [Колпащиков, 2000]. Нехватка этого компонента приводит к снижению упитанности животных и, как следствие, к повышению смертности оленей в зимне-весенний период [Куксов, 1981].

Пищевые конкуренты. Пищевые конкуренты дикого оленя – домашние северные олени и естественные фитофаги (лемминги, полевки, пищуха, заяц-беляк, гуси, куропатки). Основное поголовье домашних оленей в настоящее время обитает на левобережье Енисея, где за последние 25 лет их численность увеличилась с 40 до 136 тыс. голов. На эту территорию также постоянно заходят стада домашних оленей из Ямало-Ненецкого автономного округа, численностью около 10–15 тыс. голов. В итоге поголовье домашних оленей на левобережье Енисея превышает в несколько раз кормовую емкость пастбищ (отчет ангарской землеустроительной экспедиции). По отчетам геоботаников [Пикулева, 2002; Пикулева, Жиганова, 2003], в конце 1990-х годов пастбища левобережья Енисея находились в хорошем состоянии, однако в настоящее время оно катастрофически ухудшилось в связи с перевыпасом. В результате енисейская группировка диких оленей практически полностью лишилась своих зимних пастбищ на этой территории [Колпащиков и др., 2011].

По данным авиаучетов, численность енисейской группировки в интервале 1972–2000 гг. колебалась в пределах приблизительно от 100 до 200 тыс. особей. В дальнейшем количество животных стало сокращаться. В 2003 г. было учтено 62 тыс. оленей, в 2009-м – 30 тыс., в 2017-м – всего 4,1 тысячи.

Хищники (волки, медведи, россомахи).

Главный враг дикого северного оленя – волк. Численность волка в ареале популяции к 2007 г. достигла 4 тыс. особей. Около 40–50 тыс. оленей ежегодно становятся жертвами волков [Суворов, 2001; Губарь, 2007; Колпашиков, 2016]. Олени-подранки и брошенные в тундре отходы промысла пополняют кормовую базу хищников и способствуют росту численности волка.

Погодно-климатические факторы. Результаты анализа климатических изменений на территории севера Западной и Средней Сибири за 53 года (1965–2018 гг.) показали, что в этот период произошло постепенное повышение температуры воздуха в среднегодовом осреднении на 2,75 и 2,4 °С в весенне-летний период. Отмечено увеличение твердой массы осадков зимой на 15,7 мм и уменьшение осадков летом на 15 мм. Потепление климата приводит к «озеленению» и «окустариванию» тундры, повышению запасов фитомассы и снижению массы лишайника, что фиксируется по наземным наблюдениям и изменениям величины NDVI на космоснимках [Лавриненко, Лавриненко, 2013; Bjorkman et al., 2018; Myers-Smith, Hik, 2018]. Кроме этого, жаркая и сухая погода в летний период способствует возникновению пожаров и выгоранию ягельников. По современным представлениям, благоприятными для существования животных являются зоны ареала, в которых поддержание теплового баланса происходит за счет работы физиологической системы терморегуляции [Михайлов, 2013]. Такие зоны ареала условно называются термонеutralными. Летом, в жаркую погоду, выход за пределы термонеutralной зоны ведет к перегреву организма и нарушению нормальной жизнедеятельности животного. Уменьшается двигательная и кормовая активность, а при сильном перегреве олени перестают кормиться и в результате не могут накопить жировых запасов, необходимых, чтобы пережить зиму. Реакция популяции на повышение температуры – миграция в более благоприятные по тепловым условиям районы. Расчеты показывают, что повышение температуры на 2 °С приводит к сдвигу границ летнего ареала оленей к северу на 100–150 км (или вверх на 200–300 м в горы Бырранга), в растительные зоны с весьма скудными запасами кормов. Так, в 2014–2017 гг. скопления живот-

ных в десятки тысяч голов концентрировались, спасаясь от жары и кровососущих насекомых, на малопродуктивных пастбищах полярных пустынь и арктических тундр на побережье Карского моря и моря Лаптевых.

Болезни. Рассматривая вопрос о влиянии болезней на численность диких северных оленей, следует отметить, что в последние годы случаев массового заболевания животных не отмечено. Однако изменение путей миграций и массовые отелы животных в предгорьях приводят к тому, что важенки вынуждены переходить через крупные реки с маленькими телятами. Это приводит к переохлаждению и гибели части молодняка с диагнозом бронхопневмония. Следует учитывать, что недостаток кормов в зимний и зимне-весенний периоды, беспокойство маточных стад браконьерами, особенно в период отела, отстрел наиболее крупных производителей негативно влияют на жизнеспособность нарождающегося молодняка [Лайшев и др., 2015].

Оценивая возможность возникновения инфекционных болезней, в первую очередь следует рассматривать сибирскую язву. Случай возникновения сибирской язвы на Ямале в 2016 г. в домашнем оленеводстве подтвердил высокую степень риска распространения особо опасной инфекции, особенно в связи с потеплением климата и оттаиванием вечномёрзлых грунтов. Проведение земляных работ в районах, опасных по сибирской язве, усиливает угрозу «выноса» спор возбудителя из глубинных слоев почвы, которые могут попасть в восприимчивый организм животных и вызвать развитие инфекционного процесса со всеми вытекающими последствиями. Поэтому крайне актуален постоянный эпизоотический мониторинг, прежде всего за территориями, на которых регистрировались случаи сибирской язвы.

Антропогенные факторы

Интенсивный избирательный промысел оленей. По экспертной оценке, в последнее время ежегодно с учетом браконьерской охоты изымается от 60 до 70 тыс. диких северных оленей, что более чем в 2 раза превосходит промысловую квоту. Отстреливаются преимущественно самые крупные особи. Координация между охотпользователями субъектов федерации РФ отсутствует. Это приводит к тому, что установленные нормы добычи для таймырской популяции используются многократно на сопредельных территориях – Таймыре, Гыданском полуострове, в Эвенкии, Туруханском районе и Республике Саха (Якутия).

Трансформация местообитаний. В настоящее время Енисейский Север становится одним из наиболее осваиваемых человеком районов Арктики. Среди форм антропогенной трансформации экосистем Таймыра можно выделить: строительство городов и поселков, промышленных коммуникаций, транспортных и энергетических магистралей, использование гусеничного транспорта, поиск и добычу полезных ископаемых, загрязнение воздуха, воды и почвы промышленными выбросами, выбросами буровых установок, загрязнение природной среды в результате трансграничных переносов. В связи с расширением поисковых геологоразведочных работ и равнодушием населения возрастает количество пожаров, наносящих большой ущерб оленьим пастбищам.

В результате воздействия антропогенных факторов на оленей и среду обитания изменяется пространственное размещение популяции (пути, сроки и интенсивность миграций, районы зимовок, отела и летовок). Трансформация среды обитания ведет к нарушению внутрипопуляционных связей и к нерациональному использованию кормовых ресурсов (в одних местах пастбища истощаются, в других недоиспользуются).

Аккумуляция солей тяжелых металлов. Наиболее опасным загрязнителем на Таймыре является кадмий, на втором месте – медь. По содержанию кадмия в органах северных оленей на первом месте стоят зимние пастбища Западного Таймыра, попадающие в зону аэрогенных загрязнений предприятий Норильской промзоны [Власова, 1990]. Концентрация этого элемента в мышцах и печени оленей составляет здесь около двух ПДК. На зимних пастбищах Восточного Таймыра содержание Cd в печени достигает 1.2 ПДК. На пастбищах в других районах Таймыра превышения ПДК по Cd не отмечено [Кочкарев, 2015; Кочкарев, Михайлов, 2016].

Результаты исследований, приведенные в работе [Глебова и др., 2012], показывают, что загрязнение организма лошадей тяжелыми металлами приводит к снижению всех показателей плодовитости, причем главную роль играют ионы кадмия. При концентрации Cd в крови лошадей на уровне ПДК деловой выход жеребят на конезаводах снизился до 40 %, что вдвое ниже средней многолетней нормы. В опытной группе животные получали сорбент кадмия, что позволило уменьшить содержание металла в крови практически до нуля. Показатели плодовитости в этой группе восстановились до нормы, а деловой выход жеребят достиг 80 %.

Можно предположить, что накопление ТМ, и в первую очередь кадмия, в организме оле-

ней вызвало снижение продуктивности таймырской популяции (рис. 2) или способствовало снижению продуктивности наряду с другими факторами.

ПУТИ СОХРАНЕНИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Мониторинг популяции. В настоящее время контроль за состоянием таймырской популяции как промыслового ресурса в значительной степени утрачен. Отсутствует системный подход в проведении исследований и мониторинге популяции. Ввиду недостаточного финансирования спорадические и недостаточно полные авиаучеты не позволяют объективно оценить численность популяции. Сведения о путях и сроках миграций, полученные в период организованного промысла (1971–1993 гг.), устарели.

Данные о запасах кормов на Таймыре были получены Р. П. Щелкуновой в 1980-х и И. Н. Пиккулевой в 1994 годах. В отношении лишайниковых кормов эти данные неактуальны. К настоящему времени известно только, что состояние лишайниковых пастбищ существенно изменилось в сторону делихенизации. Зимние пастбища на территории Якутии и Эвенкии исследованы слабо, их современное состояние неизвестно. Эти причины не позволяют оценить оленеемкость и уточнить величину предельной численности таймырской популяции оленей в ее современном ареале.

В целом система мониторинга должна предоставлять следующий набор данных:

- о популяции: численность, половозрастная структура, пространственная и генетическая структура, пути и сроки миграций, места отела, расположение летних и зимних пастбищ, эпизоотическое состояние животных;
- о домашнем оленеводстве: численность и размещение домашних оленей в ареале популяции;
- о хищниках: видовой состав, численность, размещение в ареале популяции;
- о промысле: количество оленей, изымаемых коренным населением, промысловыми бригадами и индивидуальными охотниками;
- о хозяйственном строительстве и сооружении преград в ареале популяции (существующее состояние, строительство, проектирование);
- о загрязнении пастбищ тяжелыми металлами (текущее состояние, региональные источники загрязнений, трансграничные переносы).

Данные мониторинга должны обеспечивать составление баланса численности популяции,

построения прогнозов численности и пространственного размещения оленей, управления популяцией путем регулирования промысловой квоты и численности хищников. Результаты мониторинга являются информационной базой для выработки предложений и рекомендаций по вариантам развития региона с учетом минимизации угроз для диких северных оленей и среды их обитания.

Разработка системы мониторинга и охраны таймырской популяции диких северных оленей на севере Средней Сибири должна строиться с учетом существующей системы особо охраняемых природных территорий. На территории заповедников необходим обязательный экологический контроль состояния популяции по единой методике путем наземных и аэровизуальных исследований [Бондарь, Колпащиков, 2017].

В отличие от средств мониторинга 1970–90-х годов новая система должна строиться на базе современных технических, информационных и коммуникационных средств и технологий. На Таймыре разработка инновационной системы мониторинга ведется с использованием ресурсов ФБУ «Заповедники Таймыра». Это касается использования спутниковых ошейников и организации авиаучетных работ, применения беспилотных летательных аппаратов и данных многоспектральной спутниковой съемки для оценки состояния растительного покрова.

Первые спутниковые ошейники системы Argos установлены на диких северных оленях Таймыра в 2012 г. Затем такие работы стали проводиться ежегодно. С помощью полученных треков впервые выявлены объективно существующие миграционные коридоры группировок северных оленей.

Для оценки состояния растительного покрова тундры и определения запасов кормовой фитомассы предполагается использовать данные о спектральных характеристиках различных типов растительных сообществ и мультиспектральные космоснимки пастбищных территорий. Эти исследования ведутся совместно ФБУ «Заповедники Таймыра», Ботаническим институтом РАН и Санкт-Петербургским институтом информатики и автоматизации РАН в рамках грантов РФФИ [Зеленцов и др., 2014].

Контроль промысла диких северных оленей. Наиболее сложной задачей в системе управления популяцией северных оленей Таймыра в современных экономических условиях является контроль за промысловой деятельностью охотпользователей.

Современная охотничье-промысловая система является децентрализованной и включает

многочисленные фермерские и родовые хозяйства, промысловые бригады и индивидуальных охотников. В этих условиях немногочисленный штат охотинспекторов принципиально не может эффективно контролировать деятельность охотпользователей. В результате промысел ведется с нарушением объемов добычи, сроков и правил охоты. Фактическое количество изымаемых промыслом оленей не контролируется. Оценка изъятия по количеству выданных лицензий без отчетов об их использовании и при отсутствии данных о добыче оленей коренным населением фальсифицирует саму идею контроля со стороны органов госохотинспекции [Павлов, 2017б].

Как и промысловая система, система контроля также должна быть децентрализованной. Надзор за промысловой и хозяйственной деятельностью на территориях традиционного природопользования (включая распределение квот между хозяйствами, контролирование количества фактически добытых оленей, локальный мониторинг и охрану среды обитания) должен осуществляться самим населением, которое в наибольшей степени заинтересовано в рациональном, неистощительном использовании ресурсов диких северных оленей [Михайлов, Колпащиков, 2014].

Элементарной единицей жизнеобеспечения коренных жителей являются общины и фермерские хозяйства. Общины и фермерские хозяйства входят в Ассоциацию коренных народов Таймыра (в дальнейшем – Ассоциация), коллективный орган, представляющий интересы всего коренного населения и решающий задачи, связанные с жизнеобеспечением жителей. Ассоциация может определять формы участия коренных жителей в контроле охотничье-промысловой деятельности (включая распределение квот между хозяйствами, контролирование количества фактически добытых оленей, локальный мониторинг и охрану среды обитания) на Таймыре. В рамках деятельности ассоциации может быть введена единая система цен на продукцию промысла для защиты фермеров от произвола перекупщиков или организованы свои подразделения по маркетингу, первичной переработке, транспортировке и сбыту продукции.

Права и ответственность Ассоциации при этом должны быть законодательно оформлены.

При реализации децентрализованной системы охотконтроля может быть использован опыт совместного управления популяциями карибу региональными властями и группами коренного населения на Севере Канады и на Аляске [Ульвевадет, Клоков, 2004].

Охотой на карибу занято главным образом коренное население. Коммерческая охота разрешена, но только для отдельных популяций и только аборигенам. Около 80 % животных добывается аборигенными охотниками для собственных нужд, доля коммерческой добычи не превосходит 5 %.

Управление стадами карибу находится в ведении региональных властей, которые устанавливают и контролируют правила охоты, отвечают за состояние природной среды, землепользование, охрану местообитаний карибу. Федеральное правительство занимается управлением и восстановлением популяций из списка «угрожаемых видов», а также популяциями, ареал которых выходит за пределы национальных границ.

Совместное управление стадами карибу (ко-менеджмент) представляет собой тип организации, состоящей из представителей региональной власти и охотпользователей, устанавливающей формальные правила, которые позволяют общинам участвовать в принятии решений по карибу и их использованию, включая охрану карибу и местообитаний, распределение квот и мониторинг среды с использованием традиционных знаний.

Особенность ситуации с организацией системы управления и контроля на базе ко-менеджмента состоит в том, что в канадской модели арктической экономики детально проработаны вопросы аборигенного предпринимательства и экономического саморазвития местных сообществ, в то время как в патерналистской российской модели главную роль в регулировании природопользования играли государственные органы и отсутствует опыт управления охотничьими ресурсами с участием общественных организаций [Пилясов, 2014]. В связи с этим конкретные формы взаимодействия государственных органов и Ассоциации с распределением прав и ответственности должны находиться и апробироваться в процессе формирования обновленной системы охотконтроля.

Заключение

Проведенный анализ показал, что популяция находится в стадии существования, которую мы условно назвали «стадией уничтожения популяции». Эта стадия может стать последней, после чего дикие олени на Таймыре сохранятся в виде нескольких мелких разрозненных группировок, промысел которых экономически нецелесообразен. Главными причинами спада численности популяции после 2000 г. являются браконьерский промысел и хищничество волка.

Этот вывод полностью согласуется с результатами исследований А. А. Данилкина [2016] о причинах сокращения ресурсов охотничьих животных в России.

На Таймыре ситуация с диким северным оленем усугубляется снижением продуктивности популяции. Причины снижения, по нашему мнению, могут состоять в следующем. Во-первых, это омоложение животных в группах взрослых самок и самцов в результате избирательного промысла и элиминации высокоранговых самцов вследствие пантовки, ведущее к повышению среднего показателя яловости и рождению слабого потомства [Колпашиков и др., 2011]. Второе – смещение районов зимовок в более южные и восточные области ареала. Часть самок не успевают дойти до традиционных мест отела и телятся южнее, в районах Путораны, а потом с неокрепшими телятами двигаются на север, преодолевая многочисленные реки. В результате значительное количество телят гибнет. Третья причина – загрязнение организма животных тяжелыми металлами, и в первую очередь – кадмием. Роль каждого из факторов еще предстоит оценить. А пока мы наблюдаем лишь результат их комплексного воздействия, приведшего к снижению продуктивности популяции почти на 50 % относительно уровня 1970–90-х годов.

Воздействие хищников, промысла и продукционных показателей на баланс численности оленей количественно вполне сопоставимо. Волки изымают из популяции ежегодно около 40–50 тыс. оленей, промысел – около 50–70 тыс. В связи со снижением продуктивности популяция недополучила в 2017 г. около 30 тыс. телят.

Популяция стала фактически «бесправной». Необходимо восстановить ее статус как важнейшего возобновляемого природного ресурса при планировании деятельности недропользователей. Необходимо восстановить систему мониторинга и научного обеспечения для оценки реального состояния популяции и определения промысловой квоты. Существующая система Госохотнадзора, основанная на работе крайне малочисленной группы инспекторов, не может обеспечить проверку деятельности охотпользователей, что приводит к многочисленным нарушениям правил и норм охоты. Необходимо создать эффективную систему охраны популяции и территории ее обитания. В первую очередь – модифицировать систему охотконтроля, узаконив участие в ней Ассоциации коренных народов Таймыра.

Работа выполнялась в рамках бюджетной темы № 0074-2019-0009 при поддержке гран-

та NSF 1594934 "Taimyr Reindeer Migration Reanalysis". Отдельные этапы работ проводились при поддержке WWF России в рамках проекта RU 012718 «Сохранение биоразнообразия северных регионов России для достижения целей Конвенции о биологическом разнообразии путем расширения и усиления сети особо охраняемых природных территорий, адаптированных к изменениям климата».

Литература

Бондарь М. Г., Колпащиков Л. А. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении таймырской популяции диких северных оленей // Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем: Материалы междунар. конф. (Архангельск, 30 октября – 3 ноября 2017 г.). Архангельск, 2017. С. 34–36.

Бондарь М. Г., Колпащиков Л. А. Оценка численности и летнего размещения таймырской популяции диких северных оленей в 2017 году // Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения «Объединенная дирекция заповедников Таймыра». Норильск: Апецс, 2018. С. 27–45.

Власова Т. М. Аэротехногенное воздействие на растительный покров оленьих пастбищ // Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР: Сб. научн. тр. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск, 1990. С. 63–74.

Глебова И. Н., Мирошниченко О. Н., Ткачева Н. И. Влияние содержания тяжелых металлов в кормах на плодовитость кобыл русской рысистой породы в условиях техногенного загрязнения // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2012. Т. 2, вып. 2. С. 101–105.

Губарь С. П. Волк // Состояние ресурсов охотничьих животных Российской Федерации в 2003–2007 гг. М.: ФГУ ЦОК, 2007. С. 84–88.

Данилкин А. А. Охота, охотничье хозяйство и биоразнообразие. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 256 с.

Зеленцов В. А., Колпащиков Л. А., Михайлов В. В., Петров А. П. Мониторинг популяции диких северных оленей на основе интеграции наземных, аэрокосмических и климатических данных // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 1. С. 57–62.

Колпащиков Л. А. Таймырская популяция дикого северного оленя (биологические основы управления и устойчивого использования ресурсов): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Норильск, 2000. 48 с.

Колпащиков Л. А. Воздействие волка (*Canis lupus* L., 1758) на популяцию диких северных оленей Таймыра // Крупные хищники Голарктики. М., 2016. 386 с.

Колпащиков Л. А., Михайлов В. В. Естественная смертность оленей таймырской популяции // Зоологический журнал. 2001. Вып. 4. С. 494–493.

Колпащиков Л. А., Кокорев Я. И., Якушкин Г. Д., Колесников А. Л., Шапкин А. М., Васильев И. А., Шилин Б. В., Михайлов В. В. Временные методические рекомендации по авиаучету диких северных оленей

на Таймыре с использованием тепловизора и цифровой аэрофотосъемочной аппаратуры. Норильск: Тип. РИП, 2008. 21 с.

Колпащиков Л. А., Михайлов В. В., Мухачев А. Д. Экосистема «северные олени – пастбища – человек». СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2011. 336 с.

Кочкарев П. В. Динамика микроэлементного состава в органах и тканях дикого северного оленя во время сезонных миграций на Таймыре // Биогеохимия техногенеза и современные проблемы геохимической экологии. Барнаул, 2015. С. 324–326.

Кочкарев П. В., Михайлов В. В. Комплексный анализ содержания тяжелых металлов в органах и тканях дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) // Вестник КрасГАУ. 2016. № 8(119). С. 21–27.

Куксов В. А. Размещение диких северных оленей в период отела // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. Новосибирск: СО РАСХН, 1981. С. 3–13.

Лавов М. А. Дикие северные олени Эвенкии и Приангарья // Бюллетень НТИ СО ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1976. Вып. 12–13. С. 35–37.

Лавов М. А. Численность и особенности образа жизни волка // Волк. М.: Наука, 1986. С. 529–535.

Лавриненко И. А., Лавриненко О. А. Влияние климатических изменений на растительный покров островов Баренцева моря // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 6. С. 4–16.

Лайшев К. А., Мухачев А. Д., Колпащиков Л. А., Зеленский В. М., Пикулева И. Н. Северные олени Таймыра. Новосибирск, 2002. 340 с.

Лайшев К. А., Забродин В. А., Прокудин А. В., Самандас А. М. Оценка эпизоотической ситуации в популяциях диких северных оленей Арктической зоны РФ // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2015. № 4(28). С. 38–44.

Логофет Г. О., Белова И. Н. Неотрицательная матрица как инструмент моделирования динамики популяции: классическое моделирование и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Т. 13, вып. 4. С. 145–164.

Макеев В. М., Клоков К. Б., Колпащиков Л. А., Михайлов В. В. Северный олень в условиях изменяющегося климата. СПб.: Лемма, 2014. 244 с.

Михайлов В. В. Модель регулирования теплового баланса северного оленя как элемент программного обеспечения интегрированного мониторинга // Труды СПИИРАН. 2013. Вып. 13. С. 255–276.

Михайлов В. В., Колпащиков Л. А. Три стадии в документированной истории таймырской популяции диких северных оленей // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 4. С. 486–492.

Михайлов В. В., Колпащиков Л. А. К вопросу управления таймырской популяцией диких северных оленей // Север и рынок: формирование экономического порядка. 2014. № 3(40). С. 156–162.

Павлов Б. М., Савельев В. Д., Куксов В. А. Рациональное использование ресурсов диких северных оленей таймырской популяции: Метод. рекомендации. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1976. 40 с.

Павлов П. М. Олень на заклание. Влияние браконьерства и перепромысла на дикого северного оленя // Охотник. 2017а. № 2. С. 10–13.

Павлов П. М. Современное состояние популяций дикого северного оленя как следствие реформирования охотхозяйственной отрасли и первоочередные меры его охраны в Российской Федерации // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 95-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2017 г.), ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова. Киров, 2017б. С. 246–250.

Пикулева И. Н. Кормовые растения и качественная оценка пастбищ тундровой зоны Таймыра // Вопросы экологии и традиционного природопользования на Крайнем Севере. Новосибирск: СО РАСХН, 2002. С. 197–208.

Пикулева И. В., Жиганова Е. С. Динамика лишайниковых пастбищ в Таймырском автономном округе // Биологические ресурсы Таймыра и перспективы их использования: Материалы междунар. науч.-практ. конф. СПб., 2003. С. 129–138.

Пилиясов А. Н. Северная футурология: следующие 20 лет // Арктика: экология и экономика. 2014. Т. 16, № 3–4. С. 93–101.

Суворов А. П. О размещении, питании и биоэкологических отношениях полярных волков в Средней Сибири // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера. Новосибирск: СО РАСХН, 2001. С. 108–122.

Сыроечковский Е. Е. Северный олень. М.: Агропромиздат, 1986. 283 с.

Ульвевадет Б., Клоков К. Б. Семейные основы оленеводческо-промыслового хозяйства. Состояние

и управление популяциями дикого северного оленя/карибу / Арктический Совет 2002–2004. Изд. Университета г. Тромсё. СПб.: Моби Дик, 2004. 168 с.

Щелкунова Р. П. Зональное распределение кормовой фитомассы на Таймыре // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. С. 479–492.

Якушкин Г. Д., Колпашиков Л. А., Кокорев Я. И. Великая популяция // Охота и охотничье хозяйство. 2001. № 5. С. 1–2.

Bjorkman A. D., Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C. et al. Plant function traitchange across a warming tundra biom // Nature. 2018. Vol. 562(7725). P. 57–62. doi: 10.1038/s41586-018-0563-7

Kolpaschikov L., Mikhailov V., Russell D. The role of harvest, predators, and socio-political environment in the dynamics of the Taimyr wild reindeer herd with some lessons for North America // Ecology and Society. 2015. Vol. 20(1). Art. 9. doi: 10.5751/ES-07129-200109

Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. 1948. Vol. 35, iss. 3–4. P. 213–245.

Mikhailov V., Kolpaschikov L. Population dynamics of the Taimyr wild reindeer herd // Int. J. Environ. Stud. 2017. Vol. 74, iss. 5: Siberian Biodiversity. P. 862–883. doi: 10.1080/00207233.2017.1284384

Myers-Smith I., Hik D. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance // J. Ecol. 2018. Vol. 106, iss. 2. P. 547–560. doi: 10.1111/1365-2745.12817

Поступила в редакцию 03.04.2019

References

Bondar' M. G., Kolpashchikov L. A. Rol' osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii v sokhraneni taimyrskoi populyatsii dikikh severnykh oleney [Role of specially protected natural areas in protecting the Taimyr population of wild reindeer]. *Zhivaya priroda Arktiki: sokhr. bioraznoobraziya, otsenka sostoyaniya ekosistem: Mat. mezhdunar. konf. (Arkhangel'sk, 30 oktyabrya – 3 noyabrya 2017 g.)* [Wildlife of the Arctic: conservation of biodiversity, ecosystems state assessment: Proceed. int. conf (Arkhangelsk, Oct. 30 – Nov. 3, 2017)]. Arkhangel'sk, 2017. P. 34–36.

Bondar' M. G., Kolpashchikov L. A. Otsenka chislennosti i letnego razmeshcheniya taimyrskoi populyatsii dikikh severnykh oleney v 2017 godu [Assessment of abundance and summer distribution of the Taimyr population of wild reindeer in 2017]. *Nauch. trudy Federal'nogo gos. byudzhethnogo uchrezhdeniya "Ob'edinennaya direktsiya zapovednikov Taimyra"* [Trans. Federal state-financed organization Joint directorate of the Taimyr reserves]. Noril'sk: Apeks, 2018. P. 27–45.

Daniilkin A. A. Okhota, okhotnich'e khozyaistvo i bioraznoobraziye [Hunting, hunting sector and biodiversity]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2016. 256 p.

Glebova I. N., Miroshnichenko O. N., Tkacheva N. I. Vliyeniya soderzhaniya tyazhelykh metallov v kormakh na plodovitost' kobyel russkoi rysistoi porody v usloviyakh tekhnogennogo zagryazneniya [Impact of heavy metals in the forage on the fertility of trapping breed mares under man-induced pollution]. *Vestnik Kurskoi gos.*

sel'skokhoz. akademii [Vestnik of Kursk St. Agr. Acad.]. 2012. Vol. 2, iss. 2. P. 101–105.

Gubar' S. P. Volk [The Wolf]. *Sostoyanie resursov okhotnich'ikh zhivotnykh Rossiiskoi Federatsii v 2003–2007 gg.* [State of game animals resources in the Russian Federation in 2003–2007]. Moscow: FGU TsOK, 2007. P. 84–88.

Kolpashchikov L. A. Taimyrskaya populyatsiya dikogo severnogo olenya (biologicheskie osnovy upravleniya i ustoychivogo ispol'zovaniya resursov) [The Taimyr population of wild reindeer (biological grounds for management and sustainable use of resources)]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Noril'sk, 2000. 48 p.

Kolpashchikov L. A. Vozdeistvie volka (*Canis lupus* L., 1758) na populyatsiyu dikikh severnykh oleney Taimyra [Impact of the wolf (*Canis lupus* L., 1758) on the Taimyr population of wild reindeer]. *Krupnye khishchniki Golarctiki* [Large carnivores of the Holarctic region]. Moscow, 2016. 386 p.

Kolpashchikov L. A., Mikhailov V. V. Estestvennaya smertnost' oleney taimyrskoi populyatsii [Natural mortality of the Taimyr population of reindeer]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2001. Iss. 4. P. 494–493.

Kolpashchikov L. A., Kokorov Ya. I., Yakushkin G. D., Kolesnikov A. L., Shapkin A. M., Vasil'ev I. A., Shilin B. V., Mikhailov V. V. Vremennyye metodicheskie rekomendatsii po aviauchetu dikikh severnykh oleney na Taimyre s ispol'zovaniem teplovizora i tsifrovoy aerofotos'emochnoi apparatury [Temporary methodical guidelines for ae-

rial survey of wild reindeer on the Taimyr Peninsula with the use of a thermal camera and digital aerial photography equipment]. Noril'sk: Tip. RiP, 2008. 21 p.

Kolpashchikov L. A., Mikhailov V. V., Mukhachev A. D. Ekosistema "severnye oleni – pastbishcha – chelovek" ["Reindeer – pastures – people" ecosystem]. St. Petersburg: Izd-vo Politekh. un-ta, 2011. 336 p.

Kochkarev P. V. Dinamika mikroelementnogo sostava v organakh i tkanyakh dikogo severnogo olenya vo vremya sezonnykh migratsii na Taimyre [Dynamics of micro element composition in organs and tissues of wild reindeer during seasonal migrations on the Taimyr]. *Biogeokhim. tekhnogeneza i sovr. probl. geokhim. ecol.* [Biochem. of technogenesis and current probl. geochem. ecol.]. Barnaul, 2015. P. 324–326.

Kochkarev P. V., Mikhailov V. V. Kompleksnyi analiz sodержaniya tyazhelykh metallov v organakh i tkanyakh dikogo severnogo olenya (*Rangifer tarandus* L., 1758) [Complex analysis of heavy metals content in organs and tissues of wild reindeer (*Rangifer tarandus* L., 1758)]. *Vestnik KrasGAU* [The Bull. KrasGAU]. 2016. No. 8(119). P. 21–27.

Kuksov V. A. Razmeshchenie dikikh severnykh oleney v period otela [Distribution of wild reindeer during fawning period]. *Ekol. i khozyaistvennoe ispol'zovanie nazemnoi fauny Eniseiskogo Severa* [Ecol. and economic use of surface fauna of the northern Yenisei region]. Novosibirsk: SO RASKhN [Siberian Branch Russ. Acad. Agr. Sci.]. 1981. P. 3–13.

Lavov M. A. Dikie severnye oleni Evenkii i Priangar'ya [Wild reindeer of Evenkiya and the Angara Region]. *Byulleten' NTI SO VASKhNIL* [Bull. All-Union Agr. Res. Inst.]. Novosibirsk, 1976. Iss. 12–13. P. 35–37.

Lavov M. A. Chislennost' i osobennosti obraza zhizni volka [Abundance and mode of life features of the wolf]. *Volk* [The wolf]. Moscow: Nauka, 1986. P. 529–535.

Lavrinenko I. A., Lavrinenko O. A. Vliyaniye klimaticheskikh izmenenii na rastitel'nyi pokrov ostrovov Barentseva morya [The impact of climate change of the plant cover of the Barents Sea islands]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 6. P. 4–16.

Laishev K. A., Mukhachev A. D., Kolpashchikov L. A., Zelenskii V. M., Pikuleva I. N. Severnye oleni Taimyra [The Taimyr reindeer]. Novosibirsk, 2002. 340 p.

Laishev K. A., Zabrodin V. A., Prokudin A. V., Samandas A. M. Otsenka epizooticheskoi situatsii v populyatsiyakh dikikh severnykh oleney Arkticheskoi zony RF [Assessment of epizootic situation in the wild reindeer populations in the Arctic zone of the Russian Federation]. *Aktual'nye vopr. veterinarnoi biol.* [Topical issues of veterinary biol.]. 2015. No. 4(28). P. 38–44.

Logofet G. O., Belova I. N. Neotritsatel'naya matritsa kak instrument modelirovaniya dinamiki populyatsii: klassicheskoe modelirovanie i sovremennyye obobshcheniya [Nonnegative matrix as an instrument for modeling population dynamics: classical modeling and current generalization]. *Fund. i priklad. matematika* [Fund. and appl. mathematics]. 2007. Vol. 13, iss. 4. P. 145–164.

Makeev V. M., Klokov K. B., Kolpashchikov L. A., Mikhailov V. V. Severnyi olen' v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata [The reindeer under changing climate conditions]. St. Petersburg: Lemma, 2014. 244 p.

Mikhailov V. V. Model' regulirovaniya teplovogo balanssa severnogo olenya kak element programmnoy obespecheniya integrirovannogo monitoringa [A model of regulating thermal balance of the reindeer as an element of integrated monitoring software]. *Trudy SPIIRAN* [SPIIRAS Proceed.]. 2013. Iss. 13. P. 255–276.

Mikhailov V. V., Kolpashchikov L. A. Tri stadii v dokumentirovannoi istorii taimyrskoi populyatsii dikikh severnykh oleney [Three stages of the recorded history of the Taimyr population of wild reindeer]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2012. Vol. 91, no. 4. P. 486–492.

Mikhailov V. V., Kolpashchikov L. A. K voprosu upravleniya taimyrskoi populyatsiei dikikh severnykh oleney [On the management of the Taimyr population of wild reindeer]. *Sever i rynek: formirovanie ekonomicheskogo poryadka* [The North and market: formation of the economic order]. 2014. No. 3(40). P. 156–162.

Pavlov B. M., Savel'ev V. D., Kuksov V. A. Ratsional'noe ispol'zovanie resursov dikikh severnykh oleney taimyrskoi populyatsii: Metod. rekomendatsii [Rational use of the Taimyr population of wild reindeer: Guidelines]. Novosibirsk: SO VASKhNIL, 1976. 40 p.

Pavlov P. M. Olen' na zaklanie. Vliyaniye brakon'erstva i perepromysla na dikogo severnogo olenya [To sacrifice the deer. Impact of poaching and overhunting on wild reindeer]. *Okhotnik* [The Hunter]. 2017a. No. 2. P. 10–13.

Pavlov P. M. Sovremennoe sostoyaniye populyatsii dikogo severnogo olenya kak sledstvie reformirovaniya okhotkhozyaistvennoi otrasli i pervoocherednyye mery ego okhrany v Rossiiskoi Federatsii [Current state of the wild reindeer population as a result of the reforms in the hunting sector and paramount measures for their protection in the Russian Federation]. *Sov. probl. prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva: mat. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 95-letiyu VNIIOZ im. prof. B. M. Zhitkova (22–25 maya 2017 g.), FGBNU VNIIOZ im. prof. B. M. Zhitkova* [Current probl. of nat. resources management, game management, and breeding of animals: Proceed. int. sci. pract. conf. dedicated to the 95th Zhitkov Russ. National Res. Inst. of Hunting and Animal Breeding (May 22–25, 2017)]. Kirov, 2017b. P. 246–250.

Pikuleva I. N. Kormovyye rasteniya i kachestvennaya otsenka pastbishch tundrovoi zony Taimyra [Forage plants and qualitative assessment of pastures of the Taimyr tundra zone]. *Voprosy ecol. i traditsionnogo prirodopol'zovaniya na Krainem Severe* [Issues of ecol. and traditional management of nat. resources of the Extreme North]. Novosibirsk: SO RASKhN, 2002. P. 197–208.

Pikuleva I. V., Zhiganova E. S. Dinamika lishainikovykh pastbishch v Taimyrskom avtonomnom okruge [Dynamics of lichen pastures in the Taimyr Autonomous District]. *Biol. resursy Taimyra i perspektivy ikh ispol'zovaniya: Mat. mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Biol. resources of the Taimyr and prospects of their use: Proceed. int. sci. pract. conf.]. St. Petersburg, 2003. P. 129–138.

Pilyasov A. N. Severnaya futurologiya: sleduyushchie 20 let [Northern futurology: the next 20 years]. *Arktika: ecol. i ekonomika* [The Arctic: ecol. and economy]. 2014. Vol. 16, no. 3–4. P. 93–101.

Shchelkunova R. P. Zonal'noe raspredelenie kormovoi fitomassy na Taimyre [Zonal distribution of forage

ging phytomass on the Taimyr Peninsula]. *Botanicheskiy zhurn.* [Botanical J.]. 1982. Vol. 67. P. 479–492.

Suvorov A. P. O razmeshchenii, pitanii i biotsenoticheskikh otnosheniyakh polyarnykh volkov v Srednei Sibiri [On the distribution, feeding and biocenotic relationships of polar wolves in Central Siberia]. *Nauch. obespechenie ratsional'nogo prirodopol'zovaniya Eniseiskogo Severa* [Sci. support of rational management of nat. resources in the northern Yenisei region]. Novosibirsk: SO RASKhN, 2001. P. 108–122.

Syroechkovskii E. E. Severnyi olen' [The reindeer]. Moscow: Agropromizdat, 1986. 283 p.

Ul'nevadet B., Klovkov K. B. Semeinye osnovy olenevodchesko-promyslovogo khozyaistva. Sostoyaniye i upravlenie populyatsiyami dikogo severnogo olenya karibu [Family grounds of the reindeer farm. State and management of wild caribou deer populations]. Arctic Council 2002–2004. University of Tromsø Press. St. Petersburg: Mobi Dik, 2004. 168 p.

Vlasova T. M. Aerotekhnogennoye vozdeistvie na rastitel'nyi pokrov olen'ikh pastbishch [Aerotechnogenic impact on the vegetation cover of deer pastures]. *Resursy, ecol. i ratsional'noye ispol'zovanie dikikh severnykh oleney v SSSR: Sb. nauchn. tr. NIISKh Krainego Severa* [Resources, ecol., and rational use of wild reindeer in the USSR: Proceed. Agr. Res. Inst. of the Extreme North]. Novosibirsk, 1990. P. 63–74.

Yakushkin G. D., Kolpashchikov L. A., Kokorev Ya. I. Velikaya populyatsiya [The Great population]. *Okhota i*

okhotnich'e khozyaistvo [Hunting and hunting sector]. 2001. No. 5. P. 1–2.

Zelentsov V. A., Kolpashchikov L. A., Mikhailov V. V., Petrov A. P. Monitoring populyatsii dikikh severnykh oleney na osnove integratsii nazemnykh, aerokosmicheskikh i klimaticheskikh dannykh [Monitoring of wild reindeer population based on the integration of ground, remote sensing and climatic data]. *Teor. i priklad. ecol.* [Theoretical and appl. ecol.]. 2014. No. 1. P. 57–62.

Bjorkman A. D., Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C. et al. Plant function traitchange across a warming tundra biom. *Nature*. 2018. Vol. 562(7725). P. 57–62. doi: 10.1038/s41586-018-0563-7

Kolpaschikov L., Mikhailov V., Russell D. The role of harvest, predators, and socio-political environment in the dynamics of the Taimyr wild reindeer herd with some lessons for North America. *Ecology and Society*. 2015. Vol. 20(1). Art. 9. doi: 10.5751/ES-07129-200109

Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*. 1948. Vol. 35, iss. 3–4. P. 213–245.

Mikhailov V., Kolpaschikov L. Population dynamics of the Taimyr wild reindeer herd. *Int. J. Environ. Stud.* 2017. Vol. 74, iss. 5: Siberian Biodiversity. P. 862–883. doi: 10.1080/00207233.2017.1284384

Myers-Smith I., Hik D. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance. *J. Ecol.* 2018. Vol. 106, iss. 2. P. 547–560. doi: 10.1111/1365-2745.12817

Received April 03, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Колпащиков Леонид Александрович

главный научный сотрудник, д. б. н.
Объединенная дирекция заповедников Таймыра
ул. Талнахская, 22, подъезд 2, Норильск, Россия, 663305
эл. почта: ntnt69@yandex.ru

Бондарь Михаил Геннадьевич

начальник научного отдела
Объединенная дирекция заповедников Таймыра
ул. Талнахская, 22, подъезд 2, Норильск, Россия, 663305
эл. почта: micisayan@yandex.ru

Михайлов Владимир Валентинович

ведущий научный сотрудник лаб. информационных технологий в системном анализе и моделировании, д. т. н., проф.
Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
14-я линия В. О., 39, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: mwwcari@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Kolpashchikov, Leonid

Joint Directorate of Taimyr Strict Nature Reserves
22 Talnakhskaya St., entrance 2, 663305 Norilsk, Russia
e-mail: ntnt69@yandex.ru

Bondar', Mikhail

Joint Directorate of Taimyr Strict Nature Reserves
22 Talnakhskaya St., entrance 2, 663305 Noril'sk, Russia
e-mail: micisayan@yandex.ru

Mikhailov, Vladimir

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation,
Russian Academy of Sciences
39 14th Liniya V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: mwwcari@gmail.com

УДК 314.172 + 504.3.054: [613.63 + 614.878 + 343.92:343.61]:314.4 (470.22)

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЗАГРЯЗНЕНИИ АТМОСФЕРНОГО ВОЗДУХА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ

Д. С. Рыбаков

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

Оценивается риск воздействия атмосферных загрязнений на ожидаемую продолжительность жизни при рождении и уровень смертности населения в Республике Карелия. Отдельное внимание уделено многолетней (1996–2016 гг.) динамике выбросов загрязняющих веществ от стационарных источников и статистически связанному с ней изменению уровня смертности населения от внешних причин. Так, число самоубийств и убийств за изученный период сократилось одновременно с уменьшением выбросов твердых веществ ($r = 0,92$ и $0,89$ соответственно), CO ($0,92$ и $0,88$), SO₂ ($0,77$ и $0,72$) и т. д. Такие зависимости согласуются с имеющимися публикациями о влиянии химических загрязнений на суицидальное и агрессивное поведение человека, а также общим трендом влияния выбрасываемых твердых веществ на количество преступлений, сопряженных с насильственными действиями в отношении потерпевших в Северо-Западном федеральном округе. Показана опасность для здоровья населения пылевидных частиц, концентрация которых в городском воздухе увеличивается после схода снегового покрова, особенно в случае дефицита весенних атмосферных осадков. Пылевидные частицы имеют отчасти остроугольную форму и повышенное по сравнению с городскими почвами содержание тяжелых металлов (W, Cu, V, Co, Zn, Ni, Mn, Sb, Sn, Cr, Mo). Представленные в работе данные и их анализ важны для продолжения исследований, направленных на оценку экологических рисков и снижение негативного воздействия химических загрязнений на здоровье и поведение человека.

Ключевые слова: выбросы загрязняющих веществ; пылевидные частицы; тяжелые металлы; температура воздуха; количество осадков; ожидаемая продолжительность жизни при рождении; уровень смертности; внешние причины смерти.

D. S. Rybakov. CURRENT TRENDS IN AIR POLLUTION AND LIFE EXPECTANCY IN THE REPUBLIC OF KARELIA

The article assesses the risk of exposure to atmospheric pollution on the life expectancy at birth and mortality in the Republic of Karelia. Special focus is on the long-term (1996–2016) variation of pollutant emissions from fixed sources and the statistically related to it change in the rate of mortality from external causes. Thus, the number of suicides and murders in the period studied decreased simultaneously with a decrease in the emissions of solid particles ($r = 0.92$ and 0.89 , respectively), CO (0.92 and 0.88), SO₂ (0.77 and 0.72), etc. Such dependencies are consistent with available publications on the effect of chemical pollution on suicidal and aggressive human behavior, as well as the general trend of the effect of emitted solids on the number of crimes associated with violent

actions against victims in the Northwest Federal District. The health hazard of exposure to dust-like particles is shown. Their concentration in urban air increases after the snow cover had thawed, especially in the case of a deficit of spring precipitation. Dust particles have partially acute-angled shapes and an elevated content of heavy metals (W, Cu, V, Co, Zn, Ni, Mn, Sb, Sn, Cr, Mo) compared to urban soils. The data presented in this article and their analysis are important for the continuation of research aimed at assessing environmental risks and reducing the negative impact of chemical pollution on human health and behavior.

Key words: polluting emissions; dust particles; heavy metals; air temperature; spring precipitation; life expectancy at birth; mortality rate; external causes of death.

Введение

Через атмосферный воздух, в случае его загрязнения выбросами предприятий и автотранспорта, происходит наиболее быстрое вредное воздействие на живые организмы, находящиеся в зоне аэрогенного влияния. Эти обстоятельства в полной мере распространяются и на человека. Именно поэтому во многих странах мира в последние десятилетия проблема загрязнения атмосферного воздуха различными химическими веществами рассматривается в тесной связи с изменениями показателей здоровья и смертности населения. Публикации по данной тематике исчисляются тысячами и широко цитируются в обобщающей литературе, различных руководствах, рекомендациях, докладах международных экспертов [ATSDR, 1998; Гичев, 2002; Онищенко и др., 2002; Ревич и др., 2004; Air..., 2006; Sulfur..., 2010; Chambliss et al., 2013; Health..., 2013; Ghorani-Azam et al., 2016]. Имеются также оригинальные исследования с использованием возможностей математической статистики по отдельным городам [Боев, Быстрых, 1999; Синицын, 2011; Hoi et al., 2014; Рыбаков, 2014б и др.].

Свой ощутимый вклад в усиление загрязнения на конкретной территории вносят и неблагоприятные погодноклиматические условия [Bell et al., 2004; Ревич, 2011 и др.], а также трансграничные переносы загрязняющих веществ [CH2M HILL, 2002; Zhong et al., 2013]. Так, в 1985–1995 гг. Республика Карелия подвергалась значительному воздействию осадений *серы* из трансграничных атмосферных потоков со стороны 20 европейских регионов (59 % переносов), а также переносов со стороны других регионов Российской Федерации (41 %). «Экспорт» соединений *серы* был в 1,7 раза ниже «импорта» [Государственный..., 1998]. Вместе с тем уже с начала 1980-х гг. количество атмосферных загрязнений, производимых в европейских государствах, стало быстро снижаться [Mylona, 1996; Vestreng et al., 2007]. Например, в соседней Финляндии в 1970–1980 гг. выбросы SO₂ достигали 590 тыс. т в год [Му-

лона, 1996], в 2011 г. они были ниже в 8,6 раза (68,3 тыс. т), а в 2015 г. – в 14 раз (42 тыс. т) [Official..., 2015]. Также снижались выбросы основных загрязнителей в Мурманской области – медно-никелевых комбинатов «Североникель» (работает с 1935 г.) и «Печенганикель» (работает с 1940 г.). В частности, выбросы SO₂ комбинатом «Североникель» уменьшились с 280 (1970–1980 гг.) до 45 (2000 г.) и 31,3 (2011 г.) тыс. т [Оценка..., 2013; Kashulina et al., 2014]. Металлургический комбинат «Печенганикель» ответственен за выбросы 257,5 тыс. т SO₂ в 1990 г. с уменьшением до 150 (2000 г.) и 100,7 (2011 г.) тыс. т [Оценка..., 2013; Червякова, 2014].

Известно, что загрязнение среды обитания отрицательно влияет на состояние здоровья населения, увеличивает показатели смертности, сокращает продолжительность жизни человека.

Существует общепринятая формула, определяющая долевой вклад в нарушение здоровья таких обобщенных факторов риска, как генетические зависимости (около 20 %), состояние среды обитания (около 20 %), образ жизни (более 50 %) и система здравоохранения (менее 10 %). Для России, в связи с неблагоприятным состоянием среды обитания, долевой вклад экологической компоненты в ухудшение здоровья населения разными исследователями определялся на уровне 40–60 % и выше [Гичев, 2002]. В целом ориентировочная доля населения, подверженная неблагоприятным санитарно-гигиеническим факторам в Российской Федерации, составляет 63,5–63,4 % [О состоянии..., 2015, 2017], что соответствует уровню 1991–1994 гг. – 60–70 % [Гичев, 2002]. Из них, по данным за 2014 г. [О состоянии..., 2015], наибольшее количество – 97,1 % (примерно 87,7 млн человек) – подвергается комплексной химической нагрузке, 59,4 % (53,7 млн человек) – биологической и 52,0 % (47,0 млн человек) – физическим факторам воздействия.

По данным Всемирной организации здравоохранения, крупнейшим фактором экологи-

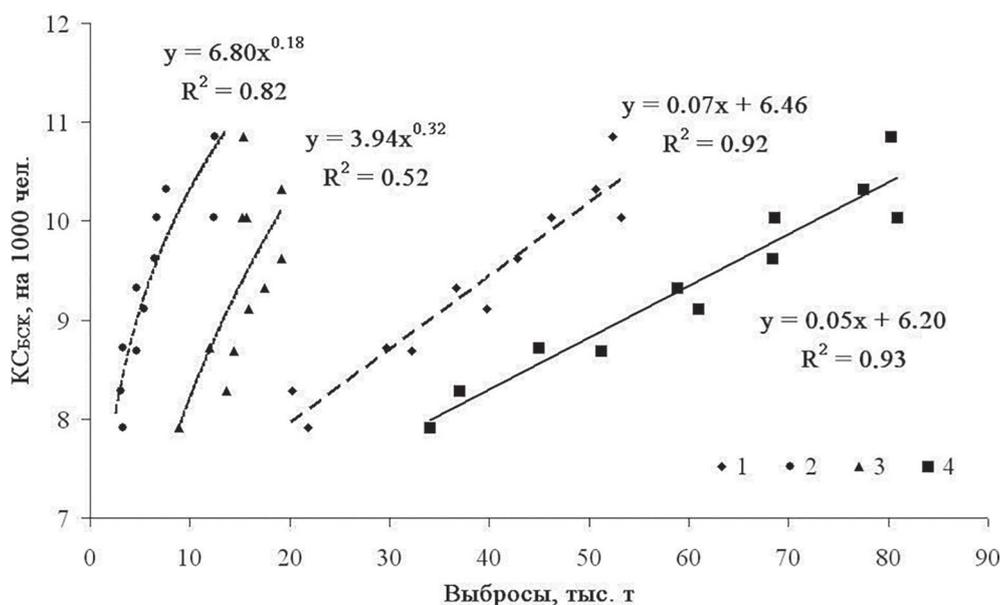


Рис. 1. Выбросы загрязняющих веществ и смертность населения от болезней системы кровообращения ($KC_{\text{БСК}}$) в 2002–2012 гг.:

1 – целлюлозно-бумажная промышленность и деревообработка; 2 – прочие обрабатывающие производства (кроме производства алюминия); 3 – электроэнергетика и жилищно-коммунальный комплекс; 4 – интегрирование по всем ВЭД (1 + 2+3) [по: Рыбаков, 2014а]

Fig. 1. Emissions of pollutants and mortality from diseases of the circulatory system in 2002–2012:

1 – pulp and paper industry and woodworking; 2 – other manufacturing industries (except aluminum production); 3 – electric power and housing and utility services; 4 – integration across all foreign economic activity (1 + 2+3) [after: Rybakov, 2014a]

ческого риска для здоровья и жизни человека является загрязнение воздуха. Согласно новой оценке [ВНО, 2016], 3 млн дополнительных случаев смерти в 2012 г. были связаны с воздействием загрязненного атмосферного воздуха. Для России оценка составляет 140,851 тыс. дополнительных случаев: 98 на 100 тыс. человек (общий показатель смертности) и 61 на 100 тыс. человек (показатель, стандартизованный по возрастным группам). В мире неизменным остается высокий уровень смертности от загрязнения воздуха в домашних хозяйствах (4,3 млн случаев смерти), однако в настоящем исследовании эта проблема применительно к территории изучаемого региона не рассматривается.

В Республике Карелия в последние годы наблюдается изменение структуры выбросов в атмосферный воздух загрязняющих веществ, а также структуры смертности населения [Рыбаков, 2014а, 2017; Rybakov, 2016]. В том числе снизилось количество отходящих от стационарных источников твердых веществ, SO_2 , CO , увеличилось – NO_x . Также возросли выбросы от передвижных источников (автотранспорт). Синхронно с выбросами от стационарных источников с 2003 по 2014 гг. уменьшились

показатели смертности населения: общей – на 26,5 %, от болезней системы кровообращения – на 27,8 % и от внешних причин – на 59 %. Смертность от новообразований, напротив, увеличилась на 18,3 %, с 2004 г. – на 23,5 %.

На основе данных государственной статистики установлена достоверная статистическая связь между суммой выбросов, отходящих от предприятий ряда основных для Республики Карелия видов экономической деятельности (ВЭД), и величиной коэффициента смертности от болезней системы кровообращения (рис. 1). Также показано [Рыбаков, 2017], что среди городов основной вклад в эту зависимость, по данным за 2002–2009 гг., внесли ($r_{\text{крит.}} = 0,707$ при $p = 0,05$ и $n = 8$) Петрозаводск ($r = 0,90$) и Кондопога ($r = 0,89$). При этом наиболее тесная корреляционная связь зафиксирована по преобладающему в выбросах диоксиду серы для трех городов: Петрозаводск ($r = 0,93$), Кондопога ($r = 0,89$), Сегежа ($r = 0,84$). Таким образом, сокращение загрязнения воздуха в указанных населенных пунктах могло обусловить снижение такого характерного параметра, как смертность от болезней системы кровообращения, и, как следствие, снижение общей смертности населения. Наличие

соответствующих данных позволило показать это отдельно и для г. Петрозаводска [Рыбаков, 2014б].

Кроме того, для Республики Карелия с помощью метода скользящего среднего выявлена тесная статистическая связь между выбросами загрязняющих веществ от автотранспорта и значениями коэффициента смертности от новообразований [Рыбаков, 2017 и др.].

Вместе с тем тесной корреляционной зависимостью от общего количества выбросов от стационарных источников характеризуется и коэффициент смертности от внешних причин ($r_{\text{крит.}} = 0,707$ при $p = 0,05$ и $n = 8$): Петрозаводск – $r = 0,95$, Кондопога – $r = 0,91$ при $r = 0,87$ для Республики Карелия в целом; от выбросов *диоксида серы*: Петрозаводск – $r = 0,96$, Кондопога – $r = 0,93$, Сегежа – $r = 0,88$, Республика Карелия – $r = 0,94$ [Рыбаков, 2017]. Такое обстоятельство требует подтверждения имеющейся тенденции на достаточно длинном временном интервале и ее более подробного изучения. Это важно также в связи с наличием международных рекомендаций, предлагающих исключать случаи смерти от внешних причин из исходных показателей при оценке последствий загрязнения воздуха для здоровья [Health..., 2013]. Такое исключение не всегда оправданно, тем более что появляется все больше данных об определенной связи с загрязнением и этих причин [Kim et al., 2010; Vakian et al., 2015 и др.]. В частности, с загрязнением воздуха взвешенными частицами ($PM_{2,5}$) и озоном связывают риск болезни Альцгеймера с последующим риском суицида у детей и молодых людей [Calderón-Garcidueñas et al., 2018].

В связи с изложенным выше целью настоящей работы является вероятностный анализ влияния техногенного загрязнения на продолжительность жизни, причины и уровень смертности населения (на примере Республики Карелия и г. Петрозаводска).

Для достижения поставленной цели проведена оценка многолетней тенденции изменения уровня опасности для человека наиболее распространенных в атмосферных выбросах загрязняющих веществ. Проанализированы важные аспекты региональных изменений загрязнения атмосферы, ожидаемой продолжительности жизни при рождении (ОПЖ) и, как требующих наряду с другими учета при загрязнении атмосферного воздуха, показателей смертности населения от внешних причин. Проведена идентификация опасности загрязнения пылевидными частицами территории г. Петрозаводска, являющегося административным

и культурным центром, в котором, по нашим расчетам с использованием данных государственной статистики на 1 января 2017 г., проживает 44,4 % населения Республики Карелия. В частности, изучена возможность формирования дополнительного экологического риска в марте–апреле, связанного не только с размером и морфологией частиц, но и с содержанием в них тяжелых металлов. Также дана косвенная оценка влияния на общий показатель смертности фактора запыленности, предположительно зависящего от погодных-климатических условий (атмосферные осадки, температура воздуха).

Материалы и методы

Для выяснения уровня статистической связи между количеством выбрасываемых в атмосферный воздух загрязняющих веществ, ОПЖ и показателями смертности населения Республики Карелия использовались данные государственной статистики, опубликованные в [Государственный..., 1994–1997, 1999, 2000, 2005, 2007, 2008, 2012, 2013, 2018; Демографический..., 2002–2015, 2017], на сайте Карелиястата (<http://krl.gks.ru>) и в некоторых других дополнительно указанных ниже источниках. С применением этих данных для периода 1991–2016 гг. построена статистическая модель динамики ОПЖ, корреляционный анализ проведен за период 1993–2016 гг. В качестве примера для сравнения с экономическими изменениями использовали индекс физического объема валового регионального продукта (ИФО ВРП) [Государственный..., 2006, 2013, 2018].

Учитывая максимальное относительное изменение смертности от внешних причин, нами рассмотрена статистическая зависимость между количеством случаев смерти на 100 тыс. человек населения от основных видов этих причин (отравления, самоубийства, убийства) и количеством выбросов наиболее распространенных загрязнителей (твердые вещества, SO_2 , CO и т. д.). При этом изучаемый период, по сравнению с предыдущими исследованиями [Rybakov, 2016; Рыбаков, 2017], расширили до 23 лет (1995–2017 гг.).

Имеющиеся данные по морфологии пылевидных ($< 0,01$ мм) частиц из осадков, образующихся на автодорогах г. Петрозаводска, элементному составу городских осадков (фракции $< 0,1$ и $< 0,01$ мм) [Рыбаков, Слукровский, 2009], элементному составу асфальтового покрытия [Рыбаков, 2017] дополнили определениями химических элементов в пыли, оседающей на бортах автотранспортных средств. Анализ провели методом ICP-MS в Центре коллектив-

ного пользования научным оборудованием КарНЦ РАН. Стандартная методика анализа, включающая стадию химической подготовки проб, изложена в отдельной публикации [Светов и др., 2015]. Для контроля содержания Pb в бензине различных марок (четыре пробы отобраны и заактированы в 2006 г. на двух автозаправочных станциях в г. Петрозаводске, выбранных по случайному принципу) представлены результаты соответствующих испытаний нефтепродуктов, проведенных в специализированной лаборатории ЗАО «Карелиянефтепродукт».

Ежегодные данные государственной статистики о выбросах загрязняющих веществ, населении, базы данных метеорологических параметров (температура воздуха, количество осадков) за 2013–2017 гг. использованы в настоящей работе с целью идентификации опасности от загрязнения воздуха твердыми веществами (пылью). Для этого в органах государственной статистики получены помесечные данные об общей смертности населения г. Петрозаводска за 2013–2017 гг. Значения изученного параметра смертности (общий коэффициент смертности – ОКС) пересчитывали с учетом среднегодовой численности населения и коэффициента годового выражения. За коэффициент годового выражения принимали

отношение количества дней в году к количеству дней в исследуемом периоде (месяце). В результате пересчета получали значения ОКС_{гв} для отдельных месяцев. По значениям ОКС_{гв} рассчитывали вклад отдельных месяцев в ОКС.

Расчет критериев Фишера и Стьюдента при сравнении средних выборочных значений содержания элементов, а также расчет линейных коэффициентов корреляции проводили после проверки нормальности распределения используемых эмпирических данных. При необходимости рассчитывали логарифмы полученных значений.

Расчеты и графические построения проводили с использованием пакета «Анализ данных» программного продукта Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Выбросы наиболее распространенных загрязняющих веществ и ожидаемая продолжительность жизни при рождении

На рис. 2 показана динамическая статистическая модель для ОПЖ (важнейший интегральный показатель для обобщенной оценки состояния здоровья и уровня смертности) населения Республики Карелия.

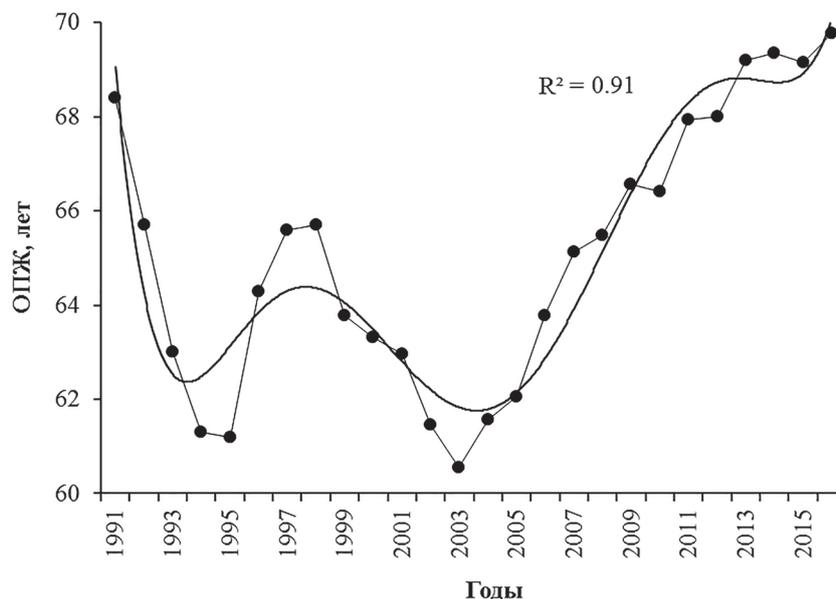


Рис. 2. Динамика ОПЖ в Республике Карелия в 1991–2016 гг.: R^2 – величина достоверности аппроксимации линии тренда (полином 6-й степени).

Здесь и на рис. 3: источники данных см. в разделе «Материалы и методы»

Fig. 2. The dynamics of LEB in the Republic of Karelia in 1991–2016: R^2 is the reliability value of the approximation of the trend line (polynomial of the 6th degree).

Here and in Fig. 3: for data sources see the section 'Materials and Methods'

Как видно из рис. 2, ОПЖ в Республике Карелия за период с 1990 г. была максимальной в 2016 г. (69,8 года), наименьшая зафиксирована в 2003 г. (60,6 года). Согласно данным государственной статистики, общее количество ежегодных выбросов загрязняющих веществ, отходящих от стационарных источников, за период 1993–2016 гг. сократилось с 234,1 до 116 тыс. т (минимальное значение 94,9 тыс. т зафиксировано в 2014 г.). Максимально снизились выбросы *твердых веществ* – с 48,2 до 14,0 тыс. т (на 70,9 %). Выбросы SO_2 уменьшились со 137,5 до 74 тыс. т (46,2 %), CO – с 32,5 до 16,7 тыс. т (48,8 %), *оксидов азота* – с 10,7 до 9,3 тыс. т (13,1 %), *прочих газообразных и жидких веществ* – с 5,1 до 2,1 тыс. т (58,8 %) (рис. 3).

На рис. 4 показана статистическая связь между общим количеством выбросов загрязняющих веществ и ОПЖ в Республике Карелия. Хорошо видно изменение общей тенденции при снижении ОПЖ в период с 2000 по 2003 гг., с одной стороны, предположительно связываемое с расхождениями в подсчете численности населения, выявленными Всероссийской переписью населения 2002 г. [Государственный..., 2003, 2005]. С другой стороны, большее количество выбросов в период до 2002–2004 гг. также может объясняться существовавшими

и впоследствии ликвидированными небольшими источниками атмосферного загрязнения, имевшийся, вероятно, ущерб от которых здоровью не обнаруживался на фоне ущерба от ряда крупных предприятий. В частности, с 1994 по 2002 гг., согласно данным государственной статистики, число предприятий, отчитывавшихся по своим выбросам, сократилось на 68 единиц, или на 14,5 % от уровня 1994 г. [Рыбаков, 2014а]. Вместе с тем, исходя из рис. 2 и 4, следует признать сложный характер динамики ОПЖ в 1990-х и начале 2000-х гг. В это время на него могли оказывать равноценное влияние не только экологические, но и иные факторы. Причем относительно экономических факторов следует отметить, что после кризисного 1998-го вплоть до 2003 г. росту промышленного производства и региональной экономики в целом сопутствовало значительное снижение ОПЖ. В результате корреляционная связь ОПЖ с экономическими показателями, характеризующими ВРП, за период 1996–2016 гг. оказалась статистически незначимой ($r = 0,396$; $r_{\text{крит.}} = 0,433$ при $p = 0,05$ и $n = 21$), а для периода 2002–2016 гг. – слабой ($r = 0,557$; $r_{\text{крит.}} = 0,514$ при $p = 0,05$ и $n = 15$). Кроме того, на благоприятную тенденцию увеличения ОПЖ не повлиял кризис 2008–2009 гг., когда уровень ВРП в сопоставимых ценах за два года упал на 16,4 %.

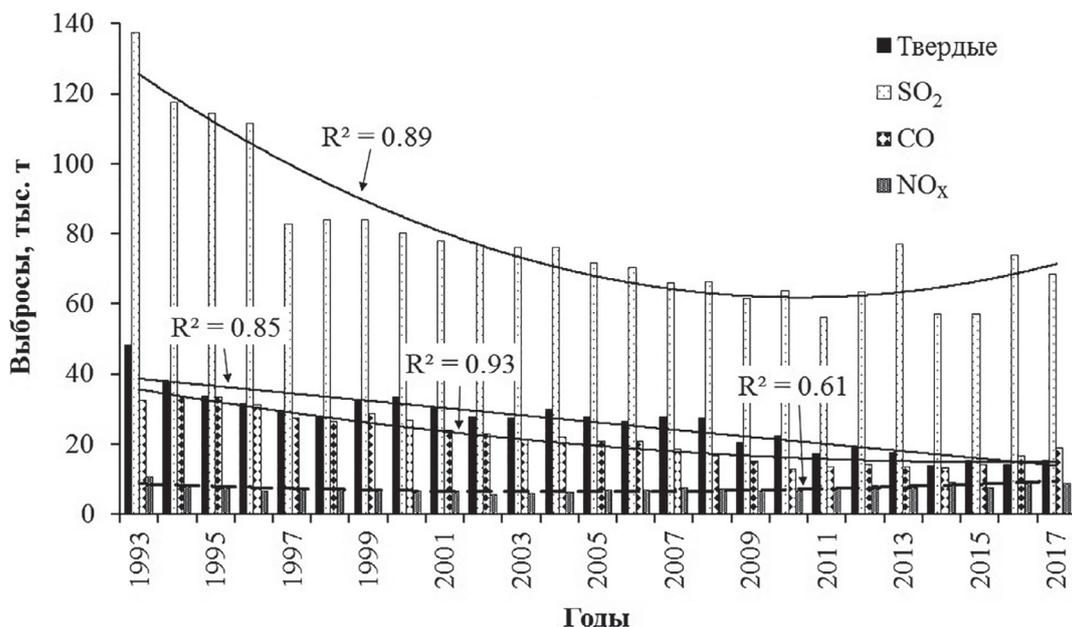


Рис. 3. Динамика выбросов наиболее распространенных загрязняющих веществ в Республике Карелия за 1993–2017 гг.:

линии трендов – полиномы 2-й степени; R^2 – коэффициент детерминации

Fig. 3. Dynamics of emissions of the most common pollutants in the Republic of Karelia for 1993–2017:

trend lines – polynomials of the 2nd degree; R^2 is the coefficient of determination

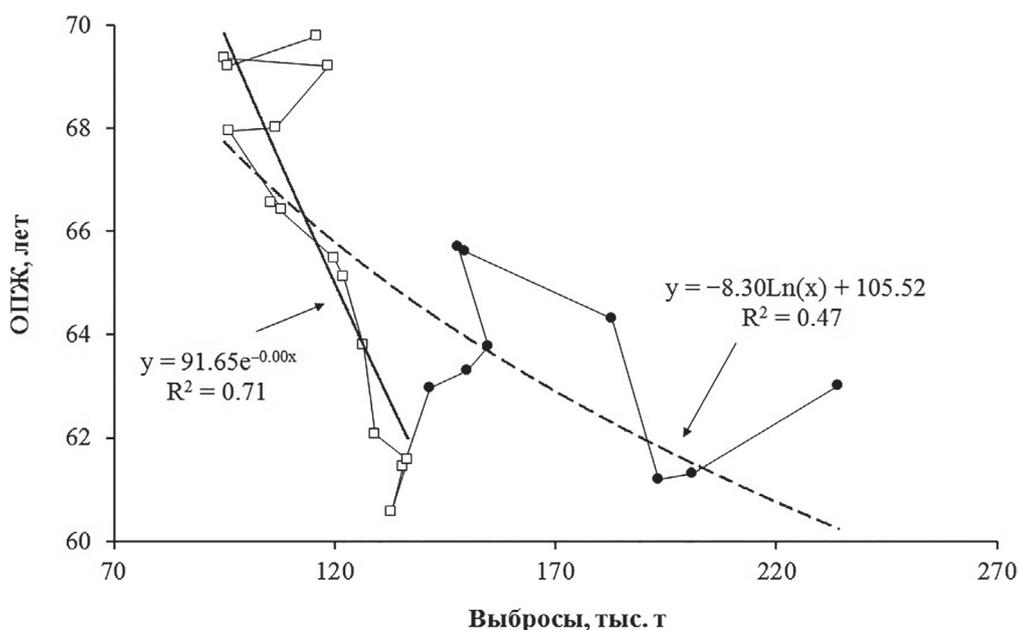


Рис. 4. Общее количество выбросов загрязняющих веществ и ОПЖ в Республике Карелия:

линии трендов: пунктирная – за период 1993–2016 гг., сплошная – за период 2002–2016 гг.

Fig. 4. The total amount of pollutant emissions and LEB in the Republic of Karelia:

trend lines: dotted – for the period of 1993–2016, solid – for the period of 2002–2016

В связи с наличием указанных сложных изменений линейный корреляционный анализ, характеризующий зависимость ОПЖ от выбросов наиболее распространенных загрязняющих веществ, проведен для трех периодов – 1993–2016, 1996–2016 и 2002–2016 гг. (табл. 1).

Наиболее тесная отрицательная корреляционная связь выявлена между региональными выбросами *твердых веществ* и ОПЖ, наименее тесная установлена для выбросов SO_2 . В последнем случае необходимо отметить всевозрастающую долю выбросов от объектов добычи и переработки железорудного сырья ОАО

Таблица 1. Парные коэффициенты корреляции между количеством выбросов загрязняющих веществ, отходящих от стационарных источников, и ОПЖ населения Республики Карелия

Table 1. Paired correlation coefficients between the amount of emissions of pollutants emanating from stationary sources and the life expectancy at birth (LEB) of the population of the Republic of Karelia

ОПЖ, период LEB, period	Всего выбросов Amount of emissions	Твердые вещества Solid substances	SO_2	CO	NO_x	Прочие газообразные и жидкие Other gaseous and liquid	$r_{\text{крит.}} (p = 0,05)$
1993–2016 гг.	-0,63	-0,78	-0,57*	-0,70	0,48*	-0,65*	0,404
1996–2016 гг.	-0,61	-0,84	-0,50*	-0,63	0,82	-0,65	0,433
2002–2016 гг.	-0,84	-0,92	-0,57	-0,89	0,82	-0,72	0,514

Примечание. Звездочкой отмечены значения, расчет которых сделан исходя из выбора гипотезы о логнормальном распределении количеств выброшенных соответствующих загрязняющих веществ. Здесь и в табл. 2: источники данных для расчетов см. в разделе «Материалы и методы».

Note. The asterisk marks the values calculated on the basis of the hypothesis choice on the lognormal distribution of the quantities of corresponding pollutants emitted. Here and in Table. 2: for data sources for calculations see the section 'Materials and methods'.

Таблица 2. Парные коэффициенты корреляции между количеством выбросов загрязняющих веществ, отходящих от стационарных источников, индексом физического объема ВРП и количеством случаев смерти от внешних причин на 100 тыс. чел. в Республике Карелия

Table 2. Paired correlation coefficients between the amount of pollutant emissions from stationary sources, the index of physical volume of GRP and the number of deaths from external causes per 100 thousand people in the Republic of Karelia

Внешние причины смерти External causes of mortality	Всего выбросов Overall amount of emissions	Твердые вещества Solid substances	SO ₂ * SO ₂ *	CO	NO _x	Прочие газообразные и жидкие (lg) Other gaseous and liquid (lg)	ИФО ВРП Index of physical volume of GRP
Период 1996–2016 гг. ($r_{\text{крит.}} = 0,433$ при $p = 0,05$) Period of 1996–2016 ($r_{\text{крит.}} = 0,433$ at $p = 0,05$)							
Отравления Poisoning	0,69	0,86	0,56	0,71	-0,77	0,76	-0,50
Самоубийства Suicides	0,89	0,92	0,77	0,92	-0,69	0,73	-0,80
Убийства Murders	0,84	0,89	0,72	0,88	-0,72	0,70	-0,72
Все внешние причины All external causes	0,64	0,85	0,51	0,67	-0,82	0,71	-0,46
Период 2002–2016 гг. ($r_{\text{крит.}} = 0,514$ при $p = 0,05$) Period of 2002–2016 ($r_{\text{крит.}} = 0,514$ at $p = 0,05$)							
Отравления Poisoning	0,84	0,88	0,60	0,90	-0,79	0,76	-0,56
Самоубийства Suicides	0,81	0,89	0,55	0,87	-0,83	0,73	-0,57
Убийства Murders	0,77	0,85	0,52	0,86	-0,79	0,71	-0,58
Все внешние причины All external causes	0,82	0,90	0,55	0,88	-0,83	0,74	-0,57

Примечание. *Гипотеза о логнормальном распределении для SO₂ выбрана только в выборке за период 1996–2016 гг.
Note. * The lognormal distribution hypothesis for SO₂ was selected only in the sample for the period of 1996–2016.

«Карельский окатыш», увеличившего объемы производства за счет разработки Корпангского месторождения. По данным за 2002–2009 гг., исключением в районе г. Костомукши являются выбросы *твердых веществ*, которые за указанный период уменьшились с 6,446 до 5,027 тыс. т [Государственный..., 2003, 2010]. В 2015 г. выбросы твердых веществ в Костомукшском городском округе, по данным Росстата [База..., 2018], уменьшились до 4,031 тыс. т, тогда как общее количество отходящих загрязняющих веществ достигло 55,728 тыс. т. В 2017 г. эти количества составили 1,507 и 65,378 тыс. т соответственно (данные за 2016 г. в БД ПМО не приводятся).

Положительные коэффициенты корреляции с выбросами *оксидов азота* могут быть обусловлены прежде всего постепенной газификацией Петрозаводской ТЭЦ и других объектов г. Петрозаводска и позднее переводом на природный газ промышленной котельной ОАО «Кондопога».

Выбросы наиболее распространенных загрязняющих веществ и смертность от внешних причин

Возможное косвенное влияние экологически зависимых психоневрологических нарушений организма, считающихся одним из следствий химических воздействий [Гичев, 2002], на уровни смертности от внешних причин можно проследить на примере изучаемого региона. Результаты статистических расчетов сопоставлялись за периоды 1996–2016 и 2002–2016 гг. (табл. 2).

Согласно рис. 3, общее количество ежегодных выбросов загрязняющих веществ, отходящих от стационарных источников, за период 1996–2016 гг. сократилось со 182,7 до 116 тыс. т (2002 г. – 135,4 тыс. т). Максимально снизились выбросы *твердых веществ* – с 31,4 до 14,0 тыс. т (на 55,3 %). Выбросы SO₂ уменьшились со 111,3 до 74,0 тыс. т (33,6 %), CO – с 31,3 до 16,7 тыс. т (46,8 %), *прочих газообраз-*

ных и жидких веществ – с 2,16 до 2,10 тыс. т (3,05 %). Увеличилось количество выбрасываемых оксидов азота (42,4 %), составившее в 2016 г. 9,3 тыс. т.

За это же время в регионе снизились показатели смертности от внешних причин – с 261,6 до 116,0 на 100 тыс. человек (55,7 %), в том числе: случайных отравлений алкоголем – с 52,9 до 4,8 (90,9 %), самоубийств – с 61,7 до 15,6 (74,7 %), убийств – с 31,6 до 7,0 (77,8 %) [Государственный..., 1997, 1999, 2000, 2005; Официальная..., 2018; Социально-экономическое..., 2018].

В 2016 г. ИФО ВРП к 1996 г. составил 135,8 %, к 2000 г. – 129,3 %.

Анализ табл. 2 показывает, что в целом для региона наблюдается тесная корреляционная связь между выбросами твердых веществ и других опасных ингредиентов, с одной стороны, и показателями смертности населения от различных внешних причин, с другой. Значения коэффициентов корреляции для экономического показателя по модулю ниже, чем для выбросов загрязняющих веществ, особенно в период 2002–2016 гг.

Отрицательные коэффициенты корреляции с выбросами оксидов азота, скорее всего, обусловлены проводимой газификацией. В отличие от остальных наиболее распространенных загрязняющих веществ, содержание которых на протяжении значительного времени сокращалось, количество выбросов оксидов азота в последние годы, напротив, увеличивалось. Других существенных факторов данного изменения, связанных со стационарными источниками загрязнения, не установлено.

Негативное воздействие алкоголя могло быть усилено воздействием загрязненного воздуха. Так, среди пожилых людей загрязнение воздуха твердыми частицами, диоксидом азота, озоном, окисью углерода и диоксидом серы ведет к увеличению в крови уровней концентрации ферментов печени (в частности, аспартатаминотрансферазы – АСТ, аланинаминотрансферазы – АЛТ и γ -глутамилтранспептидазы – γ -ГТФ) в большей степени у лиц, не занимающихся физическими упражнениями и употребляющими алкоголь [Kim et al., 2015]. Также показано [Абдукаримов, Искандаров, 2010], что этиловый спирт в малых количествах в крови благотворно влияет на исход при отравлении угарным газом, однако в больших концентрациях усиливает токсическое действие карбоксигемоглобина, повышая риск смерти. В этой связи в дальнейших исследованиях, особенно в случае ухудшения социально-экологической ситуации, необходимо обратить внимание на категорию населения, занятую

на производстве, то есть наиболее приближенную к источникам загрязнения и в то же время злоупотребляющую спиртными напитками.

Важно отметить, что в Северо-Западном федеральном округе (СЗФО) больше всего преступлений, сопряженных с насильственными действиями в отношении потерпевших, приходится на регионы с наибольшим количеством выбросов твердых веществ (Республика Коми > Вологодская > Архангельская > Мурманская обл.) [Рыбаков, 2017]. В целом по данным за 2013 г. для 11 регионов СЗФО (с учетом логнормального распределения числа преступлений данного вида) между этими показателями наблюдалась тесная корреляционная связь ($r = 0,87$; $r_{\text{крит.}} = 0,602$ при $p = 0,05$ и $n = 11$). При снижении выбросов в большинстве регионов и федеральном округе в целом эта связь (с учетом нормального распределения значений обоих показателей) несколько ослабевает (по данным за 2015 г., $r = 0,83$).

Имеются работы, связывающие суицидальное и агрессивное поведение с воздействием социально-экономических факторов [Молчанова, 2014]. Так, установлено, что в Республике Карелия попытки суицидов совершались по причине аффективного симптомокомплекса, а именно тревоги либо депрессии, либо чаще – сочетания тревоги и депрессии [Молчанова, Базарова, 2011]. В этих исследованиях использовались данные о личностных особенностях, здоровье, материальном и семейном положении и т. п. у 54 выживших после попыток суицида пациентов психоневрологического диспансера за период 2005–2009 гг. В свою очередь, исследования, осуществляемые нами, учитывают значительные изменения экологических параметров и показателей смертности от разных причин смерти за большие временные интервалы. Кроме того, только за период 2005–2009 гг. ежегодно фиксировалось, например, не менее 200 завершенных суицидов (максимум составил 284 случая в 2005 г.), что может быть важным для изучения спектра причин суицидального поведения.

Таким образом, учет экологических данных при исследовании случаев завершенных и незавершенных суицидов, агрессивных действий, случайных отравлений и т. д. позволяет расширить комплекс учитываемых факторов, влияющих на негативные процессы, связанные со здоровьем населения конкретной территории или региона в целом.

Уличная пыль и здоровье человека

В городах, где в качестве противогололедных средств используется песок (нередко

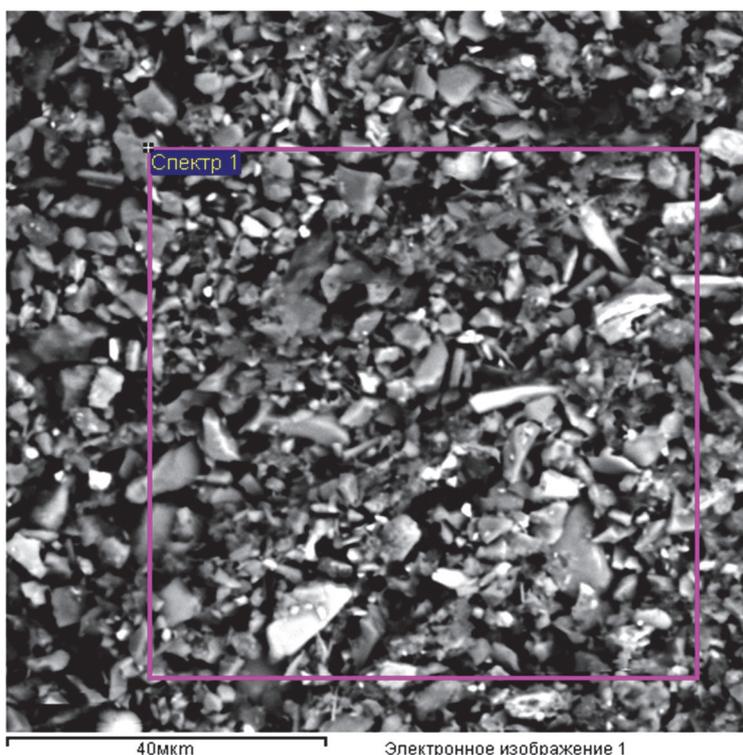


Рис. 5. Электронное изображение частиц фракции $< 0,01\text{ мм}$ [по: Рыбаков, Слуковский, 2009]

Fig. 5. The electronic image of the particles fraction $< 0.01\text{ mm}$ [after: Rybakov, Slukovsky, 2009]

вместе с солью) и непромытая каменная крошка, дополнительным источником загрязнения воздуха являются мелкодисперсные частицы, содержащиеся в соответствующей по размеру литотехнической фракции и поднимаемые в воздух ветром и проходящим автотранспортом в сухую погоду в бесснежный период. Суспендированные пылевидные частицы, распространяющиеся в том числе за пределы автомобильных дорог, представляют потенциальную угрозу здоровью людей.

При перемешивании мелкодисперсных частиц с песком и частично с почвой на дорогах в основном по краям проезжей части образуется разный по мощности слой осадков, называемый в системе жилищно-коммунального хозяйства сметом. В ходе дорожного движения в материал осадков попадают также частицы асфальта, дорожной разметки, истирающихся шин, тормозных колодок, легированных поверхностей транспортных средств. Эти компоненты являются дополнительными факторами загрязнения городских территорий. Так, для г. Петрозаводска установлен следующий ряд элементов по отношению их содержания в специально выделенной фракции $< 1\text{ мм}$ материала старого дорожного покрытия к медианному содержанию в почвах города (раз): Zn (64,4),

Mo (10,1), Cu (4,4), Co (4,3), Ni (4,2), V (3,5), Mn (3,2), W (2,8), Sn (2,2), Cr (1,9), As ($\sim 0,79$), Sb (0,73), Pb (0,38), Cd (0,31) [Рыбаков, 2017]. Лом асфальтовых и асфальтобетонных покрытий отнесен к отходам четвертого класса опасности [ФККО, 2017]. Полученные результаты предполагают дальнейшее изучение состава тяжелых металлов дорожных покрытий как возможного дополнительного фактора экологического риска.

Проведение микрозондового анализа позволило получить элементные составы частиц фракции $< 0,01\text{ мм}$ дорожных осадков в г. Петрозаводске (отбор проб осенью 2006 г.) (рис. 5). Особенностью состава отдельных частиц является нередко повышенное (до 30 % и более по весу) содержание углерода на их поверхности. По всей видимости, оно связано с наличием пленок нефтепродуктов, обволакивающих эти частицы. При этом количество углерода, содержащегося на исследуемых поверхностях за счет углеродного напыления, не превышает 7 %. В составе некоторых частиц с размерами $< 0,01\text{ мм}$ фиксируются такие опасные элементы, как Pb, Cu, Zn, содержится от 15 до 85 % Fe. Количественный спектральный анализ 20 проб дорожной пыли выявил в ней повышенные концентрации (мг/кг): Mn

(до 2000), V (до 230), Cu (до 96). Содержание Pb не превышало 23 мг/кг, Ni – 30, Co – 17. В количествах выше кларка (2,5 мг/кг) обнаружено Sn – 3,7–10 мг/кг (n = 13). Zn спектральным методом не определялся.

С извлечением из проб пыли более грубых частиц содержание Cr значительно возрастает: во фракции < 0,01 мм оно колеблется от 41 до 93 мг/кг (среднее арифметическое 75,7; n = 10), во фракции < 0,1 мм – от 28 до 41 мг/кг (среднее арифметическое 33,5; n = 10). Кроме Cr (p = 0,000) во фракции < 0,01 мм по критерию Стьюдента отмечено достоверно более высокое по сравнению с фракцией < 0,1 мм накопление Ni (p = 0,000) и Pb (p = 0,039). Содержание Co, напротив, достоверно выше во фракции, содержащей более крупные частицы (p = 0,001). Статистические различия средних значений незначимы для IgMn (p = 0,768), V (p = 0,705), IgSn (p = 0,554) и IgCu (p = 0,190).

Относительно небольшая концентрация Pb в дорожной пыли может объясняться вступлением в силу с 1 июля 2003 г. Федерального закона «О запрете производства и оборота этилированного бензина в Российской Федерации». Анализ проб бензина, отобранных случайным образом, проведенный в 2006 г., выявил содержание в них Pb ниже установленных нормативов (табл. 3). Случаи использования в г. Петрозаводске этилированного бензина не отмечены.

Анализ методом ICP-MS показал, что содержание тяжелых металлов (за исключением Pb и Cd) в уличной пыли, отобранной с борта автомобиля, выше их установленного [Рыбаков и др., 2013; Рыбаков, 2017] медианного содержания в почвах города (раз): W (22,3), Cu (5,6),

Co (5,0), V (4,5), Zn (3,1), Mn (2,8), Ni (2,7), Sb (2,5), Sn (2,4), Cr (1,8), Mo (1,6), Pb (0,82), Cd (0,27).

Таким образом, потенциальный экологический риск могут представлять как сами пылевидные частицы (из-за присутствия осколочных, нередко остроугольных форм), так и токсиканты, находящиеся в их составе. Например, поступление в организм повышенных концентраций Mn приводит к увеличению частоты респираторных заболеваний, в том числе пневмоний, V – к смертности от легочных заболеваний (бронхиты, пневмонии), Cr (в виде аэрозоля Cr₂O₃) – к воздействию на верхние дыхательные пути с развитием ринита и возможным поражением придаточных полостей носа [Бандман и др., 1989]. Поступление Cu в городских условиях через легкие считается незначительным, составляя при ежедневной ингаляции 23 м³ воздуха не более 0,02 мг в сутки [Бандман и др., 1988]. Вместе с тем повышенная смертность от рака органов дыхания и других локализаций характерна для производств рафинирования этого металла как результат совместного действия комплекса факторов [Адриановский, и др., 2008]. Высокое содержание Cu, превышающее кларк в земной коре по А. П. Виноградову 47 мг/кг [Войткевич и др., 1990] в 3,3–4,7 раза и медианное содержание в почвах города 36,6 мг/кг [Рыбаков и др., 2013] в 4,2–6,1 раза, выявленное в уличной пыли, предполагает дальнейшее изучение проблемы загрязнения городской среды этим и другими потенциально опасными элементами.

Существующими нормативами установлены (табл. 4) рекомендуемые референтные уровни ингаляционных воздействий как взвешен-

Таблица 3. Результаты испытаний нефтепродуктов на содержание свинца

Table 3. Test results of petroleum products for lead content

№№ п/п No.	Марка автомобильного бензина Gasoline brand	Нормы по ГОСТ, ТУ, г/дм ³ Standards according to GOST, tech. regulations, g/dm ³	Фактическое содержание Pb, г/дм ³ Actual content of Pb, g/dm ³	Номер и дата отчета об испытаниях нефтепродукта Oil product test report number and date
1	«А-76» А-76	0,013	0,010	925, 07.11.2006
2	«Нормаль-80» Normal 80	0,010	0,002	928, 07.11.2006
3	«Регулятор-92» Regulator-92	0,010	0,002	927, 07.11.2006
4	«Аи-92» Аи-92	0,005	0,002	926, 07.11.2006

Примечание. Данные получены КРОО «Ассоциация зеленых Карелии» (российско-шведский проект «Зеленый транспорт» в генеральном плане развития Петрозаводска). Анализы выполнены в Испытательной лаборатории нефтепродуктов ЗАО «Карелиянефтепродукт».

Note. The data was obtained by the KRPO 'Association of the Environmental Groups (the Green) of Karelia' (Russian-Swedish project 'Green Transport' in the urban development master plan of Petrozavodsk). The analyzes were performed in the Test Laboratory of Petroleum Products of ZAO Karelianefteproduct.

Таблица 4. Референтные концентрации для острых и хронических ингаляционных воздействий [извлечение из: Руководство..., 2004]

Table 4. Reference concentrations for acute and chronic inhalation exposures [extract from: Manual..., 2004]

Вещество Substance	Референтная концентрация, мг/м ³ Reference concentrations, mg/m ³	Критические органы / системы Critical organs / systems
Острые ингаляционные воздействия Acute inhalation exposures		
Взвешенные вещества Suspended substances	0,3	органы дыхания, системные эффекты respiratory organs, system effects
Взвешенные частицы с размером < 10 мкм Suspended particles < 10 µm	0,15	органы дыхания, системные эффекты respiratory organs, system effects
Взвешенные частицы с размером < 2,5 мкм Suspended particles < 2,5 µm	0,065	органы дыхания, системные эффекты respiratory organs, system effects
Медь Copper	0,1	органы дыхания respiratory organs
Ванадий Vanadium	0,0002	органы дыхания respiratory organs
Никель Nickel	0,003	иммунная система, органы дыхания immune system, respiratory organs
Сурьма Antimony	0,0004	кровь blood
Хронические ингаляционные воздействия Chronic inhalation exposures		
Взвешенные вещества Suspended substances	0,075	органы дыхания, смертность respiratory organs, mortality
Взвешенные частицы с размером < 10 мкм Suspended particles < 10 µm	0,05	органы дыхания, смертность, сердечно-сосудистая система, развитие respiratory organs, mortality, cardiovascular system, development
Взвешенные частицы с размером < 2,5 мкм Suspended particles < 2,5 µm	0,015	органы дыхания, смертность respiratory organs, mortality
Вольфрам Tungsten	0,1	органы дыхания respiratory organs
Медь Copper	2·10 ⁻⁵	органы дыхания, системные эффекты respiratory organs, system effects
Ванадий Vanadium	7·10 ⁻⁵	органы дыхания respiratory organs
Кобальт Cobalt	2·10 ⁻⁵	органы дыхания respiratory organs
Цинк Zinc	0,009	органы дыхания, иммунная система (сенсibilизация), кровь respiratory organs, immune system (sensitization), blood
Никель Nickel	5·10 ⁻⁵	органы дыхания, кровь, иммунная система, рак, центральная нервная система (ЦНС) respiratory organs, blood, immune system, cancer, central nervous system (CNS)
Марганец Manganese	5·10 ⁻⁵	ЦНС, нервная система, органы дыхания CNS, nervous system, respiratory organs
Сурьма Antimony	0,0004	органы дыхания respiratory organs
Олово Tin	0,0002	
Олово (II) оксид Tin oxide	0,02	
Хром Chromium	0,0001	органы дыхания, печень, почки, иммунная система, желудочно-кишечный тракт respiratory organs, liver, kidneys, immune system, gastrointestinal tract
Молибден Molybdenum	0,012	

ных веществ (TSP), взвешенных частиц с размером < 10 мкм (PM_{10}) и $< 2,5$ мкм ($PM_{2,5}$), так и многих других веществ, включая тяжелые металлы и их соединения. В табл. 4 включены те тяжелые металлы, которые чаще всего обнаруживаются в городской уличной пыли в повышенных количествах и могут представлять дополнительный риск для критических органов или систем человека при вдыхании взвешенных веществ.

Вероятное воздействие комплекса метеорологических и экологических факторов на уровень смертности населения

Погодно-климатические, в том числе метеорологические факторы – температура воздуха, влажность, ветровой режим – в совокупности в той или иной степени оказывают положительное или отрицательное воздействие на здоровье как при отсутствии загрязнения воздуха, так и при его наличии [Климатические..., 2003]. В последнем случае текущие метеорологические условия влияют на распределение поступивших в атмосферу загрязнителей, сокращая или увеличивая степень воздействия. Ниже приводятся примеры таких взаимодействий.

На рис. 6 показана динамика месячной смертности населения Республики Карелия за 2013–2017 гг., рассчитанной с учетом ко-

эффициента годового выражения. Как видно из данного рисунка, наибольшей смертностью отличается январь. Избыточная смертность в европейских странах, а также в России в Ивановской, Саратовской и Архангельской областях в зимний период (обычно в него включают декабрь–март) связывается с меняющейся в течение года температурой воздуха [Концевая и др., 2014]. Однако следует иметь в виду, что одним из следствий понижения температуры в зимний период является увеличение сжигания топлива, что, в свою очередь, ведет к росту количества выбросов загрязняющих веществ в атмосферный воздух.

Так, в г. Петрозаводске в январе 2016 г. максимальный режим работы ТЭЦ в условиях аномально холодной погоды и застойных явлений в атмосфере обусловил рост содержания учитываемых региональным Центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ЦГМС) загрязняющих веществ: CO – до 2,2 ПДК и бенз(а)пирена – до 6,1 ПДК, выявленный в разовых пробах наружного воздуха [Государственный..., 2017]. Такое сочетание факторов, в свою очередь, могло привести к наибольшему за весь период 2013–2017 гг. уровню смертности населения в этом месяце ($OKC_{гв} = 13,51\%$, что на 5,6 % выше среднеянварского уровня за пять лет и на 17,9 % выше OKC за 2016 г.). Этот уровень в указанный пятилетний период

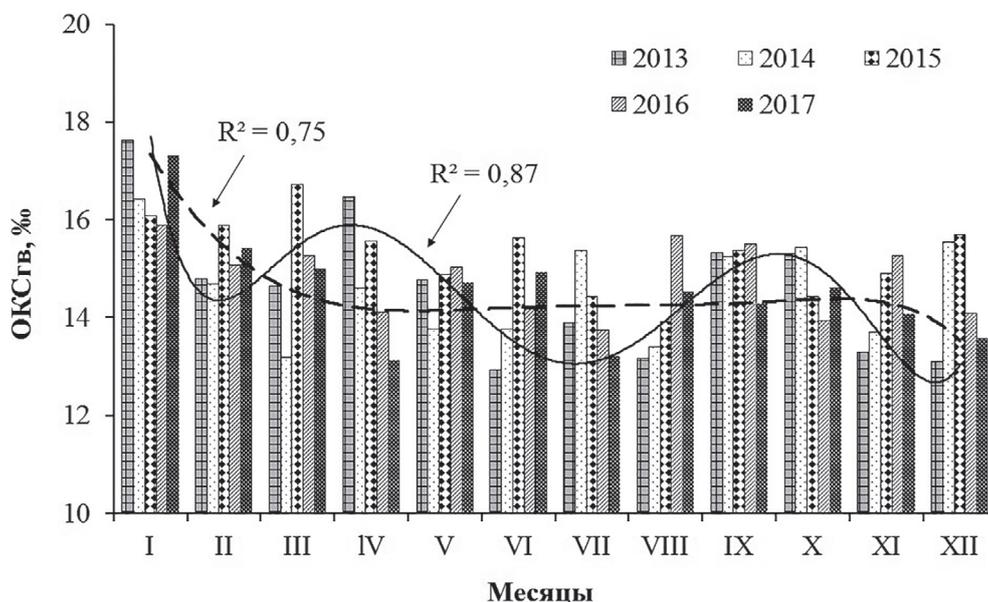


Рис. 6. Уровни общей смертности населения за 2013–2017 гг.:

полиномиальные кривые 6-го порядка: сплошная – за 2013 г., пунктирная – за 2017 г.
 Источник данных для расчетов и построений: <http://www.gks.ru/region/doc1186/Main.htm>

Fig. 6. The levels of total mortality in 2013–2017:

6th order polynomial curves: solid – for 2013, dashed – for 2017.
 Data source for calculations and plotting: <http://www.gks.ru/region/doc1186/Main.htm>

Таблица 5. Уровень смертности населения, температура воздуха, количество и интенсивность атмосферных осадков в г. Петрозаводске в марте–апреле 2013–2017 гг.

Table 5. The mortality rate, air temperature, amount and rate of precipitation in the city of Petrozavodsk in March–April 2013–2017

	2013		2014		2015		2016		2017	
	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV
Уровень смертности, % Mortality rate, %	8,51	8,44	7,74	8,35	8,98	8,21	8,00	8,08	9,12	7,98
Средняя за месяц температура воздуха, °С Average monthly air temperature, °С	-10,2	+2,8	-0,3	+3,5	+0,7	+2,2	-1,3	+3,5	-1,0	+0,2
Количество осадков, мм Precipitation, mm	16,6	22,1	31,4	13,2	17,0	36,4	11,2	49,6	21,7	58,2
Количество дней с осадками Number of precipitation days	10	11	11	8	12	15	9	13	16	20
Средняя интенсивность осадков в дни с осадками, мм/сут Average precipitation rate during precipitation days, mm/day	1,66	2,01	2,85	1,65	1,42	2,43	1,24	3,82	1,36	2,91

Примечание. Первичные данные по общей смертности получены в Карелиястате. Метеоданные получены по станции «Петрозаводск»: <http://aisori.meteo.ru/ClimateR>.

Note. Primary data on total mortality were obtained in the Karelian Office of the Federal State Statistic Service. Meteorological data were obtained at the Petrozavodsk station: <http://aisori.meteo.ru/ClimateR>.

обусловил наличие следующих корреляционных связей между среднемесячной температурой и уровнем смертности в холодный сезон: январь–март, декабрь – $r = -0,383$, $p = 0,095$; январь–февраль – $r = -0,650$, $p = 0,042$. При исключении из выборки данных, соответствующих самому холодному месяцу (январь 2016 г.), корреляционная связь резко ослабевает: январь–март, декабрь – $r = -0,227$, $p = 0,351$; январь–февраль – $r = -0,482$, $p = 0,188$, а самому теплomu (март 2015 г.) – заметно усиливается: январь–март, декабрь – $r = -0,527$, $p = 0,021$.

Аналогичные корреляционные связи между среднемесячной температурой и вкладом в годовую смертность (ОКС) учитываемых месяцев оказались теснее: январь–март, декабрь – $r = -0,491$, $p = 0,028$; январь–февраль – $r = -0,734$, $p = 0,016$.

Другим важным обстоятельством для г. Петрозаводска является рост из-за запыленности содержания в его атмосфере взвешенных веществ в марте и особенно в апреле [Государственный..., 2014, 2015, 2017, 2018 и др.]. Так, по имеющимся данным, в 2013 и 2014 гг. их концентрация в разовых пробах городского воздуха превышала ПДК в 1,1–3,4 раза в 0,3 и 3,0 % случаев (апрель и март–апрель соответственно), в 2016 и 2017 гг. – в 1,1–2,0 раза в 0,7 % случаев (март–апрель). В остальные месяцы превышений ПДК не наблюдалось. Следует отметить ориентировочный харак-

тер приведенных данных в связи с наличием в г. Петрозаводске только одного стационарного поста наблюдений Карельского ЦГМС.

Повышенную запыленность города в весенний период вызывают ранний сход снега, дефицит и относительно слабая интенсивность осадков (табл. 5). Из таблицы видно, что уровень смертности населения г. Петрозаводска в апреле оказывается наименьшим при значительном увеличении количества осадков (2016 и 2017 гг.). Более высокий уровень отмечен при относительно высокой среднемесячной температуре воздуха и небольшом количестве осадков. Линейный коэффициент корреляции для апреля между уровнем смертности и количеством осадков составил $-0,941$ ($p = 0,017$), а со средней интенсивностью осадков (отношение их количества к количеству дней с осадками) – оказался равным $-0,779$ ($p = 0,120$). При этом корреляционная связь между среднемесячной температурой и уровнем смертности не является статистически значимой при $p \gg 0,1$: $r = 0,582$ ($p = 0,303$).

Для марта соответственно вычислены следующие коэффициенты корреляции: $-0,260$, $-0,593$ и $0,011$. Максимальным количеством осадков и наибольшей их интенсивностью характеризовался март 2014 г. (см. табл. 5), что, вероятно, обеспечило частичный смыв за счет талых и дождевых вод накопленных в зимний период опасных пылевидных отложений и, как

следствие, некоторое снижение уровня смертности как в марте, так и в апреле по сравнению с соответствующими месяцами 2013 г.

Таким образом, влияние на здоровье человека загрязнения, связанного с выбросами промышленных и энергетических объектов, может быть дополнено сезонными воздействиями, связанными с изменениями количества атмосферных осадков в сочетании с запыленностью и в целом загрязнением городской среды.

Выводы

Из представленных выше материалов и их анализа следует ряд выводов:

- атмосферный воздух – это среда, посредством которой происходит наиболее быстрое проникновение загрязняющих веществ в живые организмы, находящиеся в зоне аэрогенного воздействия. В том числе это касается и человека, вдыхающего загрязненный воздух и накапливающего вредные вещества, включая высокотоксичные, в разных органах;
- перестройка структуры загрязнения урбогеосистем Республики Карелия техногенными выбросами сопровождается увеличением ОПЖ, что в большей степени выражено для периода с 2002 по 2016 гг. Одной из составляющих этого роста является уменьшение смертности населения от внешних причин (наряду со снижением смертности от болезней системы кровообращения), в частности самоубийств и убийств. Важное место в этих изменениях отводится сокращению выбросов твердых и ряда других наиболее распространенных вредных веществ, что согласуется с имеющимися публикациями о влиянии химических загрязнений на суицидальное и агрессивное поведение человека;
- важнейшими в экологическом отношении и очень опасными для здоровья человека являются попавшие в нижние слои атмосферы взвешенные частицы. Их концентрация и влияние зависят от количества выбросов предприятий, использования определенных видов противогололедных материалов, качества зимней и весенней уборки территорий в населенных пунктах, количества и интенсивности движения в них автотранспорта, погодных-климатических факторов (температура воздуха, количество атмосферных осадков, ветровой режим);
- усиливающим опасность фактором является содержание в пыли токсикантов, в том числе, как это показано для г. Петрозавод-

- ска, тяжелых металлов (W, Cu, V, Co, Zn, Ni, Mn, Sb, Sn, Cr, Mo). Для вредных веществ существуют референтные концентрации для острых (TSP, PM₁₀, PM_{2,5}, Cu, V, Ni, Sb) и хронических (TSP, PM₁₀, PM_{2,5}, все перечисленные элементы) ингаляционных воздействий;
- рост промышленного производства, урбанизация, отсутствие необходимых экологически обоснованных управленческих решений ведут к обострению указанных выше проблем и требуют скорейшего поиска их эффективного решения.

Автор признателен чл.-корр. РАН, проф. А. Ф. Титову за внимание к настоящей работе и ценные советы.

Литература

Абдукаримов Б. А., Искандаров А. И. Особенности судебно-медицинской токсикометрии острых отравлений угарным газом, сочетанных с алкогольной интоксикацией // Судебно-медицинская экспертиза. 2010. № 1. С. 30–33.

Адриановский В. И., Липатов Г. Я., Константинов В. Г., Шарипова Н. П., Безрукова Т. С., Чичерин Д. В. Результаты изучения смертности от злокачественных опухолей рабочих, занятых в основных производствах рафинирования меди // Электронный научно-образовательный вестник «Здоровье и образование в XXI веке». 2008. № 2. С. 63–64. URL: <https://cyberleninka.ru/article/v/rezultaty-izucheniya-smertnosti-ot-zlokachestvennyh-opuholey-rabochih-zanyatyh-v-osnovnyh-proizvodstvah-rafinirovaniya-medi> (дата обращения: 24.05.2018).

База данных показателей муниципальных образований (БД ПМО) / Федеральная служба государственной статистики. URL: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/bd_munst/munst.htm (дата обращения: 22.05.2018).

Бандман А. Л., Гудзовский Г. А., Дубейковская Л. С. Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов I–IV групп: Справочное издание / Под ред. В. А. Филова. Л.: Химия, 1988. 512 с.

Бандман А. Л., Волкова Н. В., Грехова Т. Д. Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов V–VIII групп: Справочное издание / Под ред. В. А. Филова. Л.: Химия, 1989. 592 с.

Боев Б. М., Быстрых В. В. Антропогенное загрязнение атмосферного воздуха и здоровье населения // Комплексная оценка качества атмосферы промышленных городов Оренбургской области. Оренбург: Изд-во ОГУ, 1999. С. 129–146.

Войткевич Г. В., Кокин А. В., Мирошников А. Е., Прохоров В. Г. Справочник по геохимии. М.: Недра, 1990. 480 с.

Гичев Ю. П. Загрязнение окружающей среды и здоровье человека. (Печальный опыт России). Новосибирск: СО РАМН, 2002. 230 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1993–году / Министерство экологии и природных ресурсов Республики Карелия. Петрозаводск, 1994 – 111 с., 1995 – 126 с., 1996 – 140 с., 1997 – 176 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1997–году / Государственный комитет охраны окружающей среды по Республике Карелия. Петрозаводск, 1998 – 220 с., 1999 – 264 с., 2000–214 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2002 году / Управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Республике Карелия. Петрозаводск, 2003. 256 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2004 году / Министерство сельского, рыбного хозяйства и продовольствия Республики Карелия; Сост. А. Д. Волков. Петрозаводск: Скандинавия, 2005. 335 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2005 году / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия. Петрозаводск: ПетроПресс, 2006. 344 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2006 году / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия; Сост. А. Н. Громцев, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия, 2007. 308 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2007 году / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2008. 304 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2010. 296 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2010 году / Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия. Петрозаводск, 2011 – 292 с., 2012 – 294 с.; 2013 – 328 с.; 2014 – 300 с., 2015 – 272 с., 2017 – 260 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2017 году / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Петрозаводск, 2018. 292 с.

Демографический ежегодник России. М.: Росстат, 2002–2015, 2017. [Электронные документы]. URL: http://www.gks.ru/wps/wcm/connect/rossstat_main/rosstat/ru/statistics/publications/catalog/doc_1137674209312 (дата обращения: 08.04.2019).

Климатические изменения: взгляд из России / Под ред. В. И. Данилова-Данильяна. М.: ТЕИС, 2003. 416 с.

Концевая А. В., Лукьянов М. М., Худяков М. Б., Кляшторный В. Г., Баланова Ю. А., Калинина А. М., Бойцов С. А. Сезонные и помесечные изменения смертности в регионах Российской Федерации

с различными климато-географическими характеристиками // Российский кардиологический журнал. 2014. № 11(115). С. 25–30. doi: 10.15829/1560-4071-2014-11-25-30

Молчанова Е. В. Здоровье населения как базовое условие социально-экономического развития общества: автореф. дис. ... докт. экон. наук. М., 2014. 52 с.

Молчанова Е. В., Базарова Е. Н. Влияние социально-экономических факторов на суицидальное поведение // Экономические и социальные перемены: факты, тенденции, прогноз. 2011. № 4(16). С. 86–96.

Онищенко Г. Г., Новиков С. М., Рахманин Ю. А., Авалиани С. Л., Буштуева К. А. Основы оценки риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду / Под ред. Ю. А. Рахманина, Г. Г. Онищенко. М.: ГУ НИИ ЭЧиГОС им. А. Н. Сысина РАМН, 2002. 408 с.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2014 году. Государственный доклад / Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. М., 2015. 206 с.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2016 году. Государственный доклад / Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека. М., 2017. 220 с.

Официальная статистика. Население / Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Республике Карелия. URL: http://krl.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_ts/krl/ru/statistics/population/ (дата обращения: 22.05.2018).

Оценка доклада по «горячим точкам» Баренцева региона. Описание состояния 42 исходных экологических «горячих точек». Отчет Акваплан-нива. НЕФКО/БФГТ, 2013. 133 с.

Ревич Б. А. Волны жары, качество атмосферного воздуха и смертность населения Европейской части России летом 2010 года: результаты предварительной оценки // Экология человека. 2011. № 7. С. 3–9.

Ревич Б. А., Авалиани С. Л., Тихонова Г. И. Экологическая эпидемиология. М.: Академия, 2004. 384 с.

Руководство по оценке риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду Р 2.1.10.1920-04. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2004. 143 с.

Рыбаков Д. С. Выбросы загрязняющих веществ как региональный фактор изменения показателей смертности // Уч. записки ПетрГУ. Серия «Естественные и технические науки». 2014а. № 2(139). С. 65–69.

Рыбаков Д. С. Статистическая оценка связи между показателями смертности и выбросами загрязняющих веществ в условиях урбанизации // Принципы экологии. 2014б. № 1(9). С. 59–73. doi: 10.15393/j1.art.2014.3361

Рыбаков Д. С. Геоэкология Карелии: геохимический подход к проблемам оценки риска. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 313 с.

Рыбаков Д. С., Крутских Н. В., Шелехова Т. С., Лаврова Н. Б., Слукровский З. И., Кричевцова М. В., Лазарева О. В. Климатические и геохимические ас-

пекты формирования экологических рисков в Республике Карелия / Отв. ред. А. В. Яблоков. СПб.: ЭлекСис, 2013. 130 с.

Рыбаков Д. С., Слукровский З. И. Техногенные мелкодисперсные осадки городской среды как потенциальный фактор, формирующий риск здоровью населения // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 12. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 173–174.

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженгина С. Ю., Светова Е. Н., Рыбникова З. П., Михайлова А. И., Парамонов А. С., Утицына В. Л., Эхова М. В., Колодей В. С. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 7. С. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Синицын И. С. Оценка влияния загрязнения атмосферного воздуха города Ярославля на заболеваемость органов дыхания // Ярославский педагогический вестник. Т. III (Естественные науки). Ярославль, 2011. № 1. С. 190–194.

Социально-экономическое положение Республики Карелия – 2018 г. / Федеральная служба государственной статистики. URL: <http://www.gks.ru/region/doc1186/Main.htm> (дата обращения: 22.05.2018).

ФККО – Федеральный классификационный каталог отходов (2017). Утв. Приказом Росприроднадзора от 22.05.2017 № 242. URL: <http://classinform.ru/fkko-2017/83020001714.html> (дата обращения: 03.05.2018).

Червякова Ю. И. Комплексный анализ загрязнения атмосферного воздуха Мурманской области предприятиями металлургической и горно-химической промышленности за период с 2000 по 2012 годы // VI Международная студенческая электронная научная конференция. Студенческий научный форум 2014. URL: <http://www.scienceforum.ru/2014/pdf/5321.pdf> (дата обращения: 24.05.2018).

Air Quality Guidelines. Global Update 2005. Particulate matter, ozone, nitrogen dioxide and sulfur dioxide. Copenhagen: WHO Regional Office for Europe, 2006. 496 p.

ATSDR (Agency for Toxic Substances and Disease Registry). 1998. Toxicological Profile for Sulfur Dioxide. December 1998. U. S. Public Health Service. URL: www.atsdr.cdc.gov/toxprofiles/tp116.pdf (дата обращения: 30.04.2018).

Bakian A. V., Huber R. S., Coon H., Gray D., Wilson P., McMahon W. M., Renshaw P. F. Acute air pollution exposure and risk of suicide completion // Am. J. Epidemiol. 2015. Vol. 181, no. 5. P. 295–303. doi: 10.1093/aje/kwu341

Bell M. L., Davis D. L., Fletcher T. A Retrospective assessment of mortality from the London smog episode of 1952: The Role of influenza and pollution // Env. Health Persp. 2004. Vol. 112, no. 1. P. 6–8.

Calderón-Garcidueñas L., González-Maciel A., Reynoso-Robles R., Delgado-Chávez R., Mukherjee P. S., Kulesza R. J., Torres-Jardón R., Ávila-Ramírez J., Villarreal-Ríos R. Hallmarks of Alzheimer disease are evolving relentlessly in Metropolitan Mexico City infants, children and young adults. APOE4 carriers have higher suicide risk and higher odds of reaching NFT stage V at ≤ 40

years of age // Environ. Res. 2018. Vol. 164. P. 475–487. doi: 10.1016/j.envres.2018.03.023

Chambliss S., Miller J., Façanha C., Minjares R., Blumberg K. The Impact of stringent fuel and vehicle standards on premature mortality and emissions. Washington, DC: The International Council on Clean Transportation. 2013. 96 p.

Ghorani-Azam A., Riahi-Zanjani B., Balali-Mood M. Effects of air pollution on human health and practical measures for prevention in Iran // J. Res. Med. Sci. 2016. Vol. 21: 65. doi: 10.4103/1735-1995.189646

CH2M HILL (China) Ltd. Study of air quality in the Pearl River Delta Region Agreement No. CE 106/98, Prepared for the Environmental Protection Department of the HK-SAR. 2002. URL: http://www.epd.gov.hk/epd/english/environmentinhk/air/study_rpts/study_pearl.html (дата обращения: 27.03.2018).

Health risks of air pollution in Europe – HRAPIE project. Recommendations for concentration-response functions for cost-benefit analysis of particulate matter, ozone and nitrogen dioxide. WHO Regional Office for Europe, 2013. 54 p.

Hoi K.-I., Zhang D.-B., Mok K.-M., Yuen K.-V. Association of human mortality with air pollution of Hong Kong // Toxics. 2014. Vol. 2, iss. 2. P. 158–164. doi: 10.3390/toxics2020158

Kashulina G., de Caritat P., Reimann C. Snow and rain chemistry around the “Severonikel” industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis // Atm. Env. 2014. Vol. 89. P. 672–682. doi: 10.1016/j.atmosenv.2014.03.008

Kim C., Jung S. H., Kang D. R., Kim H. C., Moon K. T., Hur N. W., Shin D. C., Suh I. Ambient particulate matter as a risk factor for suicide // Am. J. Psychiatry. 2010. Vol. 167(9). P. 1100–1107. doi: 10.1176/appi.ajp.2010.09050706

Kim K. N., Kim J. H., Jung K., Lim Y. H., Hong Y. C. Physical activity- and Alcohol-dependent association between air pollution exposure and elevated liver enzyme levels: An Elderly panel study // J. Prev. Med. Public Health. 2015. Vol. 48, no. 3. P. 151–169. doi: 10.3961/jpmph.15.014

Mylonas S. Sulphur dioxide emissions in Europe 1880–1991 and their effect on sulphur concentrations and depositions // Tellus. 1996. Ser. B. 48. P. 662–689. doi: 10.1034/j.1600-0889.1996.t01-2-00005.x

Official Statistics of Finland (OSF): Emissions into air by industry [e-publication]. ISSN=2323–7600. 2015. Helsinki: Statistics Finland. URL: http://www.stat.fi/til/tilma/2015/tilma_2015_2017-10-05_tie_001_en.html (дата обращения: 16.05.2018).

Rybakov D. S. Assessment of possible ecologo-demographic effects of air emissions by the example of Karelia // In: Biogenic-abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems / Eds. O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, D. Yu. Vlasov. Springer. 2016. P. 189–201. doi: 10.1007/978-3-319-24987-2_16

Sulfur dioxide AEGl Technical Support Document // Acute Exposure Guideline Levels for Selected Airborne Chemicals: Vol. 8. Washington, DC: The National Academies Press, 2010. 79 p.

Vestreng V., Myhre G., Fagerli H., Reis S., Tarrason L. Twenty-five years of continuous sulphur dioxide

emission reduction in Europe // *Atmospheric Chemical and Physics*. 2007. Vol. 7. P. 3663–3681.

WHO (World Health Organization). Ambient air pollution: A global assessment of exposure and burden of disease. 2016. 121 p.

Zhong L., Louie P. K. K., Zheng J., Wai K. M., Ho J. W. K., Yuan Z., Lau A. K. H., Yue D., Zhou Y. The

Pearl River Delta Regional Air Quality Monitoring Network – Regional Collaborative Efforts on Joint Air Quality Management // *Aerosol and Air Quality Research*. 2013. Vol. 13, no. 5. P. 1582–1597. doi: 10.4209/aaqr.2012.10.0276

Поступила в редакцию 25.05.2018

References

Abdulkarimov B. A., Iskandarov A. I. Osobennosti sudebno-meditsinskoi toksikometrii ostrykh otravlenii ugarnym gazom, sochetannykh s alkohol'noi intoksikatsiei [Forensic medical toxicometry of acute carbon monoxide poisoning during alcoholic intoxication]. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza* [Forensic Medical Expertise]. 2010. No. 1. P. 30–33.

Adrianovskii V. I., Lipatov G. Ya., Konstantinov V. G., Sharipova N. P., Bezrukova T. S., Chicherin D. V. Rezul'taty izucheniya smertnosti ot zlokachestvennykh opukholei rabochikh, zanyatykh v osnovnykh proizvodstvakh rafinirovaniya medi [Results of the study of mortality from malignant tumors of workers employed in the main copper refining industries]. *Elektronnyi nauchno-obrazovatel'nyi vestnik "Zdorov'e i obrazovanie v XXI veke"* [Electronic sci. and educ. bull. *Health and education in the XXI century*]. 2008. No. 2. P. 63–64. URL: <https://cyberleninka.ru/article/v/rezultaty-izucheniya-smertnosti-ot-zlokachestvennykh-opukholey-rabochih-zanyatykh-v-osnovnykh-proizvodstvakh-rafinirovaniya-medi> (accessed: 24.05.2018).

Bandman A. L., Gudzovskii G. A., Dubeikovskaya L. S. Vrednye khimicheskie veshchestva. Neorganicheskie soedineniya elementov I–IV grupp: Spravochnoe izdanie [Harmful chemicals. Inorganic compounds of elements of I–IV groups: Reference edition]. Ed. V. A. Filov. Leningrad: Khimiya, 1988. 512 p.

Bandman A. L., Volkova N. V., Grekhova T. D. Vrednye khimicheskie veshchestva. Neorganicheskie soedineniya elementov V–VIII grupp: Spravochnoe izdanie [Harmful chemicals. Inorganic compounds of elements of V–VIII groups: Reference edition]. Ed. V. A. Filov. Leningrad: Khimiya, 1989. 592 p.

Baza dannykh pokazatelei munitsipal'nykh obrazovaniy (BD PMO) [Database of Indicators of Municipal Entities (DB of IMF)]. Federal'naya sluzhba gos. statistiki [Federal State Statistics Service]. URL: http://www.gks.ru/free_doc/new_site/bd_munst/munst.htm (accessed: 22.05.2018).

Boev B. M., Bystrykh V. V. Antropogennoe zagryaznenie atmosfernogo vozdukha i zdorov'e naseleniya [Man-induced air pollution and human health]. *Kompleksnaya otsenka kachestva atmosfery promyshlennykh gorodov Orenburgskoi oblasti* [Comprehensive assessment of air quality in the industrial cities of the Orenburg Region]. Orenburg: OGU, 1999. P. 129–146.

Chervyakova Yu. I. Kompleksnyi analiz zagryazneniya atmosfernogo vozdukha Murmanskoi oblasti predpriyatiyami metallurgicheskoi i gorno-khimicheskoi promyshlennosti za period s 2000 po 2012 gody [Comprehensive analysis of air pollution caused by the enterprises of metallurgical and mining-chemical industry from 2000 to 2012 in the Murmansk Re-

gion]. *VI Mezhd. studencheskaya elektronnyaya nauch. konf. Studencheskii nauch. forum* [VI Int. student electronic sci. conf. Student Sci. Forum 2014]. URL: <http://www.scienceforum.ru/2014/pdf/5321.pdf> (accessed: 24.05.2018).

FKKO – Federal'nyi klassifikatsionnyi katalog otkhodov (2017) [FCCW – The Federal Classification Catalogue of Waste (2017)]. Utv. Prikazom Rosprirodnadzora ot 22.05.2017 N 242 [Approved by the Order of Rosprirodnadzor, May 22, 2017]. URL: <http://classinform.ru/fkko-2017/83020001714.html> (accessed: 03.05.2018).

Gichev Yu. P. Zagryaznenie okruzhayushchei sredy i zdorov'e cheloveka (Pechal'nyi opyt Rossii) [Pollution of the environment and human health (The sad experience of Russia)]. Novosibirsk: Sibir. Branch of the RAMS, 2002. 230 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredy Respubliki Kareliya v 1993–godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 1993]. Ministerstvo ekologii i prirodnykh resursov Respubliki Kareliya [The Ministry of Environmental Protection of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 1994 – 111 p., 1995 – 126 p., 1996 – 140 p., 1997 – 176 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredy Respubliki Kareliya v 1997–godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 1997]. Gosudarstvennyi komitet okhrany okruzhayushchei sredy po Respublike Kareliya [State Committee for Environmental Protection of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 1998 – 220 p., 1999 – 264 p., 2000 – 214 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredy Respubliki Kareliya v 2002 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2002]. Upravlenie prirodnykh resursov i okhrany okruzhayushchei sredy MPR Rossii po Respublike Kareliya [Department of Natural Resources and Environmental Protection of the MNR of Russia in the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 2003. 256 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredy Respubliki Kareliya v 2004 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2004]. Ministerstvo sel'skogo, rybnogo khozyaistva i prodovol'stviya Respubliki Kareliya [The Ministry of Agriculture, Fisheries and Food of the Republic of Karelia]. Ed. A. D. Volkov. Petrozavodsk: Skandinaviya, 2005. 335 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei prirodnoi sredy Respubliki Kareliya v 2004 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2004]. Ministerstvo sel'skogo, rybnogo khozyaistva i prodovol'stviya Respubliki

Kareliya [The Ministry of Agriculture, Fisheries and Food of the Republic of Karelia]. Ed. A. D. Volkov. Petrozavodsk: PetroPress, 2006. 344 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2006 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2006]. Ministerstvo sel'skogo, rybnogo khozyaistva i ekologii Respubliki Kareliya [The Ministry of Agriculture, Fisheries and the Environment of the Republic of Karelia]. Eds A. N. Gromtsev, O. L. Kuznetsov. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 308 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2007 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2007]. Ministerstvo sel'skogo, rybnogo khozyaistva i ekologii Respubliki Kareliya [The Ministry of Agriculture, Fisheries and the Environment of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2008. 304 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2009 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2009]. Ministerstvo sel'skogo, rybnogo khozyaistva i ekologii Respubliki Kareliya [The Ministry of Agriculture, Fisheries and the Environment of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2010. 296 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2010 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2010]. Ministerstvo po prirodopol'zovaniyu i ekologii Respubliki Kareliya [The Ministry for the Nature Management and Ecology of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 2011 – 292 p., 2012 – 294 p.; 2013 – 328 p.; 2014 – 300 p., 2015 – 272 p., 2017 – 260 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2017 godu [State Report on the Status of the Environment in the Republic of Karelia in 2017]. Ministerstvo prirodnykh resursov i ekologii Respubliki Kareliya [The Ministry for the Natural Resources and Ecology of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk, 2018. 292 p.

Demograficheskiy ezhegodnik Rossii [The Demographic Yearbook of Russia]. Moscow: Rosstat, 2002–2015, 2017. URL: http://www.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_main/rosstat/ru/statistics/publications/catalog/doc_1137674209312 (accessed: 08.04.2019).

Klimaticheskie izmeneniya: vzglyad iz Rossii [Climate change: a view from Russia]. Ed. V. I. Danilov-Danilyan. Moscow: TEIS, 2003. 416 p.

Kontsevaya A. V., Luk'yanov M. M., Khudyakov M. B., Klyashtornyi V. G., Balanova Yu. A., Kalinina A. M., Boitsov S. A. Sezonnnye i pomesyachnye izmeneniya smertnosti v regionakh Rossiiskoi Federatsii s razlichnymi klimato-geograficheskimi kharakteristikami [Seasonal and monthly changes in mortality in the regions of the Russian Federation with different climatic and geographical characteristics]. *Rossiiskii kardiologicheskii zhurn.* [Russ. J. Cardiology]. 2014. No. 11(115). P. 25–30. doi: 10.15829/1560-4071-2014-11-25-30

Molchanova E. V. Zdorov'e naseleniya kak bazovoe uslovie sotsial'no-ekonomicheskogo razvitiya obshchestva [Health of the population as a basic condition

for the socio-economic development of society]: Summary of DSc (Dr. of Econ.) thesis. Moscow, 2014. 52 p.

Molchanova E. V., Bazarova E. N. Vliyanie sotsial'no-ekonomicheskikh faktorov na suitsidal'noe povedenie [Influence of socio-economic factors on suicide behavior]. *Ekonomicheskie i sotsial'nye peremeny: fakty, tendentsii, prognoz* [Economical and social changes: facts, trends, forecast]. 2011. No. 4(16). P. 86–96.

Ofitsial'naya statistika. Naselenie [Official statistics. Population]. Kareliastat. URL: http://krl.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_ts/krl/ru/statistics/population/ (accessed: 22.05.2018).

Onishchenko G. G., Novikov S. M., Rakhmanin Yu. A., Avaliani S. L., Bushtueva K. A. Osnovy otsenki riska dlya zdorov'ya naseleniya pri vozdeistvii khimicheskikh veshchestv, zagryaznyayushchikh okruzhayushchuyu sredu [Fundamentals of assessment of public health risk from exposure to chemical pollution]. Eds. Yu. A. Rakhmanina, G. G. Onishchenko. Moscow: A. N. Sysin Res. Inst. of Human Ecology and Env. Health, RAMS, 2002. 408 p.

O sostoyanii sanitarno-epidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya v Rossiiskoi Federatsii v 2014 godu. Gosudarstvennyi doklad [On the Status of Sanitary and Epidemiological Welfare of the Population in the Russian Federation in 2014. A State Report]. Rospotrebnadzor. Moscow, 2015. 206 p.

O sostoyanii sanitarno-epidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya v Rossiiskoi Federatsii v 2016 godu. Gosudarstvennyi doklad [On the Status of Sanitary and Epidemiological Welfare of the Population in the Russian Federation in 2016. A State Report]. Rospotrebnadzor. Moscow, 2017. 220 p.

Otsenka doklada po "goryachim tochkam" Barentseva regiona. Opisaniye sostoyaniya 42 iskhodnykh ekologicheskikh "goryachikh tochek". Otchet Akvaplan-niva [Assessment of the Barents Hot Spot Report describing the state of 42 original Barents environmental 'hot spots'. An Akvaplan-niva Report]. NEFKO/BFGT, 2013. 133 p.

Revich B. A. Volny zhary, kachestvo atmosfernogo vozdukha i smertnost' naseleniya Evropeiskoi chasti Rossii letom 2010 goda: rezul'taty predvaritel'noi otsenki [Heat wave, air quality and mortality in European Russia in summer 2010: preliminary assessment]. *Ekol. cheloveka* [Human Ecol.]. 2011. No. 7. P. 3–9.

Revich B. A., Avaliani S. L., Tikhonova G. I. Ekologicheskaya epidemiologiya [Environmental epidemiology]. Moscow: Akademiya, 2004. 384 p.

Rukovodstvo po otsenke riska dlya zdorov'ya naseleniya pri vozdeistvii khimicheskikh veshchestv, zagryaznyayushchikh okruzhayushchuyu sredu P 2.1.10.1920–04 [Guidelines for assessing the health risks of the population when exposed to environmental pollutants P 2.1.10.1920–04]. Moscow: Federal'nyi tsentr gossanepidnadzora Minzdrava Rossii [The Federal Center for Sanitary and Epidemiological Supervision of the Russian Ministry of Health]. 2004. 143 p.

Rybakov D. S. Geoekologiya Karelii: geokhimicheskii podkhod k problemam otsenki riska [Geoecology of Karelia: a geochemical approach to the problems of risk assessment]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2017. 313 p.

- Rybakov D. S. Statisticheskaya otsenka svyazi mezhdu pokazatelyami smertnosti i vybrosami zagryaznyayushchikh veshchestv v usloviyakh urbanizatsii [Statistical estimation of the relationship between mortality rates and pollutant emissions in the conditions of urbanization]. *Principals of the Ecol.* 2014b. Vol. 3, no. 1. P. 59–73. doi: 10.15393/j1.art.2014.3361
- Rybakov D. S. Vybrosy zagryaznyayushchikh veshchestv kak regional'nyi faktor izmeneniya pokazatelei smertnosti [Pollutant emissions as a regional factor of mortality rate change]. *Uchen. zapiski Petrozavodskogo gos. univ. "Estestv. i tekhn. nauki"* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ. Nat. and Engineering Sci.]. 2014a. No. 2(139). P. 65–69.
- Rybakov D. S., Krutskikh N. V., Shelekhova T. S., Lavrova N. B., Slukovskii Z. I., Krichevtsova M. V., Lazareva O. V. Klimaticheskie i geokhimicheskie aspekty formirovaniya ekologicheskikh riskov v Respublike Kareliya [Climatic and geochemical aspects of environmental risks formation in the Republic of Karelia]. Ed. A. V. Yablokov. St. Petersburg: ElekSis, 2013. 130 p.
- Rybakov D. S., Slukovskii Z. I. Tekhnogennye melkodispersnye osadki gorodskoi sredy kak potentsial'nyi faktor, formiruyushchii risk zdorov'yu naseleniya [Technogenic fine precipitations of the urban environment as a potential factor that forms a risk to the health of the population]. *Geol. i poleznye iskopaemye Karelii* [Geol. and Useful Minerals of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. No. 12. P. 173–174.
- Sinityn I. S. Otsenka vliyaniya zagryazneniya atmosfernogo vozdukhа goroda Yaroslavl'ya na zabolevayemost' organov dykhaniya [Estimation of atmospheric air pollution impact on respiratory organs' diseases in Yaroslavl]. *Yaroslavskii ped. vestnik. Vol. III (Estestv. nauki)* [Yaroslavl Pedagogical Bull. Vol. III (Nat. Sci.)]. Yaroslavl', 2011. No. 1. P. 190–194.
- Sotsial'no-ekonomicheskoe polozhenie Respubliki Kareliya – 2018 g. [Social and economic situation of the Republic of Karelia – 2018]. Federal'naya sluzhba gos. statistiki [Federal State Statistics Service]. URL: <http://www.gks.ru/region/doc1186/Main.htm> (accessed: 22.05.2018).
- Svetov S. A., Stepanova A. V., Chazhengina S. Yu., Svetova E. N., Rybnikova Z. P., Mikhailova A. I., Paramonov A. S., Utitsyna V. L., Ekhovala M. V., Kolodei V. S. Pritsizionnyi (ICP-MS, LA-ICP-MS) analiz sostava gornykh porod i mineralov: metodika i otsenka tochnosti rezul'tatov na primere rannedokembriiskikh mafitovykh kompleksov [Precise (ICP-MS, LA-ICP-MS) analysis of the composition of rocks and minerals: method and evaluation of accuracy of the results by example of Early Precambrian mafic complexes]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 7. P. 54–73. doi: 10.17076/geo140
- Voitkevich G. V., Kokin A. V., Miroshnikov A. E., Prokhorov V. G. Spravochnik po geokhimii [Handbook of geochemistry]. Moscow: Nedra, 1990. 480 p.
- Air Quality Guidelines*. Global Update 2005. Particulate matter, ozone, nitrogen dioxide and sulfur dioxide. Copenhagen: WHO Regional Office for Europe, 2006. 496 p.
- ATSDR (Agency for Toxic Substances and Disease Registry). 1998. Toxicological Profile for Sulfur Dioxide. December 1998. U. S. Public Health Service. URL: www.atsdr.cdc.gov/toxprofiles/tp116.pdf (accessed: 30.04.2018).
- Bakian A. V., Huber R. S., Coon H., Gray D., Wilson P., McMahon W. M., Renshaw P. F. Acute air pollution exposure and risk of suicide completion. *Am. J. Epidemiol.* 2015. Vol. 181, no. 5. P. 295–303. doi: 10.1093/aje/kwu341
- Bell M. L., Davis D. L., Fletcher T. A. Retrospective assessment of mortality from the London smog episode of 1952: The Role of Influenza and Pollution. *Env. Health Persp.* 2004. Vol. 112, no. 1. P. 6–8.
- Calderón-Garcidueñas L., González-Maciel A., Reynoso-Robles R., Delgado-Chávez R., Mukherjee P. S., Kulesza R. J., Torres-Jardón R., Ávila-Ramírez J., Villarreal-Ríos R. Hallmarks of Alzheimer disease are evolving relentlessly in Metropolitan Mexico City infants, children and young adults. APOE4 carriers have higher suicide risk and higher odds of reaching NFT stage V at ≤40 years of age. *Environ. Res.* 2018. Vol. 164. P. 475–487. doi: 10.1016/j.envres.2018.03.023
- Chambliss S., Miller J., Façanha C., Minjares R., Blumberg K. The Impact of stringent fuel and vehicle standards on premature mortality and emissions. Washington, DC: The International Council on Clean Transportation, 2013. 96 p.
- Ghorani-Azam A., Riahi-Zanjani B., Balali-Mood M. Effects of air pollution on human health and practical measures for prevention in Iran. *J. Res. Med. Sci.* 2016. Vol. 21: 65. doi: 10.4103/1735-1995.189646
- CH2M HILL (China) Ltd. (2002). Study of air quality in the Pearl River Delta Region Agreement No. CE 106/98, Prepared for the Environmental Protection Department of the HKSAR. URL: http://www.epd.gov.hk/epd/english/environmentinhk/air/study/rpts/study_pearl.html (accessed: 27.03.2018).
- Health risks of air pollution in Europe – HRAPIE project*. Recommendations for concentration-response functions for cost-benefit analysis of particulate matter, ozone and nitrogen dioxide. WHO Regional Office for Europe, 2013. 54 p.
- Hoi K.-I., Zhang D.-B., Mok K.-M., Yuen K.-V. Association of human mortality with air pollution of Hong Kong. *Toxics.* 2014. Vol. 2, iss. 2. P. 158–164. doi: 10.3390/toxics2020158
- Kashulina G., de Caritat P., Reimann C. Snow and rain chemistry around the “Severonikel” industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis. *Atm. Env.* 2014. Vol. 89. P. 672–682. doi: 10.1016/j.atmosenv.2014.03.008
- Kim C., Jung S. H., Kang D. R., Kim H. C., Moon K. T., Hur N. W., Shin D. C., Suh I. Ambient particulate matter as a risk factor for suicide. *Am. J. Psychiatry.* 2010. Vol. 167(9). P. 1100–1107. doi: 10.1176/appi.ajp.2010.09050706
- Kim K. N., Lee H., Kim J. H., Jung K., Lim Y. H., Hong Y. C. Physical activity- and Alcohol-dependent association between air pollution exposure and elevated liver enzyme levels: An Elderly Panel Study. *J. Prev. Med. Public Health.* 2015. Vol. 48, no. 3. P. 151–169. doi: 10.3961/jpmph.15.014
- Mylona S. Sulphur dioxide emissions in Europe 1880–1991 and their effect on sulphur concentrations

and depositions. *Tellus*. 1996. B. 48. P. 662–689. doi: 10.1034/j.1600-0889.1996.t01-2-00005.x

Official Statistics of Finland (OSF): Emissions into air by industry [e-publication]. ISSN=2323–7600. 2015. Helsinki: Statistics Finland. URL: http://www.stat.fi/til/tilma/2015/tilma_2015_2017-10-05_tie_001_en.html (accessed: 16.05.2018)

Rybakov D. S. Assessment of possible ecologo-demographic effects of air emissions by the example of Karelia. *Biogenic-abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems*. Eds. O. V. Frank-Kamenetskaya, E. G. Panova, D. Yu. Vlasov. Springer, 2016. P. 189–201. doi: 10.1007/978-3-319-24987-2_16

Sulfur dioxide AEGL Technical Support Document. Acute Exposure Guideline Levels for Selected Airborne Chemicals: Vol. 8. Washington, DC: The National Academies Press, 2010. 79 p.

Vestreng V., Myhre G., Fagerli H., Reis S., Tarrason L. Twenty-five years of continuous sulphur dioxide emission reduction in Europe. *Atmospheric Chemical and Physics*. 2007. Vol. 7. P. 3663–3681.

WHO (World Health Organization). Ambient air pollution: A global assessment of exposure and burden of disease. 2016. 121 p.

Zhong L., Louie P. K. K., Zheng J., Wai K. M., Ho J. W. K., Yuan Z., Lau A. K. H., Yue D., Zhou Y. The Pearl River Delta Regional Air Quality Monitoring Network – Regional Collaborative Efforts on Joint Air Quality Management. *Aerosol and Air Quality Research*. 2013. Vol. 13, no. 5. P. 1582–1597. doi: 10.4209/aaqr.2012.10.0276

Received May 25, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Рыбаков Дмитрий Сергеевич

старший научный сотрудник лаб. геохимии, четвертичной геологии и геоэкологии, к. г.-м. н.
Институт геологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: greens@karelia.ru

CONTRIBUTOR:

Rybakov, Dmitry

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

УДК 597:639.211.3 (470.22)

РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ СЯМОЗЕРА В РАЙОНЕ ФОРЕЛЕВОГО ХОЗЯЙСТВА

Н. П. Мильячук¹, Н. В. Ильмаст¹, О. П. Стерлигова¹,
Е. Н. Распутина¹, И. В. Филатов²

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

² Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

Изучены видовой состав и биологические показатели рыб оз. Сямозеро (Республика Карелия) в районе расположения садков по выращиванию радужной форели. Подтверждено, что основными источниками загрязнения водоемов с товарным выращиванием радужной форели являются биогенные элементы (азот и фосфор) и продукты метаболизма рыб, что приводит к усилению процессов эвтрофирования. Установлено, что функционирование форелевого хозяйства способствовало структурным изменениям в рыбном населении озера. В районе рыбной фермы ранее самой массовой рыбой была ряпушка *Coregonus albula*, в настоящее время преобладают плотва *Rutilus rutilus*, окунь *Perca fluviatilis* и ерш *Gymnocephalus cernuus*. За период исследований выявлены существенные различия в биомассе скоплений рыб в водоеме. Показано, что индексы плотности рыб в районе садковых линий в 1,5 раза выше по сравнению с открытыми участками озера. Вероятно, одной из ключевых причин агрегирования местных видов рыб у садков является потребление ими форелевого корма. Также определено, что линейный и весовой темп роста плотвы, окуня и ерша у садков значительно выше, чем в отдаленных участках исследуемого водоема, что также связано с дополнительным питанием рыб остатками форелевого корма, вымываемого из садков.

Ключевые слова: озерные экосистемы; иктиофауна; товарное рыбоводство; эвтрофирование; Республика Карелия.

**N. P. Milyanchuk, N. V. Ilmast, O. P. Sterligova, E. N. Rasputina,
I. V. Filatov. THE FISH POPULATION OF LAKE SYAMOZERO NEAR
A TROUT FARM**

The species composition and biological parameters of fish from Lake Syamozero areas (Republic of Karelia) near rainbow trout farming cages were studied. Evidence was found that the main pollutants in waters harboring commercial rainbow trout farming facilities are nutrients (nitrogen and phosphorus) and excreted fish metabolites, which promote eutrophication. Our study showed that operations of the trout farm have induced structural modifications in the lake's fish population. The most abundant fish species in the current aquaculture area used to be the vendace *Coregonus albula*, whereas now there prevail the roach *Rutilus rutilus*, perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernuus*. Significant variations were observed in the biomass of fish aggregations across the lake during the study period. Fish density indices near cage lines were 1.5-fold higher than in open water areas. One of the main presumable reasons for local fish species to aggregate near cages is to feed on trout fodders. We also noted that the rates of length

and weight increment in roach, perch and ruffe around the cages were significantly higher than in remote parts of the lake, which is also due to additional dietary supply of trout fodder residues washed out of the cages.

Keywords: lake ecosystems; fish fauna; commercial fish farming; eutrophication; Republic of Karelia.

Введение

Известно, что водные экосистемы подвергаются влиянию как климатических (изменения водного режима, температуры), так и антропогенных (промысел, техногенное загрязнение, вселение чужеродных видов, использование водоемов для рыбоводства) факторов [Решетников и др., 1982; Алимов и др., 2004; Павлов, Стриганова, 2005; Sterligova, Ilmast, 2009; Kriksunov et al., 2011; Dgebuadze, 2014; Ilmast, Sterligova, 2016].

Сокращение запасов и резкое падение промысла ценных видов рыб привели к интенсификации деятельности, направленной на разработку биотехники их выращивания. В Карелии одним из таких способов является садковое форелеводство. Промышленным выращиванием радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walb.) в регионе начали заниматься в 1980-е годы [Арендоренко, 1984; Рыжков, 2002; Китаев и др., 2005], и к настоящему времени объемы ее производства превысили 20 тыс. т в год. Карелия лидирует в России по товарному выращиванию радужной форели (около 70 %). При этом правительство республики к 2022 г. планирует увеличить объемы производства рыбы до 30–35 тыс. т в год.

Успешному развитию рыбоводства способствуют обилие водных ресурсов, благоприятные климатические условия региона, наличие транспортных сетей и квалифицированных кадров [Рыжков, 2002; Китаев и др., 2006]. При умеренной цене на рыбу и за довольно короткий срок (1,5 года) садковое рыбоводство позволяет получать качественную товарную продукцию и высокую прибыль. В настоящее время в республике действует 60 форелевых хозяйств.

Анализ рыбоводных работ в Карелии показал, что она является северной границей выращивания радужной форели с естественным ходом температур. Отмечаются успешные попытки ее выращивания в садках в прибрежной зоне Белого и Баренцева морей [Альтов, Воробьева, 2006].

Известно, что по силе загрязнения естественных водоемов постройка каждой рыбной фермы равносильна вводу в действие

маленькой фабрики или завода. От форелевых хозяйств в озера в значительном количестве поступают корм, продукты метаболизма, лекарственные препараты, поэтому значительное увеличение промышленного разведения форели в северном регионе может привести и уже приводит к быстрому эвтрофированию озер [Китаев и др., 2006; Стерлигова и др., 2018].

Особенно чувствительными к негативному воздействию человека являются геологически молодые водные экосистемы Европейского Севера. Всевозрастающее использование естественных водоемов в рыбоводных целях вызывает нарушение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов водных экосистем [Кучко, 2004].

Установлено, что товарное выращивание форели требует проведения комплексных наблюдений для оценки состояния водоемов при их эксплуатации [Китаев и др., 2006; Стерлигова и др., 2018].

Деятельность рыбоводных хозяйств оказывает влияние и на аборигенную ихтиофауну водоемов Карелии [Рыжков и др., 2014; Онищенко и др., 2016 и др.]. При этом научных работ по данному направлению крайне мало.

Цель настоящей работы – исследовать структуру и динамику рыбного населения оз. Сямозеро (губа Сяргилахта) в условиях активного ведения товарного рыбоводства.

Материалы и методы

Сбор ихтиологического материала осуществлялся в 2014–2018 гг. в Сяргилахтинском заливе оз. Сямозеро. Пробы брали непосредственно в районе расположения садковых линий и на удаленных от них участках (около 2–3 км). Для опытного лова рыбы использовали жилковые сети (ячей 15–40 мм) длиной 30 м и высотой 1,8 м. Сетные порядки выставлялись на разных глубинах, время экспозиции 12 часов. Обработку ихтиологического материала проводили по стандартным методикам [Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Дгебуадзе, Чернова, 2009]. У рыб определяли: длину, массу тела, пол, степень зрелости гонад. Для изучения возраста рыб брали чешую, жаберные крышки (operculum) и отолиды. При сравнении числен-

Основные лимнологические показатели Сямозера (летний период)

The main limnological indicators of Lake Syamozero (summer period)

Показатель Index	Годы Years			
	1951–1955*	1974*	1990–2000**	2012–2018***
Площадь озера, км ² Lake area, km ²	266	256	256	256
Средняя глубина, м Average depth, m	6,7	6,0	6,0	6,0
Прозрачность, м Transparency, m	2,6–4,6	0,7–3,0	0,5–3,5	0,9–3,8
pH	6,2–7,4	6–7	6,4–7,3	6,2–7,3
Содержание O ₂ , мг/л (поверхность / дно) O ₂ content, mg/l (surface / bottom)	9,8/6,3	8,4/4,0	8,5/4,0	8,8/3,1
Свободный CO ₂ , мг/л (поверхность / дно) Free CO ₂ , mg/l (surface / bottom)	1,3/4,4	1,5/8,5	1,4/7,0	1,6/7,1
Суммарный азот, мг/л Total nitrogen, mg/l	0,07–0,40	0,40–0,86	0,20–0,72	0,32–0,60
Суммарный фосфор, мг/л Total phosphorus, mg/l	Следы	0,002–0,003	0,02–0,14	0,02–0,10
Биомасса фитопланктона, г/м ³ Phytoplankton biomass, g/m ³	–	2,8	3,8	2,5
Биомасса бентоса, г/м ² Benthos biomass, g/m ²	2,1	1,9–3,8	1,0–4,0	1,8–2,5

Примечание. * – Решетников и др., 1982; ** – Современное..., 1998; Стерлигова и др., 2002; *** – Стерлигова и др., 2018.

Note. * – Reshetnikov et al., 1982; ** – Current..., 1998; Sterligova et al., 2002; *** – Sterligova et al., 2018.

ности рыб в различных зонах отлова использовали индексы обилия, представляющие собой величину улова на единицу промыслового усилия.

Статистическая обработка материала проводилась с использованием соответствующих руководств [Урбах, 1964; Лакин, 1990] и пакета программ Statgraphics 5.0.

Сямозеро расположено в южной части Республики Карелия (61°55' с. ш., 33°11' в. д.), площадь водной поверхности равна 260 км², наибольшая длина 24,6 км, ширина 15,1 км. Максимальная глубина озера 24,5 м, средняя 6 м. Показатель условного водообмена составляет 0,24, т. е. водная масса озера заменяется водой с водосбора 1 раз в 4 года (табл.). По цветности воды (37–41°) озеро можно отнести к мезогумусному классу, по содержанию фосфора – к мезотрофному типу [Озера..., 2013]. Анализ многолетних исследований (более 80 лет) свидетельствует, что водоем претерпел значительные изменения в гидрологическом, гидрохимическом, гидробиологическом режиме в связи с антропогенным воздействием [Смирнов, 1939; Вебер и др., 1962; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016].

Результаты и обсуждение

До 1962 г. ихтиофауна Сямозера была представлена 21 видом рыб [Смирнов, 1939; Вебер и др., 1962]. В 1979 г. она пополнилась еще тремя видами – корюшкой *Osmerus eperlanus* (L.), пелядью *Coregonus peled* (Gmel.) и угрем *Anguilla anguilla* (L.) [Титова, Стерлигова, 1977]. В настоящее время в озере обитает 19 видов рыб [Стерлигова и др., 2002]. В водоеме не обнаружены хариус *Thymallus thymallus* (L.), пелядь, угорь, голавль *Leuciscus cephalus* (L.) и голянь *Phoxinus phoxinus* (L.).

Данные промысловой статистики свидетельствуют о значительных колебаниях рыбопродуктивности водоема. Общая ихтиомасса всех видов рыб в 1950-е годы оценивалась в 1800 т, или 67 кг/га; в 1970-е – 3000 т, или 113 кг/га. Реальная продукция (вылов) в 1940–50-е годы составляла 13–14 кг/га, в 1980–90-е – 19–21 кг/га [Стерлигова и др., 2002].

Исследование состояния ихтиофауны было выполнено в южной части водоема (залив Сяргилахта). Ранее этот залив являлся местом нереста ряпушки *Coregonus albula* (L.), которая и была наиболее массовым видом. В настоя-

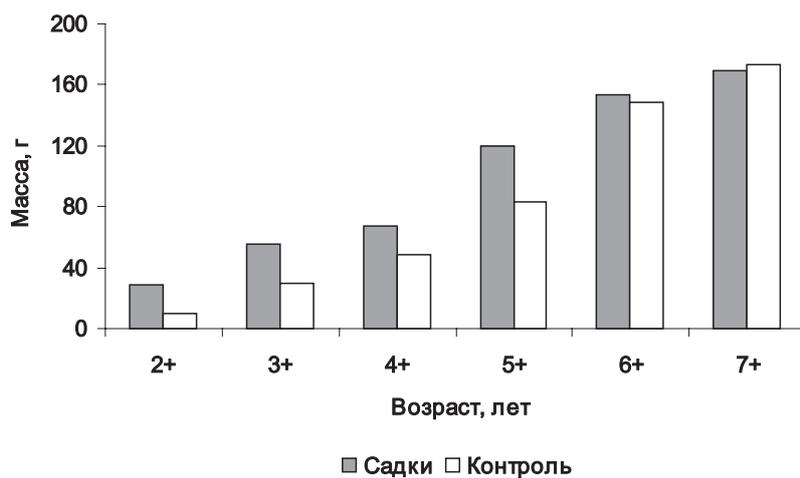


Рис. 1. Весовой рост окуня Сямозера

Fig. 1. Weight increment of perch in Lake Syamozero

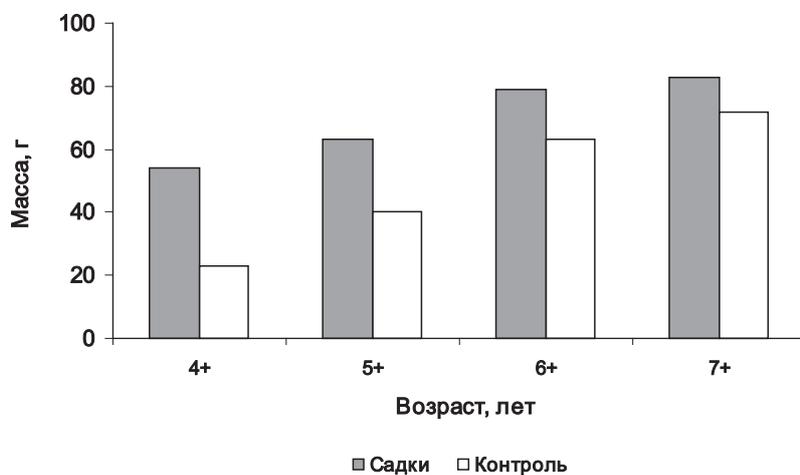


Рис. 2. Весовой рост плотвы Сямозера

Fig. 2. Weight increment of roach in Lake Syamozero

щее время в заливе в районе форелевого хозяйства преобладают окунь *Perca fluviatilis* L., плотва *Rutilus rutilus* (L.) и ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.).

Окунь в водоеме встречается повсеместно. Мелкий окунь населяет мелководные губы, заросшие водной растительностью. Более крупные особи предпочитают луды в центральной части озера. Нерест окуня начинается в конце мая и продолжается до конца июня. Половозрелым окунь становится на третьем году жизни (2+) при длине 11–12 см и массе 20–30 г. Возрастной состав уловов был представлен шестью возрастными группами (от 2+ до 7+), доминировали четырех- и пятилетки (65%). Рыбы в возрасте от 2+ до 5+ имели более высокие линейно-весовые показатели по сравнению с особями, выловленными в центральной акватории водоема (рис. 1).

Плотва – массовый вид в водоеме. Распределение плотвы меняется в зависимости от сезонов года. Наибольшие скопления наблюдаются в весенне-летний период в местах нереста. В период нагула плотва обитает в мелководных губах, имеющих богатую водную растительность. Половой зрелости в условиях Сямозера достигает на четвертом году жизни при средней длине 11 см и массе 18 г. Возрастной состав уловов плотвы в районе садкового хозяйства был представлен особями от пяти до восьми лет, доминировали 6–7-летки (около 70%). Длина рыб варьировала от 9 до 19 см, масса – от 13 до 27 г. Анализ роста показал, что в районе форелевого хозяйства плотва по сравнению с рыбами, обитающими в центральной акватории водоема, растет быстрее, так как перешла на питание форелевым кормом, что ей совершенно не свойственно (рис. 2). Это отразилось

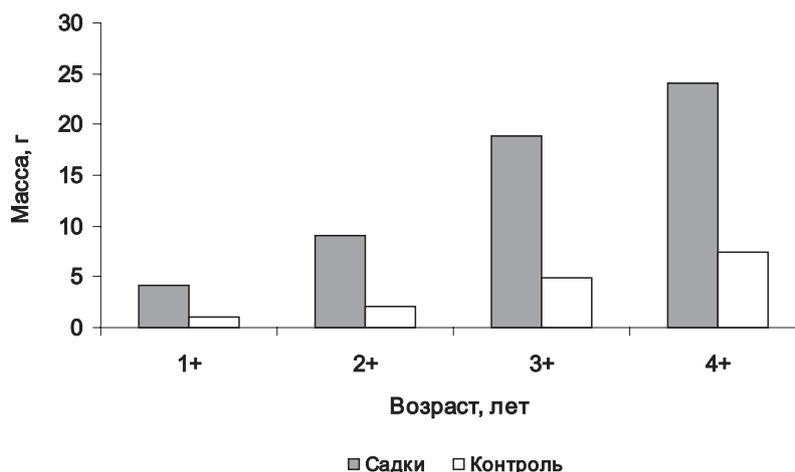


Рис. 3. Весовой рост ерша Сямозера

Fig. 3. Weight increment of ruffe in Lake Syamozero

на физиологическом состоянии плотвы (обводненность, пониженный тургор мышц), рыбы имели неприятный запах.

Ерш – широко распространен в Сямозере. Встречается как в прибрежной, так и в центральной части водоема. Половой зрелости достигает в 2–3 года при длине 4–6 см и массе 1,5–2,5 г. Быстрое созревание в раннем возрасте и высокая плодовитость позволяют ершу поддерживать большую численность и биомассу в водоеме. В опытных уловах ерш был представлен четырьмя возрастными группами (от 2+ до 5+), преобладали трех- и четырехлетки (70 %). Рыбы всех возрастных групп в районе садковых линий растут быстрее (рис. 3). Так, если раньше ерш в возрасте 8 лет при длине тела в 10 см весил 20 г, то в настоящее время такую длину и массу он имеет в возрасте 4 года.

Для характеристики пространственно-временной картины распределения рыб использовались индексы плотности, в качестве которых рассматривались уловы на единицу промыслового усилия. Мерой последнего являлся улов (экз.), полученный за единицу времени (час) на единицу площади (1000 м²) сетного полотна. Анализ индексов плотности рыб (плотва, окунь, ерш) в районе садковых линий показал, что в придонном слое его величина составила 0,532 экз./м² × ч × 10³, в контрольном участке – 0,332 соответственно.

Заключение

Таким образом, анализ результатов исследований свидетельствует, что в районе размещения форелевых садковых линий в оз. Сямозеро рыбное население представлено главным образом весеннерестующими карповыми

и окуневыми (более 90 %) видами. Влияние деятельности форелевой фермы в водоеме выражается в увеличении концентрации биогенных веществ, что приводит к усилению процессов эвтрофирования. Источником этих веществ являются корм и продукты метаболизма рыб. В ходе исследований установлены существенные различия в биомассе скоплений в зависимости от расположения фермы. Непрерывно поступающий доступный корм с рыбоводной фермы является основной причиной формирования скоплений рыб у садков. Также установлено, что линейный и весовой темп роста рыб у садков значительно выше, чем в отдаленных участках исследуемого водоема. Это связано с дополнительным питанием рыб в основном остатками форелевого корма, вымываемого из садков. При этом переход плотвы на несвойственное ей питание (форелевый корм) привел к ухудшению ее физиологических показателей.

Установлено, что функционирование форелевого хозяйства оказывает влияние на гидрохимический, гидробиологический режим и рыбное население Сямозера. Предпочтительно оно для рыб с весенним нерестом, питающихся в основном бентосными организмами (плотва, окунь, ерш). Ряпушка с осенним нерестом и потребляющая в пищу в основном зоопланктон в местах с форелевыми садками практически не встречается.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0081), Программы Президиума РАН «Биоразнообразии природных систем и биологические ресурсы

России» (проект № 0221-2018-0002) и проекта РФФИ № 18-04-00163а.

Литература

Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И., Зайцев В. Ф., Резник С. Я. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.

Альтов А. В., Воробьева Н. К. Аквакультура Заполярья и возможные пути ее интенсификации // Рыбное хозяйство. 2006. № 1. С. 68–71.

Арендоренко Г. А. Форелеводство в Карелии и пути его развития в бассейне Онежского озера // Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов Онежского озера и повышение его рыбопродуктивности. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 216. С. 69–73.

Вебер Д. Г., Кожина Е. С., Потапова О. И., Титова В. Ф. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. 1962. Т. 2. С. 82–113.

Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 315 с.

Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Михайленко В. Г. Кумжи, радужная форель, голец и перспективы их использования в озерах Северо-Запада России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 108 с.

Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Методы оценки биогенной нагрузки от форелевых ферм на водные экосистемы. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 40 с.

Кучко Я. А. Влияние форелевого хозяйства на сообщества зоопланктона озерно-речной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 26 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Озера Карелии. Справочник / Ред. Н. Н. Филатов, В. И. Кухарев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.

Онищенко Н. А., Онищенко И. Н., Шустов Ю. А., Дзюбук И. М., Мамонтова О. В., Ключкина Е. А. Особенности роста речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в зоне садков форелевого хозяйства (Республика Карелия) // Ученые записки ПетрГУ. 2016. № 42(157). С. 59–63.

Павлов Д. С., Стриганова Б. Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 4–20.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П.,

Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Рыжков Л. П. Состояние и возможности аквакультуры на Европейском Севере // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях. Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. С. 14–21.

Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки ПетрГУ. 2014. № 2(139). С. 23–29.

Смирнов А. Ф. Рыболовство на Сямозере // Тр. Карельского государственного педагогического института. 1939. Т. 1. С. 127–168.

Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. / Ред. Н. Н. Филатов, Т. П. Куликова, П. А. Лозовик. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 188 с.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайн С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 119 с.

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

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайн С. Ф., Савосин Е. С., Барышев И. А. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с.

Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1977. С. 125–185.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АН СССР, 1959. 162 с.

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations // Russ. J. Biol. Invasions. 2014. Vol. 5, no. 2. P. 61–64.

Ilmast N. V., Sterligova O. P. Results of introduction of new fish species into Lake Munozero (southern Karelia) // Russ. J. Biol. Invasions. 2016. Vol. 7, no. 4. P. 333–339.

Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmenskii V. A. Resource availability and its role in development of invasion processes // Biol. Bull. Rev. 2011. Vol. 1, no. 1. P. 57–70.

Sterligova O. P., Ilmast N. V. Species-colonizers in the water systems of Karelia // J. Ichthyol. 2009. Vol. 49, no. 4. P. 331–338.

Поступила в редакцию 01.08.2019

References

Alimov A. F., Bogutskaya N. G., Orlova M. I., Zaitsev V. F., Reznik S. Ya. Biologicheskie invazii v vodnykh i

nazemnykh ekosistemakh [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow: KMK, 2004. 436 p.

Al'tov A. V., Vorob'eva N. K. Akvakul'tura Zapolya-rya i vozmozhnye puti ee intensivatsii [Aquaculture of the Arctic and possible ways of its intensification]. *Rybnoe khozyaistvo* [Fishery]. 2006. No. 1. P. 68–71.

Arendorenko G. A. Forelevodstvo v Karelii i puti ego razvitiya v basseine Onezhskogo ozera [Trout-breeding in Karelia and the ways of its development in the Lake Onega basin]. *Biol. osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya rybnikh resursov Onezhskogo oz. i povyshe-nie ego ryboproduktivnosti. Sb. nauch. tr. GosNIORKh* [Biol. bases of rational use of the fish resources of Lake Onega and increasing its fish productivity. Proceed. National Res. Inst. Lake River Fisheries]. 1984. Iss. 216. P. 69–73.

Chugunova N. I. Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb [Guide to the study of age and growth of fish]. Moscow: USSR Acad. of Sciences, 1959. 162 p.

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

Kitaev S. P., Il'mast N. V., Mikhailenko V. G. Kumzhi, raduzhnaya forel', gol'tsy i perspektivy ikh ispol'zovaniya v ozerakh Severo-Zapada Rossii [Trout, rainbow trout, char and prospects for their use in the lakes of North-West Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. 108 p.

Kitaev S. P., Il'mast N. V., Sterligova O. P. Metody otsenki biogennoi nagruzki ot forelevykh ferm na vodnye ekosistemy [Methods for estimating the nutrient load from trout farms on aquatic ecosystems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 40 p.

Kuchko Ya. A. Vliyaniye forelevogo khozyaistva na soobshchestva zooplanktona ozerno-rechnoi sistemy [Effect of trout farming on zooplankton communities of the lake-river system]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2004. 26 p.

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.

Ozera Karelii. Spravochnik [Lakes of Karelia. A Handbook]. Eds. N. N. Filatov, V. I. Kukharev. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 464 p.

Onishchenko N. A., Onishchenko I. N., Shustov Yu. A., Dzyubuk I. M., Mamontova O. V., Klyukina E. A. Osobennosti rosta rechnogo okunya (*Perca fluviatilis* L.) v zone sadkov forelevogo khozyaistva (Respublika Kareliya) [Features of growth of river perch (*Perca fluviatilis* L.) in the zone of trout farms (Republic of Karelia)]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2016. No. 42(157). P. 59–63.

Pavlov D. S., Striganova B. R. Biologicheskie resursy Rossii i osnovnye napravleniya fundamental'nykh issledovaniy [Biological resources of Russia and the basic directions of fundamental research]. *Fund. osnovy upravleniya biol. resursami* [Fund. bases of biol. resources management]. Moscow: KMK, 2005. P. 4–20.

Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guidelines on fish studying]. Moscow: Pishch. prom., 1966. 376 p.

Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P., Titova V. F., Bushman L. G., Ieshko E. P., Makarova N. P., Malachova R. P., Pomazovskaya I. V., Smir-

nov Yu. A. Izmeneniye struktury rybnogo naseleniya evtrofiruemogo vodoema [Changes in the structure of the fish population in an eutrophied reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. 248 p.

Ryzhkov L. P. Sostoyaniye i vozmozhnosti akvakul'tury na Evropeiskom Severe [State and possibilities of aquaculture in the European North]. *Probl. vosproizvodstva, kormleniya i bor'by s boleznyami ryb pri vyrashchivaniy v iskusstvennykh usloviyakh* [Probl. of reproduction, feeding, and combating fish diseases when grown in artificial conditions]. Petrozavodsk: PetrSU, 2002. P. 14–21.

Ryzhkov L. P., Onishchenko I. N., Onishchenko N. A., Shustov Yu. A. Osobennosti raspredeleniya aborigennykh ozernykh ryb v zone vliyaniya forelevoy fermy [Features of the distribution of aboriginal lake fish in the zone of influence of a trout farm]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2014. No. 2(139). P. 23–29.

Smirnov A. F. Rybolovstvo na Syamozere [Fishing on the Syamozero]. *Tr. Karelskogo gos. pedagogicheskogo inst.* [Proceed. Karelian Pedagogical Inst.]. 1939. Vol. 1. P. 127–168.

Sovremennoe sostoyaniye vodnykh ob'ektov Respubliki Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1992–1997 gg. [The current state of water bodies of the Republic of Karelia. According to the results of the monitoring of 1992–1997]. Eds. N. N. Filatov, T. P. Kulikova, P. A. Lovzovik. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. 188 p.

Sterligova O. P., Pavlov V. N., Il'mast N. V., Pavlovskii S. A., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A. Ekosistema Syamozera (biologicheskii rezhim i ispol'zovaniye) [Lake Syamozero ecosystem (biological regime and use)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002. 119 p.

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

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. Sostoyaniye presnovodnykh vodoemov Karelii s tovarnym vyrashchivaniem raduzhnoi foreli v sadkakh [The condition of freshwater bodies in Karelia with commercial growth of rainbow trout in cages]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2018. 127 p.

Titova V. F., Sterligova O. P. Ikhtiofauna [Ichthyofauna]. *Syamozero i perspektivy ego rybokhozyaistvenno-go ispol'zovaniya* [Syamozero and the prospects for its fisheries use]. Petrozavodsk: Karelian Branch of USSR Acad. of Sciences, 1977. P. 125–185.

Urbakh V. Yu. Biometricheskie metody [Biometric methods]. Moscow: Nauka, 1964. 415 p.

Veber D. G., Kozhina E. S., Potapova O. I., Titova V. F. Materialy po biologii osnovnykh promyslovnykh ryb Syamozera [Materials on the biology of the main commercial fish of Lake Syamozero]. *Tr. Syamozerskoi kompleksnoi ekspeditsii* [Proceed. Lake Syamozero integrated expedition]. 1962. Vol. 2. P. 82–113.

Dgebuadze Yu. Yu. Invasions of alien species in Hol-arctic: some results and perspective of investigations. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2014. Vol. 5, no. 2. P. 61–64.

Il'mast N. V., Sterligova O. P. Results of introduction of new fish species into Lake Munozero (southern

Karelia). *Russ. J. Biol. Invasions*. 2016. Vol. 7, no. 4. P. 333–339.

Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmenskii V. A. Resource availability and its role in development of invasion processes. *Biol. Bull. Rev.* 2011. Vol. 1, no. 1. P. 57–70.

Sterligova O. P., Ilmast N. V. Species-colonizers in the water systems of Karelia. *J. Ichthyology*. 2009. Vol. 49, no. 4. P. 331–338.

Received August 01, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Милянчук Николай Петрович

стажер-исследователь лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных
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

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

Стерлигова Ольга Павловна

главный научный сотрудник 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: o.sterligova@yandex.ru
тел.: (8142) 561679

Распутина Елена Николаевна

научный сотрудник лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: rasputina-17@yandex.ru
тел.: (8142) 561679

Филатов Иван Васильевич

аспирант
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: filatow.ivan93@yandex.ru
тел.: (8142) 711075

CONTRIBUTORS:

Milyanchuk, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: milyanchuk90@mail.ru

Ilmast, Nikolai

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

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

Rasputina, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: rasputina-17@yandex.ru

Filatov, Ivan

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Russia
e-mail: filatow.ivan93@yandex.ru

УДК 574.632 (282.247.211.5)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА ПЛЕСОВОГО УЧАСТКА РЕКИ СУНА (БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА) ПОСЛЕ ЛЕСОСПЛАВА И ИЗМЕНЕНИЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

И. А. Барышев, Я. А. Кучко

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

На основе собственных материалов проанализировано состояние экосистемы реки Суна на участке замедленного течения между двумя порогами, расположенном в пределах заповедника «Кивач». Выявлены таксономический состав и обилие зоопланктона и зообентоса, определены показатели разнообразия и сапробности. Несмотря на последствия хозяйственной деятельности в виде слоя коры на дне и четырехкратного снижения объема стока, состояние планктона и бентоса в настоящее время можно оценить в целом как стабильное, сходное с таковым в других реках региона. Однако оценка качества воды указывает на умеренное органическое загрязнение, что обуславливает необходимость организации мониторинга.

Ключевые слова: трофический статус; сапробность; заповедник «Кивач»; загрязнение; мониторинг.

I. A. Baryshev, Ya. A. Kuchko. CURRENT STATE OF ZOOPLANKTON AND ZOOBENTOS IN A POOL STRETCH OF THE SUNA RIVER (LAKE ONEGO CATCHMENT) AFTER A PERIOD OF TIMBER RAFTING AND ALTERATION OF THE HYDROLOGICAL REGIME

Based on our own materials, we analyzed the state of the ecosystem of the Suna River in a sluggish flow stretch between two rapids, located within the Kivach Strict Nature Reserve. The taxonomic composition and abundance of zooplankton and zoobenthos were revealed, diversity and saprobity indices were determined. Despite the consequences of economic activity in the form of a layer of bark covering the bottom and a fourfold decrease in the flow volume, the current state of plankton and benthos can be described as stable, similar to that in other rivers in the region. However, an assessment of water quality indicates moderate organic pollution, which makes monitoring necessary.

Keywords: trophic status; saprobity; Kivach strict nature reserve; pollution; monitoring.

Введение

Река Суна – одна из крупных рек Карелии, длина составляет 280 км, площадь бассейна –

7670 км². В среднем течении она пересекает территорию заповедника «Кивач» и питает водой одноименный водопад, имеющий большое туристическое значение. Суна протекает

по пересеченному ландшафту, в русле пороги чередуются с плесами и проточными озерами, формируя характерную для региона систему со ступенчатым профилем.

В XX веке река претерпела ряд значительных воздействий со стороны человека. Большое влияние оказал сплав леса (1930–70-е гг.): пороги были углублены, дно плесов оказалось под толстым слоем коры и утонувших бревен [Смирнов, 2006]. Не менее существенно повлияло на биоту реки искусственное изменение стока, произведенное в 50-х годах прошлого века. В результате работ нижнее течение реки оказалось фактически изолированным от верхнего, участок русла реки длиной 63 км от устья до Гирвасской плотины стал представлять отдельную реку с площадью водосбора 1830 км², именуемую Нижняя Суна, а объем стока через водопад Кивач снизился в 4 раза – с 16 до 4 м³/с [Оценка..., 2003; Попова, Сухов, 2013]. До настоящего времени неизвестно, как снижение объема стока повлияло на экосистемы реки.

В литературе есть сведения об удовлетворительном современном состоянии экосистем порогов, где наблюдается восстановление сообществ зообентоса, перифитона и ихтиофауны [Смирнов, 2006; Комулайнен и др., 2011]. Однако подробных исследований плесовых участков реки до сих пор не проводили и сведения о состоянии зообентоса, зоопланктона и других компонентов водных экосистем отсутствуют. Вместе с тем плесы отличаются меньшей проточностью, накопленные на дне кора и бревна сохраняются длительное время. Кроме того, многократное снижение расхода воды могло привести в экосистемы крупных плесов черты проточных озер. Настоящее исследование проведено с целью определить современное состояние экосистемы крупного плеса реки Суна, проследить последствия лесосплава и изменения, вызванные снижением объема стока.

Материалы и методы

Количественные пробы зообентоса (14) и зоопланктона (20) отбирали 25–26 июля 2016 и 28 июля 2017 гг. на плесовом участке реки Суна, расположенном ниже водопада Кивач. Длина плеса составляет 1,9 км, ширина 70–80 м. Выше и ниже по течению этот участок ограничен порогами. Прибрежная зона (рипаль) относительно узкая, крутой склон заканчивается на расстоянии 6–7 м от берега. Центральная часть русла (медаль) характеризуется скоростью течения от 0,005 до 0,150 м/с. В поперечном профиле срединная зона с быстрым

течением выражена слабо. Глубина составляет преимущественно 2,5–3,0 м. Наиболее глубокое место (5 м) расположено в 370 метрах ниже начала плеса по течению. Представители высшей водной растительности (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton perfoliatus*) произрастают преимущественно вдоль берегов, а в нижней части плеса – по всей площади поперечного сечения.

Для отбора проб зообентоса использовали дночерпатель ДАК-250 площадью 0,025 м², собирая по два подъема на пробу [Руководство..., 1983]. Фиксацию проводили этиловым спиртом. В лаборатории организмы изымали из пробы, определяли по возможности до вида, просчитывали и взвешивали с точностью 0,1 мг. Пробы зоопланктона в русловой части отбирали планктоботометром Руттнера объемом 2 л, при этом облавливали все слои воды (поверхность – дно) с интервалом в 1 м с трехкратной повторностью [Руководство..., 1992]. Затем пробы процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 0,064 мм, концентрировали до 100 мм³ и фиксировали 4% формалином. На литоральных станциях на глубинах до 1 м применяли процеживание 50 л воды через планктонную сеть, а также использовали качественные смывы фитофильных видов с нижней поверхности плавающих листьев макрофитов. Биомассу зоопланктона определяли расчетным методом [Балушкина, Винберг, 1979]. При определении использовали ряд руководств [Кутикова, 1970; Определитель..., 1997, 1999, 2001, 2010, 2016]. В таблицах после знака «±» приведено стандартное отклонение.

Результаты

Состояние русла. В русле реки выявлены участки с различным характером грунта – от каменистого в верхней, примыкающей к порогу части до глинистого и илистого. В ходе исследований установлено, что дно медиали до настоящего времени покрыто существенным слоем (более 20 см на отдельных участках) фрагментированной коры хвойных деревьев. Вместе с тем участки дна в зонах повышенного течения в начале и конце плеса, а также на прибрежном склоне в рипали практически свободны от подобных последствий лесосплава.

Зоопланктон. В составе зоопланктона было отмечено 17 видов планктонных колероваток и ракообразных (табл. 1). Из них Rotifera – 4 вида (23 % от общего числа), Cyclopiiformes – 3 вида (18 %) и Cladocera – 10 видов (59 %). По географическому распространению преобладают космополитные (56 %) и го-

Таблица 1. Видовой состав и встречаемость видов зоопланктона р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 1. Zooplankton species composition and species occurrence in the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Таксон Taxon	Встречаемость Occurrence
Тип/Division Rotifera	
Класс/Class Eurotatoria	
Отряд/Order Saepitiramide	
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	*
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+
Отряд/Order Transversiramide	
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	*
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+++
Тип/Division Arthropoda	
Класс/Class Maxillopoda	
Отряд/Order Cyclopiformes	
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+++
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+
<i>Cyclops strenuus strenuus</i> Fisher, 1851	*
Класс/Class Branchiopoda	
Отряд/Order Ctenopoda	
<i>Sida crystallina</i> (O. F. Muller, 1776)	*
Отряд/Order Anomopoda (Sars, 1865)	
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	++
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Muller, 1785)	++
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Muller, 1776)	*
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O. F. Muller, 1875)	*
<i>Drepanothrix dentata</i> (Euren, 1861)	*
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Muller, 1785)	+
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O. F. Muller, 1785)	+++
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	*
Отряд/Order Onychopoda (Sars, 1865)	
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+
Всего видов Total	17

Примечание. Встречаемость: (+++) – вид широко распространен (> 50 % проб); (++) – вид обычен (25–50 % проб); (+) – вид редок (< 25 % проб); * – случайные находки.

Note. Occurrence: (+++) – prevalent species (> 50 % samples); (++) – common species (25–50 % samples); (+) – rare species (< 25 % samples); * – sporadic occurrence.

ларктические (23 %) виды. По экологической классификации до 80 % от числа видов ракообразных можно отнести к прибрежным фитофильным и придонно-бентическим формам, индикаторам мезосапробных условий и эврибионтам: *Bosmina longirostris*, *Sida crystallina*, представители сем. *Chydoridae*. Число доминирующих видов очень невелико, почти 100 % численности и биомассы формируют два вида рода *Bosmina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daph-*

nia cristata. Представители отряда Calaniformes в пробах отсутствовали.

Средние количественные показатели летнего зоопланктона исследованного участка реки представлены в табл. 2. Достоверных различий в показателях обилия и видового разнообразия зоопланктона между верхней и нижней частями плеса, а также между центральной и прибрежной зонами нами не выявлено.

Оценка качества воды по системе сапробности показала, что река имеет слабозагрязненные воды. В соответствии с существующей классификацией [Китаев, 2007] исследованный участок р. Суна можно охарактеризовать как олиготрофный со средней биомассой зоопланктона до 1 г/м³. Основные структурные показатели зоопланктона приведены в табл. 3.

Зообентос. В составе зообентоса выявлено 44 вида. Из них Porifera – 1 вид, Annelida – 2 вида, Mollusca – 11 видов и Arthropoda – 30 видов. Членистоногие преимущественно представлены насекомыми Insecta – 28 видов. Преобладают палеарктические виды транспалеарктического (26 %), европейского (17 %) и европейско-сибирского (13 %) распространения. Таксономический состав зообентоса приведен в табл. 4. Обилие зообентоса варьировало в широких пределах от 0,06 до 2,72 тыс. экз./м² и от 0,1 до 1370,4 г/м². Биомассу в значительной степени определяли крупные представители двусторчатых моллюсков сем. Unionoidea, превышающие в 80 раз (в среднем) остальной зообентос по этому показателю. Скопления крупных Bivalvia (до 120 экз./м² и 1370 г/м²) были приурочены к участкам медиали в верхней части плеса. Из-за тотального доминирования по биомассе этих беспозвоночных на отдельных станциях в данной работе мы рассматриваем их отдельно. Без учета моллюсков сем. Unionoidea биомасса варьировала от 0,1 до 10,5 г/м², основу зообентоса формировали личинки Chironomidae по численности и Chironomidae и Odonata по биомассе (табл. 5).

Выявленные значения индекса сапробности указывают на слабое загрязнение вод, водоток можно характеризовать как β-мезосапробный. Значение индекса Шеннона, отражающее видовое разнообразие зообентоса, близко к таковому, выявленному для зоопланктона. Основу биомассы формируют небольшое количество видов. Основные структурные показатели зообентоса приведены в табл. 6.

При сопоставлении показателей зообентоса на участках дна, покрытых корой и свободных от нее, нами не выявлено достоверных различий в численности, биомассе, индексах Шеннона и сапробности.

Таблица 2. Средние количественные показатели зоопланктона р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 2. The average quantitative indices of the zooplankton in the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Таксон Taxon	Численность Abundance		Биомасса Biomass	
	тыс. экз./м ³ ths. spcm./m ³	%	г/м ³ g/m ³	%
Rotifera	0,04	1,1	< 0,001	< 0,1
Cladocera	3,57	96,6	0,145	98,6
Cyclopiformes	0,09	2,3	0,002	1,3
Всего Total	3,70		0,147	

Таблица 3. Структурные показатели зоопланктона р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 3. Structural indices of the zooplankton in the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Показатель Index	Значение Value
Число видов в пробе S _{пр} Number of species in S _{пр} sample	6,8 ± 1,90*
Индекс Шеннона (H _N) The Shannon Index (H _N)	1,5 ± 0,35
Индекс доминирования Бергера – Паркера I _{В/Р} The Berger – Parker Dominance Index I _{В/Р}	0,4 ± 0,11
Индекс сапробности по Пантле и Бук The Pantle – Buck Saprobity Index	1,4 ± 0,22
Средняя численность (min – max), тыс. экз./м ³ Average abundance (min – max), ths. spcm./m ³	3,7 (1,05–22,90)
Средняя биомасса (min – max), г/м ³ Average biomass (min – max), g/m ³	0,15 (0,033–0,912)
Доминирующий комплекс (более 5 % по биомассе) Dominant complex (more than 5 % by biomass)	<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
Типизация водотока Watercourse typification	Олиготрофный, олигосапробный Oligotrophic, oligosaprobic

Примечание. *Приведено стандартное отклонение.

Note. *The standard deviation is given.

Обсуждение

Преобладание каменистых грунтов в зоне быстрого течения, а также илов и глины на участках с замедленной водой в целом характерно для плесов рек Восточной Фенно-скандии. К последствиям лесосплава можно отнести толстый слой коры хвойных деревьев, покрывающий дно медиали. Содержащийся в ней комплекс веществ препятствует быстрому разложению, что обуславливает долговременный эффект этого фактора.

Как известно, показатели обилия и таксономический состав речного зоопланктона напрямую связаны с гидрологическими особенностями реки, скоростью течения воды и степенью озерности ее бассейна [Экосистема..., 2007]. Основной планктический комплекс формируют виды, поступающие из проточных и истоковых озер. Как правило, на участках реки с высокой скоростью течения отмечается резкое падение показателей обилия и видового разнообразия

планктеров [Круглова, 1978; Комулайнен и др., 1989]. Также к существенным колебаниям видового состава и количественных показателей планктонной фауны приводят гидрологические и метеорологические условия года, определяющие величину стока рек [Лазарева, 2010].

Сравнение наших данных с результатами исследований, проводимых ранее в озерно-речной системе Суна [Филимонова, Белоусова, 1988; Комулайнен и др., 2011], показывает значительное сходство видового состава, доминирующих видов и уровня количественного развития планктонной фауны на протяжении нескольких последних десятилетий. Общими закономерностями являются обедненность видового состава и показателей обилия руслового зоопланктона по сравнению с озерными участками, а также высокая степень доминирования нескольких таксонов в образовании численности и биомассы. Таким образом, несмотря на относительно малую проточность плеса, в том числе вследствие четырехкратного сни-

Таблица 4. Видовой состав зообентоса рипали и медиали р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 4. The species composition of zoobenthos in the riparian zone and channel of the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

	Медиаль Channel	Рипаль Riparian		Медиаль Channel	Рипаль Riparian
Тип/Division Porifera			<i>Odonata</i> spp.		
<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	Отряд/Order Coleoptera		
Тип/Division Annelida			<i>Hydrophilus</i> sp.		
Отряд/Order Nematoda			Отряд/Order Megaloptera		
<i>Uncinaxis uncinata</i> (Ørsted, 1842)	+	–	<i>Sialis lutaria</i> (Linnaeus, 1758)		
Отряд/Order Enchytraeida			<i>S. sordida</i> Klingstedt, 1933		
<i>Peloscolex ferox</i> (Eisen, 1879)	–	+	Отряд/Order Neuroptera		
Тип/Division Mollusca			<i>Sisyra nigra</i> (Retzius, 1783)		
Класс/Class Gastropoda			Отряд/Order Trichoptera		
<i>Bathymphalus</i> sp.	–	+	<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)		
<i>Planorbis</i> sp.	–	+	Отряд/Order Diptera		
<i>Segmentina</i> sp.	–	+	Сем./Family Ceratopogonidae sp.		
Класс/Class Bivalvia			Сем./Family Chironomidae		
Отряд/Order Unionoida			<u>Подсемейство/Subfamily Tanypodinae</u>		
<i>Apodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	<i>Clinotanypus</i> sp.		
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	<i>Procladius (Holotanypus)</i> sp.		
<i>U. tumidus</i> Retzius, 1788	–	+	Tanypodinae sp.		
Отряд/Order Veneroida			<i>Tanypus</i> sp.		
<i>Euglesa (Cyclocaalyx) lapponica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	–	+	<u>Подсемейство/Subfamily Orthoclaadiinae</u>		
<i>E. (Henslowiana) henslowiana</i> (Sheppard, 1825)	–	+	<i>Heterotrissocladus subpilosus</i> group		
<i>E. (Henslowiana) lilljeborgii</i> Clessin in Esmarket Hoyer, 1886	–	+	<i>Psectrocladius (P.) simulans</i> (Johannsen, 1937)		
<i>E. (Pseudeupera) subtruncata</i> (Malm, 1855)	–	+	<u>Подсемейство/Subfamily Chironominae</u>		
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller, 1774)	–	+	<i>Chironomus</i> sp.		
Тип/Division Arthropoda			<i>Cladopelma goetghebueri</i> Spies & Saether, 2004		
Класс/Class Arachnida			<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924		
Отряд/Order Trombidiformes			<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)		
<i>Hydracarina</i> sp.	–	+	<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)		
Класс/Class Entognatha			<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776)		
<i>Diplura</i> sp.	+	–	<i>Polypedilum convictum</i> group		
Класс/Class Insecta			<i>P. nubeculosum</i> group		
Отряд/Order Ephemeroptera			<i>P. scalaenum</i> group		
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	<i>Tanytarsus</i> sp.		
<i>Cloeon</i> sp.	–	+	<i>Tribelos intextus</i> (Walker, 1856)		
<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus, 1758	+	+	Всего		
Отряд/Order Odonata			Total		
<i>Gomphus vulgatissimus</i> Linnaeus, 1758	+	–	20		
			34		

жения объема стока, структура зоопланктона до настоящего времени соответствует речной и не имеет черт озерной.

Видовой состав зообентоса (44 вида) беден относительно фауны донных беспозвоночных других рек региона. Так, в порожистых реках Республики Карелия ранее выявляли от 64 до 92 таксонов [Барышев, 2018, 2019]. Вероятно, это связано с тем, что настоящее исследование ох-

ватывает только плес, в то время как значительное разнообразие наблюдается в зообентосе порогов. Так, для плесов р. Кемь было выявлено меньшее число видов – 32 [Барышев, 2018].

В р. Суна наименьшее число таксонов (20) выявлено нами в зообентосе медиали, несмотря на то что рипаль значительно уступает ей по площади. Таксономическое разнообразие зообентоса (индекс Шеннона) значительно

Таблица 5. Численность и биомасса основных таксономических групп в зообентосе плеса р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 5. The abundance and biomass of the main taxonomic groups in the zoobenthos of the reach of the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Таксон Taxon	Численность Abundance		Биомасса Biomass	
	тыс. экз./м ² ths. spcm./m ²	%	г/м ³ g/m ³	%
Oligochaeta	0,01	3,1	0,04	1,9
Bivalvia	0,01	2,5	0,13	6,0
Gastropoda	0,04	9,4	0,10	4,7
Hydracarina	0,01	3,1	0,02	0,8
Ephemeroptera	0,02	4,7	0,21	9,6
Trichoptera	< 0,01	0,3	< 0,01	0,1
Odonata	< 0,01	0,9	0,67	31,3
Megaloptera	0,01	2,5	0,24	11,0
Chironomidae	0,33	71,8	0,73	34,1
Прочие насекомые Other insects	0,01	1,6	0,01	0,6
Всего Total	0,46		2,15	

выше (табл. 6), чем выявленное ранее для плесов р. Кемь ($1,1 \pm 0,15$), расположенной севернее [Барышев, 2018]. Обилие макрозообентоса можно оценить как обычное для плесов рек Восточной Фенноскандии [Рябинкин, 1983; Барышев, 2018]. В ходе исследований выявлено относительно высокое значение индекса сапробности ($2,4 \pm 0,44$), указывающее на поступление в водоток органических веществ. Ранее для рек региона нами были установлены фоновые значения в $1,61 \pm 0,161$, что намного ниже, чем в р. Суна [Барышев, 2016]. Одним из воз-

можных источников загрязнения является форелевое хозяйство, функционирующее в оз. Сундозеро с 1989 г. Эвтрофированию подвергается не только озеро, но и вытекающая из него река Суна, в том числе и участок в заповеднике «Кивач».

Обращает на себя внимание незначительное влияние коры хвойных деревьев на обилие и видовое разнообразие зообентоса. Вероятно, это связано с тем, что на дне плесов накопление растительных остатков, в том числе и коры хвойных деревьев, происходит и в естественных условиях. Отсутствие отрицательного влияния подобных последствий сплава древесины отмечали и ранее. Так, было показано, что в р. Средняя Печора на участках с корой, оставшейся после лесосплава, зообентос был даже разнообразнее и отличался повышенной биомассой по сравнению с зообентосом в остальном русле со смешанными песками [Зверева, 1969].

Заключение

Современное состояние экосистемы крупного плеса реки Суна, находящегося ниже водоппада Кивач, можно оценить как стабильное. Несмотря на слой коры хвойных деревьев, оставшийся после лесосплава, и вчетверо сниженный объем стока, структура зоопланктона и зообентоса вполне соответствует таковой в других реках региона. Оценка качества воды указывает на умеренное органическое загрязнение, что обуславливает необходимость мониторинга, принимая во внимание природоохранный статус территории.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального

Таблица 6. Структурные показатели зообентоса плеса р. Суна (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Table 6. Structural indices of the zoobenthos in the Suna River (25–26.07.2016, 28.07.2017)

Показатель Index	Значение Value
Число видов в пробе S_{np} Number of species in S_{np} sample	$6,7 \pm 2,94$
Индекс Шеннона (H_N) The Shannon Index (H_N)	$1,5 \pm 0,54$
Индекс сапробности по Пантле и Бук The Pantle – Buck Saprobity Index	$2,4 \pm 0,44$
Средняя численность (min – max), тыс. экз./м ² Average abundance (min – max), ths. spcm./m ²	0,46 (0,06–2,72)
Средняя биомасса (min – max), г/м ² Average biomass (min – max), g/m ²	2,15 (0,06–10,5)
Доминирующий комплекс (более 5 % по биомассе) Dominant complex (more than 5 % by biomass)	<i>Anodonta cygnea</i> , <i>Gomphus vulgatissimus</i> , <i>Procladius (Holotanypus) sp.</i> , <i>Microtendipes gr. pedellus</i>
Типизация водотока Watercourse typification	β -мезосапробный β -mesosaprobic

бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0081).

Авторы глубоко признательны А. А. Фролову (ММБИ) за видовое определение моллюсков надсемейства *Pisidioidea* (*Bivalvia*) и О. В. Фоминой (заповедник «Кивач») за помощь в организации полевых работ.

Литература

Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 58–79.

Барышев И. А. Зообентос реки Кемь, бассейн Белого моря (состав, обилие и трофическая структура) // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 10. С. 70–83. doi: 10.17076/есо908

Барышев И. А. Зообентос водотоков бассейна реки Ковда (состав, обилие, оценка разнообразия и сапробности) // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2019. № 85(88). С. 59–68. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10005

Барышев И. А. Особенности использования индекса сапробности по макрозообентосу для оценки качества вод в реках бассейнов Онежского и Ладожского озер // Водные ресурсы: изучение и управление: Материалы V Междунар. конф. молодых ученых. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 8–15.

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

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 390 с.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Хренников В. В., Широков В. А. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1989. 41 с.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А., Сластина Ю. Л. Структура гидробиоценозов некоторых водоемов заповедника «Кивач» // Тр. Гос. природ. заповедника «Кивач». Вып. 5. Петрозаводск, 2011. С. 155–165.

Круглова А. Н. Зоопланктон притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978. С. 32–41.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (*Rotatoria*). Л.: Наука, 1970. 744 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. А. И. Копылова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные и низшие насекомые / Ред. С. Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 1997. Т. 3. 440 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Двукрылые / Ред. С. Я. Цалолихин. СПб.: Наука, 1999. Т. 4. 1000 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / Под общ. ред. С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2001. Т. 5. 836 с.

Оценка современного состояния гидрологического режима реки Суна. Петрозаводск: Карельский ЦГМС, 2003. 19 с.

Попова Э. К., Сухов А. В. Изменение видового состава ихтиофауны водоемов заповедника «Кивач» под влиянием антропогенных факторов // Труды Гос. природ. заповедника «Кивач». Вып. 6. Петрозаводск, 2013. С. 120–132.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.

Рябинкин А. В. Донные биоценозы верхнего течения р. Кеми // Тезисы докл. 3-й республиканской конференции по проблеме рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1983. С. 58–60.

Смирнов Ю. А. Из опыта рекультивации нерестово-выростных угодий озерной формы атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в останце реки Суна после молевого лесосплава // Труды Гос. природ. заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 127–138.

Филимонова З. И., Белоусова Н. А. О микрофауне болотных водоемов заповедника «Кивач» // Проблемы заповедного дела. 1988. № 2. С. 178–200.

Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А. В. Крылова, А. А. Боброва. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 372 с.

Поступила в редакцию 06.09.2019

References

Balushkina E. V., Vinberg G. G. Zavisimost' mezhdudlinoi i massoi tela planktonnykh rakoobraznykh [The relationship between the length and body mass of plankton Crustacea]. *Ekspperimental'nye i*

polevye issled. biol. osnov produktivnosti ozer [Experimental and field study of biol. fundamentals of lake production]. Leningrad: ZIN AN SSSR, 1979. P. 58–79.

Baryshev I. A. Zoobentos reki Kem', bassein Belogo morya (sostav, obilie i troficheskaya struktura) [Zoobenthos of the Kem River, White Sea drainage basin (composition, abundance, and trophic structure)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 10. P. 70–83. doi: 10.17076/eco908

Baryshev I. A. Zoobentos vodotokov basseina reki Kovda (sostav, obilie, otsenka raznoobraziya i saprobnosti) [Zoobenthos in the watercourses of the Kovda River basin (composition, abundance, assessment of diversity and saprobity)]. *Trudy Inst. biol. vnutr. vod RAN* [Proceed. IBIW RAS]. 2019. No. 85(88). P. 59–68. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10005

Baryshev I. A. Osobennosti ispol'zovaniya indeksa saprobnosti po makrozoobentosu dlya otsenki kachestva vod v rekakh basseinov Onezhskogo i Ladozhskogo ozer [Features of macrozoobenthos saprobity index use for water quality assessment in the rivers of the Lakes Onega and Ladoga basins]. *Mat. V Mezhd. konf. molod. uchenykh "Vodnye resursy: izuchenie i upravlenie"* [Proceed. V int. conf. young scientists *Water resources: Research and management*]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. P. 8–15.

Ekosistema maloi reki v izmenyayushchikhsya usloviyakh sredy [Small river ecosystem affected by changing environmental conditions]. Eds. A. V. Krylov, A. A. Bobrov. Moscow: KMK, 2007. 372 p.

Filimonova Z. I., Belousova N. A. O mikrofaune bolotnykh vodoemov zapovednika "Kivach" [On the microfauna of marsh water bodies in the Kivach Nature Reserve]. *Probl. zapoved. dela* [Issues of Reserve Management]. 1988. No. 2. P. 178–200.

Kitaev S. P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 390 p.

Komulainen S. F., Kruglova A. N., Khrennikov V. V., Shirokov V. A. Metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu gidrobiologicheskogo rezhima malyykh rek [Guidelines for studying hydrobiological regime of small rivers]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1989. 41 p.

Komulainen S. F., Kruglova A. N., Baryshev I. A., Slastina Yu. L. Struktura gidrobiotsenozov nekotorykh vodoemov zapovednika "Kivach" [Structure of hydrobiocenoses in several water bodies of the Kivach Nature Reserve]. *Tr. Gos. prirod. zap. "Kivach"* [Proceed. Kivach Nat. Reserve]. Petrozavodsk, 2011. Iss. 5. P. 155–165.

Kruglova A. N. Zooplankton pritokov Onezhskogo ozera [Zooplankton of the Lake Onega tributaries]. *Lososevye nerestovye reki Onezhskogo ozera* [Salmon spawning streams of Lake Onega]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 32–41.

Kutikova L. A. Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria) [Rotifers of the fauna of the USSR (Rotatoria)]. Leningrad: Nauka, 1970. 744 p.

Lazareva V. I. Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Structure and dynamics of zooplankton in the Rybinsk reservoir]. Ed. A. I. Kopylova. Moscow: KMK, 2010. 183 p.

Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeiskoi Rossii. T. 1. Zooplankton [The key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of the Euro-

pean Russia. Vol. 1. Zooplankton]. Eds. V. R. Alekseev, S. Ya. Tsalolikhin. Moscow: KMK, 2010. 495 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]. Eds. V. R. Alekseeva, S. Ya. Tsalolikhina. Moscow; St. Petersburg: KMK, 2016. 457 p.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii. T. 3. Paukoobraznye i nizshie nasekomye [The key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3. Arachnids and the lower insects]. Ed. S. Ya. Tsalolikhin. 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]. Ed. S. Ya. Tsalolikhin. 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]. Ed. S. Ya. Tsalolikhin: St. Petersburg: Nauka, 2001. 836 p.

Otsenka sovremennogo sostoyaniya gidrologicheskogo rezhima reki Suna [Assessment of the current state of the hydrological regime of the Suna River]. Petrozavodsk: Karel'skii TsGMS, 2003. 19 p.

Popova E. K., Sukhov A. V. Izmenenie vidovogo sostava ikhtiofauny vodoemov zapovednika "Kivach" pod vliyaniem antropogennykh faktorov [Changes in the species composition of the ichthyofauna in the Kivach Reserve water bodies under man-induced impact]. *Tr. Gos. prirod. zap. "Kivach"* [Proceed. Kivach Nat. Reserve]. Petrozavodsk, 2013. Iss. 6. P. 120–132.

Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Ed. V. A. Abakumov. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 318 p.

Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii [Guidelines for hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments]. Ed. V. A. Abakumov. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1983. 240 p.

Ryabinkin A. V. Donnye biotsenozy verkhnego techeniya r. Kemi [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 Resp. 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.

Smirnov Yu. A. Iz opyta rekul'tivatsii nerestovo-vyrostnykh ugodii ozernoi formy atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v ostantse reki Suna posle molevogo lesosplava [From the recultivation experience of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) farms in the residual hill of the Suna River after loose floating]. *Tr. Gos. prirod.*

zap. "Kivach" [Proceed. Kivach Nat. Reserve]. Petrozavodsk, 2006. Iss. 3. P. 127–138.

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, 1969. 279 p.

Received September 06, 2019

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: baryshev@bio.krc.karelia.ru

Кучко Ярослав 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: y-kuchko@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Baryshev, Igor

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

Kuchko, Yaroslav

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

УДК 597.552.511:591.351:591.51

ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД (РЕКА ЛИЖМА, БАССЕЙН ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА)

Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов, М. А. Ручьев

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

Установлено, что у каждой возрастной группы молоди лосося имеется своя динамика суточной пищевой активности, основным регулятором которой является освещенность. На широте р. Лижма (62°22'40" с. ш., 34°29'57" в. д.), впадающей в Онежское озеро, период двигательной пищевой активности в июне-июле составляет 16 ч ± 30 мин. В сумеречные часы и в темное время суток при освещенности менее 0,2 тыс. лк она отсутствует у всех возрастных групп. Сеголетки 0+ сохраняют пищевую активность на постоянном уровне в течение дня и совершают около 900 бросков за пищу. Пестрятки 1+ и 2+ имеют наивысший уровень пищевой активности в утренние часы (18 тыс. лк), затем она снижается к 15 ч (70 тыс. лк), сохраняясь на этом уровне до 19 ч (21 тыс. лк). Далее пищевая активность незначительно растет до сумерек. Количество бросков составляет около 350 за сутки. У пестряток 3+ отмечен минимальный уровень пищевой активности в утренние часы, далее он постепенно растет и достигает пика к 15 ч, после чего наблюдается постепенное снижение. За день они совершают около 300 бросков. Интенсивность кормления у особей 0+ в среднем составляет 63 броска/ч. Мальки возраста 1+ совершают менее 30 бросков/ч, 2+ – около 40 бросков/ч, а 3+ – 25 бросков/ч. Пищевую активность снижает плотная облачность и конкуренция. Особи 0+ и 1+ не способны конкурировать с крупными пестрятками и другими хищниками за кормные микростации и сгоняются с них. Пестрятки 2+ и 3+ занимают самые выгодные по кормности микростации, рыбы менее чем за 50 % времени активности совершают до 88 % кормовых бросков в сутки, удовлетворяя свою потребность в корме. В результате пестряток 2+ и 3+ чаще можно наблюдать неактивными на микростациях «укрытие», в отличие от особей 0+ и 1+.

К л ю ч е в ы е с л о в а: атлантический лосось; пестрятки; станции; микростации; пищевое поведение; территориальное поведение; интенсивность кормления.

D. A. Efremov, A. E. Veselov, M. A. Ruch'ev. THE BEHAVIOR OF YOUNG SALMON (*SALMO SALAR* L.) IN THE RIVER LIZHMA (LAKE ONEGO) IN THE SUMMER SEASON

It was found that each age group of young salmon has its own daily foraging activity pattern, mainly regulated by illumination. At the latitude of the Lizhma River (62°22'40" N, 34°29'57" E), which drains to Lake Onego, the foraging activity duration in June and July is 16 h ± 30 min. In twilight hours and in the dark (below 200 lx) it was absent in all age groups. Young-of-the-year (0+) maintained a constant level of foraging activity during the day, making about 900 darts at food. Parr aged 1+ and 2+ foraged the most actively in the morning (18,000 lx), after which the activity declined until 15 h (70,000 lx)

and remained low until 19 h (21,000 lx). Then it increased slightly until dusk. The number of darts at food was about 350 per day. For 3+ parr, the activity was the lowest in the morning hours, gradually growing afterwards to reach a peak at around 15 hours, after which a gradual decline was observed. During the day they make about 300 darts at food. The foraging intensity for 0+ fish averages 63 darts per hour. Fish aged 1+ make less than 30 darts/h; 2+ make about 40 darts/h; 3+ salmon make about 25 darts/h. Foraging activity can be reduced by dense clouds and competition. Young fish aged 0+ and 1+ cannot compete with larger parr and other predators for fodder-rich sites. 2+ and 3+ parr occupy the most advantageous feeding microsites, where they perform up to 88 % of all daily darts for food in less than 50 % active time, and thus satisfy their daily nutritive demand. As a result, 2+ and 3+ parr would be more often seen inactive in "shelter" microsites compared to 0+ and 1+ individuals.

Key words: Atlantic salmon; parr; sites; microsites; foraging behavior; territorial behavior; foraging intensity.

Введение

Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) принадлежит к семейству Salmonidae, роду *Salmo* [Атлас..., 2002]. Имеет сложный жизненный цикл, связанный с развитием молоди в реках и нагулом в морской среде или крупных озерах. На фоне подвижной среды обитания в онтогенезе молоди лосося развивается комплекс сложных поведенческих реакций. Известно, что речной период считается важнейшим звеном жизненного цикла лосося. В настоящее время достаточно хорошо исследованы условия воспроизводства вида, распределения и обитания его разновозрастной молоди в реках [Кузьмин, Смирнов, 1982; Казаков и др., 1992; Jensen et al., 1997; Веселов, Калюжин, 2001 и мн. др.]. Достаточное количество работ посвящено отдельным аспектам поведения молоди атлантического лосося [Kalleberg, 1958; Karlström, 1977; Шустов, Смирнов, 1978; Kennedy, Strange, 1982; Бакштанский, Нестеров, 1983; Шустов, 1983, 1995; Morantz et al., 1987; Mikheev et al., 1994; Веселов, 1996 и мн. др.]. Исследованиями показано, что молодь лосося на пороговых и перекатных участках рек имеет мозаично-агрегированный тип распределения, который динамично меняется в зависимости от гидрологических, суточных и сезонных погодных условий. Вместе с молодь лосося на участках обитают и другие реофильные виды рыб, влияющие на ее поведение [Шустов и др., 1980; Шустов, 1983, 1987; Веселов, Калюжин, 2001; Калюжин, 2006]. Существенной стороной речного периода развития следует рассматривать становление пищевого поведения. Это одна из сложнейших форм жизнедеятельности рыб, обеспечивающая рост, выживаемость, темп и сроки созревания, плодовитость [Мантейфель, 1967а, б]. Вместе с тем далеко не полно изучено пищевое поведение молоди

пресноводного лосося [Смирнов и др., 1976; Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001]. Остаются не до конца исследованными суточная динамика пищевой активности рыб, влияние гидрологических (скорость течения, глубина) и погодных (температура, освещенность) факторов среды на поведение молоди лосося.

Цель работы – изучить территориально-пищевое поведение разновозрастной молоди пресноводного лосося в летний период, определить динамику пищевой активности на станциях и микростанциях выростных участков реки.

Материал и методы

Исследования проводили на р. Лижма (бассейн Онежского озера). Использовали метод подводных наблюдений, выполняемых с помощью легководолазного снаряжения, по стандартным методикам [Keenleyside, 1962; Wankowski, Thorp, 1979; Павлов и др., 1981 и др.]. Визуально отслеживали поведение отдельных особей лосося разных возрастов на предперекатном, перекатном и пороговом участках. Участки различаются глубинами, скоростями течения и фракционным составом грунта. На предперекатном участке глубина составила $0,5 \pm 0,2$ м, скорость течения $0,4 \pm 0,2$ м/с, фракционный состав грунта преимущественно галечный с мелким валуном. На перекатном участке глубина была $0,5 \pm 0,2$ м, скорость течения $0,8 \pm 0,3$ м/с, грунт состоял из мелкого и среднего валуна, местами с галечником. На пороговых участках глубина не превышала $0,6 \pm 0,2$ м, скорость течения $1,4 \pm 0,4$ м/с и грунт представлен валунами разных размеров. На протяжении суток в интервалах 9–10, 12–13, 15–16, 18–19 и 21–22 ч осуществляли наблюдение за отдельными мальками лосося. Освещенность в это время варьировала в пределах 0,2–78 тыс. лк, в зави-

симости от времени дня. Максимум регистрировался с 12 до 15 ч, когда на участки исследования попадали прямые солнечные лучи. Минимум освещенности отмечался в 22 ч (сумерки), когда регистрировалось около 0,2 тыс. лк. Проводили пробные погружения в ночные часы в интервалах 0–1, 3–4 и 6–7 ч при освещенности менее 0,2 тыс. лк. Подсветку осуществляли светодиодным фонарем. В этих условиях рыбы находились в укрытиях и практически не проявляли двигательной активности, в связи с чем почасовые наблюдения за рыбами в ночные часы не проводились. В ходе наблюдения учитывали количество совершаемых рыбой бросков за пищей, дальность и их направление, регистрировали время нахождения на каждой из микростаций (М) и их количество. Также в пределах одной станции отмечали конкурентные и (или) агрессивные взаимодействия с другими рыбами. Под станциями мы понимаем избираемые молодью лососевых подвижные объемы водного пространства и накрываемые ими площади дна, в которых относительно устойчиво осуществляется жизнедеятельность одиночных особей разных возрастных групп. Микростанция – это ограниченная площадь дна в рамках станции, на которой рыба находится определенное время в течение дня. Несколько микростаций, между которыми перемещаются пестрятки лосося, объединяются в станцию.

На участках трех биотопов (предперекатный, перекатный и пороговый) выбрали и изучили 10 станций обитания разновозрастной молоди лосося. Предперекатный биотоп характеризуется низкими скоростями течения – 0,3–0,6 м/с, галечно-песчаным грунтом; на перекатном скорости течения выше – 0,6–0,9 м/с и грунт сложен галечно-мелковалунными фракциями; пороговый имеет самые высокие скорости течения – 0,8–1,7 м/с, грунт преимущественно валунный. Площадь исследуемых станций обычно не превышала 0,7 м². Для возрастных групп 0+, 2+ и 3+ станции исследовали во всех трех типах биотопов. Одного малька возрастом 1+ наблюдали в одном типе биотопа – предперекатном. При изучении станций отмечали тип биотопа, скорости течения, глубины, фракционный состав грунта.

Результаты и обсуждение

Мальки лосося в течение лета проявляют устойчивое территориальное поведение. Они активно охраняют свои станции и микростанции, агрессивно нападая и преследуя вторгшихся пестряток или других рыб. Смена микростаций в пределах одной станции происходит много-

кратно в течение дня под влиянием изменения освещенности, температуры воды, хищников, внутривидовой конкуренции и других факторов. Время нахождения особи на площади станции составляет несколько недель и даже месяцев летнего периода. По-видимому, территориальность рыб обусловлена их оседлым образом жизни и питанием сносимыми потоком бентосными организмами, на что также указывают ряд авторов [McCrimmon, 1954; Владимирская, 1957; Kalleberg, 1958; Keenleyside, 1962; Saunders, Gee, 1964; Митанс, 1971; Смирнов, 1979; Шустов и др., 1980; Веселов, 1996; Erkinaro, 1997; Веселов, Калюжин, 2001 и др.].

Основные гидрологические характеристики исследованных станций приведены в таблице 1. Как видно, сеголетки 0+ избирают станции с минимальной поверхностной скоростью течения – 0,1–0,2 м/с, пестрятки 3+ предпочитают станции с максимальными скоростями течения – до 1,3 (максимум до 1,7) м/с. Это объясняется физическими возможностями рыб и влиянием температуры воды. Физические способности молоди лосося значительно выше летом, чем зимой, в диапазоне температур активной жизнедеятельности 12–18 °С [Щуров, Шустов, 1989; Шустов и др., 1989]. Однако особи 0+ и 1+ с меньшими размерами тела и при температуре воды 15–21 °С неспособны длительное время противостоять потоку с высокой скоростью течения, где в случае дальних бросков за пищей их сносит и они вынуждены затрачивать время и энергию для возвращения на кормную микростанцию. При этом особи 2+ и 3+ избирают станции с поверхностными скоростями 0,9–1,5 м/с, на которых успешно кормятся. На станциях с критическими скоростями течения 1,7 м/с и выше пестрятки 3+ способны делать лишь короткие броски за пищей в придонном слое воды. При дальних бросках их сносит, как сеголеток 0+. На этих станциях малькам затруднительно кормиться, поскольку поток насыщен пузырьками воздуха и им сложно выделять кормовые объекты.

Среднее количество бросков за пищей приведено в таблице 2. Во втором столбце представлено суммарное фактическое число бросков за пищевыми частицами за 5 ч наблюдения в течение дня. В третьем столбце приведены суточные данные за июнь и июль, когда время активности составляло 16 ч ± 30 мин. Условно время фактического питания рыб экстраполировано на время суточной активности. Время фактического наблюдения за мальками 5 ч в течение суток обусловлено физической возможностью наблюдателя, поскольку нахождение под водой более одного часа затруднительно.

Таблица 1. Сравнительная характеристика станций молоди лосося в реке Лижма

Table 1. Comparative characteristics of young salmon sites in the Lizhma River

№ станции Site no.	Тип биотопа Biotope type	Возраст, лет Age, years	Пло- щадь, м ² Area, m ²	Поверхностная скорость тече- ния, м/с Surface velocity, m/s	Глубина, м Depth, m	Проективное покрытие, % Projective cover, %	Обра- стание Fouling	Кол-во ми- кростаций на станции Number of microsites at a site
4	перекат riff	0+	0,7	0,7–1,3	0,3–0,5	0	слабое weak	5
7	предперекат pre-riff	0+	0,7	0,1–0,4	0,0–0,3	70	слабое weak	6
9	порог rapids	0+	0,7	0,2–1,1	0,0–0,3	100	слабое weak	7
1	предперекат pre-riff	1+	0,7	0,9	0,4–0,6	0	слабое weak	9
3	предперекат pre-riff	2+/1+*	0,7	1,1	0,4–0,6	0	слабое weak	7
5	перекат riff	2+	0,7	–0,3–1,0**	0,1–0,5	50	среднее medium	5
10	порог rapids	2+	0,7	1,2–1,7	0,2–0,5	80	сильное strong	-
2	предперекат pre-riff	3+	0,7	0,5–1,0	0,1–0,6	0	слабое weak	5
6	перекат riff	3+	0,7	1,1–1,4	0,4–0,7	0	сильное strong	6
8	порог rapids	3+/2+*	0,7	0,3–1,3	0,2–0,6	100	сильное strong	4

Примечание. *На станции находились поочередно две рыбы – доминанта и субдоминанта. **Участок с обратным течением (0,3 м/с), возникающим за валуном.

Note. *At a site there were alternately two fish – the dominant and subdominant. **A section with a reverse flow (0.3 m/s) arising behind a boulder.

Таблица 2. Среднее количество бросков за пищей разновозрастной молоди лосося

Table 2. Average number of darts at food of uneven-aged young salmon

Возрастная группа Age group	Бросков за 5 ч Darts per 5 hours	Бросков за сутки (16 ч) Darts per day (16 hours)
0+ (3 экз.) (3 spcm)	274	877
1+ (1 экз.) (1 spcm)	115	368
2+ (2 экз.) (2 spcm)	111	355
3+ (3 экз.) (3 spcm)	92	294

Наибольшее количество бросков за пищей в сутки совершают особи 0+ – 877, в 2 раза больше, чем представители остальных возрастных групп. Вероятно, это связано с высокими потребностями сеголеток в корме при интенсивном росте. Также, как выяснил Ю. А. Шустов [1983], часть бросков сеголеток ошибочно направлена на несъедобные частицы дрефта растительных остатков детрита, чего не наблюдается у старших возрастных групп мальков.

У пестряток лосося 1+ и 2+ количество бросков чуть больше 350, пестрятки 3+ совершают около 300 бросков. Общее снижение пищевой активности возрастных групп 2+ и 3+ может быть связано с увеличением размеров кормовых частиц и качественным изменением пищевого спектра питания [Митанс, 1971, 1975; Wankowski, 1979; Шустов, 1983 и мн. др.]. Также это может быть связано с высоким уровнем «разборчивости» старших возрастных групп лосося, они совершают меньше бросков за несъедобными объектами, в отличие от сеголеток 0+ [Шустов, 1983].

После подсчета количества бросков за пищей были построены сравнительные графики суточной пищевой активности для каждой возрастной группы 0+, 1+, 2+ и 3+ из разных биотопов (рис. 1). Среднее значение показателя отражает постоянный уровень активности сеголеток лосося 0+ в течение суток (рис. 1, А). Пищевая двигательная активность заметно различается подъемом или падением уровня. Вероятно, это связано с конкурентными отношениями, в результате которых сгоняемые особи 0+ вынуждены длительно скрываться, не имея возможности кормиться на станциях вместе со старшими пестрятками.

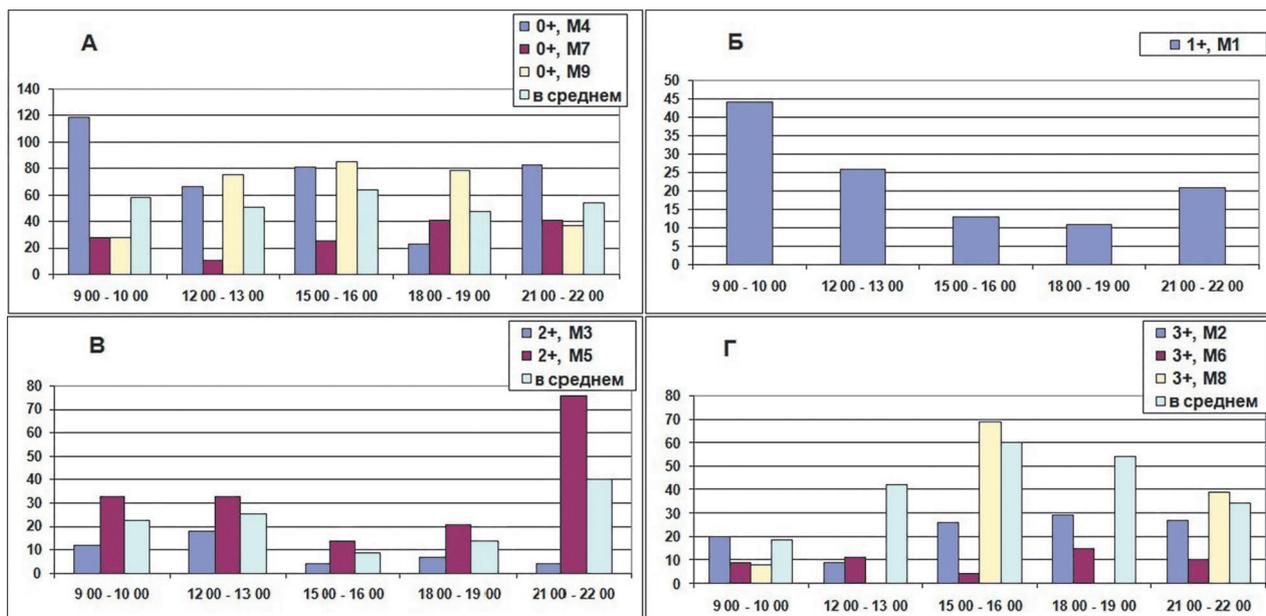


Рис. 1. Суточная пищевая активность разновозрастной молодежи лосося:

А – сеголетки 0+ (3 экз.); Б – пестрятка 1+ (1 экз.); В – пестрятки 2+ (2 экз.); Г – пестрятки 3+ (3 экз.); М* – номер станции

Fig. 1. Daily foraging activity of uneven-aged young salmon:

A – young-of-the-year 0+ (3 spcm); Б – parr aged 1+ (1 spcm); В – parr aged 2+ (2 spcm); Г – parr aged 3+ (3 spcm); М* – site no.

При отсутствии конкурирующих крупных мальков лосося и хищных рыб (хариус, окунь) сеголетки возвращаются на кормные микро-станции. Так, в период с 9 до 10 ч особь 0+ (М4) (рис. 1, А) совершила 118 бросков. Также на активность рыб оказывают влияние погодные условия, т. к. молодь лосося использует зрение для обнаружения корма [Шустов, Смирнов, 1978; Шустов, 1983]. Во время облачности и дождя освещенность значительно снижается (ниже 15 тыс. лк), в результате сумерки наступают раньше. Например, особь 0+ (М4) (рис. 1, А) с 18 до 19 ч совершила только 25 бросков за пищу. Большую часть времени она находилась в укрытии. Количество совершаемых бросков у рыб на разных типах станций и микро-станций значительно различалось (табл. 3). Так, особь 0+ (М4) за 5 ч наблюдения на станции перекат совершила 372 броска за пищу. Особь 0+ (М7) на той же станции сделала 146 бросков, особь 0+ (М9) на станции порог – 304 броска.

У особи 1+ (М1) прослеживается суточная динамика активности (рис. 1, Б). В утренние часы пищевая активность была максимальной, постепенно снижалась к 15 ч и сохранялась на этом уровне до 19 ч. В вечернее время активность вновь возрастала, не достигая утреннего уровня. К сожалению, наблюдение удалось провести только на одной особи 1+, и нельзя уверенно утверждать о подобной динамике для этой возрастной группы.

У пестрятки 2+ (М5) (рис. 1, В) выявлена высокая активность в утренние часы. Затем происходило постепенное снижение к 15 ч и рост в вечернее время, как и у особи 1+. В то же время у особи 2+ (М5) наблюдался значительный рост активности с 21 до 22 ч, когда зафиксировано 75 бросков в сравнении с утренними 32. Вероятно, это связано с падением уровня воды на 12–15 см в течение суток, в результате которого на станции понизилась скорость течения и уменьшилось количество дрейфующих кормовых организмов. Это к 21 ч стимулировало пестрятку переместиться на 2 м за пределы своей станции к центру русла и занять новую микро-станцию, где скорость течения выше. Н. Хугес и Л. Дилл [Hughes, Dill, 1990], работая на реках Аляски с молодь хариуса, назвали место, с которого рыбы совершают кормовые броски, фокальной точкой. Они обнаружили, что с увеличением скорости потока в зоне фокальной точки встречаемость кормовых объектов возрастает. Это, по-видимому, справедливо и для молоди лосося [Шустов, 1983]. Также в несколько раз отличалось количество бросков за пищу между двумя станциями из разных биотопов. Особь 2+ (М3), обитающая на станции в биотопе предперекат, совершила за 5 ч в 4 раза меньше бросков за пищу по сравнению с особью 2+ (М5) со станции биотопа перекат (табл. 3).

У пестрятки 3+ (рис. 1, Г) наблюдается динамика, отличная от таковой у молоди 1+ и 2+, как

Таблица 3. Количество бросков за пищей разновозрастной молоди лосося в разное время суток

Table 3. Number of darts at food of uneven-aged young salmon per day

Особь, станция / время Specimen, site / time	9.00–10.00	12.00–13.00	15.00–16.00	18.00–19.00	21.00–22.00	Всего бросков Overall number of darts
0+, M4	119	66	81	23	83	372
0+, M7	28	11	25	41	41	146
0+, M9	28	75	85	79	37	304
1+, M1	44	26	13	11	21	115
2+, M3	12	18	4	7	4	45
2+, M5	33	33	14	21	76	177
3+, M2	20	9	26	29	27	111
3+, M6	9	11	4	15	10	49
3+, M8	8	–	69	–	39	116

в среднем, так и по отдельным особям. В утренние часы активность минимальна, далее она возрастает к 13 ч, пик ее приходится на 15–16 ч, затем она постепенно снижается. После 21 ч активность выше, чем утром. У особи 3+ (M8) величина пищевой активности не выявлена в 12 и 18 ч, т. к. пестрятка покидала станцию и перемещалась к центру русла, где ее не удавалось обнаружить. Количество бросков на станциях разных биотопов (предперекат, перекат, порог) также варьирует. Так, особь 3+ (M2) в биотопе предперекат совершила 111 бросков за пищей. Особь 3+ (M6) в биотопе перекат – только 49 бросков. Вероятно, это связано с понижением уровня воды на 12–15 см и уменьшением количества корма в потоке из-за снижения скорости течения. В ходе наблюдения эта пестрятка пыталась несколько раз сменить станцию у берега на станцию в центре русла реки, но каждый раз встречала сопротивление другой особи 3+. Лишь в конце периода суточного наблюдения, к 18–19 ч, ей удалось занять одну из микростаций в центре русла, где за равный промежуток времени, в сравнении с прибрежной микростацией, было зафиксировано большее число пищевых бросков. У особи 3+ (M8) в биотопе порог за время наблюдения отмечено 116 бросков за пищей, и это с учетом ее отсутствия в поле наблюдения в течение 2 ч.

Пространственное распределение молоди лосося имеет свои особенности в связи с изменением возраста рыб и сменой сезонов года. Сеголетки после расселения из нерестовых бугров обитают на мелководных участках рек, где грунт представлен преимущественно мелким гравием и галькой. Подрастая, пестрятки мигрируют и распределяются на гребневых участках порогов и перекатов с быстрым поверхностным течением и галечно-валунным грунтом [Kalleberg, 1958; Смирнов и др., 1976; Karlström, 1977; Kennedy, Strange, 1982; Весе-

лов, Калюжин, 2001 и др.]. Если сеголетки расселяются на участках с глубинами 0,2–0,5 м, то пестряткам старших возрастов свойственно распределение по всему руслу реки на глубинах 0,7–1,0 м и при скорости течения до 1,5 м/с [Смирнов, 1979; Erkinaro, 1997; Веселов, Калюжин, 2001]. Молодь обитает, как правило, на перекатах основной реки, где достаточное количество укрытий позволяет ей, как придонным рыбам, освоить всю реку, включая стрежневую часть. При этом молодь находится в меньшей зависимости от течения [Павлов и др., 1981]. Как показали наши исследования, рыбы разных возрастных групп находятся в постоянном динамичном взаимодействии друг с другом, а также с другими конкурирующими за пищу и пространство видами (хариус, молодь кумжи, голяян, голец усатый, молодь налима, окунь). Это подтверждают исследования других авторов [Михин, 1959; Allen, 1969; Шустов, 1983]. В условиях изменения уровня воды и скоростей течения пестрятки вынуждены покидать малокормные станции, пересекать границы соседних станций и агрессивно вытеснять «соседей» с более кормных участков. Если возраст и относительно большие размеры превосходят конкурентов, особи удается занять избранную кормную станцию и оставаться на ней длительное время, ограниченное собственными потребностями в пище. В случае нехватки пищи срабатывает поисковый механизм, когда особь пробно перемещается на новую станцию и в случае достаточного содержания кормовых частиц в потоке остается на ней.

Пищевую активность разновозрастной молоди лосося и потенциальную кормность каждой микростанции оценивали по интенсивности питания пестряток лосося с учетом времени нахождения на микростанции и количества совершаемых бросков за 60 мин. У части рыб регистрируемое время было меньше и для

сравнения интенсивности питания по количеству совершаемых бросков делался пересчет на 60 мин. Исследования показали, что интенсивность кормления рыб не всегда максимальна на лучших по кормности микростациях. Вероятно, здесь проявляется воздействие внешних факторов. Например, часть микростаций, обладающих высокой кормностью, недоступна для рыб из-за высоких придонных скоростей течения, особенностей рельефа, создающих высокую турбулентность потока и не позволяющих мальку длительное время удерживаться на них. Либо их занимают конкурентные виды.

Средняя интенсивность кормления для разновозрастной молодежи лосося в разных типах биотопов приведена в таблице 4. Максимальная интенсивность отмечалась у особей 0+ – 63 броска/ч (34 мин., 90 макс.). Для особей 1+ – менее 30 бросков/ч. Особи 2+ совершают около 40 бросков/ч (35 мин., 50 макс.). Лососи 3+ совершают около 25 бросков/ч (12 мин., 46 макс.).

На рис. 2–5 приведены круговые диаграммы, позволяющие оценить кормовой потенциал микростаций и интенсивность кормления на них молодежи лосося.

Интенсивность кормления сеголеток 0+ в биотопе предперекат (рис. 2, А) составляет около 90 бросков/ч (60 мин., 140 макс.), причем большую часть времени, 198 мин, особь провела на средней по кормности микростанции «б», совершая 64 броска/ч. В то же время на микростанции «в» с максимальной кормностью сеголеток находился лишь 51 мин, делая 140 бросков/ч. Вероятно, это связано с высокой конкуренцией в данном биотопе, сеголеток уже на втором часу кормления подвергся атаке пестряткой 1+, которая согнала его с кормной микростанции «в» и заняла ее. Далее сеголеток переместился в область микростанции «б», где периодически подвергался атакам окуня с граничного края станции «б».

Для сеголетка 0+ в биотопе перекат (рис. 2, Б) интенсивность кормления составила 34 броска/ч (11 мин., 64 макс.). Особь также большую часть времени – 93 мин – была на низкой по кормности микростанции «г», совершая 20 бросков/ч. На наиболее кормной микростанции «д» малек находился всего 44 мин и делал 64 броска/ч. Вероятно, интенсивность питания здесь связана с относительно высокой придонной скоростью течения на этой микростанции (0,7 м/с), она расположена непосредственно в струе потока, выходящей между двух глыб. Сеголеток для удержания на микростанции активно работал хвостом, часто покидал микростанцию, перемещаясь в затишную

Таблица 4. Средняя интенсивность кормления разновозрастной молодежи лосося (количество бросков за 60 мин)

Table 4. Average foraging intensity of uneven-aged young salmon (number of darts per 60 minutes)

Возраст, станция Age, site	В среднем бросков за 60 мин Average number of darts per 60 min	Скорость течения, м/с Flow velocity, m/s	Глубина, м Depth, m
0+, М4	90	-0,7–1,3	0,3–0,5
0+, М7	34	0,1–0,4	0,0–0,3
0+, М9	65	0,2–1,1	0,0–0,3
1+, М1	28	0,9	0,4–0,6
2+, М3	35	1,1	0,4–0,6
2+, М5	50	-0,3–1,0	0,1–0,5
3+, М2	20	0,5–1,0	0,1–0,6
3+, М6	12	1,1–1,4	0,4–0,7
3+, М8	46	0,3–1,3	0,2–0,6

зону. На второй по кормности микростанции «б» сеголеток находился 10 мин, совершая 48 бросков/ч. Здесь наблюдалась сходная ситуация, т. к. микростанция расположена ближе к центру русла в основном потоке. Поверхностная скорость достигала 1,5 м/с. Сеголеток для удержания на микростанции проявлял активную локомоцию, также часто покидал ее и скрывался в укрытии. Затем, после нескольких попыток кормления на ней, переместился на микростанцию с меньшими скоростями течения. На микростанциях «а» и «в», расположенных в затишных зонах и относящихся к укрытиям, интенсивность кормления составляла соответственно 20 и 11 бросков/ч. Сеголетки использовали их для отдыха либо скрывались здесь от окуней и плотвы, иногда хватая заносимые течением кормовые объекты.

Интенсивность кормления сеголетка 0+ в биотопе порог (рис. 2, В) составила 65 бросков/ч (13 мин., 109 макс.). Подобно малькам из других биотопов, особь находилась максимальное время – 81 мин – на средней по кормности микростанции «г», совершая 44 броска/ч. Эта микростанция расположена на границе затишной зоны. В отличие от остальных рыб значительное время – 74 мин – сеголеток оставался на самой кормной микростанции «д». По времени это 25 % от всего периода наблюдения. Микростанция располагалась в придонной струе между валунов, где рыба активно работала хвостом для удержания, часто перемещалась отдыхать на другие микростанции. Интересно, что микростанцию «д» особь заняла после того, как покинула другую кормную микростанцию под влиянием частых атак молодежи окуней. Сеголеток пытался занять другие микростанции, расположенные на 10–15 см выше по течению, но после нескольких столкно-

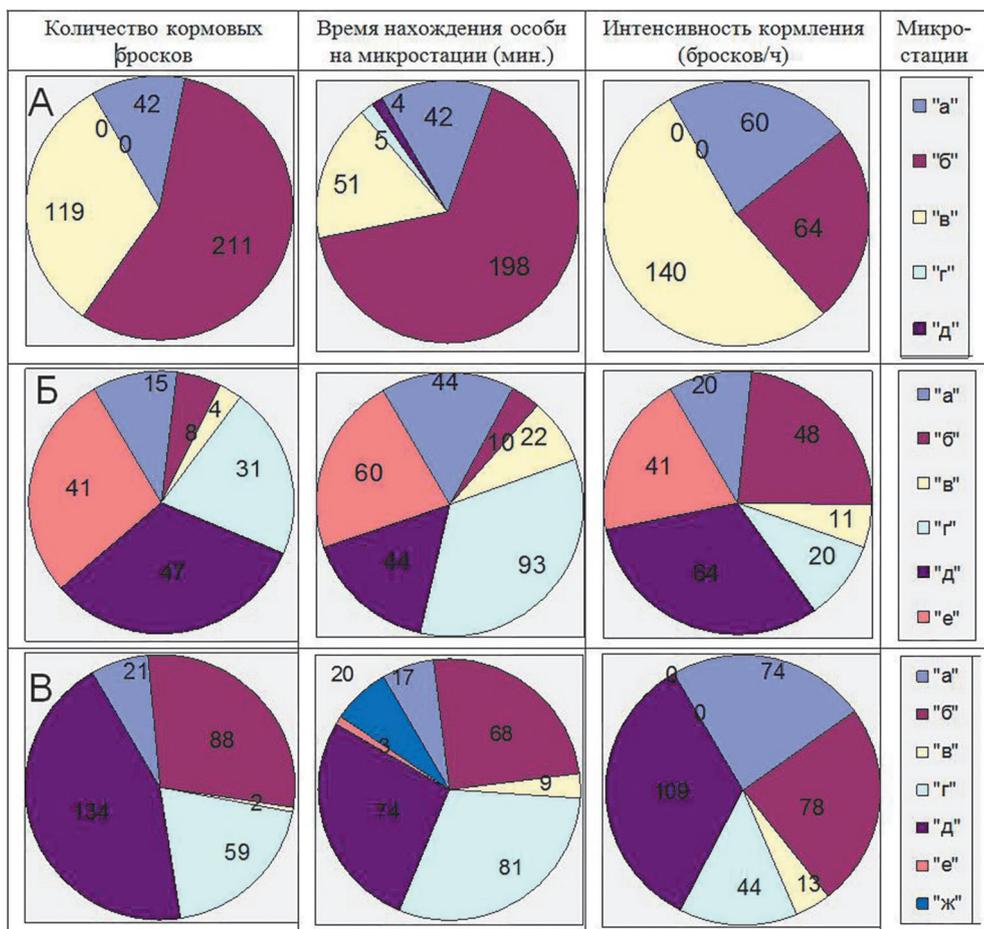


Рис. 2. Характеристика кормления сеголеток лосося 0+ на микростанциях:
 А – М4 биотоп предперекат, 372 броска; Б – М7 биотоп перекат, 146 бросков; В – М9 биотоп порог, 304 броска
 Fig. 2. Description of salmon young-of-the-year 0+ foraging at the microsites:
 А – М4 pre-rift biotope, 372 darts; Б – М7 rift biotope, 146 darts; В – М9 rapids biotope, 304 darts

вений с другим сеголетком 0+ вернулся на прежнюю микростанцию. В результате конкурентной борьбы две особи обозначили границу своих станций и стали придерживаться ее. На микростанции «а», высокой по кормности, особь оставалась лишь 17 мин, совершая 74 броска/ч. Здесь она подвергалась частым атакам окуней и была вынуждена покинуть ее. Микростанции «в», «е» и «ж» малек использовал для отдыха и в качестве укрытий, практически не совершая на них бросков за пищей.

Интенсивность кормления у пестрятки 1+ в биотопе предперекат (рис. 3) составила 24 броска/ч (12 мин., 35 макс.). Как и сеголетки 0+, особь максимальное время, 59 мин, оставалась на микростанции «б» с минимальной кормностью, совершая 17 бросков/ч. В течение 144 мин малек в основном питался на микростанциях «в», «г», «д» и «е» со средним уровнем кормности, совершая 24–41 бросок/ч на каждой. На максимальной по кормности микроста-

ции «к» особь находилась лишь 2 мин, что в пересчете на час соответствовало 60 броскам. Микростанции «а», «ж», «з» и «к» пестрятка использовала как промежуточные либо как укрытие. Оставалась на них от 5 до 26 мин и практически не кормилась. Данные станции расположены в биотопе предперекат, здесь отмечена высокая конкуренция среди реофильного сообщества рыб. Вероятно, этим можно объяснить большое количество микростанций, избираемых мальком 1+. Также видно, что особь неспособна защитить от конкурентов высокопродуктивные микростанции и вынуждена большую часть времени оставаться на минимальных по кормности микростанциях. Наблюдения показали, что пестрятка постоянно совершает попытки занять более кормные микростанции, как только их покидают конкуренты.

В биотопе предперекат у лосося 2+ (рис. 4, А) интенсивность кормления составила около 35 бросков/ч (4 мин., 150 макс.). Пестрят-

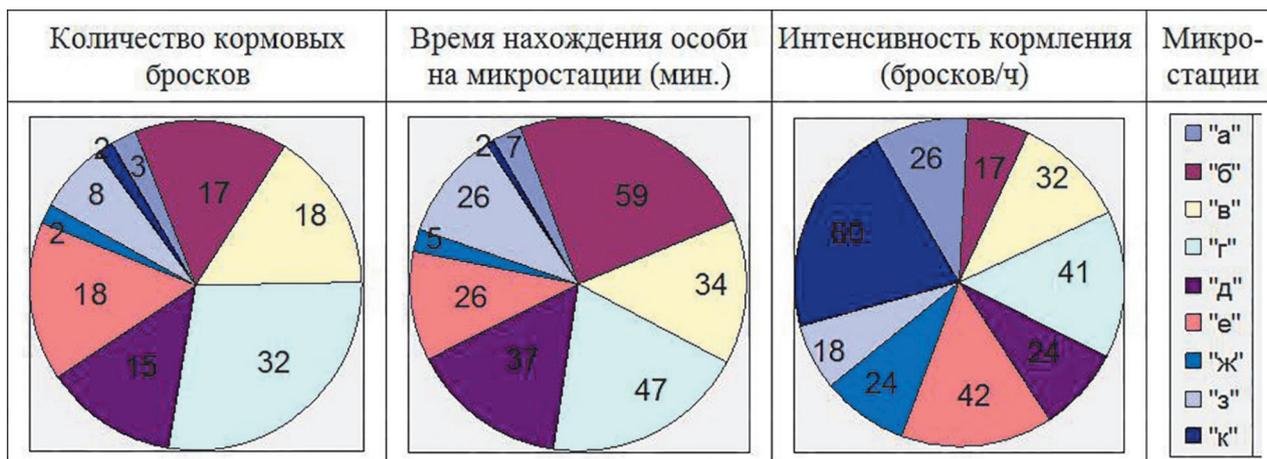


Рис. 3. Характеристика кормления пестрятки лосося 1+ на микростанции М1 биотоп предперекат, 115 бросков
 Fig. 3. Description of salmon parr aged 1+ foraging at the microsite M1 pre-rift biotope, 115 darts

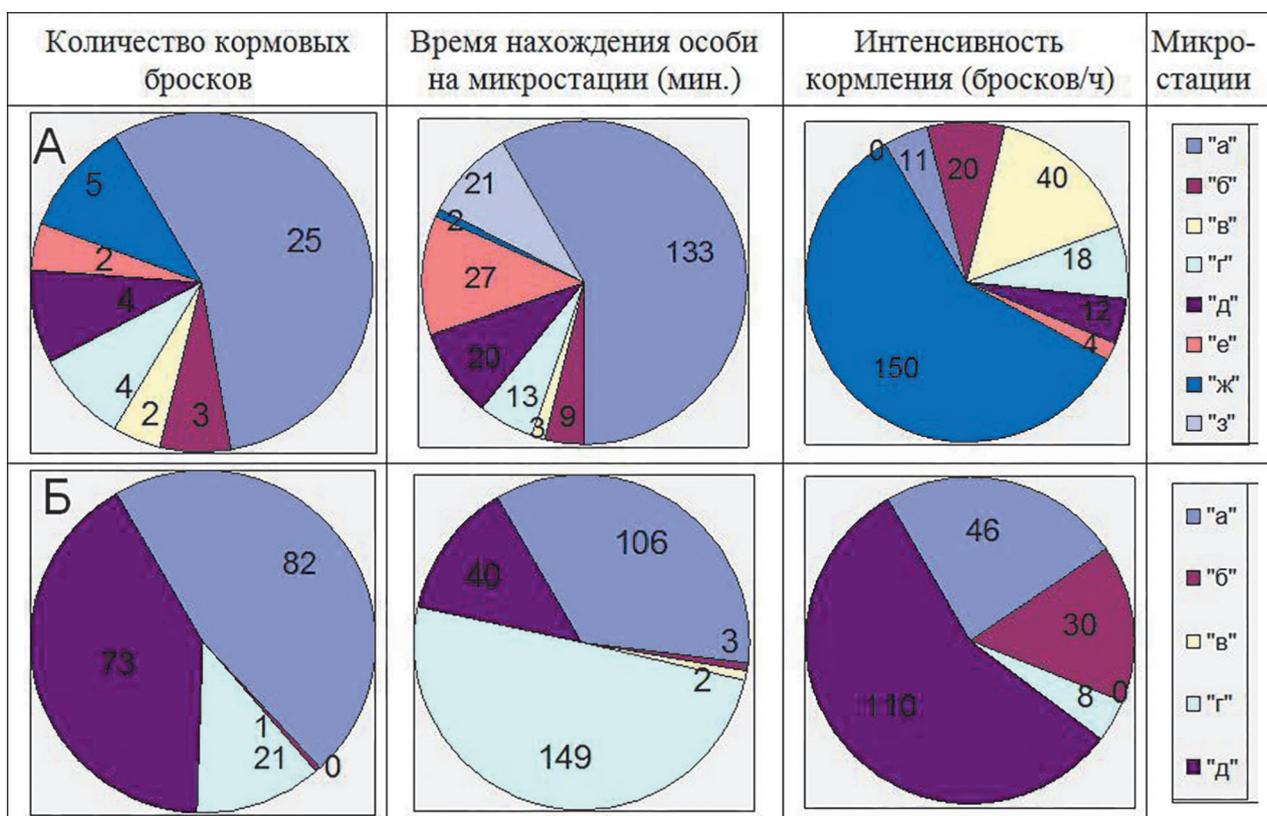


Рис. 4. Характеристика кормления пестряток лосося 2+ на микростанциях:

А – М3 биотоп предперекат, 43 броска; Б – М5 биотоп перекат, 177 бросков

Fig. 4. Description of salmon parr aged 2+ foraging at the microsites:

А – М3 pre-rift biotope, 43 darts; Б – М5 rift biotope, 177 darts

ка более 50 % времени из наблюдаемых 133 мин питалась на микростанции «а» с кормностью, близкой к минимальной, совершая 11 бросков/ч. На максимальной по кормности микростанции «ж» и средней «в» рыба находилась лишь 5 и 2 мин, проводя в пересчете на час 150 и 40 бросков соответственно. Вероятно,

это связано с высокой конкуренцией в данном биотопе, т. к. станцию часто посещали пестрятки 3+ и сгоняли пестрятку 2+. На микростанциях «б», «г», «д», «е» и «з» рыба совершила за период наблюдения от 2 до 4 бросков, использовала их в качестве укрытий либо как промежуточные при сносе потоком.

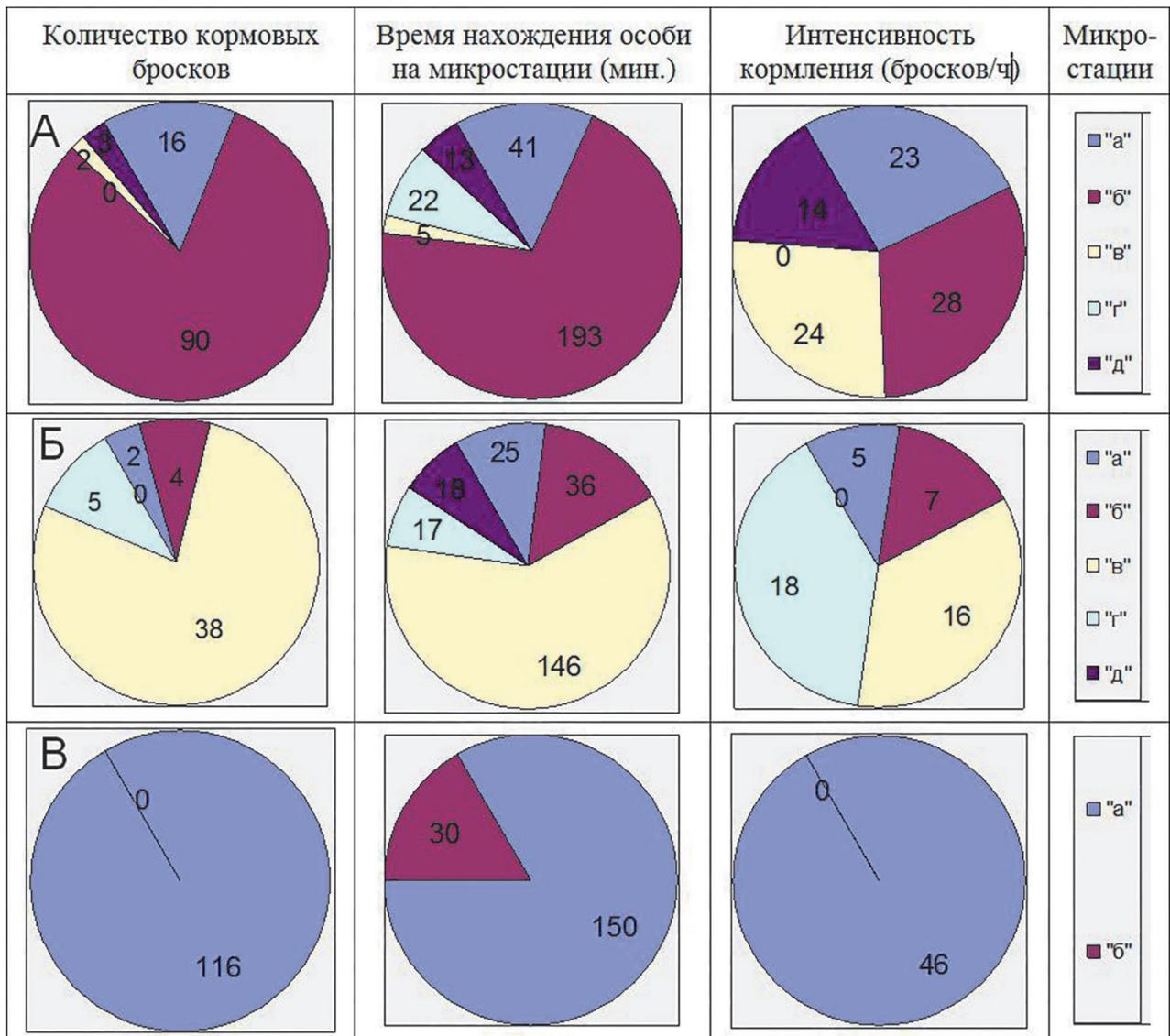


Рис. 5. Характеристика кормления пестряток лосося 3+ на микростанциях:

А – М2 биотоп предперекат, 111 бросков; В – М6 биотоп перекат, 49 бросков; Г – М8 биотоп порог, 116 бросков

Fig. 5. Description of salmon parr aged 3+ foraging at the microsites:

А – М2 pre-rift biotope, 111 darts; В – М6 rift biotope, 49 darts; Г – М8 rapids biotope, 116 darts

У лосося 2+ в биотопе перекат (рис. 4, Б) интенсивность кормления составила около 50 бросков/ч (8 мин., 110 макс.). Больше времени (149 мин.) лосось провел на минимальной по кормности микростанции «г», делая 8 бросков/ч. На средней по кормности микростанции «а» особь находилась 106 мин., совершая 46 бросков/ч. На максимальной по кормности микростанции «б» особь наблюдалась лишь 40 мин. Похожий тип кормления отмечен для сеголеток и пестряток 0+, 1+ и 2+ в биотопе предперекат. Однако в биотопе перекат конкуренция ниже, и особь 2+ успешно сгоняла рыб с кормных микростанций «а» и «б». Особенность этих микростанций заключается в том, что рыба

вынуждена для нахождения на них все время проявлять активную локомоцию. Поэтому особь после серии эффективных бросков за пищей переходила на микростанцию «г», расположенную в затишной зоне. В результате 88 % кормовых бросков пестрятка совершила менее чем за 50 % времени кормления. Таким образом, в биотопе перекат малек лосося 2+ за меньшее время совершил в 4 раза больше бросков, чем особь из биотопа предперекат. Микростанции «г» и «д» пестрятка посещала кратковременно при сносе потоком.

Для лосося 3+ в биотопе предперекат (рис. 5, А) интенсивность кормления составила в среднем 20 бросков/ч (14 мин., 28 макс.).

Большую часть времени (193 мин) рыба провела на максимальной по кормности микростанции «б», совершая 28 бросков/ч, и лишь 41 мин. на менее кормной микростанции «а», где она делала всего 23 броска/ч. На микростанциях «в» и «д» рыба находилась 5 и 13 мин., их кормность оценивается соответственно в 24 и 14 бросков/ч. На микростанции «г» пестрятка задержалась на 22 мин и не кормилась. Таким образом, лосось 3+ в биотопе предперекат не испытывал высокой конкуренции. Большую часть времени пестрятка находилась на максимальной по кормности микростанции и успешно сгоняла конкурентов.

Для лосося 3+ в биотопе перекат (рис. 5, Б) интенсивность кормления составила 12 бросков/ч (5 мин., 18 макс.). Большую часть времени (146 мин) особь находилась на микростанции «в», которая по кормности близка к максимальной, совершая 16 бросков/ч. На микростанции «г», максимальной по кормности, пестрятка находилась 17 мин, делая 18 бросков/ч. На минимальных по кормности микростанциях-укрытиях «а» малек совершал 5 бросков/ч, а на «б» – 7 бросков/ч, находясь на них 25 и 36 минут соответственно. На микростанции «д» пестрятка была 18 мин и не кормилась. Следует отметить, что лосось 3+ успешно сгонял конкурентов с максимальных по кормности микростанций, оставался там большую часть времени, но при этом совершил лишь 49 бросков за пищу. По-видимому, это связано с расположением станции вблизи берега, что при падении уровня воды влияло на снижение скорости течения и вынос потоком кормовых объектов. В результате даже на максимальной по кормности микростанции в биотопе перекат рыба сделала меньше бросков за пищу, чем особи 3+ в биотопе предперекат. Это же подтверждается нашими наблюдениями, пестрятка совершала попытки занять новую стацию на 2 м ближе к центру русла, но каждый раз ее сгонял другой малек лосося 3+.

Интенсивность кормления лосося 3+ в биотопе перекат (рис. 5, В) составила около 46 бросков/ч. Большую часть времени (150 мин) особь находилась на сравнительно высокой по кормности микростанции «а». На микростанции-укрытии «б» особь была 30 мин. Следует отметить, что часть времени пестрятка находилась на микростанциях ближе к центру русла, где поверхностная скорость течения была около 1,6 м/с. При броске за пищевым объектом рыбу сбрасывало потоком. Также пестрятка успешно выгоняла со станции конкурентов, постоянно оставаясь на высокопродуктивной микростанции.

Заключение

Таким образом, для каждой возрастной группы молоди лосося характерна своя динамика суточной пищевой активности. В летний период она определяется освещенностью. В июне-июле в р. Лижма период активности составляет 16 час. ± 30 мин. В сумеречные часы, утром и вечером, пищевая активность минимальна. В темное время суток она отсутствует у всех возрастных групп. Сеголетки 0+ сохраняют пищевую активность на постоянном уровне в течение дня, совершая около 900 бросков за пищу. Пестрятки 1+ и 2+ имеют наивысший уровень активности в утренние часы, затем она снижается к 15 ч и сохраняется на этом уровне до 19 ч. После 19 ч наблюдается незначительный рост пищевой активности до сумерек. Количество бросков составляет около 350 за сутки. Минимальный уровень активности в утренние часы характерен для пестряток 3+, далее показатель постепенно растет и достигает пика к 15 ч. Затем наблюдается постепенное снижение. Однако в предзакатные часы пищевая активность выше, чем утром. За день особи совершают около 300 бросков за пищу. На пищевую активность оказывает влияние плотная облачность, снижающая освещенность. Утром рыба начинает кормиться позже на 1–1,5 ч, а вечером уже в 18 ч мальки покидают кормную микростанцию, перемещаясь в укрытия. В солнечные дни в июне-июле молодь активно кормится до 22 ч. Конкурентные отношения в значительной степени влияют на особей 0+ и 1+. При появлении крупных пестряток лосося или хищных видов рыб они вынуждены покинуть кормную микростанцию и большую часть времени находиться на средних или минимальных по кормности микростанциях, совершая 15–60 бросков/ч.

Влияние типа биотопа на количество бросков за пищу у пестряток 0+ и 1+ не выявлено в отличие от мальков 2+. Так, особь этого возраста в биотопе предперекат совершала в 4 раза меньше бросков, чем особи в биотопе перекат. Такое влияние сохраняется для особей 3+ в биотопе порог, которые за 3 ч наблюдения совершили больше бросков за пищу, чем особи в биотопах перекат и предперекат. Вместе с тем во всех биотопах кормность микростанций ухудшается при падении уровня воды.

Показатель пищевого поведения – интенсивность кормления – для особей 0+ в среднем составил 63 броска/ч. Для особей 1+ – менее 30 бросков/ч. Особи 2+ совершают около 40 бросков/ч, а пестрятки 3+ – около 25 бросков/ч.

Следует отметить, что значимым фактором, влияющим на пищевое поведение рыб, явля-

ется скорость течения. Наибольшее количество беспозвоночных приносит на микростации поток с высокими скоростями течения. Особи 0+ и 1+ имеют доступ к таким микростациям, но из-за своих малых размеров неспособны длительное время удерживаться на них, сопротивляясь потоку. При дальних бросках их, как правило, сносит. В результате эти возрастные группы находятся на микробиотопах с низкими скоростями течения совместно с молодью окуня и плотвы, что значительно повышает конкуренцию. Пестрятки 2+ в биотопе пережат и 3+ во всех типах биотопов успешно конкурируют за максимальные по кормности микростации. Большую часть бросков они совершают на микростациях с высокими скоростями течения и после серии бросков за пищей перемещаются в укрытия. Затем вновь возвращаются на кормные микростации.

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

Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Суточная ритмика активности пестряток атлантического лосося // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 12–14.
- Веселов А. Е. Модели поведения молоди атлантического лосося и условия их формирования. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 50 с.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Владимирская М. И. Нерестилища семги в верховьях реки Печоры и меры для увеличения их производительности // Тр. Печоро-Илыч. гос. заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1957. Вып. 6. С. 130–200.
- Казаков Р. В., Кузьмин О. Г., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Атлантический лосось реки Варзуги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 108 с.
- Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2006. 264 с.
- Кузьмин О. Г., Смирнов Ю. А. Условия обитания и рост молоди семги *Salmo salar* L. в реках Кольского полуострова // Вопр. ихтиол. 1982. Т. 22, вып. 5. С. 773–781.
- Мантейфель Б. П. Изучение поведения рыб в СССР // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука, 1967а. С. 3–13.
- Мантейфель Б. П. Изучение поведения и рецепции рыб в Советском Союзе // Вопросы ихтиологии. 1967б. Т. 7, вып. 5. С. 517–525.
- Митанс А. Р. Сравнительная характеристика условий существования, питания и роста молоди лосося в реках Латвии // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып. 8. Рига, 1971. С. 3–54.
- Митанс А. Р. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства балтийского лосося как результат особенности его пресноводного периода жизни // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып. 2. Рига, 1975. С. 110–152.
- Михин В. С. Рыбы р. Варзуги и их взаимоотношения с молодью семги // Изв. ВНИОРХ. 1959. Т. 48. С. 101–107.
- Павлов Д. С., Мочек А. Д., Капустин С. Н. Дневное распределение рыб в реке, по данным подводных наблюдений // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 177–180.
- Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 159 с.
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Хренников В. В. К характеристике поведения и питания молоди онежского лосося в зимний период // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3. С. 557–559.
- Шустов Ю. А., Смирнов Ю. А. Питание, рост и расселение молоди лосося в реках // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука, 1978. С. 53–65.
- Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.
- Шустов Ю. А. Экологические особенности и поведение молоди атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова: Препринт доклада. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1987. 35 с.
- Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. Условия обитания, поведение и распределение молоди лосося *Salmo salar* L. в реке // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 1. С. 144–148.
- Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Веселов А. Е. Влияние температуры на физические способности молоди озерного лосося *Salmo salar sebago* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 4. С. 676–677.
- Щуров И. Л., Шустов Ю. А. Сравнительное изучение физических способностей молоди атлантического лосося и кумжи в речных условиях // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 340–342.
- Allen K. R. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes – a review // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1969. Vol. 26, no. 6. P. 1429–1438.
- Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers / Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulun University Press, 1997. 55 p.
- Hughes N. F., Dill L. M. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, no. 10. P. 2039–2048.

Jensen A. J., Zubchenko A. V., Hvidsten N. A., Johnsen B. O., Kashin E., Kuzmin O. G., Næsje T. F. A comparative study of life histories of Atlantic salmon in two Norwegian and two Russian rivers // NINA-NIKU Project Report 007. 1997. P. 1–44.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.) // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1958. No. 39. P. 55–98.

Karlström O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities // Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Keenleyside M. H. A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1962. Vol. 19, no. 4. P. 625–634.

Kennedy G. J. A., Strange C. D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient // J. Fish. Biol. 1982. Vol. 20, no. 5. P. 579–590.

McCrimmon H. R. Stream studies on planted Atlantic salmon // J. Fish. Res. Board Canada. 1954. Vol. 11, no. 4. P. 362–404.

Mikheev V. N., Metcalfe N. B., Hungtigford F. A., Thorpe J. E. Size-related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment // J. Fish Biol. 1994. Vol. 45. P. 379–386.

Morantz D. I., Sweeney R. K., Shirvell C. S., Longard D. A. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, no. 1. P. 20–129.

Saunders R. L., Gee J. H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream // J. Fish. Board Canada. 1964. Vol. 21, no. 1. P. 27–36.

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.

Поступила в редакцию 26.04.2019

References

Atlas presnovodnykh ryb Rossii: V 2 t. [Atlas of freshwater fish of Russia: In 2 v.]. Vol. 1. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2002. 379 p.

Bakhtanskii E. L., Nesterov V. D. Sutochnaya ritmika aktivnosti pestryatok atlanticheskogo lososya [The daily rhythm of the activity of Atlantic salmon parr]. *Morfologiya, struktura populyatsii i probl. ratsional'nogo ispol'zovaniya lososevidnykh ryb* [Morphology, structure of populations and probl. of rational use of salmonid fishes]. Leningrad: Nauka, 1983. P. 12–14.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [Atlantic salmon of the White Sea: problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: PetroPress, 2006. 264 p.

Kazakov R. V., Kuz'min O. G., Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Atlanticheskii losos' reki Varzugi [Atlantic salmon of the Varzuga River]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 108 p.

Kuz'min O. G., Smirnov Yu. A. Usloviya obitaniya i rost molodi semgi *Salmo salar* L. v rekakh Kol'skogo poluostrova [Habitat conditions and the growth of juvenile salmon *Salmo salar* L. in the rivers of the Kola Peninsula]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1982. Vol. 22, iss. 5. P. 773–781.

Manteifel' B. P. Izuchenie povedeniya ryb v SSSR [Studying the behavior of fish in the USSR]. *Povedenie i retseptsii ryb* [Behavior and reception of fish]. Moscow: Nauka, 1967a. P. 3–13.

Manteifel' B. P. Izuchenie povedeniya i retseptsii ryb v Sovetskom Soyuze [Studying the behavior and reception of fish in the Soviet Union]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1967b. Vol. 7, iss. 5. P. 517–525.

Mitans A. R. Sravnitel'naya kharakteristika uslovii sushchestvovaniya, pitaniya i rosta molodi lososya v rekakh Latvii [Comparative characteristics of the conditions of existence, nutrition and growth of young salmon in the rivers of Latvia]. *Rybokhoz. issled. v basseine Baltiiskogo morya* [Study of commercial fishing in the Baltic Sea basin]. Iss. 8. Riga, 1971. P. 3–54.

Mitans A. R. Effektivnost' estestvennogo i iskusstvennogo vosproizvodstva baltiiskogo lososya kak rezul'tat osobennosti ego presnovodnogo perioda zhizni [Efficiency of natural and artificial reproduction of Baltic salmon as a result of the peculiarity of its freshwater period of life]. *Rybokhoz. issled. v basseine Baltiiskogo morya* [Study of commercial fishing in the Baltic Sea basin]. Iss. 2. Riga, 1975. P. 110–152.

Mikhin V. S. Ryby r. Varzugi i ikh vzaimootnosheniya s molod'yu semgi [Fish in the Varzuga River and their relationship with juvenile salmon]. *Izv. VNIORKh* [Proceed. All-Union Sci. Inst. Lake River Fishing Industry]. 1959. Vol. 48. P. 101–107.

Pavlov D. S., Mochek A. D., Kapustin S. N. Dnevnoe raspredelenie ryb v reke, po dannym podvodnykh nablyudenii [Daily distribution of fish in a river, according to underwater observations]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyology]. 1981. Vol. 21, iss. 1. P. 177–180.

Shustov Yu. A., Smirnov Yu. A. Pitanie, rost i rasselenie molodi lososya v rekakh [Nutrition, growth and resettlement of juvenile salmon in rivers]. *Lososevye nerestovye reki Onezhskogo ozera* [Salmon spawning rivers of Lake Onega]. Leningrad: Nauka, 1978. P. 53–65.

Shustov Yu. A. Ekologiya molodi atlanticheskogo lososya [Ecology of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Karelia, 1983. 152 p.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie osobennosti i povedenie molodi atlanticheskogo lososya v rekakh Karelii i Kol'skogo poluostrova: Preprint doklada [Ecological features and behavior of juvenile Atlantic salmon in the rivers of Karelia and the Kola Peninsula. Preprint of the report]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1987. 35 p.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of the behavior of juvenile salmon in river conditions]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Smirnov Yu. A. Usloviya obitaniya, povedenie i raspredelenie molodi lososya *Salmo salar* L. v reke [Living conditions, behavior,

and distribution of juvenile salmon *Salmo salar* L. in a river]. *Vopr. ikhtiolog.* [J. Ichthyology]. 1980. Vol. 20, iss. 1. P. 144–148.

Shustov Yu. A., Shchurov I. L., Veselov A. E. Vliyanie temperatury na fizicheskie sposobnosti molodi ozeronogo lososya *Salmo salar sebago* [Effect of temperature on the physical abilities of juvenile lake salmon, *Salmo salar sebago*]. *Vopr. ikhtiolog.* [J. Ichthyology]. 1989. Vol. 29, iss. 4. P. 676–677.

Shchurov I. L., Shustov Yu. A. Sravnitel'noe izuchenie fizicheskikh sposobnostei molodi atlanticheskogo lososya i kumzhi v rechnykh usloviyakh [Comparative study of the physical abilities of juveniles of the Atlantic salmon and trout in river conditions]. *Vopr. ikhtiolog.* [J. Ichthyology]. 1989. Vol. 29, iss. 2. P. 340–342.

Smirnov Yu. A. Presnovodnyi losos' (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie) [Freshwater salmon (ecology, reproduction, use)]. Leningrad: Nauka, 1979. 159 p.

Smirnov Yu. A., Shustov Yu. A., Khrennikov V. V. K kharakteristike povedeniya i pitaniya molodi onezhskogo lososya v zimnii period [On the characteristics of the behavior and nutrition of juvenile Onega salmon in winter]. *Vopr. ikhtiolog.* [J. Ichthyology]. 1976. Vol. 16, iss. 3. P. 557–559.

Veselov A. E. Modeli povedeniya molodi atlanticheskogo lososya i usloviya ikh formirovaniya [Models of juvenile Atlantic salmon behavior in conditions of their growing]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1996. 50 p.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior, and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Karelia, 2001. 160 p.

Vladimirskaia M. I. Nerestilishcha semgi v verkhov'yakh reki Pechory i mery dlya uvelicheniya ikh proizvoditel'nosti [Spawning grounds of salmon in the upper reaches of the Pechora River and measures to increase their productivity]. *Tr. Pechoro-Ilych. gos. zapovednika* [Tr. Pechero-Ilych. State Reserve]. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo, 1957. Iss. 6. P. 130–200.

Allen K. R. Distinctive aspects of the ecology of stream fishes – a review. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1969. Vol. 26, no. 6. P. 1429–1438.

Erkinaro J. Habitat shifts of juvenile Atlantic salmon in Northern rivers: Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu. Oulu University Press, 1997. 55 p.

Hughes N. F., Dill L. M. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47, no. 10. P. 2039–2048.

Jensen A. J., Zubchenko A. V., Hvidsten N. A., Johnsen B. O., Kashin E., Kuzmin O. G., Næsje T. F. A comparative study of life histories of Atlantic salmon in two Norwegian and two Russian rivers. *NINA-NIKU Project Report 007*. 1997. P. 1–44.

Kalleberg H. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.). *Rept. Inst. Freshwater Res.* Drottningholm. 1958. No. 39. P. 55–98.

Karlström O. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities: Abstr. of Uppsala Dissertations from the faculty of Science. Uppsala, 1977. 12 p.

Keenleyside M. H. A. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. *J. Fish. Res. Board Canada*. 1962. Vol. 19, no. 4. P. 625–634.

Kennedy G. J. A., Strange C. D. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. *J. Fish. Biol.* 1982. Vol. 20, no. 5. P. 579–590.

McCrimmon H. R. Stream studies on planted Atlantic salmon. *J. Fish. Res. Board Canada*. 1954. Vol. 11, no. 4. P. 362–404.

Mikheev V. N., Metcalfe N. B., Hungtigford F. A., Thorpe J. E. Size-related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment. *J. Fish Biol.* 1994. Vol. 45. P. 379–386.

Morantz D. I., Sweeney R. K., Shirvell C. S., Longgard D. A. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, no. 1. P. 20–129.

Saunders R. L., Gee J. H. Movements of young Atlantic salmon in a small stream. *J. Fish. Board Canada*. 1964. Vol. 21, no. 1. P. 27–36.

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.

Received April 26, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

CONTRIBUTORS:

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

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

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

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

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 599.363:591.526

К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Э. В. Ивантер

Петрозаводский государственный университет, Россия

Анализируются многолетние (1958–2017 гг.) материалы по динамике численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schr.) в Восточной Фенноскандии, представляющей для вида приграничную северную область распространения. Установлено, что в этих условиях вид характеризуется невысокой, по сравнению с оптимумом ареала, численностью (1,9 экз. на 100 лов.-сут., 1,7 – на 10 кан.-сут.), однако продолжает сохранять лидирующее положение в общем населении мелких млекопитающих, составляя 50,5 % в уловах ловушко-линиями и около 10 % в отловах канавками, где уступает первое место по численности лишь обыкновенной бурозубке. Выявлены резко выраженные многолетние изменения численности, характеризующиеся значительной амплитудой колебаний и неритмичной сменой кратковременных относительно высоких подъемов весьма длительными и глубокими депрессиями. Установлено, что в отличие от оптимальных зон ареала, где значительную регулирующую роль играют внутривидовые компенсаторные механизмы, на его северной периферии эту функцию выполняют внешние, в основном погодно-фенологические факторы, отличающиеся в условиях Севера крайней экстремальностью и неритмичным проявлением. Анализ полученных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности лесных полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета, а также урожай семян хвойных деревьев (во многом определяющий кормовые условия перезимовки).

Ключевые слова: полевки; популяция; динамика численности; оптимум и периферия ареала; экзо- и эндогенные экологические факторы.

E. V. Ivanter. NOTES ON THE STUDIES OF VARIATIONS IN THE NUMBERS OF THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) IN THE NORTHERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE

We analyzed long-term (1958–2017) data on variations in the numbers of the bank vole (*Myodes glareolus* Schr.) in Eastern Fennoscandia, which is the northern periphery of the species distribution range. The species abundance under these conditions is relatively low compared to the optimum range (1.9 voles per 100 trap-days or 1.7 voles per 10 pitfall-days), but the species remains a leader in the total small mammal population, accounting for 50.5 % of catches by trap lines and for about 10 % of catches by pitfalls, where it is second in abundance only to common shrews. Pronounced long-term changes in abundance have been revealed, with a significant amplitude of fluctuations and an irregular alternation of short-term and quite high rises and prolonged and deep lows. It

was found that in contrast to the optimum range, where a major regulator is intrapopulation compensatory mechanisms, this function in the northern periphery is performed by external, mainly weather-phenological factors, which in the North are extreme in scope and irregular in manifestation. It can be concluded from the analysis of the materials that among all the versatile factors determining the environmental situation of the year, the key determinants for the bank vole abundance are the timing of spring onset, temperature and the amount of precipitation in late spring-early summer, and the yield of coniferous seeds (largely responsible for the foraging conditions in winter).

Keywords: voles; population; population dynamics; optimum and periphery of the range; exogenous and endogenous environmental factors.

Введение

Проблема динамики численности животных продолжает вызывать большой интерес. Между тем результаты исследований в этой области чаще всего публикуются в виде кратких обзоров, основывающихся на относительно непродолжительных наблюдениях, и практически лишены каких-либо обобщений. Это в полной мере относится и к работам, посвященным одному из самых многочисленных и широко распространенных видов наземных млекопитающих Палеарктики – рыжей полевке *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Цель настоящей работы – восполнить этот пробел результатами многолетних исследований (1958–2017 гг.), выполненных в отношении указанного вида в Восточной Фенноскандии (Кольский п-ов, Карелия, Финляндия и Карельский перешеек Ленинградской обл.), представляющей для рыжей полевки северную периферию ареала.

Материалы и методы

В основу работы положены исследования, сочетавшие круглогодичные учеты численности зверьков на полевых стационарах (Ладожский, Каскеснаволоцкий и Картешский, заповедники «Кивач» и «Костомукшский») с широкими экспедиционными обследованиями всей территории региона. Количественные учеты заключались в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилок (капканчиков Геро) – по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченной растительным маслом корочки ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за одни сутки работы 100 ловушек (на 100 лов.-сут.), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с по-

мощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, чтобы верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 кан.-сут.), и относительное число зверьков данного вида, выраженное в долях от общего отлова (индекс доминирования, %). При этом общий объем проведенных учетов превышает 360 тыс. ловушко-суток и более 9 тыс. канавко-суток. В итоге с помощью ловушко-линий было добыто более 12600 экз. рыжих полевок, а канавками – 1080.

Результаты и обсуждение

Как показали результаты проведенных исследований, для рыжей полевки, как и для большинства других представителей мелких лесных грызунов, вполне можно считать характерными циклические изменения численности и соответствующих параметров демографической структуры населения [Krebs, Myers, 1974; Henttonen et al., 1984; Hansson, Henttonen, 1985]. Вместе с тем и нами [Ивантер, 1975, 1981, 2018; Ivanter, Osipova, 2000], и рядом других авторов [Fuller, 1969; Башенина, 1977; Hansson, 2002] были выявлены и нециклические популяции, причем находящиеся, как правило, на периферии видового ареала. Вместе с тем следует подчеркнуть, что даже там, где за популяцией, казалось бы, однозначно признается способность к строго ритмическим флуктуациям, чрезвычайно редки реальные случаи проявления правильных по амплитуде и частоте циклов [Ивантер, Жигальский, 2000]. При этом принято считать, что циклические популяции регулируются главным образом внутрипопуляционными механизмами, а нециклические – в основном внешними факторами. Вместе с тем нельзя исключить совместного экзо- и эндогенного влияния [Ивантер, 1975, 1981; Hansson, Henttonen, 1985]. Кроме того, как установлено рядом авторов, в оптимальных частях ареала внутрипопуляци-

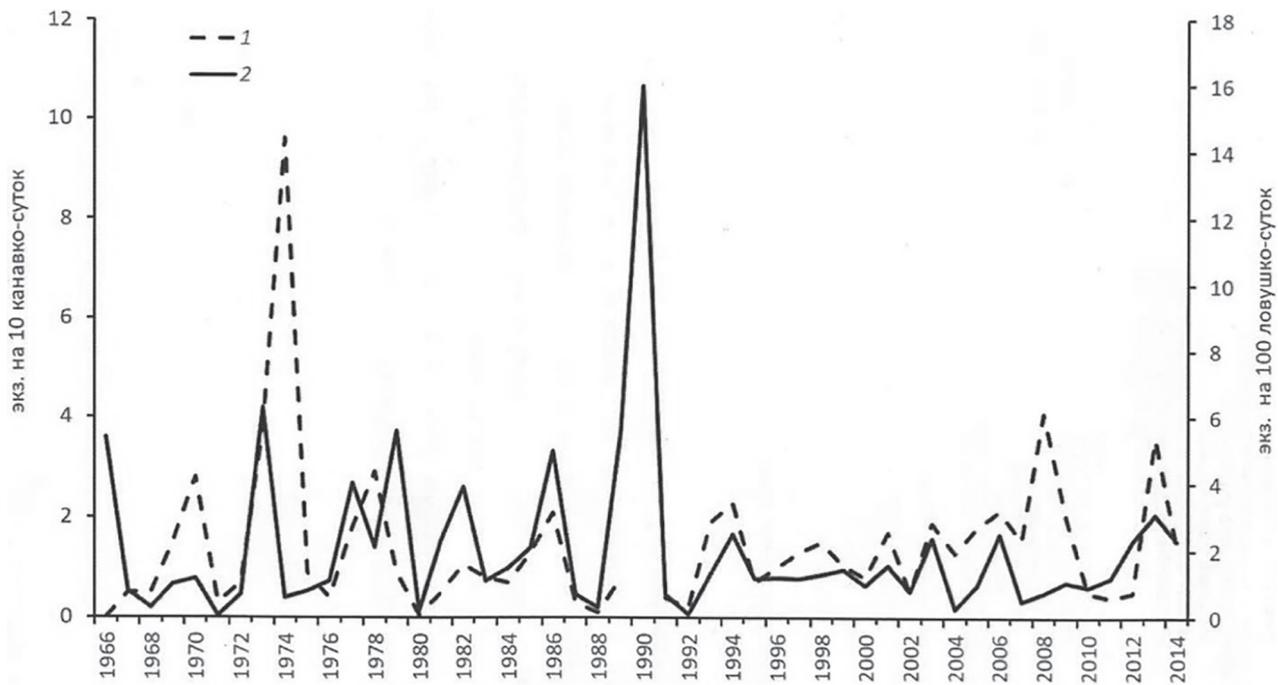


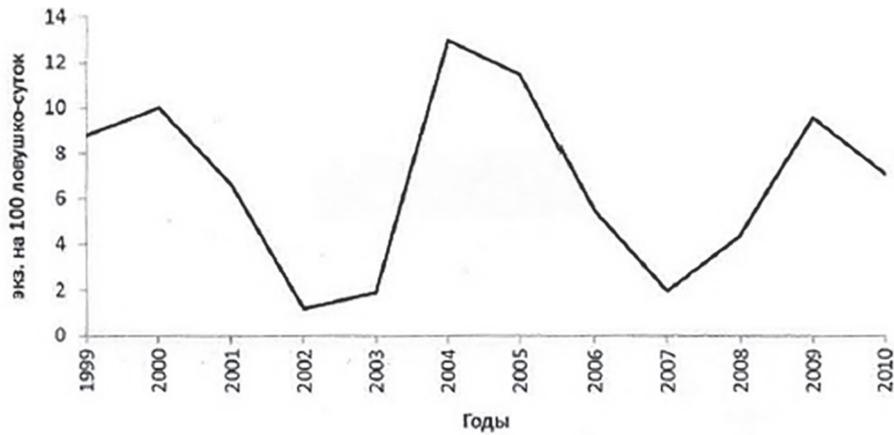
Рис. 1. Многолетняя динамика численности рыжей полевки в Приладожье: 1 – ловушки, 2 – канавки
 Fig. 1. The long-term dynamics of red-backed vole abundance in the Lake Ladoga area: 1 – traps, 2 – grooves

онные факторы играют главную роль в регулировании численности грызунов, изменения которой почти не зависят от погодных и кормовых условий [Chitty, 1960; Christian, 1963; Кошкина, 1974; Poulet, 1996], тогда как в пессимальной зоне, в частности у северных границ распространения, возрастает роль внешних факторов, таких как глубина снежного покрова и сроки его разрушения, время наступления весны, весенние возвраты холодов, погодные условия в марте–апреле, урожай кормов и другие [Ивантер, 1975]. При этом в различных географических районах может происходить смена доминирования воздействий [Ивантер, 1981; Ivanter, Osipova, 2000]. На материалах многолетних наблюдений в Карелии мы, помимо решения прочих задач, попытались оценить распределение эффектов эндо- и экзогенных воздействий на динамику популяции рыжей полевки, обитающей на Северо-Западе России. Некоторые результаты этих исследований приводятся ниже.

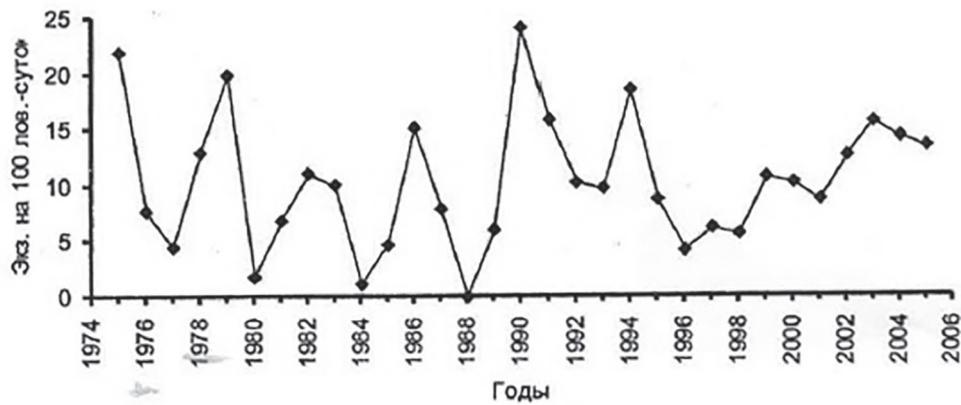
На рис. 1 показаны полученные в Приладожье данные по изменениям численности рыжих полевок на протяжении 50 лет (1965–2014 гг.). Эти материалы свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида. Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность ее изменялась в 10–20 раз. Подъемы численности, которым соответствовали среднегодовые показатели отлова в пределах 3–8 (а одна-

жды, в 1990 г., даже 16) экз. на 100 ловушко-суток, наблюдались в 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2003 гг.), то есть с интервалом в 2–13 лет, а глубокие депрессии (0,1–0,8 экз. на 100 ловушко-суток) – в 1967–1968, 1971–1972, 1974–1975, 1979, 1987–1988, 1991–1992, 2002, 2004, 2007–2008 гг. Продолжительность пика – 1–2, а глубоких депрессий – 2–3 года. Общая длительность цикла – от 3 до 15 лет. Таким образом, по всем параметрам обитающую в нашем регионе на северном пределе ареала популяцию рыжей полевки следует отнести к нециклическим. Она характеризуется также общей невысокой численностью, резкими неритмичными, с высокой амплитудой, колебаниями, свидетельствующими о крайней неустойчивости популяции и ее высокой чувствительности к внешним воздействиям.

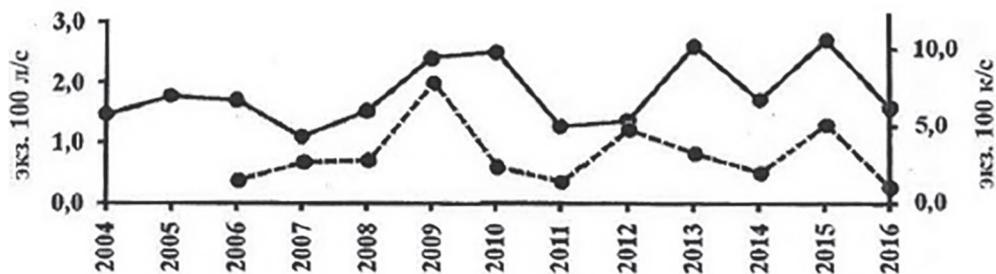
Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать заключение об отсутствии полной синхронности в колебаниях численности рыжей полевки даже в различных пунктах одного региона (рис. 2), тем более нет ее в разных частях видовой ареала. Сопряженность хода динамики численности удастся подметить только для Лапландии и Карелии, но и здесь она неполная. На остальной территории аналогий еще меньше. Не совпадают по годам подъемы и падения численности, различна амплитуда колебаний, неодинакова длительность цикла и отдельных его фаз. Нередко одни и те же годы (например, 1940, 1949, 1953, 1955, 1959, 1963,



А



Б



В

Рис. 2. Изменения численности рыжей полевки по данным учетов в заповедниках «Костомукшский» (А), «Кивач» (Б) [по: Кутенков, 2006] и на стационаре «Каскеснаволоок» (В) [по: Якимова, 2018]

Fig. 2. Changes in the red-backed vole abundance according to the inventories in the reserves: Kostomuksha (A), Kivach (B) [after: Kutenkov, 2006] and at the Kaskesnavolok station (B) [after: Yakimova, 2018]

1971, 1980, 1990, 2006, 2010 и др.) оказываются в разных географических пунктах периодами то глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям такой сравнительно од-

нородной территории, как Карело-Мурманский край, годы высокой (и низкой) численности не всегда совпадают и численность вида часто изменяется в противоположных направлениях.

Все это затрудняет выделение «зон сходной динамики численности» рыжей полевки и дифференциацию ее циклов на «большие» и «малые», как сделано для ряда других видов мышевидных грызунов [Виноградов, 1934; Башенина, 1962]. Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые всплески численности соответствуют, по-видимому, «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Для них не удается подметить общей закономерности не только на протяжении всего ареала, но даже в пределах какой-либо одной достаточно большой его части, например, среднетаежной подзоны европейского Северо-Запада. Что же касается «больших волн» в виде четких 9–11-летних циклов, охватывающих обширные пространства, то их существование у рыжей полевки остается недоказанным.

Также не решен вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности. По мнению большинства зоологов [Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Новиков, 1956; Ходашева, 1966 и др.], амплитуда динамики численности лесных полевок увеличивается на периферии ареала, в частности по мере движения с юга на север. Наименее устойчива численность рыжей полевки в северной тайге, где она зависит уже не только от обилия корма, но и от непосредственного воздействия погодных условий [Ходашева, 1966]. Напротив, в зоне оптимума численность рыжих полевок характеризуется высоким уровнем и устойчивостью, т. е. относительно малыми амплитудами колебаний по годам и сезонам [Тупикова, Коновалова, 1971]. Совершенно противоположного взгляда придерживаются Н. В. Башенина [1962, 1972], В. Л. Голикова и Н. И. Ларина [1966]. С их точки зрения, максимальные амплитуды колебаний численности присущи оптимальной части ареала, где вид процветает, а в условиях пессимума высота и частота подъемов уменьшаются.

Попытаемся разрешить этот вопрос на основе следующих фактов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала. Если распределить эти регионы по зонам оптимума и пессимума, то в первую попадают Удмуртия (средний за ряд лет показатель летне-осенней численности – 12,0 экз. на 100 ловушко-суток, размах колебаний в среднем 1:8), Окский заповедник (12,1; 1:12), Тульская обл. (22,0; 1:8), Эстония

(34,0; 1:3,3), южнотаежные леса Кировской обл. (17,8; 1:1,6), Приокско-Террасный заповедник (15,1; 1:10), Таллермановское лесничество (13,2; 1:15) и Московская обл. (13,0; 1:5,5), а в зону пессимума – Лапландия (7,2; 1:29), Карелия (2,2; 1:35), Печоро-Илычский заповедник (6,4; 1:28), Татария (4,7; 1:18), Северный Урал (1,8; 1:16), Кемеровская обл. (2,2; 1:25) и, наконец, Северная Финляндия (1,2; 1:22).

Все приведенные материалы говорят о том, что в зоне пессимума размах колебаний численности рыжей полевки, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае плотность популяции изменяется по годам в 16–35 раз, во втором – в 1,6–15 раз. Это свидетельствует в пользу представления о более устойчивой численности вида в условиях оптимума и увеличении высоты и частоты подъемов на периферии ареала. Находящаяся в условиях пессимума популяция сильно разрежена и не всегда способна достаточно эффективно реализовывать внутривидовые авторегуляторные механизмы, призванные корректировать и смягчать действие внешних факторов. В то же время в зоне оптимума она существует в стабильно благоприятных условиях, вооружена более совершенными и эффективными адаптивными механизмами, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий», и численность ее поэтому более высока и устойчива.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевок мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 1). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных деревьев. Годы высокой летне-осенней численности отличались ранним наступлением весенних явлений, теплой и умеренно влажной погодой в мае и хорошим урожаем семян сосны и ели в предшествующую осень. Размножение популяции проходило на этом фоне особенно интенсивно. Уже в июне в него вступали прибылые ранние выводки, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевок к концу лета резко возросла. Напротив, в годы с поздней, затяжной и холодной весной размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительно-

Таблица 1. Экологическая характеристика периодов низкой, средней и высокой летне-осенней численности рыжей полевки

Table 1. Ecological description of periods of low, medium, and high estiva-autumnal abundance of the red-backed vole

Показатель Index	Годы низкой численности Years of low abundance	Годы средней численности Years of medium abundance	Годы высокой численности Years of high abundance
Численность полевки (экз. на 100 ловушек) Abundance of voles (specimens per 100 traps)	0,5 (0,1–0,8)	1,7 (1–2,5)	4,6 (3,1–8,1)
Среднесуточная температура (°C): Average daily temperature (°C):			
апреля / April	+1,2 (–0,3...+4,4)	+2,6 (+0,9...+5,0)	+1,3 (–4...+3,6)
мая / May	+6,3 (+4,5...+8,2)	+8,1 (+5,6...+9,9)	+9,0 (+5,9...+12,2)
июня / June	+14,3 (+11,7...+16,6)	+13,3 (+10,5...+15,2)	+12,9 (+11,4...+16,0)
июля–августа / July–August	+15,3 (+13,8...+18,6)	+15,5 (+13,0...+17,7)	+14,9 (+13,9...+16,1)
октября предшествующего года October of the previous year	+3,6 (+0,2...+6,0)	+3,0 (0...+6,9)	+3 (+0,4...+4,4)
ноября предшествующего года November of the previous year	–2,7 (–4,6...+1,3)	+3,0 (0...+6,9)	+3,0 (+0,4...+4,4)
предшествующей зимы previous winter	–8,4 (–13,7...–4,4)	–9,5 (–12,4...–12,1)	–9,1 (–14,7...–3,7)
Дата установления устойчивого снежного покрова Date of permanent seasonal snow cover appearance	26.11 (25.10–12.01)	18.11 (1–26.11)	19.11 (29.10–25.11)
Глубина снега в январе–феврале (см) Snow depth in January–February (cm)	37,6 (6,0–54,5)	47,1 (22,0–71,5)	42,5 (8,5–64,5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки Number of days ground ice crust	6,4 (1–11)	2,9 (0–7)	1,4 (0–2)
Дата разрушения снежного покрова Date of snow cover breaking	1.04 (24.03–21.04)	3.04 (17.03–18.04)	1.04 (18.03–12.04)
Сумма осадков (мм): Precipitation amount (mm)			
за апрель–июнь April–June	128,8 (70,9–200,2)	129,2 (74,3–170,5)	141,5 (96,9–221,9)
за июль–август July–August	148,5 (97,3–254,4)	129,0 (60,4–242,5)	148,9 (87,6–235,6)
Урожай семян в предшествующем году (баллы): Seed production in the previous year (score):			
ели / spruce	1,8 (0–3,7)	1,3 (0–2,6)	2,2 (0–2,6)
сосны / pine	1,5 (0–2,9)	1,8 (0–3,1)	2,9 (2–3,3)

сти в связи с недостатком влаги в июне–июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертности молодняка.

Для численности полевки имеют значение и зимние условия существования – глубина снежного покрова и особенно – ранние сроки его установления, способствующие лучшей сохранности уходящего на зимовку поголовья. Периодам высокой летне-осенней численности, как правило, предшествовали многоснежные мягкие зимы, а депрессиям – холодные, с поздним установлением снежного покрова и оттепелями с последующими морозами, вызывающими образование приземной ледяной

корки. Неблагоприятны для зверьков затяжные осенние дожди, чередующиеся с заморозками и мокрым быстро стаивающим снегом. Не менее критическим оказывается и период весеннего снеготаяния, особенно возвраты холодов после разрушения снежного покрова. Осенью и весной организм животного, и прежде всего механизмы терморегуляции, находятся в стадии перестройки, и полевки в этот период особенно чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям.

Значительное число лет наблюдений позволило провести дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки (табл. 2). Вычи-

Таблица 2. Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки
 Table 2. Variance analysis of different factors impact on the estiva-autumnal abundance of the red-backed vole

Фактор Factor	Показатель силы влияния (η^2) Index of impact (η^2)	Показатель достоверности (F) Reliability index (F)	Степень достоверности влияния (p) Impact reliability
Среднесуточная температура: Average daily temperature:			
апреля / April	0,11	0,9	< 0,95
мая / May	0,61	15,7	> 0,999
июня / June	0,23	3,1	< 0,95
Сумма осадков за апрель–июнь Precipitation amount in April–June	0,08	0,8	< 0,95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5 °С) Spring onset (according to snow cover breaking and temperature transition via 0 and 5 °С)	0,35	4,3	> 0,95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь–март) Depth of snow cover in the previous winter (January– March)	0,04	05	< 0,95
Среднесуточная температура декабря–февраля Average daily temperature in December–February	0,06	0,6	< 0,95
Урожай семян за предшествующий год: Seed production in the previous year:			
ели / spruce	0,03	0,5	< 0,95
сосны / pine	0,41	5,6	> 0,95
Урожай ягод черники и брусники Bilberry and lingonberry abundance	0,02	0,4	< 0,95
Урожай грибов Mushrooms abundance	0,01	0,3	< 0,95

сленные этим методом показатели свидетельствуют о том, что каждый из факторов в отдельности не оказывает решающего воздействия на рост численности полевок. Исключение составляют три фактора: среднесуточная температура мая, сроки наступления весны и урожай семян сосны, сила влияния которых достаточно велика (35–61 %) и статистически достоверна ($p > 0,95$). Это позволяет рассматривать их в качестве ведущих, но далеко не единственных в комплексе причин, определяющих рост численности рыжих полевок в Карелии. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевок с урожайностью семян сосны может быть обусловлено не столько значением последних в питании грызунов (т. е. прямой причинной связью), сколько тем, что оба эти явления контролируются одними и теми же экологическими факторами (прежде всего метеорологическими) и поэтому изменяются параллельно, хотя непосредственно между собой не связаны.

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего она и не улавливается дисперсионным методом. Для полевок, по-видимому, одинаково неблагоприятны

как слишком засушливые годы (1954, 1959, 1965, 1972) с суммой осадков за апрель–июнь менее 75 мм, так и дождливые, с суммой более 150 мм (1951, 1952, 1961, 1967), особенно если дождливая весна характеризуется одновременно низкими температурами. Например, в годы с суммой осадков за апрель–июнь более 150 и менее 110 мм улов зверьков составил в среднем 1,4 и 1,6 экз. на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой в пределах 110–150 мм – 2,7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то невозможность обнаружения их влияния методом дисперсионного анализа отнюдь не означает отсутствие такового в действительности. Эти факторы действуют во взаимосвязанном комплексе, представляют собой сложное неоднозначное явление, и каждый из них в отдельности не способен вызвать эффект, достаточно сильный для того, чтобы его можно было уловить формальным статистическим приемом. Тем не менее они способны ослаблять или усиливать действие решающих факторов, а иногда и сами становятся таковыми.

Все рассмотренные факторы определяют в основном рост населения полевок, обеспечи-

вая реализацию высокого потенциала размножения популяции, и обуславливают подъемы и «пики» численности. В известной мере они могут способствовать и падению численности, препятствуя вступлению в размножение прибылых зверьков, увеличивая их смертность, сужая репродуктивный период и т. д. В то же время спады численности могут происходить и в благоприятных условиях – при обилии корма и хорошей погоде. Это наблюдается в годы высокой весенней плотности популяции, когда, несмотря на оптимальную экологическую обстановку, размножение зверьков проходит с низкой интенсивностью вследствие действия внутривидовых адаптивных механизмов. Их тормозящее действие начинается обычно еще в год пика численности, в конце репродуктивного периода, вызывая более раннее, чем в годы депрессий, затухание размножения. Но особенно отчетливо проявляется оно в мае–июле следующего года.

Вместе с тем необходимо иметь в виду, что в условиях Карелии, как и в большинстве других регионов европейского Северо-Запада, где плотность популяции рыжей полевки сравнительно невысока, действие авторегуляторных внутривидовых механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях стабильно высокой плотности населения вида. Они обнаруживаются в таежных популяциях лишь в годы наиболее резких подъемов численности, а в остальное время динамическое равновесие между численностью зверьков и ресурсами местообитания достигается без участия этих процессов. Подъемы численности контролируются тогда внешними факторами и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью популяции.

Стабильно низкая численность снимает необходимость в специфических механизмах, сдерживающих рост населения посредством подавления созревания молодняка, как это имеет место в ситуациях высокой плотности. Наоборот, главной задачей популяции становится реализация максимального потенциала размножения для обеспечения пополнения в условиях всевозрастающей убыли.

К сказанному остается добавить результаты предпринятого нами на основе многофакторного анализа все тех же материалов из Приладожья специального исследования механизмов, контролирующих плотность и структуру популяции рыжей полевки с определением иерархии вкладов разнообразных экзо- и эндогенных факторов в динамику ее численности [Ивантер, Жигальский, 2000]. Как показывают данные табл. 2, доля объяснимой влиянием

экзогенных и эндогенных факторов дисперсии для группы зимовавших полевок в июне равна 98 %, т. е. всего 2 % изменчивости их численности в этот месяц определяется действием каких-то других причин. Поголовье перезимовавших животных в июне определяют погодные условия (80 % контролируемой дисперсии), среди которых доля объяснимой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температуры воздуха в сентябре и октябре предшествующего года, составляет 35 %. На долю изменений погодных условий в апреле и мае приходится 27 % общей дисперсии, а воздействие метеорологических факторов с декабря по февраль на численность перезимовавших полевок не превышает 18 %. Толщина снежного покрова с января по март менее чем на 1,5 % определяет численность перезимовавших, но с ноября по февраль этот фактор вносит в модификацию зимней выживаемости более половины объясняемой дисперсии (48 % из 91,7). Причем во всех случаях увеличение толщины снежного покрова вызывает снижение смертности полевок в осенне-зимне-весенний период.

Второй по степени воздействия фактор, определяющий смертность, – погодные условия сентября и октября (они объясняют 24 % дисперсии), и лишь 20 % общей изменчивости приходится на колебания количества осадков и температур воздуха с декабря по март. Кормовые условия, так же как и численность и структура населения, в июне оказывают весьма слабое воздействие на обилие и выживаемость полевок. Структура и численность поголовья полевок осенью предыдущего года также влияют на выживание зверьков, но могут определять его лишь на 4 %, тогда как поголовье полевок в июне – на 18 %.

Интенсивность размножения полевок всех возрастов в июне не ограничена: перезимовавшие самки практически все участвуют в размножении, а из молодых – только принадлежащие к ранним выводкам. В группе 1–2-месячных зверьков участие в размножении также в основном определяется временем достижения полового созревания, которое для них минимально и у отдельных особей составляет 25–30 дней.

В июле средняя многолетняя численность полевок возрастает с 2 до 3 на 100 ловушко-суток. Казалось бы, такие небольшие ее изменения не могут привести к существенным последствиям, но, как видно из табл. 1, их вполне достаточно для того, чтобы значительно перестроить распределение эффектов воздействующих факторов. В июле основное влияние

на популяционные процессы оказывает состояние самой популяции, ее численность и структура. Перезимовавшие зверьки составляют в это время 28 % от общего числа полевок, и все они участвуют в размножении. Наиболее многочисленна группа 1–2-месячных животных. Ее доля достигает 72 %, но в размножении принимает участие только 45 % зверьков. Несмотря на существенные различия в численности, потенциальный рост популяции примерно в равной степени обеспечивается животными обеих возрастных категорий.

Перезимовавшие зверьки по-прежнему все участвуют в размножении, а репродуктивная активность 1–2-месячных самок (доля размножающихся) во многом определяется той обстановкой, в которой они живут. Большая доля неконтролируемой дисперсии, вероятно, связана с тем, что в период быстрого популяционного роста вступление в репродуктивный процесс молодых зверьков в значительной степени определяется случайными сочетаниями внутренних свойств популяции и внешних факторов (популяция в это время реагирует даже на малые изменения условий существования). Наиболее значимое воздействие (39 %) на размножение молодых полевок оказывает общая численность популяции в июне. Ее увеличение приводит к снижению доли участвующих в размножении молодых самок. Причем вклад самок в эти процессы можно оценить в 35 %, а самцов – только в 14. В данном случае, скорее всего, имеет место не прямое влияние численности самцов на репродуктивную активность самок, а какой-то опосредованный или параллельный процесс. Погодные условия могут внести не более 7 % в изменчивость процессов размножения самок. В июле на репродуктивную активность самок статистически достоверно влияют количество осадков в мае и в июне и среднемесячные температуры воздуха в июле. Из всех рассмотренных показателей предшествующего состояния популяции лишь численность перезимовавших самок в июне оказывает тормозящее влияние на процессы размножения молодых самок.

Половое созревание прибылых самок в июле в еще большей степени определяется численностью и составом полевок в этом месяце (эндогенные факторы настоящего времени): доля названной группы факторов в объясняемой дисперсии составляет 64 %. Если относительное количество беременных и кормящих самок испытывает на себе наибольшее воздействие со стороны общего обилия зверьков в июле и доли среди них перезимовавших самок, то процент в популяции неполовозрелых

самок главным образом связан с численностью 1–2-месячных зверьков (чем многочисленнее молодые полевки, тем больше среди них неполовозрелых). Вклад изменений числа молодых зверьков в контролируемую дисперсию составляет 41 %. Перезимовавшие животные оказывают заметно меньшее влияние на вступление в размножение молодых самок: эффект от изменений их числа близок к 10 %. Погодные условия (температура воздуха и количество осадков) в июле, как и предыстория популяции (численность и состав населения в июне), очень слабо влияют на процессы созревания молодых самок.

Определяющими половое созревание 1–2-месячных самцов, как и репродуктивную активность самок этого возраста, являются эндогенные факторы: доля связанной с ними объясняемой дисперсии составляет 71 % (из общих 83 %). При этом если на половое созревание самок основное воздействие оказывают состояние и уровень численности в настоящий момент, то у самцов наибольшая часть дисперсии (41 %) приходится на предшествующие популяционные ситуации (табл. 2). Наиболее существенную роль в этой группе факторов играют численность перезимовавших и молодых самцов и общая доля размножающихся самок в июне. Среди популяционных показателей, характерных для настоящего момента, основное влияние на половое созревание самцов оказывает численность молодых самцов и самок (22 и 30 % дисперсии приходится на эти группы). Возрастание эффектов предшествующих популяционных ситуаций, по сравнению с влиянием состава и обилия населения в данный момент, вызвано тем, что самцы гораздо раньше начинают реагировать на изменение плотности и связанные с ними популяционные процессы (снижая скорость полового созревания и активность участия в размножении). Погодные условия оказывают незначительное влияние на половое созревание самцов. Их воздействие на репродуктивные функции молодых самцов и самок не превышает 10 %.

Распределение факторов по их воздействию на популяционные показатели размножающихся и неполовозрелых самцов и самок в июле аналогично их распределению для 1–2-месячных полевок. В августе численность популяции возрастает до 4 экз. на 100 ловушко-суток (рис. 3 и 4). Население полевок состоит в это время из трех возрастных групп: перезимовавшие и прибылые 3–6- и 1–2-месячного возраста, но наиболее многочисленны самые молодые полевки (более 85 % общего поголовья). Возрастает, по сравнению с июлем, и ре-

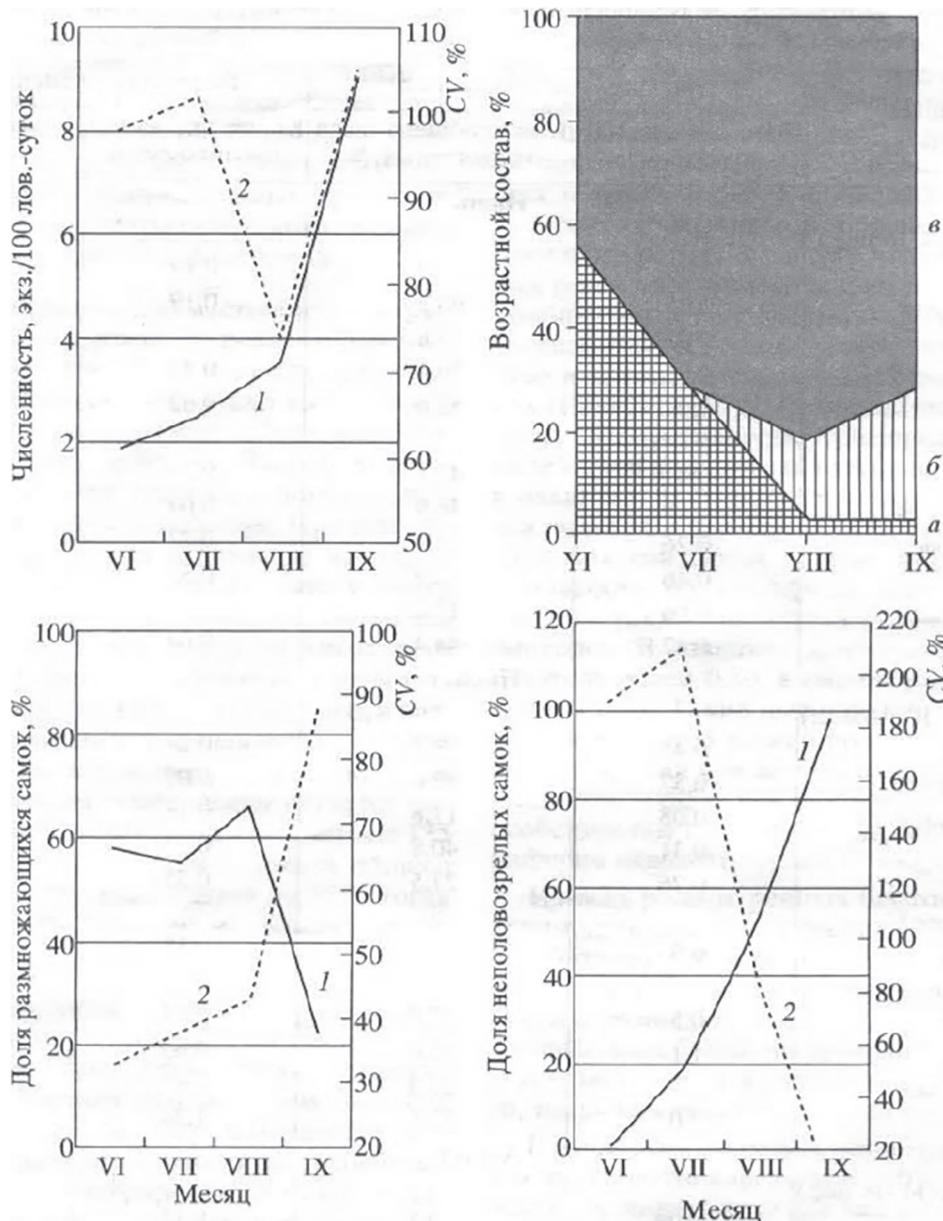


Рис. 3. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках (по данным Ладожского стационара).

Здесь и на рис. 4: 1 – показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3–6 мес., в – в возрасте 1–2 мес.

Fig. 3. The average values of the demographic characteristics of the red-backed vole population in green-spruce forests (according to the Ladoga station)

Here and in Fig. 4: 1 – indicator, 2 – coefficient of variation; a – overwintered specimens, б – at the age of 3–6 months, в – at the age of 1–2 months

продуктивная активность этих звеньев; доля размножающихся среди 1–2-месячных самок становится равной 57 %, самцов – 39 %. Самая малочисленная группа – перезимовавшие (их доля в популяции всего 2 %). Невелико и поголовье животных раннелетних выводков (12 % в общем отлове). Несмотря на то что все самки данных возрастных групп принимают учас-

тие в размножении, их вклад в популяционный прирост населения не превышает 20 %, поэтому изменения общей численности популяции в августе обусловлены главным образом либо включением, либо исключением из размножения молодых самок.

Как и в июле, интенсивность размножения 1–2-месячных полевок в августе во многом

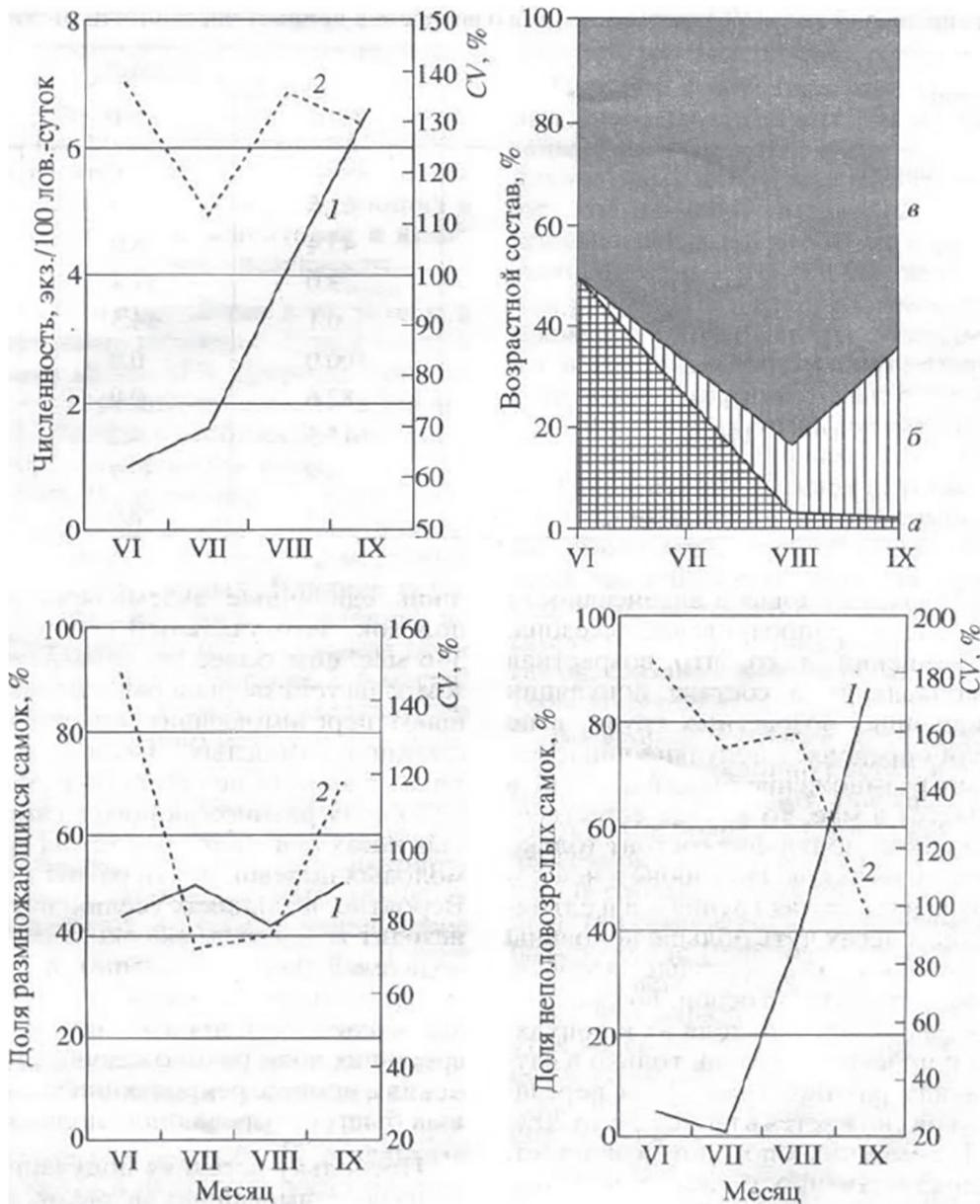


Рис. 4. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах (по данным Ладожского стационара)

Fig. 4. The average values of the demographic characteristics of the red-backed vole population in the secondary deciduous and mixed forests (according to the Ladoga station data)

определяется эндогенными факторами. Однако если в июле она в основном была связана с численностью и структурой населения этого же периода, то в августе самый большой вклад в изменения репродуктивной активности вносят состав и обилие животных в предшествующие месяцы. В частности, при увеличении численности 1-2-месячных самок и самцов в июле снижается доля размножающихся самок в августе (часть дисперсии, объясняемой этим влиянием, равняется 27%). Обнаружен-

ное воздействие июльской численности молодых полевок на репродукцию популяции в августе имеет хорошо интерпретируемый биологический смысл: чем больше молодых зверьков было в июле, тем, естественно, больше молодых зверьков будет в августе. Эти животные по крайней мере на месяц старше тех, которые родились в июле, и в августе могли приступить к размножению.

Половое созревание молодых полевок и вступление их в размножение блокируется

более взрослыми животными. Уровень воздействия июльской численности перезимовавших на размножение молодых зверьков в августе ниже и не превышает 17 %, августовская плотность может объяснить лишь 16 % контролируемой дисперсии. Погодные условия еще меньше влияют на размножение молодых животных.

Вместе с тем это зависит и от времени наблюдений. Если в июле доля размножающихся прибылых самок в значительной степени определяется эндогенными факторами при явном преобладании воздействия предыстории популяции, то в августе влияние эндогенных механизмов выражено не столь значительно. При этом наиболее весом вклад обилия и структуры популяции в исследуемый момент. В данном случае максимальное регулирующее воздействие оказывает численность прибылых зверьков 1–2-месячного возраста. Доля дисперсии, объясняемая влиянием этих полевков, составляет 28 из 31 % приходящихся на эту группу воздействий. Перезимовавшие полевки и 3–6-месячные зверьки, как и самые молодые, также замедляют скорость полового созревания 1–2-месячных самок, но степень их влияния не превышает 3 %.

Влияние предшествующих популяционных ситуаций (численность и состав популяции в июле) может быть оценено в 13 %, и практически все оно приходится на изменения, происходящие в группе 1–2-месячных полевков. Погодные условия, а среди них температура воздуха в июле (24 %) и августе (5,6 %), оказывают достаточно интенсивное тормозящее действие на половое созревание молодых самок; 49 % объясняемой дисперсии определяется действием погодных условий.

Половое созревание молодых 1–2-месячных самцов в августе подвержено влиянию предшествующих состояний популяции (их вклад в общую изменчивость 34 %), обилия и состава населения в настоящий момент (22 %) и погодных условий (28 %), а это означает, что воздействие случайных и неконтролируемых факторов не превышает 16 %. Из июльских характеристик популяции (предыстория) изменения численности прибылых самцов и самок оказывают наибольшее воздействие на скорость полового созревания молодых самцов (32 и 34 %). В августе самой большой эффективностью обладают колебания численности молодых самцов (чем больше в августе 1–2-месячных самцов, тем больше в них неполовозрелых). Температура воздуха в июле (15,9 %), августе (8,2 %) и количество осадков в августе (4 %) суммарно составляют 28 % из общей объясняемой дисперсии (83 %).

Общее количество участвующих в размножении и неполовозрелых самцов и самок находится под контролем всех анализируемых нами факторов. Распределение их эффектов приведено в табл. 2. Хорошо видно, что все общие для популяции показатели размножения определяются главным образом внутривидовыми факторами (их доля в общей дисперсии превышает 50 %), но вместе с тем по сравнению с июлем существенно возросла (до 27 %) роль погодных условий (температура воздуха и количество осадков в июле и августе).

Ход сезонных изменений численности рыжей полевки показан на рис. 3 и 4. При средней интенсивности размножения наибольшее число зверьков ловится в первой половине осени – в сентябре и начале октября, а нарастание численности проходит невысоким темпом. С мая по октябрь она увеличивается лишь в 8 раз. Еще медленнее растет численность в годы депрессий. С мая по октябрь улов возрастает не более чем в 5–6 раз, причем максимум его приходится на самые поздние сроки (вторая половина октября). В годы интенсивного размножения относительно немногочисленного весеннего поголовья (1966, 1970, 1973–1974, 1979, 1982, 1989, 2006, 2008, 2013) максимум отловов наступает уже в июле–августе, и численность популяции увеличивается к этому времени в 20–40 раз. В дальнейшем в связи с авторегуляторным торможением репродукции и возрастающей смертностью население полевков прогрессивно сокращается вплоть до ухода на зимовку.

Заключение

Как показали проведенные исследования, движению численности изучаемого вида на северном пределе распространения присущи более широкие, чем в оптимуме ареала, достигающие многих десятков крат амплитуды, аритмичность и полифакторная обусловленность многолетних флуктуаций. При этом основными механизмами регуляции численности популяций в этих условиях являются экзогенные, в основном погодно-фенологические (меньше – кормовые, межвидовая конкуренция или другие), факторы, отличающиеся аритмией, длительностью, а нередко и крайней экстремальностью.

Основные экологические черты и адаптивные комплексы, и в частности характер и ход многолетней динамики численности вида, обусловленные жизнью на северной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью с плотностью и состоянием популяций, а также

с внешними факторами среды. Вместо узких специальных приспособлений индивидуально-ранга таежные виды реализуют широкие популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки.

Проведенные, в том числе и нами на примере рыжей полевки, исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большем диапазоне [Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Haldane, 1956; Новиков, 1956; Ходашева, 1966; Майр, 1968 и др.]. Вслед за Д. Кристианом [Christian, 1970] мы склонны рассматривать это как приспособление к расселению вида в процессе его дальнейшей эволюции. В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами.

Вследствие этого резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, образованию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций, как мы видели на примере и рыжей полевки, и большинства других представителей мелких лесных млекопитающих, находится здесь в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную «готовность» вида к микроэволюционным изменениям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от вымирания, придает ему дополнительную стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Анализ полученных данных позволяет сделать однозначный вывод о том, что по крайней мере в условиях Восточной Фенноскандии численность рыжей полевки, как и большинства других мелких млекопитающих, обитающих у северных границ ареала, находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить из них главные практически невозможно. К тому же результат их действия неоднозначен

и зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от стадии цикла и особенностей биоценоза. Вся совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее организацией и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные экзо- и эндогенные факторы следует ориентироваться при прогнозировании и управлении численностью видов организацией популяции.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании. В оптимуме ареала это выражается в мобилизации стабилизирующих, и прежде всего авторегуляторных, механизмов. Иначе обстоит дело в таежной зоне, где многие виды, включая и рыжую полевку, находят северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами, в том числе внутривидовыми, а главное, не могут их реализовывать в условиях низкой плотности населения, и во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабозащищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие. В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Севере неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей экосистемы. Этим же можно объяснить расхождения в ходе движения численности у территориально и экологически близких популяций и отдельных родственных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления периферических популяций к экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной экологической лабильности.

Литература

- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптаций мышевидных грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 32 с.
- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 1962. 307 с.

Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Л., 1934. 298 с.

Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1966. Вып. 8. С. 92–131.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 249 с.

Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 8. С. 5–27.

Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Труды Гос. природ. заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 80–106.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Изд-во иностр. лит., 1968. 596 с.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Наука, 1972. С. 89–111.

Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, вып. 1. С. 113–126.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.

Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.

Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численно-

сти мышевидных грызунов // Защ. раст. 1939. Т. 18. С. 13–21.

Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7–37.

Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 1. С. 67–80. doi: 10.17076/bg642

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–133.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science. 1970. Vol. 168, no. 3927. P. 248–294.

Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fenn. 1969. Vol. 6, no. 2. P. 113–144.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 259–266. doi: 10.1007/s004420100802

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67, no. 3. P. 394–402.

Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 61–77.

Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range // Polish J. Ecol. 2000. Vol. 48. P. 179–195.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. London-New York. 1974. Vol. 8. P. 267–399.

Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian // Acta Zool. Fennica. 1996. Vol. 47. P. 197–211.

Поступила в редакцию 24.06.2019

References

Bashenina N. V. Puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov [Adaptation pathways of mouse-like rodents]. Moscow: Nauka, 1977. 355 p.

Bashenina N. V. Osnovnye puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov [The main ways of mouse-like rodents adaptation]: Summary of DSc. (Dr. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1972. 32 p.

Bashenina N. V. Ekologiya obyknovЕННОI polevki i nekotorye cherty ee geograficheskoi izmenchivosti [Ecology of the common vole and some features of its geographical variability]. Moscow: Izd-vo MGU, 1962. 307 p.

Fal'kenshtein B. Yu. Nekotorye ekologo-geograficheskie zakonomernosti dinamiki chislennosti myshevidnykh gryzunov [Some ecological and geographical

patterns of the dynamics of mouse-like rodents abundance]. Zashch. rast. [Plant Protection]. 1939. Vol. 18. P. 13–21.

Golikova V. L., Larina N. I. Geograficheskie izmeneniya urovnya i dinamiki chislennosti lesnykh myshevidnykh gryzunov v evropeiskoi chasti SSSR [Geographical changes in the level and dynamics of the abundance of forest mouse-like rodents in the European part of the USSR]. Fauna i ekol. gryzunov [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1966. Iss. 8. P. 92–131.

Ivanter E. V. Oчерki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala [Essays on the population ecology of small mammals

in the northern periphery of the range]. Moscow: KMK, 2018. 770 p.

Ivanter E. V. Dinamika chislennosti [Population dynamics]. *Evropeiskaya ryzhaya polevka* [European red-backed vole]. Moscow: Nauka, 1981. P. 245–267.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR [The population ecology of small mammals of the taiga in the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1975. 249 p.

Ivanter E. V., Zhigal'skii O. A. Opyt populyatsionnogo analiza mekhanizmov dinamiki chislennosti ryzhei polevki na severnom predele areala [Mechanisms of abundance dynamics of red-backed voles at the northern limit of the range: an experience of population analysis]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2000. Vol. 79, iss. 8. P. 976–990.

Khodasheva K. S. O geograficheskikh osobennostyakh struktury naseleniya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh [On the geographical features of the population structure of terrestrial vertebrates]. *Zonal'nye osobennosti naseleniya nazemnykh zhivotnykh* [Zonal features of the terrestrial animal population]. Moscow: Nauka, 1966. P. 7–37.

Koshkina T. V. Vzaimootnosheniya blizkikh vidov melkikh gryzunov i regulyatsiya ikh chislennosti [The relationship between closely related species of small rodents and their abundance regulation]. *Fauna i ecol. gryzunov* [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1974. Iss. 8. P. 5–27.

Kutenkov A. P. Tridsat' let raboty statsionarov po uchetu melkikh mlekopitayushchikh v zapovednike "Kivach": osnovnye itogi i obsuzhdenie rezul'tatov [Thirty years of small mammal counts at research stations in the Kivach Strict Nature Reserve: a recapitulation and discussion of the results]. *Trudy Gos. prirod. zapovednika "Kivach"* [Proceedings of the State Nature Reserve Kivach]. Iss. 3. Petrozavodsk, 2006. P. 80–106.

Mair E. Zoologicheskii vid i evolyutsiya [Zoological species and evolution]. Moscow: Izd-vo inostr. lit., 1968. 596 p.

Naumov N. P. Struktura i samoregulyatsiya biologicheskikh makrosistem [The structure and self-regulation of biological macrosystems]. *Biol. kibernetika* [Biol. cybernetics]. Moscow: Nauka, 1972. P. 89–111.

Naumov N. P. Geograficheskaya izmenchivost' dinamiki chislennosti zhivotnykh i evolyutsiya [Geographical variability in animal population dynamics and evolution]. *Zhurn. obshch. biol.* [J. General Biol.]. 1945. Vol. 6, iss. 1. P. 113–126.

Novikov G. A. Elovye lesa kak sreda obitaniya i rol' v ikh zhizni mlekopitayushchikh i ptits [Spruce forests as a habitat and the role of mammals and birds in their life]. *Rol' zhivotnykh v zhizni lesa* [The role of animals in forest life]. Moscow: Izd-vo MGU, 1956. P. 21–304.

Tupikova N. V., Konovalova E. A. Razmnozhenie i smertnost' ryzhikh polevok v yuzhnotaezhnykh lesakh Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya [Reproduction and mortality of red-backed voles in the southern taiga forests of the Vyatka-Kama interfluvium]. *Fauna i ecol. gryzunov* [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1971. Iss. 10. P. 145–171.

Vinogradov B. S. Materialy po dinamike fauny myshevidnykh gryzunov SSSR [Materials on the dynamics of the fauna of mouse-like rodents in the USSR]. Leningrad, 1934. 298 p.

Yakimova A. E. Rezul'taty monitoringa melkikh mlekopitayushchikh v Srednei Karelii [The results of monitoring of small mammals in Central Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 1. P. 67–80. doi: 10.17076/bg642

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–133.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution. *Science.* 1970. Vol. 168, no. 3927. P. 248–294.

Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory. *Ann. Zool. Fenn.* 1969. Vol. 6, no. 2. P. 113–144.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection. *Proc. Roy. Soc. London.* 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? *Oecologia.* 2002. Vol. 130. P. 259–266. doi: 10.1007/s004420100802

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia.* 1985. Vol. 67, no. 3. P. 394–402.

Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland. *Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn.* 1988. Vol. 25. P. 61–77.

Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range. *Polish J. Ecol.* 2000. Vol. 48. P. 179–195.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* London-New York. 1974. Vol. 8. P. 267–399.

Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian. *Acta Zool. Fennica.* 1996. Vol. 47. P. 197–211.

Received June 24, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Ивантер Эрнест Викторович

профессор кафедры зоологии и экологии
Института биологии, экологии и агротехнологий,
член-корр. РАН, д. б. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ivanter@petsu.ru

CONTRIBUTOR:

Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ivanter@petsu.ru

УДК 630*1:502.171 (470.22)

ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАЩИТНЫХ ЛЕСОВ НА ЮГО-ВОСТОЧНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

**А. Н. Громцев¹, В. А. Карпин¹, Н. В. Петров¹, Ю. В. Преснухин¹,
А. В. Туюнен¹, М. С. Левина²**

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

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

В сообщении представлены материалы, характеризующие природные особенности, современное состояние лесов и последствия их антропогенной трансформации (при сравнительном анализе с архивными данными лесоустройства) на юго-восточной части побережья – территории протяженностью около 30 км, от устья р. Водла до оз. Муромское, включая острова вблизи береговой линии. Материалы получены на основе анализа фондовых данных, а также в результате маршрутного обследования ландшафтных особенностей побережья и описаний лесного покрова на 22 модельных участках в 2018 году. Работа проведена в рамках проекта по изучению участков с петроглифами. Юго-восточная часть побережья полностью находится в пределах озерного и озерно-ледникового среднезаболоченного равнинного ландшафта с преобладанием еловых местообитаний. Это один из самых распространенных типов географического ландшафта в средне- и южнотаежной подзонах на западе европейской части России. Только в среднетаежной подзоне Карелии он представлен шестью контурами общей площадью более 600 тыс. га. По мере отступления озера вдоль береговой линии формировались урочища со скальными обнажениями, которые совершенно не характерны для данного ландшафта. Скальные обнажения местами обрамляют береговую линию. В целом выделены четыре типа береговой линии: скальный, скально-песчаный, валунный, пойменный. Показано, что в разных вариациях они сменяют друг друга и определяют особенности структуры лесов, непосредственно примыкающих к юго-восточной части озера (спектр типов леса, их количественное соотношение, территориальную компоновку, строение древостоев и др.). Выделены и описаны самые характерные топо-экологические ряды типов леса в пределах прибрежных урочищ. Оценена уязвимость природных комплексов к воздействию природных и антропогенных факторов (эрозии почвенного покрова, пожаров, ветровалов, рекреационных нагрузок). Оценена современная ситуация в плане выделения категорий защитных и охраняемых лесов.

Ключевые слова: защитные леса; ландшафтные особенности; побережье озера; антропогенная динамика.

A. N. Gromtsev, V. A. Karpin, N. V. Petrov, Yu. V. Presnuhin, A. V. Tuyunen, M. S. Levina. ECOLOGICAL–LANDSCAPE CHARACTERISTICS OF PROTECTIVE FORESTS ON THE SOUTH-EASTERN SHORE OF LAKE ONEGO

Data representing the natural characteristics, present-day condition and consequences of the anthropogenic transformation (based on comparison with archival forest inventory data) of forests in the south-eastern part of the shore are reported. The area in ques-

tion spans some 30 km from the Vodla River mouth to Lake Muromskoye, including near-shore islands. The material was gathered by analyzing available archival data, as well as during transect surveys of shore landscape characteristics and from forest cover descriptions made for 22 model sites in 2018. This activity was part of a project for the study of petroglyph-bearing sites. All of the south-eastern shore lies within a lacustrine and glaciolacustrine moderately paludified flatland landscape dominated by spruce habitats. It is one of the most widespread types of geographical landscape in the middle and southern taiga subzones in the west of European Russia. In the Karelian middle taiga alone it is represented by six contours encompassing in total more than 600,000 ha. As the lake was regressing, ecosites with bedrock outcrops, rather atypical of this landscape, locally formed along the shoreline. In all, 4 types of shoreline were distinguished: rocky, rocky-sandy, bouldery, floodplain. They alternate in different combinations and define the structure of the forests directly adjacent to the south-eastern part of the lake (the spectrum of forest types, their ratios, spatial arrangement, stand composition, etc.). The most typical topographic ecological series of forest types within shore ecosites were identified and described. The vulnerability of the ecosystems to natural and human impacts (soil cover erosion, fires, windthrow, recreation) was assessed. The present-day situation was assessed with view to identifying protective and protected forest categories.

Keywords: protective forests; landscape characteristics; lake shore; anthropogenic change.

Введение

Онежское озеро является вторым по величине пресным водоемом Европы, до 80 % площади которого расположено в Республике Карелия. Общая длина береговой линии озера более 1,8 тыс. км. Практически вся примыкающая к ней территория покрыта лесами, которые имеют очень важное водоохранное значение. Почти не исследованными являются наиболее труднодоступные с суши прибрежные леса на юго-восточной части побережья вдоль береговой линии к югу от устья р. Черная. Результаты были получены на основе: 1) анализа различных фондовых материалов, топографических карт, карт-схем лесов различного масштаба и содержания, в том числе 1958 года; космических и аэрофотоснимков; 2) данных маршрутного обследования ландшафтных особенностей территории и 3) описаний лесного покрова на 22 модельных участках.

Общие ландшафтные особенности побережья Онежского озера и его юго-восточной части

Типы географического ландшафта выделялись по генезису и формам рельефа, степени заболоченности территории и преобладающей лесорастительной формации. В целом установлено 7 типов географического ландшафта, чередующихся вдоль карельской части береговой линии Онежского озера. Все они подробно охарактеризованы в наших публикациях [Волков и др., 1990; Громцев, 2008 и др.]. Ниже

типы ландшафта перечислены последовательно по мере встречаемости: от юго-западной (граница с Ленинградской областью) до юго-восточной (граница с Вологодской областью) части:

- денудационно-тектонический грядовый (сельговый) слабозаболоченный с преобладанием еловых местообитаний (один контур);
- озерный и озерно-ледниковый слабозаболоченный равнинный с преобладанием сосновых местообитаний (один контур);
- озерный и озерно-ледниковый среднезаболоченный равнинный с преобладанием еловых местообитаний (4 контура);
- денудационно-тектонический грядовый (сельговый) среднезаболоченный с преобладанием сосновых местообитаний (1 контур);
- денудационно-тектонический с комплексами ледниковых образований холмисто-грядовый среднезаболоченный с преобладанием еловых местообитаний (2 контура);
- озерный и озерно-ледниковый среднезаболоченный равнинный с преобладанием сосновых местообитаний (2 контура);
- ледниково-аккумулятивный сложного рельефа среднезаболоченный с преобладанием еловых местообитаний (1 контур).

Юго-восточная часть побережья полностью находится в пределах озерного и озерно-ледникового среднезаболоченного равнинного ландшафта с преобладанием еловых местообитаний. Анализ ландшафтной карты показывает, что это один из самых распространенных

типов географического ландшафта в средне- и южнотаежной подзонах на западе европейской части России. Только в среднетаежной подзоне Карелии он представлен шестью контурами общей площадью более 600 тыс. га.

Озерно-ледниковые равнины возникли в результате абразивной деятельности древних озерных водоемов, существовавших в поздне- и послеледниковое время, в том числе в восточной части котловины Онежского озера. В целом они характеризуются общей равнинностью рельефа, наличием береговых валов, возникших в результате волно-прибойной деятельности, террасовых уступов и валунных пляжей. Они обязаны своим происхождением изменению уровня озера и его размывающей деятельности. В послеледниковую эпоху, примерно 9 000 лет назад, уровень древнего Онежского озера имел значительно более высокие абсолютные отметки, чем в настоящее время, и воды заливали все понижения, прилегающие к нему. Глубоко вдающиеся в сушу заливы существовали в устье р. Водла, другие участки современного побережья находились под толщей воды в несколько десятков метров. Именно в это время происходило формирование выраженной озерной равнины, достигающей особенно больших размеров в районе нижнего течения этой реки. В целом Восточно-Онежская озерная равнина с поверхности сложена песками и супесями, в основании – ленточными глинами и глинами массивного строения, которые перекрывают ледниковые отложения. Местами ленточные глины вскрыты на абсолютной высоте 100 м, то есть на 65 м выше современного уреза Онежского озера. Достаточно высокая степень заболоченности территории (площадь болот и заболоченных лесов до 40 %) обусловлена близким к поверхности залеганием глинистых осадков, представляющих собой водоупорный горизонт. Начало формирования болот относится ко времени спада высокого стояния Онежского озера, примерно около 8 тыс. лет назад. Общая низменность территории способствовала образованию остаточных озер, например Муромского. Они были отчленены от котловины водоема, что совместно с лежащим близко к поверхности водоупорным горизонтом благоприятствовало сравнительно быстрому формированию болотных массивов.

По мере отступления озера вдоль береговой линии формировались урочища со скальными обнажениями, которые совершенно нехарактерны для озерного и озерно-ледникового среднезаболоченного равнинного ландшафта с преобладанием еловых местообитаний.

Скальные обнажения местами обрамляют береговую линию. Особенностью территории также является наличие обширной болотной системы, локализующейся вокруг озера Муромское. Ее можно выделить в отдельный тип географической местности как наиболее крупной морфологической части ландшафта (площадь в несколько тыс. га).

Типы околотовных участков и топо-экологические ряды лесных сообществ

Леса побережья находятся в пределах среднетаежной подзоны на крайнем восточном рубеже физико-географической страны Фенноскандии. В целом отмечено ярко выраженное преобладание сосняков черничных и брусничных, перемежающихся с незначительными по площади обнажениями скальных пород. Выделены четыре типа береговой линии: скальный (рис. 1), скально-песчаный (рис. 2), валунный и пойменный. В разных вариациях они сменяют друг друга и определяют особенности структуры лесов, непосредственно примыкающих к юго-восточной части озера (спектр типов леса, их количественное соотношение, территориальную компоновку, строение древостоев и др.).

Выделены и описаны самые характерные топо-экологические ряды лесных фитоценозов в пределах прибрежных урочищ (природно-территориальных комплексов площадью 10–100 га). Типы леса последовательно сменяют друг друга по мере удаления от озера (до нескольких сотен метров), среди них наиболее часто встречаются следующие:

- 1) скальные обнажения – сосняк брусничный – сосняк черничный;
- 2) песчаные отложения – сосняк лишайниковый (с фрагментами сосняка брусничного, рис. 3);
- 3) песчаные отложения – сосняк брусничный – сосняк черничный (рис. 4);
- 4) валунные обнажения – сосняк (ельник) черничный;
- 5) песчаные отложения – сосняк кустарничково-сфагновый – болото.

Следует учесть, что подавляющая часть коренных лесов в условиях черничного типа местообитаний к настоящему времени сменилась лиственными и хвойно-лиственными. В брусничных и лишайниковых типах местообитаний после рубок сосна успешно восстановилась естественным путем. В самых разных вариациях и соотношении такие комбинации отражают общее природное строение прибрежных лесов.

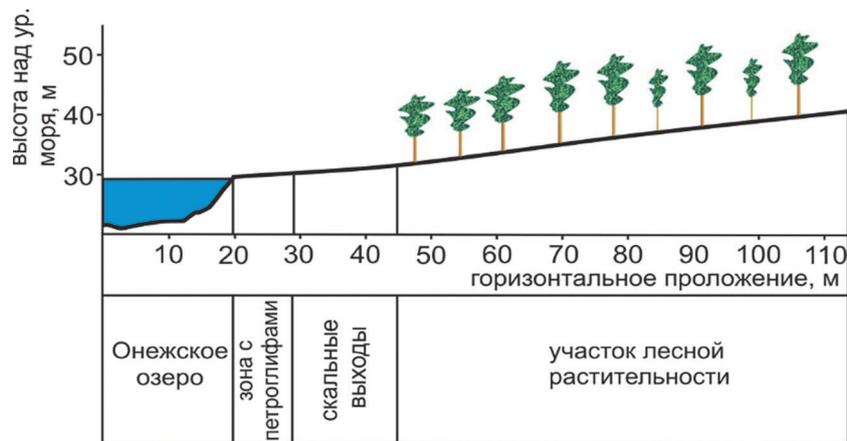


Рис. 1. Скальный тип береговой линии. Координаты трансекты: 61°40'20.88" с. ш., 36°1'19.29" в. д.
 Fig. 1. Rocky type of shoreline. Transect coordinates: 61°40'20.88"N, 36°1'19.29"E

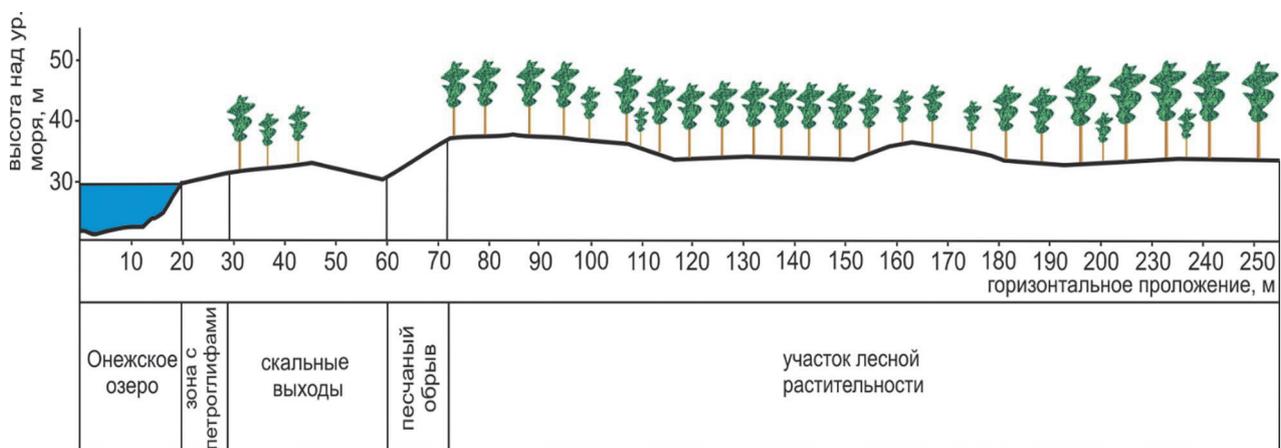


Рис. 2. Скально-песчаный тип береговой линии. Координаты трансекты: 61°40'51.44" с. ш., 36°2'21.77" в. д.
 Fig. 2. Rocky-sandy type of shoreline. Transect coordinates: 61°40'51.44"N, 36°2'21.77"E

Особенности хозяйственного освоения лесов и его последствия

На побережье покрытые лесом земли осваивались человеком на протяжении нескольких последних столетий. Древостои повсеместно подвергались сплошным и выборочным рубкам, в том числе при ведении подсечного хозяйства и формировании постоянных сельскохозяйственных угодий. Была проанализирована динамика лесов в пределах контуров трех лесных дач (табл.) с западными границами по юго-восточной части береговой линии Онежского озера с середины XIX по конец XX века (расположение с севера на юг): Уновской (район поселка Онежский, координаты центра дачи 61°59'0.72" с. ш., 35°53'19.22" в. д.); Нигижемской (район поселка Нигижма, координаты центра дачи 61°40'4.36" с. ш., 36°21'44.47" в. д.) и Гакугской (район поселка Гакугса, координаты центра дачи 61°34'23.52" с. ш., 36°26'36.96" в. д.). В пределах этих террито-

рий в 1851–1863 годах проводилось первое систематическое лесоустройство (материалы Государственного архива Республики Карелия). Современное состояние лесов приведено по данным 80-х годов XX века (табл.). Данные середины XIX века были откорректированы в соответствии с современными нормативами выделения категорий земель и древостоев (по доминирующей породе). Таким образом, на территории 90 тыс. га выявлена динамика лесного покрова за почти 150-летний период.

Анализ материалов показал, что уже к середине XIX века доля сельхозугодий с населенными пунктами уже достигала около 3 % от общей площади всех вышеперечисленных дач. Пашни, сенокосы и пастбища были учтены на площади около 2150 га. С учетом нерегистрируемых участков с действующими и заброшенными подсеками общая площадь земель, освоенных в аграрном отношении, составляла около 5 %. В настоящее время доля сельскохозяйственных земель в пределах бывших лесных дач

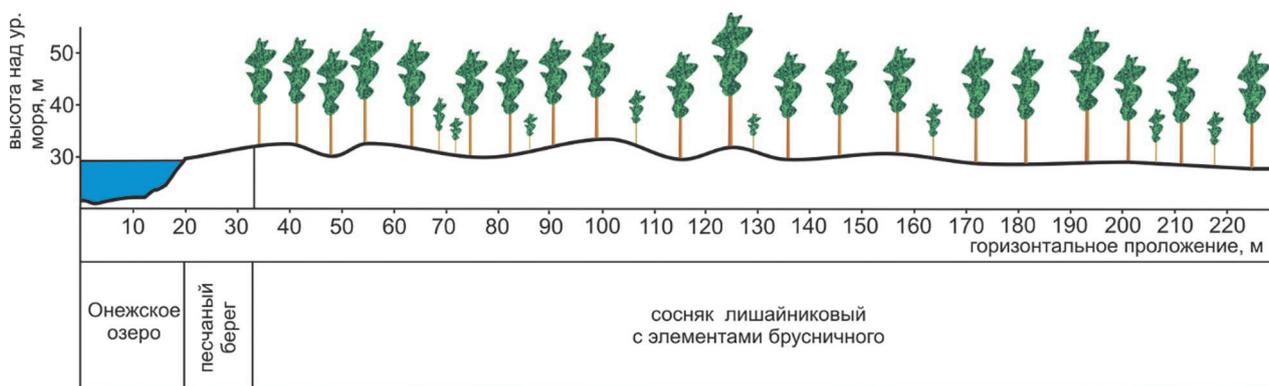


Рис. 3. Характерный топо-экологический ряд приводных участков и типов леса в пределах прибрежного урочища. Координаты трансекты: 61°45'49.05" с. ш., 36°1'30.10" в. д.

Fig. 3. A characteristic topographic ecological series of waterside sites and forest types within a shore ecosite. Transect coordinates: 61°45'49.05" N, 36° 1'30.10" E

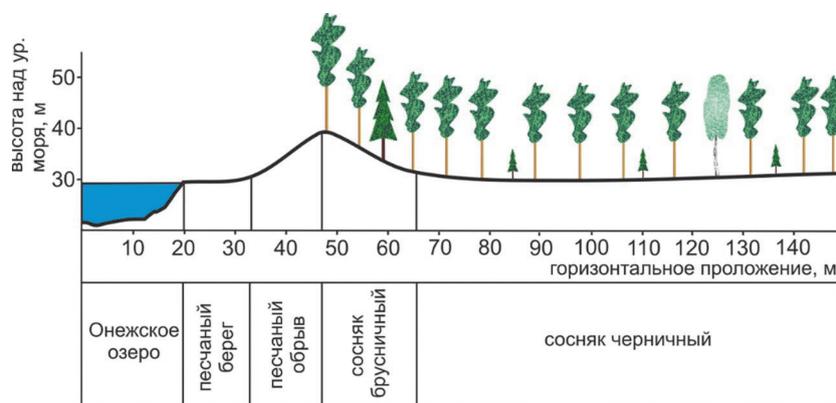


Рис. 4. Характерный топо-экологический ряд приводных участков и типов леса в пределах прибрежного урочища. Координаты трансекты: 61°40'21.66" с. ш., 36°2'12.39" в. д.

Fig. 4. A characteristic topographic ecological series of waterside sites and forest types within a shore ecosite. Transect coordinates: 61°40'21.66"N, 36°2'12.39"E

(Уновской, Гакугской и Нигижемской) соответственно почти 1,5; 2,5 и 17. За последние приблизительно 150 лет в результате антропогенной трансформации на этих территориях очень значительно изменился состав лесов – площадь сосняков сократилась соответственно на 57,5 и 65 %, а в Нигижемской даче увеличилась почти на 59 % (см. табл.). Очевидно, что это увеличение связано с проведением широкомасштабных гидроресомелиоративных работ и успешным возобновлением сосны на осушенных болотах. Об этом свидетельствует анализ современных космических снимков. Участие ельников в пределах контуров дач увеличилось соответственно на 2 и 12,5 %, а в Нигижемской сократилось почти на 24 %; лиственных древостоев – увеличилось на 261 и 335 % и уменьшилось почти на 20 %. В целом лесной покров полностью утратил свое естественное состояние в результате различных видов антропогенного воздействия, в первую очередь рубок.

Уязвимость прибрежных лесов к воздействию природных и антропогенных факторов

Эрозия четвертичных отложений. На побережье часто встречаются песчано-гравийные четвертичные отложения вне озера, представленные песчаными дюнами и береговыми валами. По результатам исследований было установлено, что наибольшей уязвимостью к эрозии подвержены приводные склоны дюн с защитными лесами, где отмечены участки подвижных песков. Склоны постепенно разрушаются под действием различных природных факторов, таких как волновая активность озера, выветривание, сход талых вод. Вслед за разрушением береговых дюн происходит вывал деревьев (в основном сосны), обнажение минерального субстрата, что усиливает процессы эрозии. То же происходит и после ветровалов.

Динамика лесов в контурах лесных дач на юго-восточном побережье Онежского озера (данные лесоустройства: середина XIX / конец XX века)

The change of forests within forest estates on the south-eastern shore of Lake Onego over time (forest inventory data for mid-19th / late 20th centuries)

Название лесной дачи Forest estate name	Площадь, тыс. га Size, 1000 ha	Покрытая лесом площадь, % Forested area, %	% от покрытой лесом площади Percent shares of forested area			% от общей площади Percent shares of total area	
			Сосняки Pine stands	Ельники Spruce stands	Лиственные древостои Deciduous stands	Прогалины и необлесившиеся вырубki Gaps and unregenerated felled sites	Сельхозугодья и населенные пункты Farmland and settlements
Уновская Unovskaya	8,83	89/89 0*	51,5/18 -65	40/45 +12,5	8,5/37 +335	2,5/2 -20	2,5/2,5 0
Гакугская Gakugskaya	37,04	68/63,5 -6,5	42,5/18 -57,5	48,5/49,5 +2	9/32,5 +261	2,5/2,5 0	3/1,5 -50
Нижigemская Nizizhemskaaya	44,11	90/73,5 -18,5	27/43 +59	31/25 -19,5	42/32 -24	2,5/4 +60	2,5/17 +580

Примечание. *Здесь и далее: к середине XIX века / к концу XX века (в % от покрытой лесом площади) изменение (значение середины XIX в. принято за 100 %).

Note. *Here and below: by the middle of the XIX century / by the end of the XX century (in % of the area covered with forest) change (in % from the middle of the XIX century, taken as 100 %).

Пожарная уязвимость. В связи с преобладанием на побережье лесов на сухих и умеренно увлажненных почвах (сосняки лишайниковые, с большим участием лишайников – брусничные скальные, брусничные) опасность возникновения и распространения пожаров в засушливые периоды лета очень высока. Источниками возгорания в основном являются костры на стоянках у береговой линии и вдоль пеших туристических маршрутов, где кострища не окружены полностью по периферии минерализованными участками (без лесной подстилки). Впрочем, пожары могут возникать и от костров, разведенных вдали от берега и троп, и распространяться до побережья. Весьма пожароопасны также участки после ветровалов, где по мере высыхания упавших стволов и ветвей накапливается большой объем легковоспламеняющегося горючего материала.

Ветровальная уязвимость. На побережье наименее ветроустойчивы древостои с поверхностной корневой системой – на песчаных отложениях и почвах с близким залеганием скальных пород (мощностью рыхлых отложений до 1 метра). Образование ветровалов вызвано действием сильных ветров со стороны Онежского озера. Такие участки достаточно хорошо различимы на космических снимках. Установлено, что к настоящему времени площадь ветровалов различной давности варьирует от менее одного до нескольких десятков гектаров. Участки ветровалов успешно возобновляются древесными породами. В целом господствующие на побережье сосняки бруснич-

ные и черничные отличаются сравнительно высокой степенью ветроустойчивости, поскольку для сосны на рыхлых грунтах мощностью до нескольких метров характерна стержневая (центральный корень проникает глубоко в почву), а не поверхностная, как у ели, корневая система.

Рекреационная дигрессия. В целом защитные леса непосредственно на побережье в настоящее время незначительно и локально подвергаются рекреационной дигрессии. К наиболее подверженным рекреационным нагрузкам относятся туристические стоянки на побережье – зоны со скоплениями петроглифов, например, м. Бесов Нос (примеры см. на рис. 1, 2) и места вдоль тропиной сети. Отдельного внимания заслуживают нерегулируемые пути проезда автотранспорта (внедорожников и квадроциклов) вдоль береговой линии Онежского озера и в направлении к ней. Этот автотранспорт оказывает разрушающее воздействие на почвенный и напочвенный покров, особенно на скальном основании, песчаных отложениях и переувлажненных участках.

Острова вблизи юго-восточного побережья Онежского озера. Их площадь крайне невелика. Островные леса и их состояние значительно отличаются от материковых. Остров Малый Гурий (150 м²) не имеет древесной растительности. На острове Большой Гурий (300 м²) отмечен сосняк брусничный. Поскольку на острове располагается туристическая стоянка, древостой подвергается постоянному антропогенному воздействию. Часть деревьев регулярно

вырубаются. На многих имеются повреждения стволов и кроны. Присутствуют следы пожаров. Напочвенный покров практически полностью вытоптан. Древостой полнотой 0,3–0,4 слагают деревья возрастом от 60 до 120 лет, средней высотой 15 метров. На острове Михайловец (450 м²) древесная растительность представлена смешанным хвойно-лиственным древесным сообществом в возрасте 40 лет. Произрастает плотными куртинами средней высотой 7 метров. Они покрывают около 70 % площади острова. Единично встречаются сосны 80–100 лет. На острове Большой Голец (1500 м²) в начале XX века располагалась каменоломня, и леса были полностью вырублены. В настоящее время происходит успешное облесение острова. На его большей части сформировались сосновые древостои среднего возраста 60 лет, полнотой 0,8, высотой 10 м, диаметром стволов 10 см.

Современная ситуация в плане выделения категорий защитных и охраняемых лесов и ограничений их хозяйственного освоения

Юго-восточный участок побережья Онежского озера находится в Пудожском центральном лесничестве Гакугского участкового лесничества. Территория вдоль береговой линии озера локализуется в пределах: 1) водоохранной зоны шириной 200 м (по Водному кодексу РФ) и 2) запретных полос лесов, расположенных вдоль водных объектов и защищающих нерестилища ценных промысловых рыб, шириной 1000–2000 м (по Лесному кодексу РФ). Запретные полосы лесов относятся к ценным лесам. В них запрещается: а) проведение сплошных рубок лесных насаждений, за исключением случаев, если выборочные рубки не обеспечивают замену лесных насаждений, утрачивающих свои средообразующие, водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции, на лесные насаждения, обеспечивающие сохранение целевого назначения защитных лесов и выполняемых ими полезных функций; б) размещение объектов капитального строительства, за исключением линейных объектов и гидротехнических сооружений, а также связанных с выполнением работ по геологическому изучению и разработкой месторождений углеводородного сырья.

На юго-восточном побережье Онежского озера расположен ландшафтный заказник регионального значения «Муромский» (32,7 тыс. га). Образован в 1986 году в целях (согласно Положению о заказнике): 1) сохранения природных ландшафтов, водных объектов, биологических ресурсов (растительный и животный мир); 2) неживой природы, памятников истории и культуры, имеющих на территории; 3) развития туризма в Пудожском районе и создания условий для активного отдыха населения района, сохранения и возрождения культурно-исторического наследия и традиционных видов природопользования.

Заключение

Представленные данные характеризуют лесной покров на юго-восточном побережье Онежского озера в самых различных аспектах на основе использования новейших полевых данных. На наш взгляд, эти материалы имеют важное значение, поскольку прибрежные леса являются защитными вдоль береговой линии второго по площади пресного водоема Европы. Целесообразным является продолжение работ с концентрацией исследований на выявлении средообразующих, водоохранных, санитарно-гигиенических, оздоровительных и иных полезных функций лесного покрова. Это необходимо для того, чтобы при планировании природопользования оперативно избегать или минимизировать современные и возможные негативные последствия его антропогенных изменений. Опыт подобных исследований целесообразно распространить и на другие прибрежные территории Онежского озера.

Работа выполнена по программе Президиума РАН (проект Института леса КарНЦ РАН).

Литература

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В., Караванов В. Н., Коломыцев В. А., Курхинен Ю. П., Лак Г. Ц., Пыжин А. Ф., Сазонов С. В., Шелехов А. М. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1990. 284 с.

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

Поступила в редакцию 20.09.2019

References

Volkov A. D., Gromtsev A. N., Erukov G. V., Karavaev V. N., Kolomytsev V. A., Kurkhinen Yu. P., Lak G. Ts., Pyzhin A. F., Sazonov S. V., Shelekhov A. M. Ekosistemy landshaftov zapada srednei taigi (struktura, dinamika) [Ecosystems of landscapes in the west of the middle

taiga (structure, change)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1990. 284 p.

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

Received September 20, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Громцев Андрей Николаевич

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

Карпин Владимир Александрович

младший научный сотрудник
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: landscapeexplorer@gmail.com

Петров Николай Владимирович

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

Преснухин Юрий Владимирович

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

Тююнен Андрей Владимирович

младший научный сотрудник
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tuyunen@krc.karelia.ru

Левина Мария Сергеевна

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

CONTRIBUTORS:

Gromtsev, Andrey

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

Karpin, Vladimir

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

Petrov, Nikolai

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

Presnukhin, Yury

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

Tuyunen, Andrey

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

Levina, Maria

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

УДК 630*351 + 630*5 (470.22)

ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ХВОИ В СОСНЯКЕ БРУСНИЧНОМ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ КАРЕЛИИ

А. Н. Солодовников

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

Процесс разложения опада проходит в несколько стадий. Наиболее интенсивной из них является начальная стадия, во время которой высвобождаются в основном легкоэкстрактивные соединения, внося свой вклад в годовой оборот питательных элементов. Настоящее исследование имело целью выявить особенности разложения хвои в зависимости от гидротермических условий в сосняке брусничном, а также отличия в разложении хвои в разных микрогруппировках напочвенной растительности. Проводились измерения температуры и относительной влажности воздуха, температуры подстилки и нижележащих почвенных горизонтов, количество и pH осадков и лизиметрических вод. Изучалось влияние полученных среднемесячных показателей на скорость потери массы хвои в течение вегетационного периода, а также на разложение хвои под различными микрогруппировками напочвенной растительности. Исследование показало, что наибольшее влияние на скорость разложения хвои оказывают гидротермические параметры, тесно связанные с температурой и влажностью подстилки. Влияние парцеллярной структуры биоценоза на разложение хвои прослеживается только в конце вегетационного периода в лишайниковой микрогруппировке напочвенной растительности, что, видимо, обусловлено сезонным переувлажнением ее подстилки. В течение зимнего периода различия в разложении хвои в микрогруппировках напочвенной растительности исчезают под действием абиотических факторов. Разложение хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне составило $31,36 \pm 3,32$ % за первый вегетационный период (110 дней) и $42,16 \pm 0,02$ % за почти годовой цикл (335 дней).

Ключевые слова: потеря массы; микрогруппировки напочвенной растительности; гидротермические условия.

A. N. Solodovnikov. EARLY STAGES OF NEEDLE LITTER DECOMPOSITION IN A COWBERRY PINE STAND IN THE MIDDLE TAIGA OF KARELIA

Plant litter decomposes via several stages, the most intensive one being the early stage, when it is mostly readily extractable compounds that are released, contributing to annual nutrient cycling. The aim of this study was to find patterns in the rate of initial decomposition of needle litter depending on the ambient hydrothermal conditions in a cowberry pine stand both in general and in different ground vegetation microgroups. The measured parameters were air temperature and relative humidity, temperature of the forest floor and underlying soil horizons, amount and pH of precipitation and percolating water. The effect of mean monthly values of these parameters on the rate of needle litter decomposition in specific months during the first growing season was estimated both for the entire stand and under different ground vegetation microgroups. Studies have shown that the rate of needle decay is influenced the most significantly by hydrothermal parameters associated with forest floor temperature and moisture. The effect of the community

microgroup structure becomes visible only late in the growing season in the lichen-dominated ground vegetation microgroup, probably owing to the seasonal excess of moisture in its forest floor. Differences in needle decomposition rates between ground vegetation microgroups vanish during the winter season under the effect of abiotic factors. The degree of needle fall decay in the cowberry pine stand in the middle taiga subzone was $31.36 \pm 3.32\%$ after the first growing season (110 days), and $42.16 \pm 0.02\%$ over most of the annual cycle (335 days).

Key words: mass loss; ground vegetation microgroups; hydrothermal conditions.

Введение

Круговорот органического вещества в экосистеме очень важен для понимания биосферной функции почвы как источника питания растений. Важнейшим биоресурсом органического вещества в почве является растительный опад и процесс его разложения [Александрова, 1980; Takeda, 1995; Cotrufo et al., 2000; Berg, McClaugherty, 2003; Six et al., 2004; Weedon et al., 2009]. Опад становится составной частью лесной подстилки, изменяет гидротермический режим, поглощает световой и тепловой потоки, влияет на процессы диффузии и испарения, препятствует механическому уплотнению почвы и является благоприятной средой для почвенной биоты [Семенов, Когут, 2015]. Наиболее сильное влияние на процесс разложения оказывает климатический фактор, определяющий гидротермический режим лесной подстилки [Meentemeyer, 1978; Swift et al., 1979; Тулина, Семенов, 2015]. Также важен состав разлагаемого опада [Coûteaux et al., 1995; Talbot et al., 2012]. Опад хвои отличается от листового опада наличием в своем составе плохорастворимых углеводов и танинов, затрудняющих разложение [Weidenhamer et al., 1993; Poinsot-Balaguer et al., 1993; Johansson, 1995], однако воздействие синергической системы из почвенных животных, грибов и микроорганизмов, действующих как последовательно, так и параллельно друг другу, способствует постепенному разрушению и преобразованию детрита [Petersen, Luxton, 1982]. Преобразуя свежий растительный материал, почвенная биота формирует и улучшает динамику почвенных агрегатов, тем самым улучшая структуру почв [Tisdall, Oades, 1982]. В свою очередь, именно структура и агрегатный состав определяют такие параметры почвы, как содержание органического вещества, динамика питательных веществ, состояние микробоценоза, газовый и гидротермический режимы почв [Артемьева, 2010; Шеин, Милановский, 2014].

Процесс разложения опада проходит в несколько стадий, и наиболее интенсивной явля-

ется начальная стадия, во время которой высвобождаются в основном легкоэкстрактивные соединения, внося свой вклад в годовой оборот питательных элементов [Millar, 1974]. Настоящее исследование имело целью выявить особенности разложения хвои в зависимости от гидротермических условий в сосняке брусничном, а также отличия в разложении хвои в различных микрогруппировках напочвенной растительности (парцеллах).

В Карелии ранее изучалось разложение лесных подстилок [Загуральская, 2000], а также целлюлозы и хвойного опада в сосняках [Германова, 2009; Германова и др., 2012], однако фокус данных исследований приходился на микробиологическую активность почв.

Объекты и методы

Пробная площадь расположена в среднетаежной подзоне Республики Карелия на территории заповедника «Кивач». Умеренно холодный и влажный климатический режим региона исследований можно охарактеризовать как переходный от морского к континентальному. Размер пробной площади 50×80 м (0,4 га). Тип леса – сосняк брусничный 190 лет; состав древостоя 10С; средняя высота 23,1 м; средний диаметр ствола 31,0 см, запас фитомассы древостоя 182,1 т/га; класс бонитета III,4 (таксационная характеристика выполнена сотрудниками лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов ИЛ КарНЦ РАН). Почва: подзол песчаный иллювиально-железистый на флювиогляциальных песках. На пробной площади выделялись микрогруппировки преобладающей напочвенной растительности: зеленомошная, брусничная, лишайниковая и черничная. Разложение хвои проводилось методом закладки мешочков с хвоей [Berg, Ågren, 1984]. Мешочки 10×10 см, выполнены из сетки неокрашенного полиэфирного волокна, отверстия 1×1 мм. Вес хвои в каждом мешочке 3,5 г. Мешочки с хвоей закладывались вне проекции крон между OF и OH горизонтами подстилки в каждой из микрогруппировок. От-

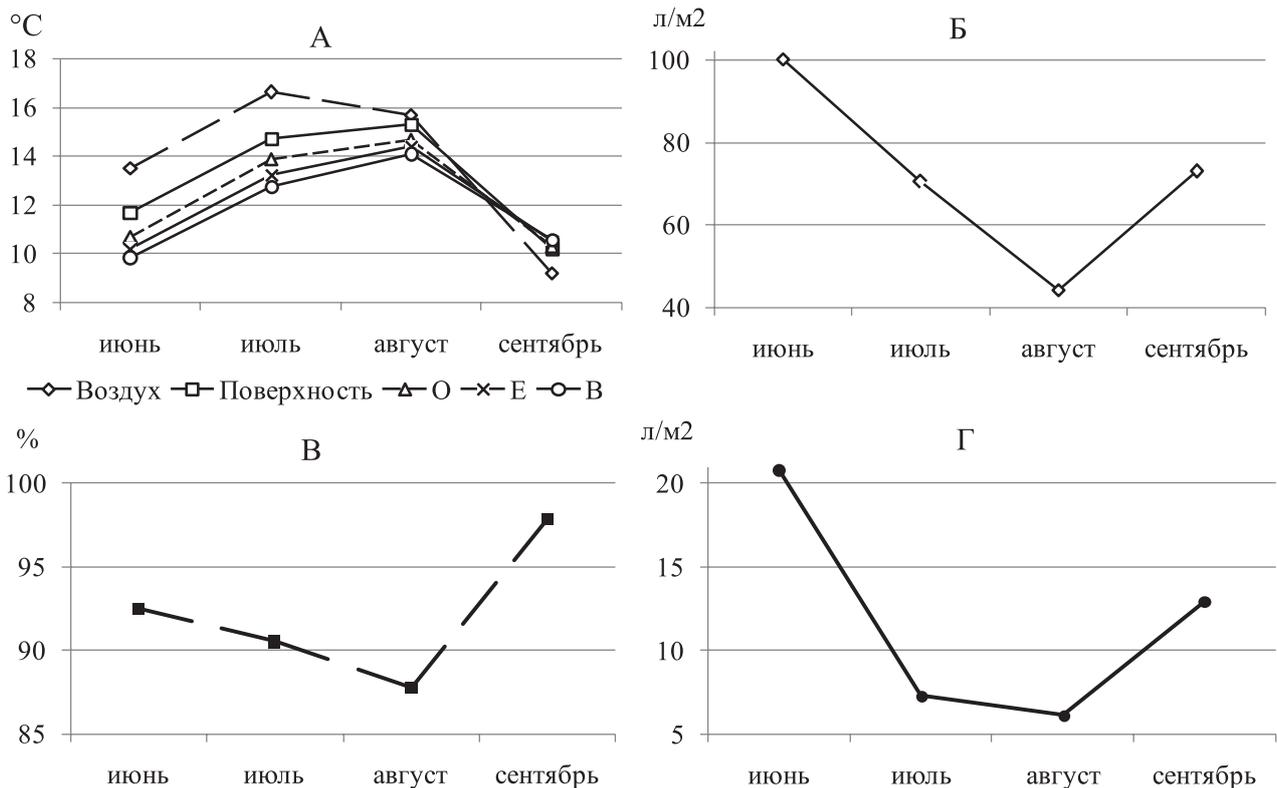


Рис. 1. Гидротермические условия сосняка брусничного (среднемесячные значения):

А – температура воздуха, поверхности, горизонтов почвы О, Е, В (°С); Б – количество осадков (л/м²); В – относительная влажность воздуха (%); Г – сток лизиметрических вод из подстилки (л/м²)

Fig. 1. Hydrothermal conditions in a cowberry pine stand (mean monthly values):

А – temperature of the air, surface, soil horizons О, Е, В (°С); Б – precipitation (l·m⁻²); В – relative air humidity (%); Г – percolation from the forest floor (l·m⁻²)

боры образцов в каждой из них проводились ежемесячно в пятикратной повторности в течение вегетационного периода и после зимнего периода. Температура воздуха и почвы, а также влажность воздуха измерялись датчиками iButton DS1923#F5: температура и относительная влажность воздуха на высоте 2 м (периодичность 1 час), температура нижней части лесной подстилки, горизонтов Е и верхней (5 см) части горизонта В (периодичность 30 мин). Измерение рН выполнялось потенциометрическим методом. Определение общего С в почве проводилось методом Тюрина, N – методом Кьельдаля, подвижных соединений Р и К – методом Кирсанова [Теория..., 2006]. Содержание целлюлозы определяли методом Кюршнера и Хоффера, лигнина – методом Класона в модификации Комарова, содержание экстрагированных этиловым спиртом веществ – гравиметрическим методом [Оболенская и др., 1965; Гелес, 2001] (анализ выполнен в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН). Сбор осадков проводился в 8-кратной повторности вне кронового пространства, диаметр воронок

200 мм. Сбор почвенных вод осуществлялся в каждой из четырех микрогруппировок растительности лизиметрическим методом на границе горизонтов О и Е, диаметр собирающей воронки 200 мм.

Результаты и обсуждение

В период исследования максимальная среднемесячная температура воздуха наблюдалась в июле (16,6 °С), минимальная – в сентябре (9,2 °С) (рис. 1).

Средняя температура подстилки была наиболее низкой в июне (10,7 °С) и сентябре (10,3 °С), максимальной – в августе (13,9 °С).

За время эксперимента максимальное количество осадков отмечено в июне (100 л/м²), минимальное – в августе (44 л/м²), при рН = 5,4 ± 0,2. Количество лизиметрических вод, собранных под подстилкой, колебалось от 21 л/м² в июне до 6 л/м² в августе. Их рН в среднем составлял 5,9 ± 0,25. В общем виде взаимосвязь разложения органического вещества от температуры и влажности име-

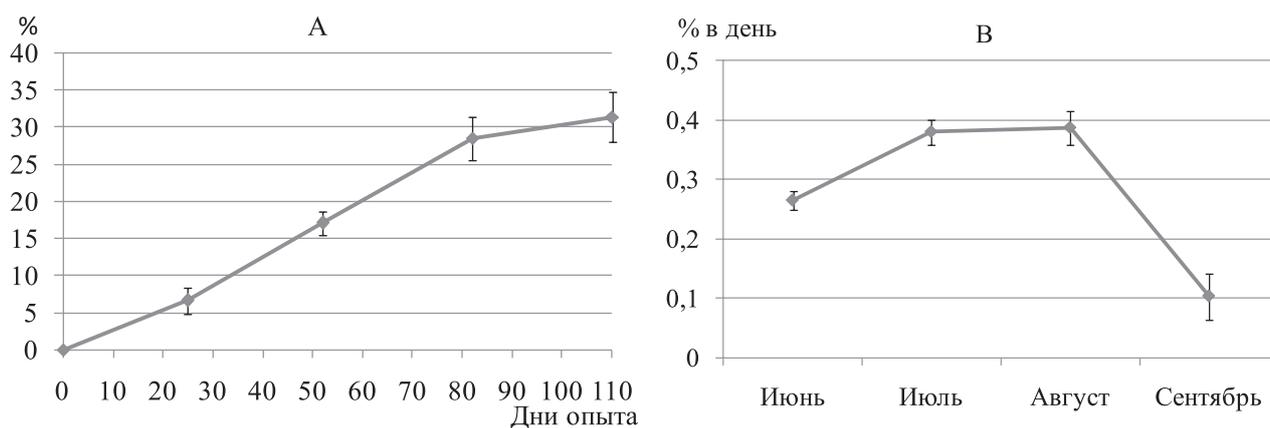


Рис. 2. Разложение хвои в сосняке брусничном:

A – потеря массы (%); B – среднемесячная скорость потери массы (% в день)

Fig. 2. Needle litter decomposition in a cowberry pine stand:

A – total mass loss (%); B – monthly average mass loss rate (% per day)

ет куполообразную форму с оптимумами для температуры (около 30°) и влажности (60–80 % от полной влагоемкости) [Кононова, 1963], таким образом, можно заключить, что в рамках нашего эксперимента условия значительно отличались от оптимальных.

Потеря массы хвои по отношению к начальной за 110 дней первого года опыта в среднем достигло $31,36 \pm 3,32$ %. Поскольку периоды между отборами, несмотря на привязку к календарным месяцам, имели различия по количеству дней, для оценки скорости потери массы хвои за период ввели размерность среднемесячной потери массы в день. Таким образом, скорость потери массы хвои за период (месяц) рассчитывалась путем деления разницы между начальной и конечной величиной потери массы хвои за данный период на количество дней между измерениями. Среднемесячная скорость потери массы хвои в июне, июле, августе и сентябре составила 0,26; 0,38; 0,39 и 0,1 % в сутки соответственно (рис. 2).

Анализ показал, что скорость потери массы хвои довольно слабо коррелирует со среднемесячным количеством осадков (–0,42), сильно – с количеством лизиметрических вод, прошедших через лесную подстилку (–0,72), и температурой в нижней части подстилки (0,87), горизонте Е (0,83), горизонте В (0,76) и очень сильно коррелирует со среднемесячной относительной влажностью воздуха (–0,97) и температурой воздуха (0,99), температурой на поверхности почвы (0,97). Как и ожидалось, самое значительное влияние на разложение хвои оказывают параметры, в наибольшей степени влияющие на температуру и влажность подстилки.

Изучение особенностей разложения хвои в разных микрогруппировках напочвенной растительности за первые три месяца эксперимента показало незначительные различия, в пределах стандартного отклонения. Наибольшие различия наблюдаются в конце вегетационного периода (110 дней опыта), когда потеря массы хвои в лишайниковой парцелле (28,6 %) значительно меньше, чем в брусничной (33,6 %) и черничной (32,0 %). Анализ показал, что в процессе разложения сосновой хвои доля содержания в ней лигнина относительно исходной увеличивается примерно на 2 % во всех парцеллах, кроме лишайниковой, где не происходит значимых изменений (табл. 1).

Доля целлюлозы в разлагающейся хвое во всех парцеллах, напротив, значимо не изменяется, за исключением лишайниковой, в которой происходит увеличение на 1 % относительно исходного значения. Содержание экстрактивных веществ снизилось на 11–12 % относительно исходного значения во всех парцеллах без значимых различий. Основная тенденция согласуется с выводами команды исследователей [McTiernan et al., 2003], которые утверждают, что содержание лигнина в хвое сосны показывает значительный рост при разложении до 20 % общей потери массы. Французские исследователи [Coûteaux et al., 1998] утверждают, что повышение доли трудноразлагаемых компонентов в начальных стадиях разложения можно объяснить сохранностью клеточной структуры и повышенной по сравнению с более поздними стадиями концентрацией токсичных фенольных соединений, ингибирующих микробиотическую активность.

Таблица 1. Химический состав хвои сосны в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности в конце вегетационного периода (110 дней опыта)

Table 1. Chemical composition of pine needles in ground vegetation microgroups in the end of the first growing season (110 days of the experiment)

Микрогруппировка напочвенной растительности Microgroup	экстрактивные вещества, % extractives, %	целлюлоза, % cellulose, %	лигнин, % lignin, %
Зеленомошная Moss	16,5 ± 0,89	22,33 ± 0,39	36,81 ± 0,57
Брусничная Cowberry	14,94 ± 1,11	22,08 ± 0,41	37,04 ± 0,68
Лишайниковая Lichen	16,29 ± 0,77	23,64 ± 0,43	34,25 ± 0,71
Черничная Bilberry	15,72 ± 0,82	22,44 ± 0,26	37 ± 0,52
Хвоя до разложения Needles before decomposition	27,24 ± 0,41	22,61 ± 0,12	34,79 ± 0,32

Таблица 2. Химический состав подстилок в различных микрогруппировках напочвенной растительности сосняка брусничного

Table 2. Chemical composition of litters in ground vegetation microgroups of a cowberry pine stand

Горизонт Horizon	Мощность Depth см cm	рН		K ₂ O	P ₂ O ₅	C	N	C/N
		H ₂ O	KCl	мг/кг mg/kg	мг/100 г mg/100 g	%	%	
Зеленомошная Moss								
OL	0–1	4,47	3,17	1226,24	29,29	49,09	0,90	55,27
OF	1–2,5	4,39	3,39	892,23	20,05	49,66	1,11	44,85
OH	2,5–3	4,11	3,03	688,42	10,16	39,35	0,86	45,99
Лишайниковая Lichen								
OL	0–1	4,38	3,25	925,44	15,96	50,13	1,02	50,23
OF	1–2	4,22	3,30	996,33	19,41	47,55	1,17	40,81
OH	2–2,5 (3)	4,51	3,35	342,35	5,97	14,26	0,42	37,76
Брусничная Cowberry								
OL	0–3	4,35	3,19	1727,70	39,44	46,84	0,85	57,79
OF	3–5	4,32	3,11	977,93	14,68	43,55	0,83	54,06
OH	5–6	4,25	3,01	512,91	55,99	24,49	0,44	55,84
Черничная Bilberry								
OL	0–2	4,58	3,32	1721,56	48,97	51,07	0,98	52,46
OF	2–5	4,04	3,54	1519,13	35,98	50,99	1,00	51,34
OH	5–6 (8)	4,08	3,66	962,69	23,66	28,98	0,51	55,57

Отличия в химическом составе подстилок в большей степени проявляются в горизонте OH, который в лишайниковой подстилке наиболее беден углеродом и подвижными формами фосфора и калия по сравнению с аналогичными горизонтами других микрогруппировок (табл. 2).

Температурный режим в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности различается. На протяжении трех летних месяцев наиболее низкой была температура подстилки в черничной парцелле, что, вероят-

но, связано с большей мощностью подстилки (6–8 см) по сравнению с остальными, а также с затенением, которое создает густорастущая черника. Наиболее высокой была температура подстилки в лишайниковой парцелле, что, по-видимому, является следствием низкой мощности подстилки (2,5–3 см). Температура подстилок во всех микрогруппировках выравнивается в сентябре, составляя около 10,3 °C (рис. 3).

Количество лизиметрических вод, стекающих из подстилки, зависит от ее влагоудер-

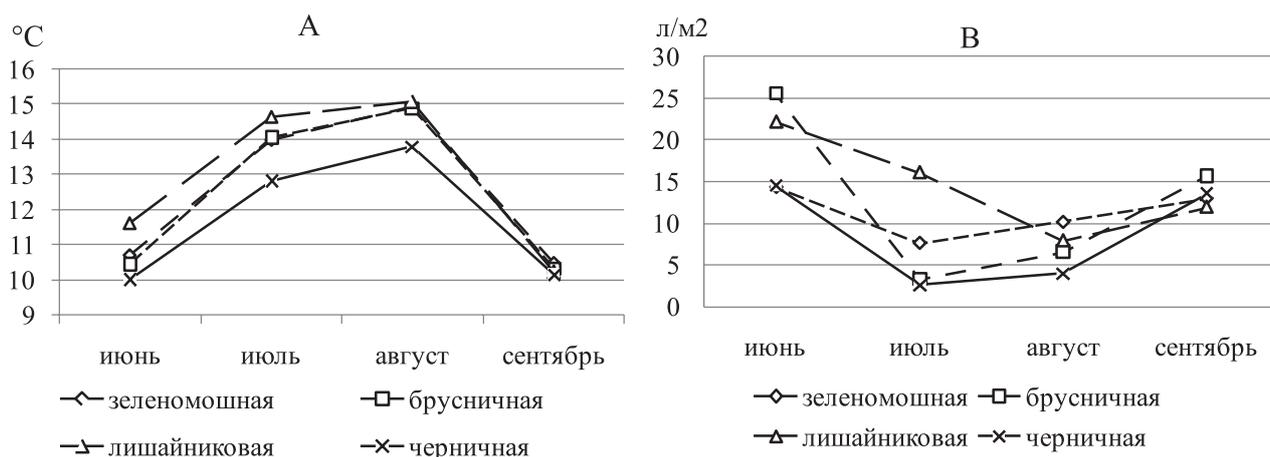


Рис. 3. Гидротермические условия в подстилках микрогруппировок напочвенной растительности сосняка брусничного:

А – среднемесячная температура подстилок (°С); Б – сток лизиметрических вод из подстилки (л/м²)

Fig. 3. Hydrothermal conditions in the forest floor in ground vegetation microgroups in a cowberry pine stand:

А – mean monthly forest floor temperature (°C); Б – percolation from the forest floor (l*m⁻²)

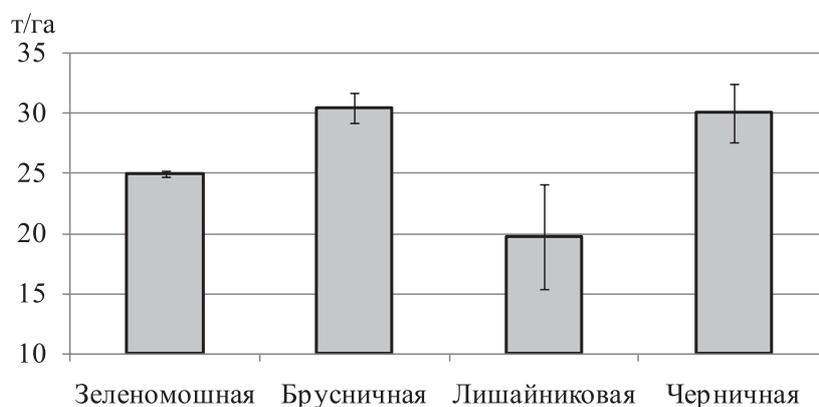


Рис. 4. Запас подстилок различных микрогруппировок напочвенной растительности в сосняке брусничном (т/га)

Fig. 4. Litter fund in different ground vegetation microgroups of cowberry pine stand (t*ha⁻¹)

живающих свойств. Удержание осадков, сток лизиметрических вод и транспирация определяют влажность подстилки и, соответственно, влияют на разложение опада. Значительное снижение температуры в сентябре уменьшает транспирацию и увеличивает вклад осадков и лизиметрического стока во влажность подстилки. В различных микрогруппировках напочвенной растительности количество лизиметрического стока из подстилки в сентябре практически выравнивается. Запас подстилки в лишайниковой парцелле значительно ниже, чем в остальных (рис. 4), соответственно, при равном количестве влаги, остающейся в подстилке различных микрогруппировок, подстилка лишайниковой парцеллы будет более влажной, особенно в условиях пониженной транспирации. Количество осадков в сентябре несколько возрастает по сравнению с июлем

и августом, что, вероятно, приводит к длительному переувлажнению лишайниковой подстилки и является причиной замедленного разложения хвои.

После холодного периода октябрь–май (335 дней опыта) отклонения в величинах степени разложения в различных парцеллах становятся незначительными и практически нивелируются (рис. 5).

Благодаря снежному покрову высотой 40–80 см температура подстилки в зимний период не опускалась ниже –2,2 °С и промерзание подстилки было незначительным. Во время этого периода биологическая активность практически отсутствует, уступая место абиотическим процессам. Таким образом, внутри существующего биоценоза влияние биотического (фитогенного) фактора перекрывается воздействием абиотических

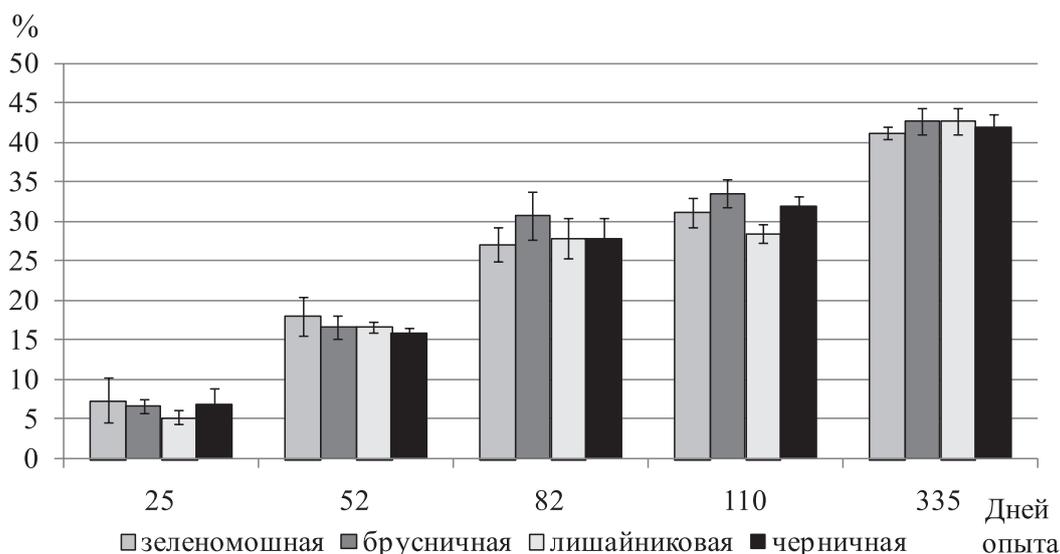


Рис. 5. Разложение хвои в различных микрогруппировках напочвенной растительности (%)

Fig. 5. Needle litter decomposition in different ground vegetation microgroups (%)

факторов, влияющих на начальное разложение хвои.

В среднем после холодного периода потеря массы хвои достигла $42,16 \pm 0,02$ %. Этот показатель довольно близко соответствует результатам разложения хвои, полученным за годовой цикл в шведском [Berg, Ekbohm, 1991], французском [Coûteaux et al., 1998] и российском [Германова и др., 2012] экспериментах.

Заключение

За время эксперимента разложение хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне составило $31,36 \pm 3,32$ % за вегетационный период (110 дней) и $42,16 \pm 0,02$ % за почти годовой цикл (335 дней). Анализ гидротермических показателей в воздухе, подстилке и почве показал, что изменения в скорости потери массы хвои сильно коррелируют как с температурой подстилки, так и с параметрами, тесно взаимосвязанными с гидротермическими параметрами подстилки – температура и влажность воздуха, E и B горизонтов почвы, с количеством лизиметрических вод, прошедших через подстилку. Небольшое влияние парцеллярной структуры биоценоза на разложение хвои прослеживается только в конце вегетационного периода в лишайниковой парцелле, что, видимо, обусловлено сезонным переувлажнением ее подстилки. В течение зимнего периода различия в разложении хвои в микрогруппировках напочвенной растительности исчезают под действием абиотических факторов.

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

Литература

- Александрова Л. Н. Органическое вещество почв и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 288 с.
- Артемьева З. С. Органическое вещество и гранулометрическая система почвы. М.: ГЕОС, 2010. 240 с.
- Гелес И. С. Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
- Германова Н. И. Скорость разложения растительного опада в лесных насаждениях заповедника «Кивач» // Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования в таежных лесных экосистемах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 68–87.
- Германова Н. И., Медведева М. В., Мамай А. В. Динамика разложения листового опада в среднетаежных насаждениях Карелии // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 1. С. 24–32.
- Загуральская Л. М. Динамика микробиологических параметров минерализации органического вещества в почвах сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 2000. № 2. С. 8–13.
- Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М.: АН СССР, 1963. 314 с.
- Оболенская А. В., Щеголев В. П., Аким Г. Л., Аким Э. Л. Практические работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Лесн. пром-ть, 1965. 412 с.
- Семенов В. М., Когут Б. М. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 238 с.

Теория и практика химического анализа почв / Ред. Л. А. Воробьева. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.

Тулина А., Семенов В. Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. С. 952–952.

Ушакова Г. И. Влияние экологических условий на скорость и характер разложения лесной подстилки (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2000. № 8. С. 1009–1015.

Шеин Е. В., Милановский Е. Ю. Органическое вещество и структура почвы: учение В. Р. Вильямса и современность // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2014. № 1. С. 42–51.

Berg B., Ågren G. I. Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62, no. 12. P. 2880–2888. doi: 10.1139/b84-384

Berg B., Ekbohm G. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69, no. 7. P. 1449–1456. doi: 10.1139/b91-187

Berg B., McClaugherty C. Plant litter. Springer, 2003. 341 p.

Cotrufo M. E., Miller M., Zeller B. Litter Decomposition // Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2000. P. 276–296. doi: 10.1007/978-3-642-57219-7_13

Coûteaux M. M., McTiernan K. B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition // Soil Biol. Biochem. 1998. Vol. 30, no. 5. P. 583–595. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00169-7

Coûteaux M.-M., Bottner P., Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality // Trends Ecol. Evol. 1995. No. 2(10). P. 63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8

Johansson M.-B. The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests // Forestry: An International Journal of Forest Research. 1995. Vol. 68, no. 1. P. 49–62. doi: 10.1093/forestry/68.1.49

McTiernan K. B., Coûteaux M.-M., Berg B., Berg M. P., Calvo de Anta R., Gallardo A., Kratz W., Piussi P., Remacle J., Virzo de Santo A. Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35, no. 6. P. 801–812. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00107-X

Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates // Ecology. 1978. No. 3(59). P. 465–472. doi: 10.2307/1936576

Millar C. Decomposition of coniferous leaf litter // Biology of plant litter decomposition. 1974. Vol. 1. P. 105–128.

Petersen H., Luxton M. A Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // Oikos. 1982. No. 3(39). P. 288–388. doi: 10.2307/3544689

Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J. Effects of tannin compounds on two species of Collembola // Eur. J. Soil Biol. (France). 1993. Vol. 29, no. 1. P. 13–16.

Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // Soil Till. Res. 2004. Vol. 79, no. 1. P. 7–31. doi: 10.1016/j.still.2004.03.008

Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. Vol. 5. 372 p.

Takeda H. A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. forest // Ecol. Res. 1995. Vol. 10, no. 1. P. 95–104. doi: 10.1007/BF02347659

Talbot J. M., Yelle D. J., Nowick J., Treseder K. K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry // Biogeochemistry. 2012. Vol. 108, no. 1–3. P. 279–295. doi: 10.1007/s10533-011-9599-6

Tisdall J. M., Oades J. M. Organic matter and water-stable aggregates in soils // J. Soil Sci. 1982. Vol. 33, no. 2. P. 141–163. doi: 10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x

Weedon J. T., Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Zanne A. E., Wirth C., Coomes D. A. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? // Ecol. Lett. 2009. Vol. 12, no. 1. P. 45–56. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x

Weidenhamer J. D., Macias F. A., Fischer N. H., Williamson G. B. Just how insoluble are monoterpenes? // J. Chem. Ecol. 1993. Vol. 19, no. 8. P. 1799–1807. doi: 10.1007/BF00982309

Поступила в редакцию 06.09.2019

References

Aleksandrova L. N. Organicheskoe veshchestvo pochv i protsessy ego transformatsii [Organic matter of soils and processes of its transformation]. Leningrad: Nauka, 1980. 288 p.

Artem'eva Z. S. Organicheskoe veshchestvo i granulometricheskaya sistema pochvy [Soil organic matter and particle size distribution]. Moscow: GEOS, 2010. 240 p.

Geles I. S. Drevesnaya biomassa i osnovy ekologicheski priemlemykh tekhnologii ee khimiko-mekhanicheskoi pererabotki [Wood biomass and fundamentals of environmentally acceptable technologies of its chemico-mechanical pulping]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 382 p.

Germanova N. I. Skorost' razlozheniya rastitel'nogo opada v lesnykh nasazhdeniyakh zapovednika "Kivach" [Rates of plant litter decomposition in forest stands of the Kivach Strict Nature Reserve]. *Ekologo-geokhim. i biol. zakonmernosti pochvoobrazovaniya v taezhnykh lesnykh ekosistemakh* [Ecological-geochemical

and biol. patterns of soil formation in taiga forest ecosystems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. P. 68–87.

Germanova N. I., Medvedeva M. V., Mamai A. V. Dinamika razlozheniya listovogo opada v srednetaezhnykh nasazhdeniyakh Karelii [Temporal pattern of leaf litter decomposition in middle taiga forests of Karelia]. *Izv. vysshikh ucheb. zavedenii. Lesnoi zhurn.* [The Bull. of Higher Educ. Institutions. Forestry J.]. 2012. No. 1. P. 24–32.

Kononova M. M. Organicheskoe veshchestvo pochvy [Organic matter of soil]. Moscow: AN SSSR, 1963. 314 p.

Obolenskaya A. V., Shchegolev V. P., Akim G. L., Akim E. L. Prakticheskie raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy [Practical works in wood and cellulose chemistry]. Moscow: Lesn. prom-st', 1965. 412 p.

Shein E. V., Milanovskii E. Yu. Organicheskoe veshchestvo i struktura pochvy: uchenie V. R. Vil'yamsa i sovremennost' [Soil organic matter and structure: W. R. Williams' theses and state-of-the-art]. *Izv. Timiryazevskoi sel'skokhoz. akad.* [Izvestiya of Timiryazev Agricultural Acad. (TAA)]. 2014. No. 1. P. 42–51.

Semenov V. M., Kogut B. M. Pochvennoe organicheskoe veshchestvo [Soil organic matter]. Moscow: GEOS, 2015. 238 p.

Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochvy [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. L. A. Vorob'eva. Moscow: GEOS, 2006. 400 p.

Tulina A., Semenov V. Otsenka chuvstvitel'nosti mineralizuemogo pula pochvennogo organicheskogo veshchestva k izmeneniyu temperatury i vlazhnosti [Assessment of the sensitivity of the mineralizable soil organic matter pool to temperature and moisture variations]. *Eur. Soil Sci.* 2015. No. 8. P. 952–952.

Ushakova G. I. Vliyaniye ekologicheskikh uslovii na skorost' i kharakter razlozheniya lesnoi podstilki (Kol'skii poluostrov) [Effects of ecological conditions on the rate and characteristics of forest floor decomposition (Kola Peninsula)]. *Eur. Soil Sci.* 2000. No. 8. P. 1009–1015.

Zagural'skaya L. M. Dinamika mikrobiologicheskikh parametrov mineralizatsii organicheskogo veshchestva v pochvakh sosnovykh lesov Karelii [Dynamic pattern of the microbiological parameters of organic matter mineralization in soils of pine forests in Karelia]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2000. No. 2. P. 8–13.

Berg B., Ågren G. I. Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest. III. *Can. J. Bot.* 1984. Vol. 62, no. 12. P. 2880–2888. doi: 10.1139/b84-384

Berg B., Ekbohm G. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII. *Can. J. Bot.* 1991. Vol. 69, no. 7. P. 1449–1456. doi: 10.1139/b91-187

Berg B., McClaugherty C. Plant litter. Springer, 2003. 341 p.

Cotrufu M. E., Miller M., Zeller B. Litter Decomposition. *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2000. P. 276–296. doi: 10.1007/978-3-642-57219-7_13

Coûteaux M. M., McTiernan K. B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles

at different stages of decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 1998. Vol. 30, no. 5. P. 583–595. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00169-7

Coûteaux M.-M., Bottner P., Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.* 1995. No. 2(10). P. 63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8

Johansson M.-B. The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 1995. Vol. 68, no. 1. P. 49–62. doi: 10.1093/forestry/68.1.49

McTiernan K. B., Coûteaux M.-M., Berg B., Berg M. P., Calvo de Anta R., Gallardo A., Kratz W., Piussi P., Remacle J., Virzo de Santo A. Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect. *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35, no. 6. P. 801–812. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00107-X

Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*. 1978. No. 3(59). P. 465–472. doi: 10.2307/1936576

Millar C. Decomposition of coniferous leaf litter. *Biology of plant litter decomposition*. 1974. Vol. 1. P. 105–128.

Petersen H., Luxton M. A Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*. 1982. No. 3(39). P. 288–388. doi: 10.2307/3544689

Poinsot-Balaguer N., Racon L., Sadaka N., Le Petit J. Effects of tannin compounds on two species of *Collembola*. *Eur. J. Soil Biol. (France)*. 1993. Vol. 29, no. 1. P. 13–16.

Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Till. Res.* 2004. Vol. 79, no. 1. P. 7–31. doi: 10.1016/j.still.2004.03.008

Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in ecology*. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. Vol. 5. 372 p.

Takeda H. A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. *Forest. Ecol. Res.* 1995. Vol. 10, no. 1. P. 95–104. doi: 10.1007/BF02347659

Talbot J. M., Yelle D. J., Nowick J., Treseder K. K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry. *Biogeochemistry*. 2012. Vol. 108, no. 1–3. P. 279–295. doi: 10.1007/s10533-011-9599-6

Tisdall J. M., Oades J. M. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 1982. Vol. 33, no. 2. P. 141–163. doi: 10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x

Weedon J. T., Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Zanne A. E., Wirth C., Coomes D. A. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecol. Lett.* 2009. Vol. 12, no. 1. P. 45–56. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x

Weidenhamer J. D., Macias F. A., Fischer N. H., Williamson G. B. Just how insoluble are monoterpenes? *J. Chem. Ecol.* 1993. Vol. 19, no. 8. P. 1799–1807. doi: 10.1007/BF00982309

Received September 06, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**Солодовников Антон Николаевич**

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: solod@krc.karelia.ru

CONTRIBUTOR:**Solodovnikov, Anton**

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

УДК 630*114.68 (470.22)

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ МИКРОГРУППИРОВКАХ СРЕДНЕТАЕЖНОГО СОСНЯКА БРУСНИЧНОГО В КАРЕЛИИ

**Е. В. Мошкина¹, О. Н. Бахмет², М. В. Медведева¹, А. В. Мамай¹,
А. В. Зачиняева³, Ю. Н. Ткаченко¹**

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

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

³ Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

Работа выполнена на территории заповедника «Кивач», в среднетаежной подзоне Карелии. Исследованы подзолы иллювиально-железистые на флювиогляциальных песчаных отложениях, сформировавшиеся в различных растительных микрогруппировках (лишайниковой, брусничной, черничной, зеленомошной) сосняка брусничного. В статье рассмотрена структурно-функциональная организация микробного сообщества органогенного и минерального горизонтов исследуемых почв. В микробном сообществе почв, сформировавшихся под различными растительными микрогруппировками, определены важнейшие группы микроорганизмов, осуществляющие круговорот азота и углерода, и флуктуации численности бактерий. Выявлен состав целлюлозоразрушающего комплекса микробного сообщества, показано изменение его в почвах под различными растительными микрогруппировками. Установлено, что основной вклад в почвенное дыхание биогеоценоза вносят микроорганизмы верхнего органогенного горизонта почв, активность микроорганизмов минеральной части почвы заторможена. Изменение ряда экофизиологических показателей микробиоты почв, таких как базальное дыхание, количество углерода ($C_{\text{мик}}$) и азота ($N_{\text{мик}}$) микробной биомассы и др., проявляется в зависимости от степени увлажнения почв и мощности лесной подстилки. Полученные данные комплексных исследований микробного сообщества почв могут быть использованы в мониторинге природной среды.

Ключевые слова: среднетаежная подзона Карелии; сосняк брусничный; растительные микрогруппировки; эколого-трофическая структура микроорганизмов; дыхание почв.

E. V. Moshkina, O. N. Bakhmet, M. V. Medvedeva, A. V. Mamai, A. V. Zachinyayeva, Yu. N. Tkachenko. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SOILS UNDER VEGETATION MICROGROUPS IN A MIDDLE-TAIGA COWBERRY PINE FOREST IN KARELIA

The study was carried out in the Kivach Strict Nature Reserve situated in the middle taiga of Karelia. Albic Podzols formed over fluvioglacial sandy deposits in different vegetation microgroups (lichen-, cowberry-, bilberry-, true moss-dominated) within a cowberry-type pine stand were surveyed. The organic and mineral horizons of these soils were examined

for the structural and functional setup of the microbial community. The key groups of microorganisms effecting nitrogen and carbon cycling and fluctuations in bacterial numbers were determined in soils formed under the different vegetation microgroups. The composition of the cellulolytic component of the microbial community was identified, and its variation among microgroups was demonstrated. It was found that the main contributor to soil respiration of the biogeocoenosis is microorganisms in the top organic horizon, while the activity of microorganisms in the mineral part of the soil is inhibited. Variations in some ecophysiological parameters of the soil microbiota, such as basal respiration, microbial biomass carbon (C_{mic}) and nitrogen (N_{mic}) and others, depend on soil moisture content and forest floor thickness. The data obtained through these integrated studies of the soil microbial community can be used in environmental monitoring.

Key words: middle taiga subzone of Karelia; cowberry pine stand; vegetation microgroups; ecological-trophic structure of microorganisms; soil respiration.

Введение

Микроорганизмы, являясь главным деструктивным блоком биogeоценоза, осуществляют круговорот элементов-биофилов, определяют трофический статус почв и продукционную способность фитоценоза [Регуляторная..., 2003]. При этом состав и численность микроорганизмов обуславливаются типом почв, биоклиматическими факторами, в целом первичными факторами почвообразования [Звягинцев и др., 1994]. Определяющим условием функционирования и стабильности микробоценоза является уровень трофности почв, доступности для их развития элементов минерального питания. При изменении природной среды возможно нарушение эдафических условий, которое приводит к трансформации структуры микробного сообщества, его перестройке [Богатырев, 1989; Кожевин, 1989]. В этой области одним из важных направлений исследований является изучение микробиологических свойств естественных и антропогенно нарушенных почв в пространственно-временном аспекте.

Как известно, почва – это гетерогенная система, среда обитания микроорганизмов, обладающая исключительной динамичностью физических и химических свойств, особенно на фоне антропогенного воздействия. В этой связи наибольшее внимание должно быть обращено к показателям, которые характеризуют адаптационный потенциал не только отдельных биотипов, но и всего микробного сообщества, то есть нужен комплексный подход [Звягинцев и др., 1994]. Его использование позволяет не только определить эколого-трофическую структуру микробоценоза, но и выявить его функциональную активность, систематизировать и обобщить накопленный материал о состоянии микробного сообщества, установить динамику изменений. Так, исследование ферментативной активности почв позволяет оце-

нить направленность трансформации органического вещества в почвах естественных и преобразованных экосистем [Абрамян, 1992]. Комплекс целлюлозолитических микроорганизмов может диагностировать круговорот азота и углерода [Наплекова, 1974]. Важным полифункциональным компонентом почвенной биоты являются микроскопические грибы, имеющие большое значение в трансформации органических, неорганических веществ, накоплении биомассы [Зачиняева, Лебедева, 2003; Кураков, Семенова, 2016]. Метод исследования деструкционных процессов в полевых условиях широко используется в прогностическом мониторинге почв, так как предоставляет ценную информацию об изменении микробного сообщества в пространственно-временном аспекте [Мишустин, Востров, 1971]. Он позволяет дать количественную и качественную интегральную оценку микробоценоза, отражает пространственное варьирование микробиально-биохимических свойств почв [Евдокимова, 1995; Сорокин и др., 2006].

В Карелии почвенно-микробиологические исследования всегда были актуальными, что обусловлено возрастающим антропогенным воздействием на лесные экосистемы, поиском биоиндикаторов состояния природной среды, а также установлением важной роли микробиоты в формировании устойчивого развития фитокомплекса [Загуральская, 1993; Германова, Медведева, 2006; Загуральская, Медведева, 2006]. В настоящее время получены новые данные об экофизиологических показателях почв урбанизированных территорий [Мамай, Мошкина, 2016], составлена карта биогенности почв заповедника «Кивач» [Медведева, Ахметова, 2012], исследована пространственная организация микробного сообщества почв, сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях, подстилаемых ленточными глинами [Загуральская, Медведева, 2006]. В целом,

рассматривая вопрос о пространственно-временном варьировании микробиологических свойств почв, можно отметить, что основу микробиологического мониторинга составляет периодическое наблюдение за состоянием микроорганизмов, при этом хорошо зарекомендовали себя определение дыхания почв, численности бактерий – сапрофитов, микромицетов, а также определение ферментативной активности почв. Работ в данном направлении много, однако не все они учитывают свойства почвообразующих пород, тип растительности, рельеф, природно-климатические особенности в комплексе. Исследование, проведенное на заповедной территории, позволяет получить новые данные об особенностях состояния микробиоты, раскрывает динамику ее формирования и количественных показателей, определяет условия для оптимизации микробиоты антропогенно трансформированных экосистем.

Таким образом, целью настоящего исследования было установить особенности микробного сообщества почв, сформировавшихся в различных растительных микрогруппировках сосняка брусничного, в условиях среднетаежной подзоны Карелии. Данная цель предусматривала решение следующих основных задач:

1) выявить особенности почвенных условий в зависимости от структуры напочвенного покрова в сосняке брусничном;

2) определить эколого-трофическую структуру микробного сообщества почв соснового насаждения;

3) установить функциональную активность микрофлоры почв условно ненарушенных сосновых лесов.

Полученные данные микробиологических исследований могут быть экстраполированы на почвы альфегумусового генезиса и стать основой при проведении мониторинга почв Восточной Фенноскандии.

Материалы и методы

Работа выполнена на территории государственного заповедника «Кивач», в среднетаежной подзоне Карелии (N62°17'19.5", E34°01'05.9"). Были исследованы почвы сосняка брусничного IV класса бонитета. Одноярусное чистое по составу насаждение имеет возраст до 220 лет, запас стволовой древесины составляет 297 м³/га. Распределение деревьев обусловлено воздействием пожара и выборочных рубок. На пробной площади были выделены доминирующие микрогруппировки в напочвенном покрове (брусничная, черничная,

зеленомошная, лишайниковая), в каждой из которых закладывали опорный почвенный разрез и серию прикопок. Согласно «Классификации и диагностике почв России» [Шишов и др., 2004], почвы изучаемого участка – подзолы иллювиально-железистые песчаные, сформировавшиеся на флювиогляциальных песчаных отложениях.

Напочвенный покров выделенных растительных микрогруппировок представлен следующим видовым составом. Лишайниковая микрогруппировка: *Vaccinium myrtillus* L., *Pleurozium schreberi* (Bird.) Mitt., *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Dicranum* cf. *scoparium* Hedw. Брусничная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Cladonia rangiferina*. Черничная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *Dicranum* cf. *scoparium*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Зеленомошная микрогруппировка: *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum* cf. *scoparium*, *Hylocomium splendens*.

Основные физико-химические показатели определены традиционными методами [Теория..., 2006] в почвенных образцах, отобранных из генетических горизонтов почвенных прикопок разных растительных микрогруппировок. Содержание органического углерода в образцах определяли методом Тюрина, общего азота – методом Кьельдаля. Определение кислотности водной и солевой вытяжек проводили с использованием рН-метра (Hanna рН 211; Hi 2211).

Определение биомассы почвенного микробного сообщества, являющегося наиболее активной и лабильной частью почвенного органического вещества, проводили методом субстрат-индуцированного дыхания, предложенным немецкими исследователями Anderson, Domsch [по: Евдокимов, 2018]. Перед определением базального (БД) и субстрат-индуцированного (СИД) дыхания проводили предынкубацию почвенных образцов, отобранных в середине-конце вегетационного периода и пропущенных через сито с диаметром отверстий 2 мм, при температуре 22 °С и 60 % от полной полевой влагоемкости в течение 7 суток в стеклянных флаконах объемом 500 мл. Количество почвы, помещенной во флаконы, различалось для лесной подстилки и минеральной части и составляло 3 и 30 г соответственно. Скорость БД определяли через 24 часа инкубации при температуре 22 °С и выражали в микрограммах C-CO₂/г абсолютно сухой почвы

в час. СИД оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой (из расчета 10 мг глюкозы на 1 г почвы). Инкубацию проводили в течение 1,5–2 ч при температуре 22 °С.

Концентрацию CO_2 во флаконах фиксировали при помощи портативного газоанализатора на базе инфракрасного сенсора AZ 7722 (AZ Instrument Corp.). Углерод микробной биомассы $C_{\text{мик}}$ (мкг С/г почвы) = (мкл CO_2 /г почвы ч) * $40,04 + 0,37$.

Для расчета содержания азота в микробной биомассе использовали соотношение $N_{\text{мик}}/C_{\text{мик}} = 0,15$ [Anderson, Domsch, 1980; Сусьян, 2005]. Содержание микробного углерода и азота рассчитывали как процент от общего содержания С и N соответственно. Расчет запасов микробной биомассы и микробной продукции CO_2 исследуемых почвенных горизонтов проводили с учетом объемного веса почвы и запаса лесной подстилки [Ананьева и др., 2009].

Отбор почвенных образцов для микробиологических анализов, а также для определения содержания минеральных форм азота проводили ежемесячно с июня по октябрь из верхних органогенных и минеральных генетических горизонтов серии прикопок. Анализы проводили в свежих почвенных пробах. Содержание аммонийного и нитратного азота определяли потенциометрически с использованием иономера «Экотест 2000» и электродов «Эком- NO_3^- », «Эком- NH_4^+ » [ГОСТ 26951–86; Методика..., 2007а, б]. Для микробиологических анализов были составлены смешанные почвенные образцы из 9 индивидуальных проб. Биоразнообразие и структуру микробного комплекса генетических горизонтов исследовали по традиционной в почвенной микробиологии методике посева разведений почвенной суспензии на твердые питательные среды [Методы..., 1991]. При этом учитывали количество бактерий, использующих органические формы азота, на мясо-пептонном агаре (МПА), ассимилирующих минеральный азот – на крахмало-аммиачном агаре, бацилл – на среде МПА + сусло-агар, олигонитрофилов – на среде Эшби, олиготрофных микроорганизмов – на почвенном агаре. Микроскопические грибы подсчитывали на среде Чапека. Комплекс целлюлозоразрушающих микроорганизмов изучали на среде Гетчинсона. Численность микроорганизмов рассчитывали на абсолютно сухие навески почвы (с учетом коэффициента влажности почвы) и выражали числом колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм абсолютно сухой почвы.

Актуальную целлюлозолитическую активность почв устанавливали аппликационным методом в опытах *in situ*, об интенсивности процесса разрушения целлюлозы судили по убыли массы льняного полотна, срок экспозиции полотна в почве 4 месяца.

Полученные данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами [Дмитриев, 1995] при помощи программы Microsoft Office Excel и программного пакета R (R Core Team, 2013).

Результаты и обсуждение

Исследуемые почвы имеют следующее морфологическое строение профиля: О-Е-BF-V2-V3-BC-C. Мощность почвенной толщи составляет до 75 см. Для данных почв характерно формирование лесной подстилки (О) мощностью до 7 см, подзолистого горизонта (Е) – до 4 см, сменяющегося иллювиально-железистым (BF) мощностью до 17 см.

Почва – среда обитания микроорганизмов, в этой связи необходимо рассмотреть важнейшие физико-химические свойства исследуемых почв соснового древостоя. Установлено, что пространственное варьирование микробиологических свойств почв зависит от физико-химических свойств почв, сформировавшихся в различных условиях фитоценотической среды – микрогруппировках. Результаты исследования показали, что свойства почв под различными растительными микрогруппировками характеризуются некоторыми особенностями. Установлено изменение средних значений мощности органогенного горизонта почв в диапазоне от 2,00 до 9,50 см. Микрогруппировки по возрастанию мощности лесной подстилки можно расположить в ряд: лишайниковая ($2,91 \pm 0,47$ см), брусничная ($4,12 \pm 0,47$ см), зеленомошная ($4,61 \pm 0,31$ см), черничная ($6,17 \pm 0,55$ см) (табл. 1). Как известно, лишайники способны переносить временное пересыхание верхних горизонтов почв, предпочитают пессимальную по увлажнению среду обитания. Их крупные, плотные талломы, формирующиеся на поверхности минеральных горизонтов почв, не проникают в минеральную толщу, поэтому не создают эффект «рыхления» верхнего слоя. Это, по нашему мнению, может способствовать уплотнению и привести к увеличению объемного веса почв.

Горизонты лесной подстилки в изученных нами подзолах характеризуются сильноокислой реакцией среды ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 4,03–4,34$; $\text{pH}_{\text{KCl}} = 3,14–3,47$), невысокой суммой обменных оснований, низкой степенью насыщен-

ности основаниями. Это может ингибировать развитие микробиоты, снижать проявление их функциональной активности. Некоторая тенденция снижения гидролитической кислотности и суммы обменных оснований прослеживается в лесной подстилке под лишайниковой микрогруппировкой, что, возможно, связано с особенностями ее фракционного состава.

Содержание углерода в исследуемых почвах невысокое (табл. 1), что определяет формирование древостоя низкой продуктивности. Содержание органического углерода в лесной подстилке составляет 40,29–49,17 %, в подзолистом горизонте – 0,71–0,95 %, в иллювиальном – 0,49–0,81 %. Наиболее высокое содержание углерода в иллювиальном горизонте ($0,81 \pm 0,05$ %) выявлено в почве, сформировавшейся под черничной микрогруппировкой.

Проведенные исследования показали, что содержание общего азота в минеральной части верхнего корнеобитаемого слоя почвы сосняка брусничного варьировало от 0,01 до 0,22 %. Внутрипрофильное распределение общего азота тесно связано с содержанием органического вещества в почве. Наибольшая концентрация азота приурочена к лесной подстилке и составляет в среднем $0,89 \pm 0,18$ %, в подзолистом горизонте его содержание резко снижается и составляет $0,035 \pm 0,01$ %, в иллювиальном горизонте незначительно увеличивается до $0,042 \pm 0,04$ % и затем постепенно снижается вниз по профилю. В результате дисперсионного анализа выявлено статистически значимое влияние качественных характеристик, таких как микрогруппировка живого напочвенного покрова ($p = 0,0537$) и подгоризонт лесной подстилки ($p = 0,0001$), на общее содержание азота в органогенных горизонтах почвы сосняка брусничного.

Информативным показателем напряженности микробиологических процессов в почвах является содержание аммонийного и нитратного азота, которое в исследованных почвах невелико (табл. 1). Содержание минерального азота в составе азотного фонда почв в среднем составляет $2,4 \pm 0,9$ %. Содержание минеральных форм азота в органогенных горизонтах почв крайне изменчиво и подвержено значительным колебаниям в течение вегетационного периода. Запасы минерального азота лесной подстилки составляют 2–3 кг/га. Соотношение C/N в подгоризонтах лесной подстилки в среднем равно 53 ± 2 .

Несмотря на то что физико-химические показатели свидетельствуют о низком плодородии изучаемых почв, запасы общего азота в слое почвы 0–50 см как в органоген-

ных ($0,31 \pm 0,13$ т/га), так и в минеральных ($2,00 \pm 0,05$ т/га) горизонтах невелики, однако достаточны для нормального функционирования изучаемого биоценоза [Федорец, Бахмет, 2003]. На данном этапе сосновый древостой находится в удовлетворительном состоянии, трофические связи между отдельными участниками преобразования органического вещества устойчивы.

Необходимо отметить, что фракционный состав подстилок различных растительных микрогруппировок почв отличается. Так, под лишайниковой микрогруппировкой сформировалась лесная подстилка, состоящая из таллома лишайников, опада брусники, черники, крупнодисперсная фракция мхов находится в минимуме. Лесные подстилки, приуроченные к чернично-брусничным микрогруппировкам, состоят из опада брусники и черники, лишайники и мхи присутствуют в небольшом объеме. Верхняя часть подстилки, сформировавшейся под зеленомошной группой, состоит в основном из опада зеленых мхов *Pleurozium* и родов *Dicranum* и *Hylocomium*, другие компоненты находятся в минимуме. Таким образом, изменение качественного состава подстилок становится одной из причин формирования различных эдафических условий, определяющих активность микробиоценозов.

В исследуемых почвах численность микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп наиболее высока в верхнем органогенном горизонте, в подзолистом горизонте резко снижается (табл. 2). В целом она соответствует природной вариабельности их численности в различных горизонтах почв альфегумусового генезиса [Загуральская, 1993; Германова, Медведева, 2006]. Наибольший диапазон численности отмечен для почв, сформировавшихся под черничной микрогруппировкой; наименьший – под лишайниками. В последнем случае это может быть обусловлено поступлением в почву лишайниковых кислот, ингибирующий эффект которых на микробиоту известен [Лузина, Салахутдинов, 2016]. Также это может быть связано с пересыханием лесных подстилок в летний период и переходом микробиоты в состояние анаэробнобиоза. На фоне высокой флуктуации численности бактерий, использующих органические и минеральные соединения азота, численность актиномицетов в органогенном горизонте изучаемых почв невысокая – менее 210 тыс. КОЕ/г почвы. Это свидетельствует о неглубокой минерализации органического вещества и накоплении в почве продуктов неполного разложения, что может стать причиной снижения численности ком-

Таблица 1. Некоторые физико-химические свойства почвы различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного (средние значения ± стандартная ошибка, n = 9)

Table 1. Physicochemical properties of soils of various plant microgroups of lingonberry pine (mean values ± standard error, n = 9)

Горизонт почвы Horizon	Глубина, см Depth, cm	Плотность почвы, г/см ³ Soil density, g/cm ³	pH		ГК*	S**	V	C	N	C/N	N-NH ₄	N-NO ₃
			H ₂ O	KCl								
Лишайниковая микрогруппировка / Lichen microgroup												
O	0-2,5 (3)	0,11 ± 0,01	4,27 ± 0,08	3,21 ± 0,04	96,03 ± 7,31	4,9 ± 1,95	4,36 ± 1,60	40,29 ± 2,43	0,78 ± 0,080	51	2,33 ± 0,48	1,09 ± 0,41
E	2,5 (3) – 4 (5)	1,15 ± 0,04	4,28 ± 0,12	3,74 ± 0,19	5,67 ± 1,13	0,22 ± 0,14	2,36 ± 1,25	0,95 ± 0,07	0,04 ± 0,004	23	0,57 ± 0,24	0,23 ± 0,14
BF	4 (5) – 18 (22)	1,35 ± 0,07	4,67 ± 0,09	4,32 ± 0,10	4,58 ± 0,40	0,49 ± 0,27	10,05 ± 5,52	0,67 ± 0,07	0,09 ± 0,025	7	0,61 ± 0,26	0,21 ± 0,12
Брусничная микрогруппировка / Lingonberry microgroup												
O	0-4,2 (6)	0,10 ± 0,01	4,34 ± 0,05	3,14 ± 0,05	125,92 ± 7,6	8,6 ± 2,11	5,86 ± 1,39	44,74 ± 1,33	0,95 ± 0,054	46	2,43 ± 0,56	0,82 ± 0,16
E	4,2 (6) – 8 (13)	1,09 ± 0,04	4,23 ± 0,06	3,20 ± 0,08	6,18 ± 0,75	0,11 ± 0,02	2,39 ± 1,58	0,88 ± 0,10	0,02 ± 0,003	44	0,30 ± 0,07	0,09 ± 0,01
BF	8 (13) – 14 (30)	1,19 ± 0,07	4,81 ± 0,05	4,32 ± 0,06	4,41 ± 0,26	0,02 ± 0,01	0,57 ± 0,07	0,64 ± 0,03	0,02 ± 0,003	32	0,56 ± 0,26	0,07 ± 0,01
Черничная микрогруппировка / Blueberry microgroup												
O	0-6 (8)	0,06 ± 0,01	4,03 ± 0,19	3,47 ± 0,2	154,00 ± 6,38	6,3 ± 1,62	4,08 ± 0,94	46,92 ± 1,34	0,89 ± 0,034	53	1,81 ± 0,35	1,05 ± 0,24
E	6 (8) – 8 (10)	1,01 ± 0,04	4,01 ± 0,21	3,46 ± 0,20	6,82 ± 0,95	0,04 ± 0,01	0,54 ± 0,04	0,91 ± 0,05	0,03 ± 0,007	30	0,52 ± 0,22	0,23 ± 0,13
BF	8 (10) – 14 (16)	1,09 ± 0,07	4,88 ± 0,10	4,47 ± 0,12	4,49 ± 0,37	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,81 ± 0,05	0,02 ± 0,002	41	0,56 ± 0,26	0,23 ± 0,15
Зеленомошная микрогруппировка / Mossy microgroup												
O	0-4,3 (4,6)	0,07 ± 0,01	4,33 ± 0,06	3,14 ± 0,08	118,34 ± 13,9	6,78 ± 1,07	2,90 ± 1,07	49,17 ± 1,42	0,98 ± 0,046	50	2,46 ± 0,62	0,82 ± 0,16
E	4,3 (4,6) – 5,6 (6)	1,01 ± 0,04	4,30 ± 0,08	3,14 ± 0,03	7,81 ± 1,57	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,71 ± 0,08	0,05 ± 0,007	14	0,31 ± 0,08	0,09 ± 0,02
BF	5,6 (6) – 10 (15)	1,09 ± 0,07	4,86 ± 0,10	4,35 ± 0,16	5,99 ± 1,01	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,49 ± 0,05	0,04 ± 0,002	12	0,29 ± 0,07	0,07 ± 0,01

Примечание. *Гидролитическая кислотность. **Сумма обменных оснований. ***Степень насыщенности основаниями.
Note. *Hydrolytic acidity. **Total exchangeable bases. ***Degree of base saturation.

Таблица 2. Численность (тыс. КОЕ/г почвы) микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп почв различных растительных микрогруппировок сосняка брусничного

Table 2. Microorganisms of the most important ecotrophic soil groups of various plant microgroups of lingonberry pine, the CFU/g of soil

Горизонт почв Horizon	Бактерии, использующие N-NH ₂ Bacteria using N-NH ₂		Бактерии, использующие N-NH ₄ Bacteria using N-NH ₄	Олигонитрофилы Oligonitrophils	Олиготрофы Oligotrophs	Микромицеты Micromycetes	КЦМ Complex of cellulose-destroying microorganisms
	Общая численность Total	Споровые, % Spore, %					
Лишайниковая микрогруппировка Lichen microgroup							
O	91–2328	8–73	301–3420	503–1820	1–920	46–328	1–5
E	18–68	11–47	61–180	1–402	1–92	61–91	< 2
Брусничная микрогруппировка Lingonberry microgroup							
O	108–3410	7–59	402–4180	420–2920	125–1510	220–460	1–2
E	25–108	23–58	66–148	145–410	1–101	58–76	< 1
Черничная микрогруппировка Blueberry microgroup							
O	113–3610	7–60	284–4821	720–6100	162–4820	49–325	2–6
E	16–410	16–68	72–360	108–620	1–810	32–81	< 4
Зеленомошная микрогруппировка Mossy microgroup							
O	48–420	12–77	381–1480	1–792	1–387	14–340	2–3
E	12–86	10–44	72–240	82–340	1–82	42–92	< 1

плекса целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Последние представлены в основном грибами родов *Trichoderma*, *Mucor*, *Penicillium*, а также *Dematium*. По нашим данным, отсутствие бактериальной компоненты в блоке целлюлолитиков подтверждает низкую минерализацию органического вещества, заторможенность биосинтетических процессов (рис. 1).

В исследуемых почвах в структуре микробного сообщества большая роль принадлежит олигонитрофилам, которые способны использовать рассеянные соединения азота, осуществлять несимбиотическую фиксацию элемента-органотрофа [Кожевин, 1989; Загуральская, 1993]. Высокая численность представителей данной группы подтверждает вышесказанное об устойчивом развитии соснового древостоя, возможности микробиотой «закреплять» азот в экосистеме. В почвах, сформировавшихся в черничной микрогруппировке, численность изучаемых эколого-трофических групп микроорганизмов наивысшая по сравнению с лишайниковой и зеленомошной микрогруппировками (табл. 2). Выявлены более высокие показатели численности бактерий, участвующих в круговороте азота, углерода и других биофильных элементов. Причиной такой микробиологической активности в черничной микрогруппировке, на наш

взгляд, может быть более низкая кислотность опада черники, повышенное содержание в нем марганца, кальция, магния [Морозова, 1991], а также наибольшая мощность лесной подстилки. Последнее может нивелировать резкие колебания температуры и влажности в течение вегетационного периода, поэтому условия для развития микроорганизмов более благоприятные.

К индикаторам, способным охарактеризовать экофизиологический статус почвенных микроорганизмов, относятся микробная биомасса и фоновое (базальное) дыхание. Также хорошо индицирует микробное сообщество почв отношение $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$, выраженное в процентах [Мякшина и др., 2008]. Эти показатели в последнее время используют исследователи для характеристики локального и биосферного состояния почв, так как могут отражать изменения микробного сообщества в результате климатических и антропогенных воздействий на почву [Мякшина и др., 2008; Ананьева и др., 2009; Сусьян и др., 2009].

Углерод микробной биомассы является важной функциональной частью почвенного органического углерода и показателем его качества и сохранности в почве [Jenkinson, Ladd, 1981; Anderson, Domsch, 1986, 1989; Ананьева и др., 2009]. Это одна из наиболее подвижных фракций органического вещества почв, способная

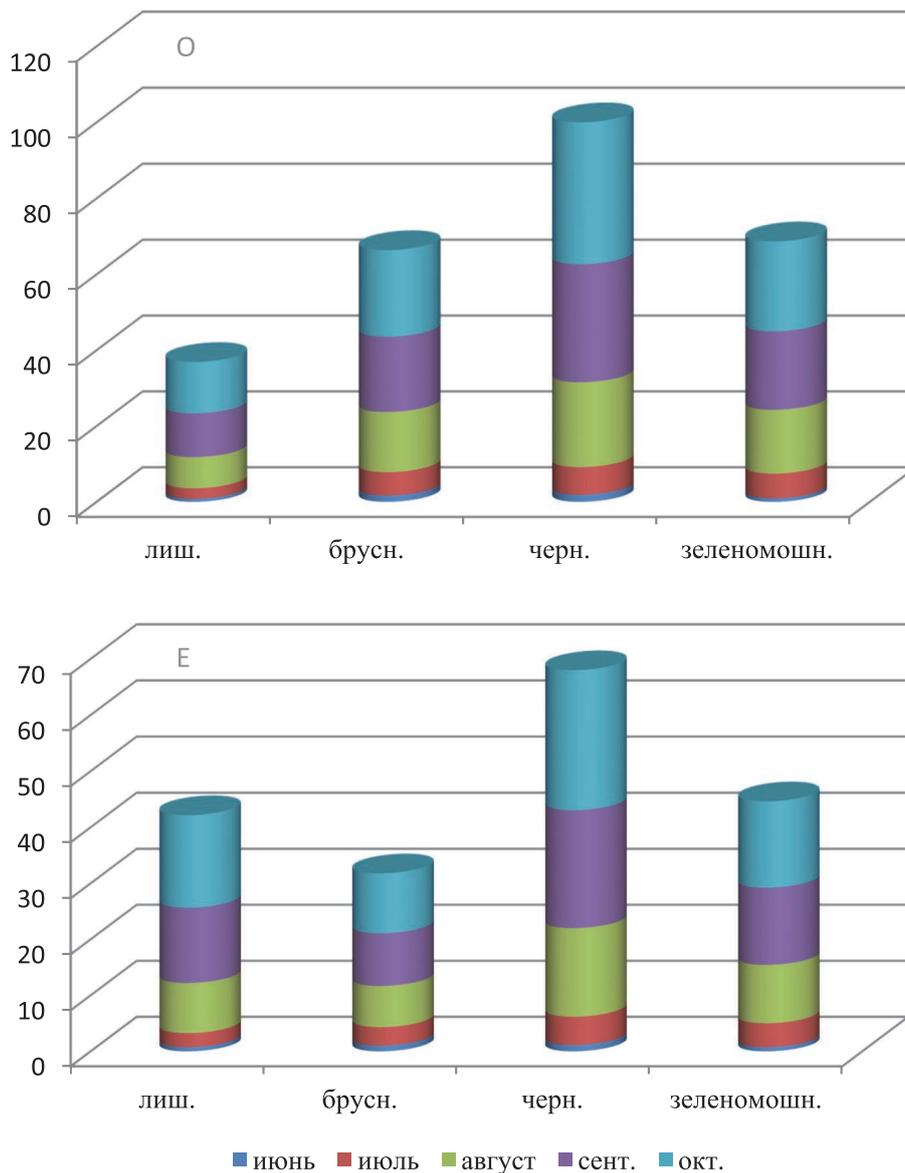


Рис. 1. Динамика изменения целлюлозолитической способности почв (% разложения) в различных растительных микрогруппировках

Fig. 1. Dynamics of changes in the cellulolytic ability of soils (% destruction of cellulose) in various plant microgroups

быстро реагировать на изменения ее состояния и коррелирующая с актуальной микробиологической активностью [Brookes, 1995; Chander et al., 2001; Ананьева и др., 2002]. Расчет запасов микробной биомассы в лесной подстилке и подзолистом горизонте показал различия в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова. Запасы $C_{\text{мик}}$ сильно варьируют как в лесной подстилке, так и в нижележащем минеральном горизонте и составляют 12–28 и 2,70–6,35 г С/м² соответственно (рис. 2). Наиболее высокие значения этих показателей отмечены в почвах, сформировавшихся под длиннокорневищными кустар-

ничками, что согласуется с данными о более высокой численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп (табл. 2, 3).

Базальное дыхание микробиоценоза почв соответствует потенциальной биологической активности, потенциальной скорости минерализации органического вещества почв и позволяет проводить сравнительную оценку активности микробных сообществ разных почв [Сусьян и др., 2009; Курганова и др., 2012]. Производство CO_2 лесной подстилкой и верхним минеральным горизонтом подзола иллювиально-железистого под сосняком брусничным представлено на рис. 3. Для лесной подстилки отмечена

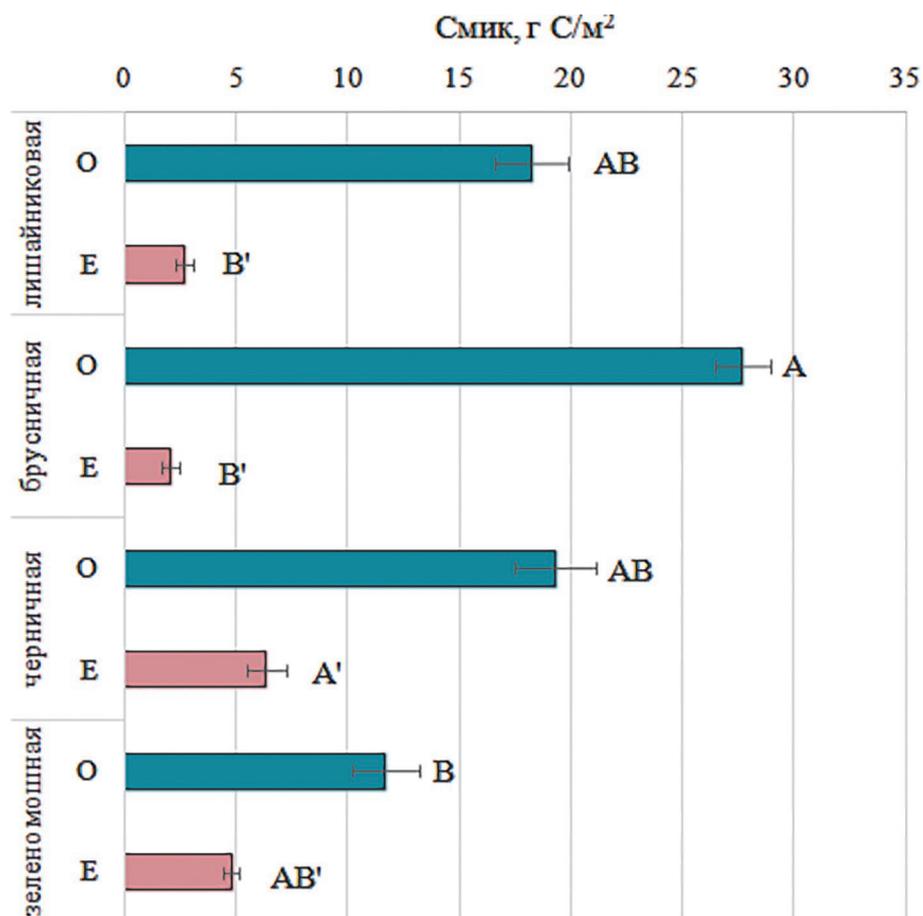


Рис. 2. Запасы углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в лесной подстилке и верхнем минеральном горизонте почв в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова (показаны средние значения и стандартная ошибка). Здесь и на рис. 3: A, B, C – статистически значимые различия ($p < 0,05$) для лесной подстилки; A', B', C' – для подзолистого горизонта

Fig. 2. Carbon stocks of microbial biomass (C_{mic}) in forest litter and the upper mineral soil horizon, depending on plant microgroups of the soil cover (mean values with standard error). Here and in Fig. 3: A, B, C show statistically significant differences ($p < 0.05$) for the forest litter; A', B', C' – for the podzolic horizon

наибольшая величина продукции CO_2 , которая в среднем варьирует от 89 до 133 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. В минеральном горизонте продукция CO_2 снижается в 3–10 раз и в среднем составляет от 11 до 30 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. Выявлены значимые различия продукции CO_2 в зависимости от растительных микрогруппировок для лесной подстилки и минеральных горизонтов исследуемых почв. Наибольшая CO_2 эмиссионная активность отмечена для органогенных горизонтов брусничной микрогруппировки и составляет 144 ± 12 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$ час. Потенциальное продуцирование CO_2 минеральной частью профиля изучаемых почв изменяется от 13,5 до 91 мг С- $\text{CO}_2/\text{м}^2$, при этом наибольшее значение этого показателя приурочено к черничной микрогруппировке.

Продуцирование CO_2 почвой за счет микробного дыхания, измеренное в лабораторных условиях, не соответствует актуальному потоку CO_2 с поверхности почвы в условиях *in situ*. Однако учитывая, что наибольший вклад в естественную эмиссию CO_2 почвами вносит микробное дыхание, а не дыхание корней, можно полагать, что величины микробного продуцирования CO_2 почвой в лабораторных условиях могут дать сравнительную экспрессную оценку этого показателя [Сусьян и др., 2009].

Наибольшее значение потенциального продуцирования CO_2 выявлено для органогенного горизонта почв, сформировавшихся в брусничной микрогруппировке, наименьшее – в черничной (рис. 3). Для минеральных горизонтов имеет место противоположная тенденция:

Таблица 3. Изменение показателей биологической активности подзола иллювиально-железистого в различных микрогруппировках сосняка брусничного (средние значения ± стандартная ошибка)

Table 3. Changes in the biological activity indicators of the podzol in various microgroups of lingonberry pine (mean values ± standard error)

Горизонт почв Horizon	БД, мкг С/г час Basal respiration, mkg g ⁻¹	C _{мик} ¹ мкг С/г C _{mic} ¹ , mkg g ⁻¹	N _{мик} ¹ мкг N/г N _{mic} ¹ , mkg g ⁻¹	C _{мик} /C _{орг} C _{mic} /C	N _{мик} /N _{общ} N _{mic} /N
Лишайниковая микрогруппировка Lichen microgroup					
О	37,78 ± 2,54	5650 ± 426	847 ± 64	1,42 ± 0,12	11,28 ± 1,04
Е	0,80 ± 0,06	182 ± 16	27 ± 2	1,91 ± 0,16	7,54 ± 0,62
Брусничная микрогруппировка Lingonberry microgroup					
О	34,40 ± 2,32	6865 ± 224	1030 ± 34	1,53 ± 0,05	10,93 ± 0,41
Е	0,66 ± 0,06	132 ± 11	20 ± 2	1,59 ± 0,21	8,28 ± 0,59
Черничная микрогруппировка Blueberry microgroup					
О	27,09 ± 2,50	2597 ± 516	389 ± 77	0,55 ± 0,01	4,37 ± 0,86
Е	1,15 ± 0,08	158 ± 37	24 ± 6	1,77 ± 0,42	8,36 ± 2,03
Зеленомошная микрогруппировка Mossy microgroup					
О	30,57 ± 2,31	4609 ± 391	680 ± 62	0,93 ± 0,09	6,93 ± 0,62
Е	0,56 ± 0,08	128 ± 18	19 ± 3	1,83 ± 0,25	4,46 ± 0,64

наибольшее значение выявлено в черничной микрогруппировке, наименьшее – в бруснично-зеленомошной. Такое распределение микробиологических свойств почв не противоречит общему представлению о функционировании биоты: продукты распада органического вещества из верхних горизонтов почв поступают в нижние, где утилизируются микробиотой [Кожевин, 1989; Загуральская, 1993; Звягинцев и др., 1994].

Заключение

Данные комплексных исследований позволили выявить особенности почвенных условий, связанные со структурой напочвенного покрова в сосняке брусничном. Выявлены тенденции изменения мощности генетических горизонтов, их кислотности и трофности в верхней части почвенного профиля, связанные с функционированием кустарничкового и мохово-лишайникового яруса, особенностями состава опада.

Определена эколого-трофическая структура микробного сообщества почв соснового насаждения. Выявлен диапазон численности микроорганизмов важнейших эколого-трофических групп в почвах исследуемых растительных микрогруппировок. Установлена функциональная активность микрофлоры почв условно ненарушенных сосновых лесов.

Наиболее выраженные изменения структурно-функциональной организации микробоценоза происходят в лишайниковой и зеленомошной микрогруппировках, контрастных по условиям влажности (по данным сезонной динамики на глубине 10 см). Свойства почв, сформировавшихся в черничной, брусничной и зеленомошной микрогруппировках, не имеют резкого отличия. Возможно, опад лесообразующей породы (хвоя, ветки, кора, шишки сосны) сглаживает различия эдафо-фитоценологических свойств почв в различных растительных микрогруппировках, определяет однонаправленность проявления активности микробиоты в различных микролокусах почв бореального комплекса.

Авторы выражают большую признательность сотрудникам Института леса КарНЦ РАН С. А. Мошникову за таксационное описание древостоя; В. В. Тимофеевой за идентификацию и описание растительных микрогруппировок; Н. Н. Ивашовой и Ю. С. Кудиновой, аналитикам лаб. лесного почвоведения, за выполнение химического анализа почв, а также благодарят администрацию заповедника «Кивач» за предоставленную возможность организовать исследования на территории заповедника.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального

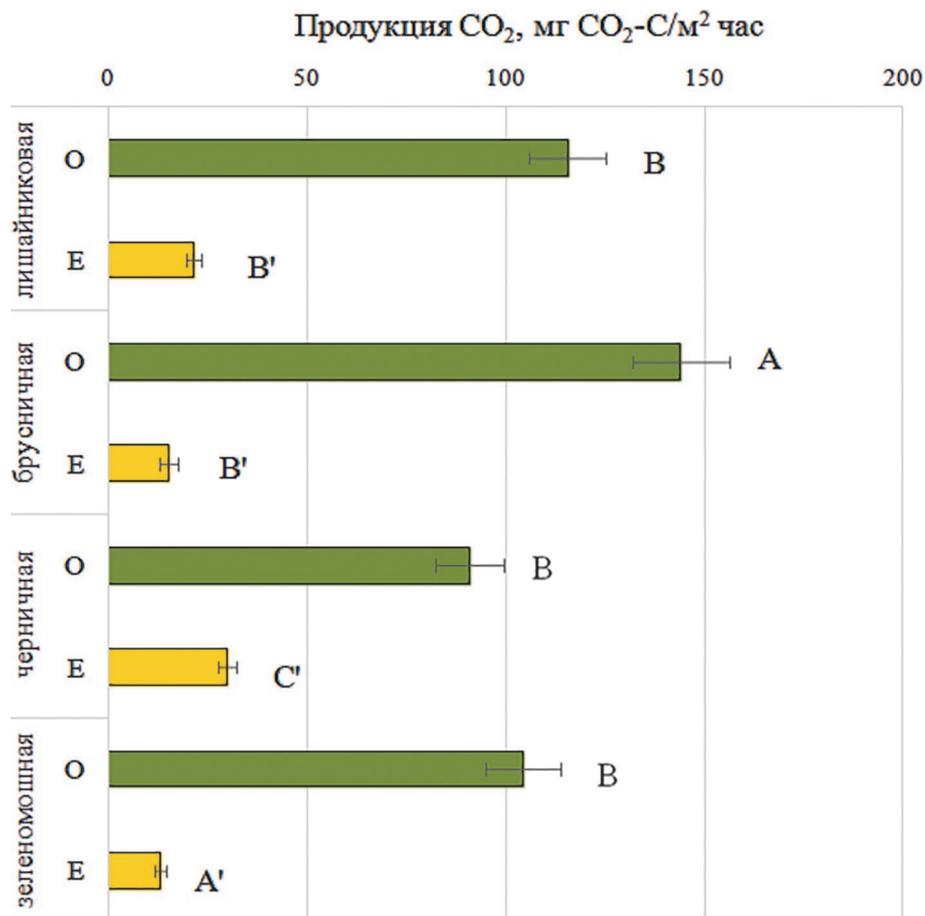


Рис. 3. Микробное продуцирование CO₂ (потенциальное) лесной подстилки и верхнего минерального горизонта в зависимости от растительных микрогруппировок напочвенного покрова (показаны средние значения и стандартная ошибка)

Fig. 3. Microbial production of CO₂ (potential) forest litter and the upper mineral horizon depending on plant microgroups of the soil cover (mean values with standard error)

бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

Абрамян С. А. Изменение ферментативной активности почв под влиянием естественных и антропогенных факторов // Почвоведение. 1992. № 7. С. 70–82.

Ананьева Н. Д., Благодатская Е. В., Демкина Т. С. Оценка устойчивости микробных комплексов почв к природным и антропогенным воздействиям // Почвоведение. 2002. № 5. С. 580–587.

Ананьева Н. Д., Сусьян Е. А., Рыжова И. М., Бочарникова Е. О., Стольникова Е. В. Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1109–1116.

Богатырев Л. Г., Щенина Т. Г., Комарова М. С. Характеристика лесных подстилок при зарастании вырубок южнотаежной подзоны // Почвоведение. 1989. № 7. С. 106–113.

Германова Н. И., Медведева М. В. Микрофлора почв заповедника «Кивач» // Труды КарНЦ РАН. 2006. № 10. С. 10–13.

ГОСТ 26951–86. Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом. 10 с.

Дмитриев Е. А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1995. 320 с.

Евдокимов И. В. Методы определения биомассы почвенных микроорганизмов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3(3). doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-5

Евдокимова Г. А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 1995. 268 с.

Загуральская Л. М. Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. СПб.: Наука, 1993. 136 с.

Загуральская Л. М., Медведева М. В. Микробное разнообразие почв хвойных и лиственных лесов // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М.: Наука, 2006. С. 228–234.

Зачиняева В. В., Лебедева Е. В. Микромицеты загрязненных почв Северо-Западного региона России и их роль в патогенезе аллергических форм микозов // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 5. С. 69–74.

Звягинцев Д. Г., Добровольская Т. Г., Полянская Л. М., Чернов И. Ю. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. 1994. № 4. С. 65–73.

Кожевин П. А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.

Кураков А. В., Семенова Т. А. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, № 6. С. 367–378.

Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Галлардо Ланчо Х. Ф., Ем К. Т. Оценка скорости минерализации органического вещества почв в лесных экосистемах внутриматерикового умеренного, средиземноморского и тропического муссонного климата // Почвоведение. 2012. № 1. С. 82–94.

Лузина О. А., Салахутдинов Н. Ф. Биологическая активность усниновой кислоты и ее производных. Часть 1. Активность в отношении одноклеточных организмов // Биоорганическая химия. 2016. Т. 42, № 2. С. 129–149. doi: 10.7868/S0132342316020081

Мамай А. В., Мошкина Е. В. Влияние урбанизации на показатели биологической активности микробного сообщества автоморфных лесных почв Карелии // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 11(6). С. 1094–1099.

Медведева М. В., Ахметова Г. В. Биологическая активность почв заповедника «Кивач» // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника: Материалы науч.-практ. конф., посв. 80-летию ФГБУ «Государственный природный заповедник Кивач». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 132–135.

Медведева М. В., Мамай А. В., Бахмет О. Н., Мошкина Е. В. Микробиологические основы трансформации азот- и углеродсодержащих соединений в почвах урбанизированных территорий // Ученые записки ПетрГУ. 2018, № 3(172). С. 20–27. doi: 10.15393/uchz.art.2018.122

Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония в воде и водных растворах. Св-во об аттестации МВИ № 34–07 от 11.05.2007а. 5 с.

Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов в воде и водных растворах. Св-во об аттестации МВИ № 32–07 от 11.05.2007б. 7 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии // Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.

Мишустин Е. Н., Востров И. С. Аппликационные методы в почвенной микробиологии // Микробиоло-

гические и биохимические исследования почв. Киев: Урожай, 1971. С. 3–12.

Морозова Р. М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск: Госкомиздат КАССР, 1991. 99 с.

Мякшина Т. Н., Реветнев А. А., Благодатская Е. В. Экофизиологические профили черноземов под различными системами землепользования на основе индекса сопротивляемости экосистем // Агрохимия. 2008. № 7. С. 38–44.

Наплекова Н. Н. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. 250 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Ред. Г. В. Добровольский. М.: Наука, 2003. 364 с.

Сорокин Н. Д., Макушкин Э. О., Корсунов В. М., Афанасова Е. И., Шахматова Е. Ю. Микробные комплексы гидроморфных почв дельты Селенги (Байкальский регион) // Почвоведение. 2006. № 7. С. 855–860.

Сусьян Е. А. Активная микробная биомасса разных типов почв: дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 146 с.

Сусьян Е. А., Ананьева Н. Д., Гавриленко Е. Г., Чернова О. В., Бобровский М. В. Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.

Теория и практика химического анализа почв / Ред. Л. А. Воробьева. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений азота и углерода в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.

Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.

Anderson J. P. E., Domsch K. H. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils // Soil Sci. 1980. Vol. 130, no. 4. P. 211–216.

Anderson T. H., Domsch K. H. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter // Perspectives in Microbial Ecology / Eds: F. Megusar, M. Gantar. Slovene Society for Microbiology. Ljubljana, 1986. P. 467–471.

Anderson T. H., Domsch K. H. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils // Soil Biol. Biochem. 1989. Vol. 21, no. 4. P. 471–479.

Brookes P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals // Biol. Fertil. Soils. 1995. Vol. 19. P. 269–279. doi: 10.1007/BF00336094

Chander K., Dyckmans J., Joergensen R. Different sources of heavy metals and their long-term effects on microbial properties // Biol. Fertil. Soils. 2001. Vol. 34. P. 241–247. doi: 10.1007/s003740100406

Jenkinson D. S., Ladd J. N. Microbial biomass in soil: measurement and turnover // Soil Biochem. 1981. Vol. 5. P. 415–471.

Поступила в редакцию 01.10.2019

References

- Abramyan S. A. Izmenenie fermentativnoi aktivnosti pochv pod vliyaniem estestvennykh i antropogennykh faktorov [Changes in the enzymatic activity of soils under the influence of natural and anthropogenic factors]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1992. No. 7. P. 70–82.
- Anan'eva N. D., Blagodatskaya E. V., Demkina T. S. Estimating the resistance of soil microbial complexes to natural and anthropogenic impacts. *Eur. Soil Sci.* 2002. Vol. 35, no. 5. P. 514–521.
- Anan'eva N. D., Susyan E. A., Stol'nikova E. V., Ryzhova I. M., Bocharnikova E. O. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast). *Eur. Soil Sci.* 2009. Vol. 42, no. 9. P. 1029–1037. doi: 10.1134/S1064229309090105
- Bogatyrev L. G., Shcherina T. G., Komarova M. S. Kharakteristika lesnykh podstilok pri zarastanii vyrubok yuzhnotaezhnoi podzony [Characteristics of forest litter during overgrowing felling of the southern taiga subzone]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1989. No. 7. P. 106–113.
- Dmitriev E. A. Matematicheskaya statistika v pochvovedenii [Mathematical statistics in soil science]. Moscow: Izd-vo MGU, 1995. 320 p.
- Evdokimov I. V. Metody opredeleniya biomassy pochvennykh mikroorganizmov [Methods for measuring soil microbial biomass]. *Russ. J. Ecosystem Ecol.* 2018. Vol. 3(3). doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-5
- Evdokimova G. A. Ekologo-mikrobiologicheskie osnovy okhrany pochv Krainego Severa [Ecological and microbiological basis for the protection of soils of the Far North]. Apatity: KNTs RAN, 1995. 268 p.
- Fedorets N. G., Bakhmet O. N. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii azota i ugleroda v lesnykh pochvakh [Ecological features of the transformation of nitrogen and carbon compounds in forest soils]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. 240 p.
- Germanova N. I., Medvedeva M. V. Mikroflora pochv zapovednika "Kivach" [Microflora of soils of the Kivach Nature Reserve]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2006. No. 10. P. 10–13.
- GOST 26951-86 Pochvy. Opredelenie nitratov ionometricheskim metodom [The soil. Determination of nitrates by the ionometric method]. 10 p.
- Kozhev P. A. Mikrobyne populyatsii v prirode [Microbial populations in nature]. Moscow: Izd-vo MGU, 1989. 175 p.
- Kurakov A. V., Semenova T. A. Vidovoe raznoobraziye mikroskopicheskikh gribov v lesnykh ekosistemakh yuzhnoi taigi evropeiskoi chasti Rossii [Species diversity of microscopic fungi in forest ecosystems of the southern taiga of the European part of Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2016. Vol. 50, no. 6. P. 367–378.
- Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Gallardo Lancho H. F., Em K. T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates. *Eur. Soil Sci.* 2012. Vol. 45, no. 1. P. 68–79. doi: 10.1134/S1064229312010085
- Luzina O. A., Salakhutdinov N. F. Biological activity of usnic acid and its derivatives: Part 1. Activity against unicellular organisms. *Russ. J. of Bioorganic Chemistry*. 2016. Vol. 42, no. 2. P. 115–132. doi: 10.1134/S1068162016020084
- Mamai A. V., Moshkina E. V. Vliyanie urbanizatsii na pokazateli biologicheskoi aktivnosti mikrobnogo soobshchestva avtomorfnykh lesnykh pochv Karelii [Urbanization effects on the biological activity of the microbial community in automorphic forest soils of Karelia]. *Mezhd. zhurn. priklad. i fundamental'nykh issled.* [Int. J. Appl. Fund. Studies]. 2016. No. 11(6). C. 1094–1099.
- Medvedeva M. V., Akhmetova G. V. Biologicheskaya aktivnost' pochv zapovednika "Kivach" [Biological activity of soils of the Kivach Nature Reserve]. *Prirod. protsessy i yavleniya v unikal'nykh usloviyakh srednetaezhnogo zapoved.: Mat. nauch.-prakt. konf., posv. 80-letiyu FGBU "Gos. prirod. zapovednik Kivach"* [Natural processes and phenomena in the unique conditions of the middle taiga nature reserve: Proceed. sci. pract. conf. dedicated to the 80th anniv. of the Kivach St. Nature Reserve]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2012. P. 132–135.
- Medvedeva M. V., Mamai A. V., Bakhmet O. N., Moshkina E. V. Mikrobiologicheskie osnovy transformatsii azot- i uglerodsoderzhashchikh soedinenii v pochvakh urbanizirovannykh territorii [The microbiological background of nitrogen- and carbon-bearing compounds' transformations in urban soils]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk State Univ.]. 2018. No. 3(172). P. 20–27. doi: 10.15393/uchz.art.2018.122
- Metodika vypolneniya izmerenii massovoi kontsentratsii ionov ammoniya v vode i vodnykh rastvorakh [Methodology for measuring the mass concentration of ammonium ions in water and aqueous solutions]. Sv-vo ob attestatsii MVI N 34–07 ot 11.05.2007 [Certificate of MP attestation No. 34–07 dated 11.05.2007]. 7 p.
- Metodika vypolneniya izmerenii massovoi kontsentratsii nitrat-ionov v vode i vodnykh rastvorakh [Methodology for measuring the mass concentration of nitrate ions in water and aqueous solutions]. Sv-vo ob attestatsii MVI N 32–07 ot 11.05.2007 [Certificate of MP attestation No. 32–07 dated 11.05.2007]. 9 p.
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Ed. D. G. Zvyagintsev. Moscow: MGU, 1991. 304 p.
- Mishustin E. N., Vostrov I. S. Aplikatsionnye metody v pochvennoi mikrobiologii [Application methods in soil microbiology]. *Mikrobiol. i biokhim. issled. pochv* [Microbiol. and biochem. study of soils]. Kiev: Urozhai, 1971. P. 3–12.
- Morozova R. M. Mineral'nyi sostav rastenii lesov Karelii [Mineral composition of plants in the forests of Karelia]. Petrozavodsk, 1991. 99 p.
- Myakshina T. N., Revetnev A. A., Blagodatskaya E. V. Ekofiziologicheskie profili chernozemov v zavisimosti ot indeksa zemlepol'zovaniya na osnove indeksa soprotivlyaemosti ekosistem [Ecophysiological profiles of chernozems depending on the land use index based on the ecosystem resistance index]. *Agrokhim.* [Agrochem.]. 2008. No. 7. P. 38–44.
- Naplekova N. N. Aerobnoe razlozhenie tsellyulozy mikroorganizmami v pochvakh Zapadnoi Sibiri [Aerobic

decomposition of cellulose by microorganisms in soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1974. 250 p.

Regulyatornaya rol' pochvy v funktsionirovanii taezhnykh ekosistem [Regulatory role of soil in taiga ecosystems functioning]. Ed. G. V. Dobrovolskii. Moscow: Nauka, 2003. 364 p.

Shishov L. L., Tonkonogov V. D., Lebedeva I. I., Gerasimova M. I. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena, 2004. 341 p.

Sorokin N. D., Afanasova E. N., Makushkin E. O., Korsunov V. M., Shakhmatova E. Yu. Microbial complexes of hydromorphic soils in the Selenga River delta (Baikal region). *Eur. Soil Sci.* 2006. Vol. 39, no. 7. P. 765–770.

Sus'yan E. A. Aktivnaya mikrobnaya biomassa raznykh tipov pochv [Active microbial biomass of different soil types]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2005. 146 p.

Sus'yan E. A., Anan'eva N. D., Gavrilenko E. G., Chernova O. V., Bobrovskii M. V. Uglerod mikrobnoi biomassy v profile lesnykh pochv yuzhnoi tajgi [Microbial biomass carbon in the profiles of forest soils of the southern taiga zone]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 2009. No. 10. P. 1233–1240.

Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. L. A. Vorobyova. Moscow: GEOS, 2006. 400 p.

Zagural'skaya L. M. Mikrobnaya transformatsiya organicheskogo veshchestva v lesnykh pochvakh Karelii [Microbial transformation of organic matter in forest soils of Karelia]. St. Petersburg: Nauka, 1993. 136 p.

Zagural'skaya L. M., Medvedeva M. V. Mikrobnoe raznoobrazie pochv i bioraznoobraziya srednei tajgi [Microbial diversity of soils and biodiversity of the middle taiga]. Moscow: Nauka, 2006. P. 228–234.

Zachinyaeva V. V., Lebedeva E. V. Mikromitsety zagrязnennykh pochv Severo-Zapadnogo regiona Rossii i ikh rol' v patogeneze allergicheskikh form mikozy [Micromycetes of contaminated soils in the North-Western region of Russia and their role in the pathogenesis of allergic forms of mycoses]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2003. Vol. 37, iss. 5. P. 69–74.

Zvyagintsev D. G., Dobrovolskaya T. G., Polyanskaya L. M., Chernov I. Yu. Teoreticheskie osnovy ekologicheskoi otsenki mikrobnyykh resursov pochv [Theoretical foundations of environmental assessment of soil microbial resources]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1994. No. 4. P. 65–73.

Anderson J. P. E., Domsch K. H. Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Science*. 1980. Vol. 130, no. 4. P. 211–216.

Anderson T. H., Domsch K. H. Carbon links between microbial biomass and soil organic matter. *Perspectives in Microbial Ecology*. Eds: F. Megusar, M. Gantar. Slovene Society for Microbiology. Ljubljana, 1986. P. 467–471.

Anderson T. H., Domsch K. H. Ratios of microbial biomass to total organic carbon in arable soils. *Soil Biol. Biochem.* 1989. Vol. 21, no. 4. P. 471–479.

Brookes P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals. *Biol. Fertil. Soils*. 1995. Vol. 19. P. 269–279. doi: 10.1007/BF00336094

Chander K., Dyckmans J., Joergensen R. Different sources of heavy metals and their long-term effects on microbial properties. *Biol. Fertil. Soils*. 2001. Vol. 34. P. 241–247. doi: 10.1007/s003740100406

Jenkinson D. S., Ladd J. N. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. *Soil Biochem.* 1981. Vol. 5. P. 415–471.

Received October 01, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мошкина Елена Викторовна

научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, к. б. н.

Институт леса КарНЦ РАН,

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: lena_moshkina@mail.ru

тел.: +79535268845

Бахмет Ольга Николаевна

руководитель Отдела комплексных научных исследований

КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: obakhmet@mail.ru

тел.: (8142) 769500

CONTRIBUTORS:

Moshkina, Elena

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: lena_moshkina@mail.ru

tel.: +79535268845

Bakhmet, Olga

Department of Multidisciplinary Scientific Research,

Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: obakhmet@mail.ru

tel.: (8142) 769500

Медведева Мария Владимировна

старший научный сотрудник лаб. лесного почвоведения,
к. б. н., доцент
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: mariamed@mail.ru
тел.: (8142) 769500

Мамай Анастасия Витальевна

младший научный сотрудник лаб. лесного почвоведения,
к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: krutova_n@mail.ru
тел.: +79114050018

Зачиняева Анна Владимировна

профессор кафедры микробиологии, д. б. н., проф.
Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова
ул. Академика Лебедева, 6, Санкт-Петербург, Россия,
194044
эл. почта: anvz@rambler.ru
тел.: +79052656883

Ткаченко Юлия Николаевна

ведущий почвовед лаборатории лесного почвоведения
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tkachenko@krc.karelia.ru
тел.: +79114033592

Medvedeva, Mariya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mariamed@mail.ru
tel.: (8142) 769500

Mamai, Anastasiya

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krutova_n@mail.ru
tel.: +79114050018

Zachinyaeva, Anna

Military Medical Academy named after S. M. Kirov
6 Akademika Lebedeva St., 194044 St. Petersburg, Russia
e-mail: anvz@rambler.ru
tel.: +79052656883

Tkachenko, Yuliya

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

УДК 630*181 + 581*192

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ХВОИ *PICEA ABIES* SSP. *OBOVATA* (LEDEB.) DOMIN НА СОДЕРЖАНИЕ В НЕЙ КОНДЕНСИРОВАННЫХ ТАНИНОВ

Н. А. Артемкина

Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ «Кольский научный центр РАН», Апатиты, Россия

Ель сибирская (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) является одной из доминирующих лесобразующих пород в северотаежных лесах, и изменения в химическом составе (например, содержания танинов) хвои ели могут сказываться на биогеохимических циклах в местах ее распространения. Проведено исследование содержания танинов в хвое разного возраста *Picea abies* ssp. *obovata* у деревьев различных элементарных биогеоареалов (ЭБГА) ельника кустарничково-зеленомошного в Мурманской области. Установлено, что во всех исследуемых ЭБГА с увеличением возраста хвои ели происходило значительное снижение уровня растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$). Такая закономерность менее выражена для связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$). У взрослых деревьев двух возрастных групп (старше 200 и в среднем 150 лет) содержание танинов в хвое одного возраста не различалось. Уровень танинов в молодой (текущего года и однолетней) хвое подростка ели (30–40 лет) достоверно выше, чем в соответствующей хвое деревьев старшего возраста. Увеличение содержания растворимых танинов при недостатке азотного питания отмечалось только у наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели. Повышение содержания растворимых танинов в старой (5–7- и 8–11-летней) хвое при увеличении содержания азота в L-подгоризонте подстилки можно объяснить различной интенсивностью вымывания танинов осадками, которая в значительной степени зависит от строения и плотности крон. Низкие плотные кроны, характерные для взрослых деревьев старше 200 лет и в меньшей степени – для ели в среднем 150 лет, пропускают значительно меньше осадков, что препятствует выносу танинов из хвои и минеральных компонентов, в том числе азота, из L-подгоризонта подстилки в подкромном пространстве.

Ключевые слова: ель; хвоя; возраст; танины; азот; элементарный биогеоареал (ЭБГА); северотаежные еловые леса.

N. A. Artemkina. AGE-SPECIFIC CONTENT OF CONDENSED TANNINS IN THE NEEDLES OF *PICEA ABIES* SSP. *OBOVATA* (LEDEB.) DOMIN

Siberian spruce (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) is one of the dominant species in north-taiga forests and changes in the chemical composition (e. g. tannins) of spruce needles can significantly affect biogeochemical cycles in the areas of its distribution. Variations in the tannin content of *Picea abies* ssp. *obovata* needles of different ages among different elementary biogeoreas (EBGA) in dwarf shrub-true moss spruce forests in the Murmansk Region were studied. It was found that the concentration of sol-

uble proanthocyanidins ($p < 0.05$) decreased with age in needles of spruce trees in all the studied elementary biogeoreas. This pattern was less pronounced for cell wall-bound tannins, since the age-related variation of their content in spruce needles was only 4.0 to 8.8 mg/g, while soluble tannins ranged from 31.4 to 88.8 mg/g. Mature trees of two age categories (older than 200 years and an average of 150 years) did not differ in the content of tannins in needles of matching ages. Tannin levels in young (current-year and 1-year-old) needles of juvenile spruce (30–40 years old) were significantly higher than in needles of the same age in mature trees. A rise in the content of soluble tannins associated with a deficit of nitrous nutrition happened only in the most physiologically active young (current-year and 1-year-old) needles.

Keywords: *Picea*; age; needles; tannins; total nitrogen; elementary biogeoreas (EBGA); north-taiga spruce forests.

Введение

Танины являются важной составной частью организма растений. Среди огромного числа вторичных метаболитов по своему количеству танины занимают четвертое место в тканях сосудистых растений после целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина [Adamczyk et al., 2017]. Это гетерогенная группа природных полифенольных соединений с молекулярной массой от 500 до 3000 Da. В зависимости от условий произрастания, вида и органа растений содержание танинов может составлять до 40 % от сухого сырья [Kraus et al., 2003]. Химический характер танинов весьма сложен, но их обычно классифицируют на две группы: конденсированные и гидролизуемые. Конденсированные танины (проантоцианидины) – разнообразные по строению полигидроксифенольные соединения, в основном производные флаван-3-олов (катехинов) и флаван-3,4-диолов (лейкоантоцианов), реже гидроксистильбенов. К гидролизуемым танинам относят сложные эфиры моносахаридов, главным образом глюкозы, и фенолкарбоновых кислот (галловой, дигалловой, эллаговой и др.) [Запрометов, 1974].

В связи с широким распространением в растительном мире танины представляют значительный интерес для выяснения физиолого-биохимических процессов адаптации растений к условиям произрастания [Высочина и др., 2013; Бухарина и др., 2015], в том числе и в субарктическом регионе [Martz et al., 2009, 2010; Артемкина и др., 2019]. Предполагается, что одна из функций танинов в растениях – защита против травоядных животных [Barbehenn, Constabel, 2011] и патогенов [Hammerbacher et al., 2014].

Однако все больше исследований посвящаются изучению роли танинов в регулировании питательного режима почвы [Hättenschwiler, Vitousek, 2000]. Танины, оказывая токсическое действие на микроорганизмы и ингибируя активность ферментов [Triebwasser et al., 2012],

могут замедлять скорость разложения растительного опада [Horner et al., 1987; Adamczyk et al., 2017] и минерализацию азота [Northup et al., 1998; Nierop et al., 2006], влияя таким образом на доступность его для растений в пределах наземных экосистем. Содержание и состав танинов в лесном опаде прежде всего зависит от разновидности растений [Maie et al., 2003; Preston et al., 2009], но и климатические и экологические факторы также могут привести к значительным качественным и количественным изменениям в опаде и подстилке (рис. 1) [Kraus et al., 2003, 2004; Артемкина и др., 2018a, б]. Предполагается, что внутривидовое изменение химического состава растений, в частности содержания танинов, является важным регулятором процессов в экосистеме [Schweitzer et al., 2004, 2008]. Ель сибирская (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) является одной из доминирующих лесообразующих пород в северотаежных лесах. Поэтому изменения в химическом составе (например, содержания танинов) хвои ели могут существенно сказываться на биогеохимических циклах в местах ее распространения.

Цель нашей работы – исследование внутри-биогеоценотического варьирования в содержании конденсированных танинов в разновозрастной хвое деревьев *Picea abies* ssp. *obovata* разного возраста, произрастающих в различных элементарных биогеоареалах (ЭБГА) [Орлова, 2013]. А также изучение взаимосвязи между количеством растворимых конденсированных танинов в хвое и параметрами азотного пула почв.

Материалы и методы

Пробные площади размером 50×50 м были заложены в 5-кратной повторности в ельниках кустарничково-зеленомошных, произрастающих в окрестностях оз. Умбозеро (Кольский полуостров, 67°29' с. ш., 34°32' в. д.), где в автоморфных условиях *Picea abies* ssp. *obovata* разного

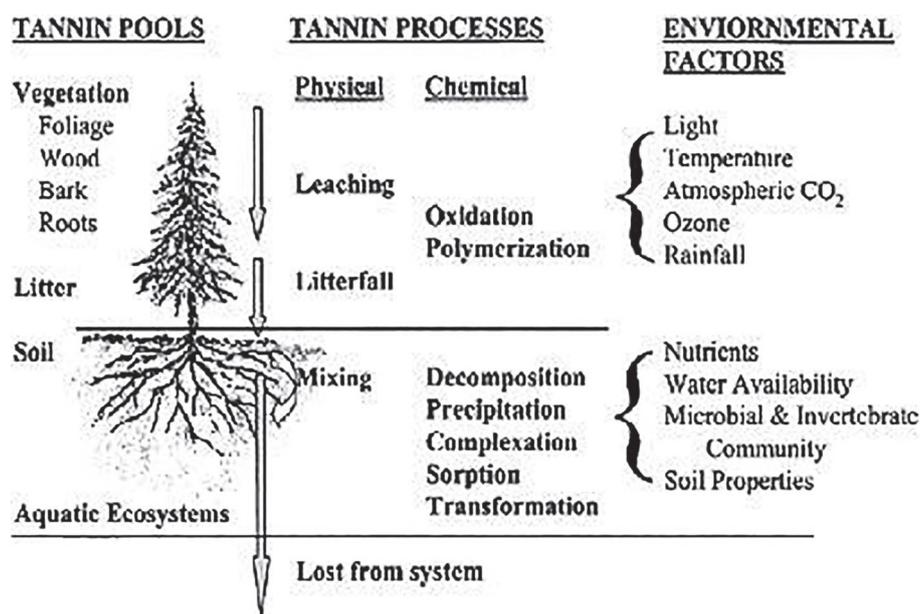


Рис. 1. Пулы танинов, процессы и факторы окружающей среды, влияющие на их синтез и трансформацию в лесных экосистемах [Kraus et al., 2003]

Fig. 1. Tannin pools, processes and environmental factors influencing their production and fate in forest ecosystems after [Kraus et al., 2003]

возраста формирует различные элементарные биогеоареалы (ЭБГА): еловый мертвopoкpoвнoй (старше 200 лет), еловый кустарничково-зеленомoшнoй (в среднем 150 лет) и подрост ели (30–40 лет) [Орлова и др., 2016]. На данном уровне исследовали внутрибиогеоценотическое варьирование. В древесных еловых ЭБГА во всех случаях доминировала ель, тогда как в напочвенном покрове были представлены: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* Hedw., *Cornus suecica* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej [Манаков, Никонов, 1981].

Отбор образцов хвои и подстилки проводили в трехкратной повторности у деревьев разного возраста с учетом доминирующих ЭБГА в конце вегетационного периода. Исследовали состав молодой хвои – текущего года и однолетней, а также старой – 5–7-летней, при наличии 8–11-летней. Аналитические пробы измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями диаметром 1 мм. Около 0,130 г (точная навеска) измельченного сырья помещали в пробирку вместимостью 10 мл, прибавляли 2,5 мл 70% ацетона, встряхивали, оставляли на 2 часа при комнатной температуре. Экстракцию повторяли 4 раза, полученные извлечения объединяли и центрифугировали 10 мин при 2500 об/мин. Количественное определение конденсированных танинов (проантоцианидинов) в образцах проводили методом, представленным в работе [Ossipova et al., 2001].

Растворимые проантоцианидины. В стеклянных термостойких пробирках на 10 мл к 0,1 мл полученного извлечения прибавляли 0,6 мл дистиллированной воды и 6 мл раствора HCl: н-бутанол (5:95 v/v). Пробирку с полученным раствором закрывали пробкой, встряхивали и нагревали в сушильном шкафу при 95 °C в течение 50 мин. После охлаждения измеряли оптическую плотность при длине волны 550 нм в кювете с толщиной слоя 10 мм, используя в качестве раствора сравнения такой же раствор без нагревания.

Связанные проантоцианидины. Использовали нерастворимый в ацетоне остаток. К 7 мг сухого остатка прибавляли 0,7 мл дистиллированной воды и 6 мл раствора HCl: н-бутанол (5:95 v/v). Далее повторяли действия, изложенные выше. Расчет количества танинов проводили по калибровочному графику, построенному по конденсированным танинам листьев *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*.

Азот определяли по методу Кьельдаля.

Статистическая обработка результатов проводилась с помощью пакета программ Statistica 9.0. Для выявления достоверности различий в химическом составе хвои ели использовали непараметрический тест Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis ANOVA).

Результаты и обсуждение

Во всех исследуемых ЭБГА у ели с увеличением возраста хвои при сравнении молодой

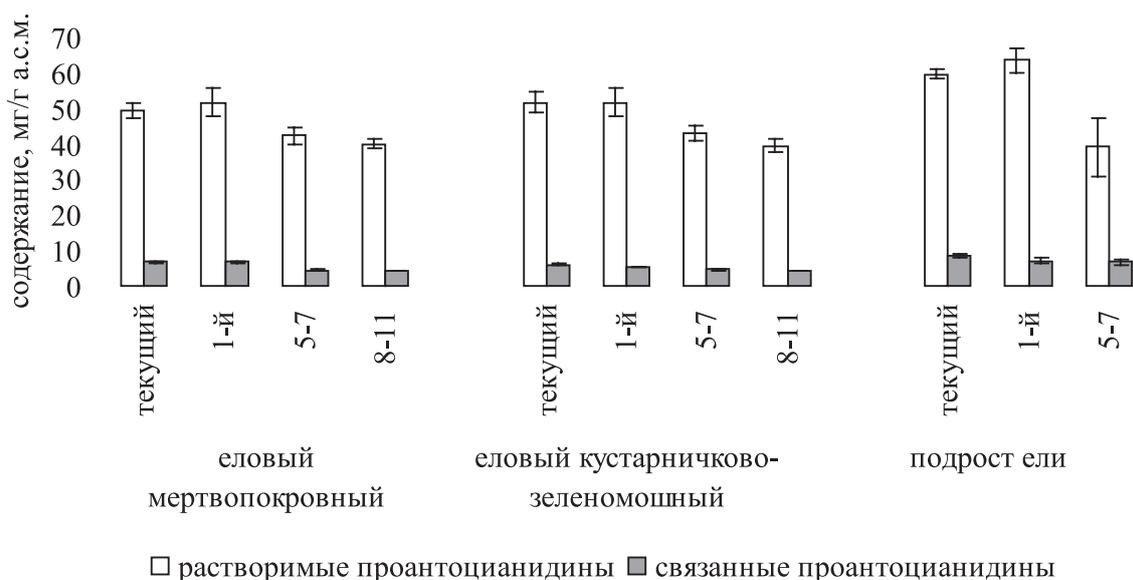


Рис. 2. Содержание растворимых и связанных проантоцианидинов в разновозрастной хвое деревьев *Picea abies* ssp. *obovata*, формирующих три различных элементарных биогеоареала ельника кустарничково-зеленомошного

Fig. 2. The concentration of soluble and cell wall-bound proanthocyanidins in different age needles of *Picea abies* ssp. *obovata*, forming three different elementary biogeocoenoses (EBGA) in dwarf-shrub spruce forests

(текущего года и однолетней) и старой (5–7- и 8–11-летней) происходило значительное снижение концентрации растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$) (рис. 2). В существенно меньшей степени такая закономерность касалась связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$). Подобное снижение содержания растворимых танинов в хвое с повышением ее возраста было установлено ранее для пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) [Horner et al., 1987] и для *Juniperus sibirica* [Артемкина и др., 2016].

Содержание растворимых танинов в хвое текущего года и однолетней хвое подрост ели (30–40 лет) выше, чем у деревьев старше 100 лет: концентрации растворимых танинов в подросте ели достоверно выше в хвое текущего года и однолетней, чем в аналогичной хвое ели кустарничково-зеленомошных ($p < 0,01$ и $p < 0,05$ соответственно) и мертвопокровных ($p < 0,05$ и $p < 0,04$ соответственно) ЭБГА. Такая закономерность, возможно, является проявлением аллелопатического эффекта в результате конкуренции за элементы питания между подростом ели и кустарничками семейств *Empetraceae* и *Ericaceae* [Blanco, 2007]. Кроме того, это может быть проявлением защиты от травоядных животных [Barbehenn, Constabel, 2011] или зависимостью от фактора освещенности, так как подрост произрастает на открытых участках леса [Kivimäenpää et al.,

2014]. Уровень танинов в разновозрастной хвое елей, образующих еловый кустарничково-зеленомошный и еловый мертвопокровный ЭБГА, существенно не различается.

Как уже было изложено выше, танины выполняют ряд регуляторных функций в экосистеме, в частности, обладая ингибирующим действием на активность микроорганизмов и ферментов, могут замедлять скорость минерализации азота, влияя таким образом на доступность его для растений, что, в свою очередь, оказывает влияние на обратные связи между почвенными условиями и уровнем танинов в хвое ели, т. е. трансформирующиеся свойства почв вызовут изменения в содержании танинов в растении.

Зависимость содержания растворимых танинов от условий азотного питания проявлялась только для наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели (рис. 3). Такой результат согласуется с теорией «углерод/элементы питания» (CNB) (carbon/nutrient balance) [Bryant et al., 1983], в соответствии с которой концентрации вторичных метаболитов на основе углерода увеличиваются при недостатке элементов питания. Была показана обратная зависимость между уровнем содержания танинов в хвое ели и запасом ионов аммония в почве, на которой она произрастала [Лузиков и др., 2005].

Повышение содержания растворимых танинов в старой (5–7- и 8–11-летней) хвое при уве-

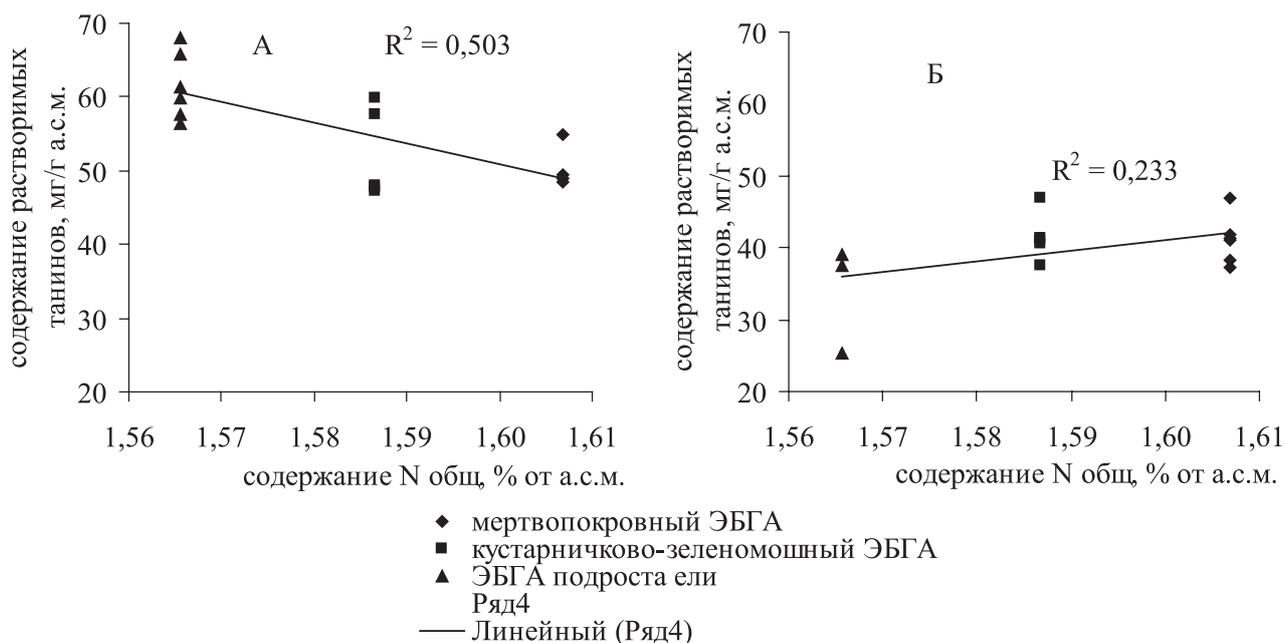


Рис. 3. Зависимость содержания растворимых проантоцианидинов в молодой (текущего года и однолетней) (А) и старой (5–7- и 8–11-летней) (Б) хвое от содержания общего азота в L-подгоризонте подстилки ельника кустарничково-зеленомошного ($p < 0,05$)

Fig. 3. The dependence of the content of soluble proanthocyanidins in young (current and 1-year) (A) and mature (5–7- and 8–11-year) (B) needles on the content of total nitrogen in the subhorizon L of the litter in dwarf-shrub spruce forests

личении содержания азота в L-подгоризонте подстилки, вероятно, можно объяснить процессами старения и различной интенсивностью вымывания танинов осадками, которая в значительной степени зависит от строения и плотности крон. Низкие плотные кроны, характерные для мертвопокровных и в меньшей степени для кустарничково-зеленомошных ЭБГА, пропускают значительно меньше осадков, чем кроны подроста ели, что препятствует выносу питательных веществ и вторичных метаболитов, в частности танинов, из хвои и L-подгоризонта подстилки в подкрановом пространстве [Орлова и др., 2011].

Заключение

Во всех исследуемых элементарных биогеоареалах с увеличением возраста хвои ели происходило значительное снижение уровня растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$). В существенно меньшей степени такая закономерность касалась связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$).

Исследование внутрибиогеоценотического варьирования в содержании танинов в хвое ели показало, что между взрослыми деревьями, образующими мертвопокровные (возраст ели

старше 200 лет) и кустарничково-зеленомошные (возраст ели в среднем 150 лет) ЭБГА, существенных различий нет. В то время как уровень танинов в молодой (текущего года и однолетней) хвое ели (30–40 лет), произрастающей в ЭБГА подроста ели, достоверно выше, чем у соответствующей хвои деревьев старшего возраста.

Увеличение содержания растворимых танинов при недостатке азотного питания наблюдалось только у наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели.

Теоретическая значимость исследования состоит в углублении знаний о влиянии азотного питания на накопление вторичных метаболитов, в частности танинов, в системе «почвенный L-подгоризонт – ассимилирующие органы хвойных» на уровне ЭБГА еловых биогеоценозов. Выявленные взаимосвязи между параметрами азотного питания почв и содержанием танинов в хвое ели могут послужить ключевыми переменными в биогеохимических моделях, описывающих процессы экосистемы.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ КНЦ РАН (№ 0226-2018-0111).

Литература

- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Химический состав хвои *Juniperus sibirica* (CUPRESSACEAE) в экотоне лес-тундра, Хибинские горы // Экология. 2016. № 4. С. 243–250. doi: 10.7868/S0367059716040077
- Артемкина Н. А., Лукина Н. В., Орлова М. А. Пространственное варьирование содержания вторичных метаболитов, углерода и азота в подстилках северотаежных ельников // Лесоведение. 2018а. № 1. С. 37–47. doi: 10.7868/S0024114818010035
- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Лесоведение. 2018б. № 2. С. 97–106. doi: 10.7868/S002411481802002X
- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Пространственное варьирование содержания фенольных соединений и элементов питания в хвое ели северотаежных лесов // Лесоведение. 2019. № 4. С. 243–256. doi: 10.1134/S0024114819040028
- Бухарина И. Л., Кузьмина А. М., Кузьмин П. А. Особенности содержания танинов в листьях древесных растений в техногенной среде // Химия растительного сырья. 2015. № 4. С. 71–76. doi: 10.14258/jcprgm.201504711
- Высочина Г. И., Кукушкина Т. А., Васфилова Е. С. Биологически активные вещества *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., произрастающего на Среднем Урале // Химия в интересах устойчивого развития. 2013. Т. 21, № 4. С. 387–393.
- Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высшая школа, 1974. 213 с.
- Лузиков А. В., Трофимов С. Я., Загоскина Н. В. Взаимосвязь между запасами ионов аммония в почвах и содержанием фенольных соединений в хвое ели (на примере ненарушенных ландшафтов Центрально-Лесного заповедника) // Вестник Московского университета. Сер. 17: Почвоведение. 2005. № 3. С. 42–47.
- Манаков К. Н., Никонов В. В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, 1981. 196 с.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Артемкина Н. А. Влияние ели на формирование кислотности и плодородия почв в северотаежных ельниках кустарничково-зеленомошных // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1355–1367. doi: 10.7868/S0032180X16110071
- Орлова М. А. Элементарная единица лесного биогеоценотического покрова для оценки экосистемных функций лесов // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 6. С. 126–132.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Камаев И. О., Смирнов В. Э., Кравченко Т. В. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
- Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A. Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: Old paradigms versus recent advances // ChemistryOpen. 2017. Vol. 6, no. 5. P. 610–614. doi: 10.1002/open.201700113
- Barbehenn R. V., Constabel C. P. Tannins in plant – herbivore interactions // Phytochem. 2011. Vol. 72, no. 13. P. 1551–1565. doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.040
- Blanco J. A. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models // Ecol. modeling. 2007. Vol. 209, no. 2–4. P. 65–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.014
- Bryant J. P., Chapin F. S. III, Klein D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. 1983. Vol. 40, no. 3. P. 357–368. doi: 10.2307/3544308
- Hammerbacher A., Paetz C., Wright L. P., Fischer T. C., Bohlmann J., Davis A. J., Fenning T. M., Gershenson J., Schmidt A. Flavan-3-ols in Norway spruce: Biosynthesis, accumulation and function in response to attack by the bark beetle-associated fungus *Ceratocystis polonica* // Plant Physiol. 2014. Vol. 164, no. 4. P. 2107–2122. doi: 10.1104/pp.113.232389
- Hättenschwiler S., Vitousek P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling // Trends Ecol. Evol. 2000. Vol. 15, no. 6. P. 238–243. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01861-9
- Horner J. D., Cates R. G., Gosz J. R. Tannin, nitrogen, and cell wall composition of green vs. senescent Douglas-fir foliage // Oecologia. 1987. Vol. 72, no. 4. P. 515–519. doi: 10.1007/BF00378976
- Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation // Tree Physiol. 2014. Vol. 34, no. 4. P. 389–403. doi: 10.1093/treephys/tpu023
- Kraus T. E. C., Dahlgren R. A., Zasoski R. J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // Plant and Soil. 2003. Vol. 256, no. 1. P. 41–66. doi: 10.1023/A:1026206511084
- Kraus T. E. C., Zasoski R. J., Dahlgren R. A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots // Plant and Soil. 2004. Vol. 262, no. 1. P. 95–109. doi: 10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79
- Maie N., Behrens A., Knicker H., Kögel-Knabner I. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35, no. 4. P. 577–589. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00051-8
- Martz F., Jaakola L., Julkunen-Tiitto R., Stark S. Phenolic composition and antioxidant capacity of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) leaves in Northern Europe following foliar development and along environmental gradients // Chem. Ecol. 2010. Vol. 36, no. 9. P. 1017–1028. doi: 10.1007/s10886-010-9836-9
- Martz F., Peltola R., Fontanay S., Duval R. E., Riitta J.-T., Stark S. Effect of latitude and altitude on the terpenoid and soluble phenolic composition of juniper (*Juniperus communis*) needles and evaluation of their antibacterial activity in the boreal zone // J. Agr. Food Chem. 2009. Vol. 57, no. 20. P. 9575–9584. doi: 10.1021/jf902423k

Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M. Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization: a case study using four tannins // *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 38, no. 9. P. 2794–802. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.04.049

Northup R. R., Dahlgren R. A., McColl J. G. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: a positive feedback? // *Biogeochem.* 1998. Vol. 42, no. 1. P. 189–220. doi: 10.1007/978-94-017-2691-7_10

Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Loponen J., Pihlaja K. Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties // *Phytochem. Analysis.* 2001. Vol. 12, no. 2. P. 128–133. doi: 10.1002/pca.568

Preston C. M., Nault J. R., Trofymow J. A., Smyth C., CIDET Working Group. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions // *Ecosystems.* 2009. Vol. 12, no. 7. P. 1053–1077. doi: 10.1007/s10021-009-9266-0

References

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Chemical composition of *Juniperus sibirica* needles (Cupressaceae) in the forest – tundra ecotone, the Khibiny Mountains. *Russian J. Ecol.* 2016. Vol. 47, no. 4. P. 321–328. doi: 10.1134/S106741361604007X

Artemkina N. A., Lukina N. V., Orlova M. A. Prostranstvennoe var'irovanie soderzhaniya vtorichnykh metabolitov, ugleroda i azota v podstilkakh severotaezhnykh el'nikov [Spatial variability of secondary metabolites, carbon and nitrogen in litters of spruce forests in Northern taiga]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2018a. No. 1. P. 37–47. doi: 10.7868/S0024114818010035

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Mikro-mozaika rastitel'nosti i variabel'nost' khimicheskogo sostava L-gorizontov severotaezhnykh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnykh [Microscale mosaic of vegetation and variability in chemical composition of sub-horizon L in dwarf-shrub-moss spruce forests in North taiga]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2018b. No. 2. P. 97–106. doi: 10.7868/S002411481802002X

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Prostranstvennoe var'irovanie soderzhaniya fenol'nykh soedinenii i elementov pitaniya v khvoe eli severotaezhnykh lesov [Spatial variability of concentration of phenolic compounds and nutritional elements in needles of forests of Northern taiga]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2019. No. 4. P. 243–256. doi: 10.1134/S0024114819040028

Bukharina I. L., Kuz'mina A. M., Kuz'min P. A. Osobennosti soderzhaniya taninov v list'yakh drevesnykh rastenii v tekhnogennoi srede [Features of the content of tannins in leaves of wood plants in the technogenic environment]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* [Chem. Plant Raw Material]. 2015. No. 4. P. 71–76. doi: 10.14258/jcprp.201504711

Luzikov A. V., Trofimov S. Ya., Zagoskina N. V. Vzaimosvyaz' mezhdu zapasami ionov ammoniya v pochvakh i soderzhaniiem fenol'nykh soedinenii v khvoe eli (na primere nenarushennykh landshaftov Tsentral'no-Lesnogo zapovednika) [Soil ammonium supply and polyphenol

Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., Whitham T. G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7, no. 2. P. 127–134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00562.x

Schweitzer J. A., Madritch M. D., Bailey J. K., LeRoy C. J., Fischer D. G., Rehill B. J., Lindroth R. L., Hagerman A. E., Wooley S. C., Hart S. C., Whitham T. G. From genes to ecosystems: The genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* Model // *Ecosystems.* 2008. Vol. 11, no. 6. P. 1005–1020. doi: 10.1007/s10021-008-9173-9

Triebwasser D. J., Tharayil N., Preston C. M., Gerard P. D. The susceptibility of soil enzymes to inhibition by leaf litter tannins is dependent on the tannin chemistry, enzyme class and vegetation history // *New Phytol.* 2012. Vol. 196, no. 4. P. 1122–1132. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04346.x

Поступила в редакцию 07.11.2019

content in pine needles interrelation (on the example of Central Forest Reserve undisturbed landscapes)]. *Vestnik Moskovskogo univ. Ser. 17: Pochvovedenie* [Moscow Univ. Soil Sci. Bull.]. 2005. No. 3. P. 42–47.

Manakov K. N., Nikonov V. V. Biologicheskii krugovorot mineral'nykh elementov i pochvoobrazovanie v el'nikakh Krainego Severa [Biological cycle of mineral elements and pedogenesis in spruce forests of the Far North]. Leningrad: Nauka, 1981. 196 p.

Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E., Artemkina N. A. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern Taiga dwarf shrub – green moss spruce forests. *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49, no. 11. P. 1276–1287. doi: 10.1134/S1064229316110077

Orlova M. A. Elementarnaya edinitsa lesnogo biogeotsenoticheskogo pokrova dlya otsenki ekosistemnykh funktsii lesov [Elementary unit of the forest biogeocenotic cover for investigation of forest ecosystem functions]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 6. P. 126–132.

Orlova M. A., Lukina N. V., Kamaev I. O., Smirnov V. E., Kravchenko T. V. Mozaichnost' lesnykh biogeotsenozov i plodorodie pochv [Forest ecosystem mosaics and soil fertility]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2011. No. 6. P. 39–48.

Vysochina G. I., Kukushkina T. A., Basfilova E. S. Biologicheski aktivnye veshchestva *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., proizrastayushchego na Srednem Urale [Biologically Active Substances in *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. growing in the Middle Urals]. *Khimiya v interesakh ustoychivogo razvitiya* [Chemistry for Sustainable Development]. 2013. Vol. 21, no. 4. P. 387–393.

Zaprometov M. N. Osnovy biokhimii fenol'nykh soedinenii [Fundamentals of phenolic compounds biochemistry]. Moscow: Vysshaya shkola, 1974. 214 p.

Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A. Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: Old paradigms versus recent advances. *Chemistry Open.* 2017. Vol. 6, no. 5. P. 610–614. doi: 10.1002/open.201700113

Barbehenn R. V., Constabel C. P. Tannins in plant – herbivore interactions. *Phytochem.* 2011. Vol. 72, no. 13. P. 1551–1565. doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.040

Blanco J. A. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. *Ecological modeling.* 2007. Vol. 209, no. 2–4. P. 65–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.014

Bryant J. P., Chapin F. S. III, Klein D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos.* 1983. Vol. 40, no. 3. P. 357–368. doi: 10.2307/3544308

Hammerbacher A., Paetz C., Wright L. P., Fischer T. C., Bohlmann J., Davis A. J., Fenning T. M., Gershenzon J., Schmidt A. Flavan-3-ols in Norway spruce: Biosynthesis, accumulation and function in response to attack by the bark beetle-associated fungus *Ceratomyces polonica*. *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164, no. 4. P. 2107–2122. doi: 10.1104/pp.113.232389

Hättenschwiler S., Vitousek P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 2000. Vol. 15, no. 6. P. 238–243. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01861-9

Horner J. D., Cates R. G., Gosz J. R. Tannin, nitrogen, and cell wall composition of green vs. senescent Douglas-fir foliage. *Oecologia.* 1987. Vol. 72, no. 4. P. 515–519. doi: 10.1007/BF00378976

Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation. *Tree Physiol.* 2014. Vol. 34, no. 4. P. 389–403. doi: 10.1093/treephys/tpu023

Kraus T. E. C., Dahlgren R. A., Zasoski R. J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review. *Plant and Soil.* 2003. Vol. 256, no. 1. P. 41–66. doi: 10.1023/A:1026206511084

Kraus T. E. C., Zasoski R. J., Dahlgren R. A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots. *Plant and Soil.* 2004. Vol. 262, no. 1. P. 95–109. doi: 10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79

Maie N., Behrens A., Knicker H., Kögel-Knabner I. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves. *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35, no. 4. P. 577–589. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00051-8

Martz F., Jaakola L., Julkunen-Tiitto R., Stark S. Phenolic composition and antioxidant capacity of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) leaves in Northern Europe following foliar development and along environmental gra-

dients. *Chem. Ecol.* 2010. Vol. 36, no. 9. P. 1017–1028. doi: 10.1007/s10886-010-9836-9

Martz F., Peltola R., Fontanay S., Duval R. E., Riitta J. -T., Stark S. Effect of latitude and altitude on the terpenoid and soluble phenolic composition of juniper (*Juniperus communis*) needles and evaluation of their antibacterial activity in the boreal zone. *J. Agr. Food Chem.* 2009. Vol. 57, no. 20. P. 9575–9584. doi: 10.1021/jf902423k

Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M. Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization: a case study using four tannins. *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 38, no. 9. P. 2794–802. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.04.049

Northup R. R., Dahlgren R. A., McColl J. G. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: a positive feedback? *Biogeochem.* 1998. Vol. 42, no. 1. P. 189–220. doi: 10.1007/978-94-017-2691-7_10

Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Loponen J., Pihlaja K. Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties. *Phytochem. Analysis.* 2001. Vol. 12, no. 2. P. 128–133. doi: 10.1002/pca.568

Preston C. M., Nault J. R., Trofymow J. A., Smyth C., CIDET Working Group. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. *Ecosystems.* 2009. Vol. 12, no. 7. P. 1053–1077. doi: 10.1007/s10021-009-9266-0

Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., Whitham T. G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7, no. 2. P. 127–134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00562.x

Schweitzer J. A., Madritch M. D., Bailey J. K., LeRoy C. J., Fischer D. G., Rehill B. J., Lindroth R. L., Hagerman A. E., Wooley S. C., Hart S. C., Whitham T. G. From genes to ecosystems: The genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* Model. *Ecosystems.* 2008. Vol. 11, no. 6. P. 1005–1020. doi: 10.1007/s10021-008-9173-9

Triebwasser D. J., Tharayil N., Preston C. M., Gerard P. D. The susceptibility of soil enzymes to inhibition by leaf litter tannins is dependent on the tannin chemistry, enzyme class and vegetation history. *New Phytol.* 2012. Vol. 196, no. 4. P. 1122–1132. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04346.x

Received November 07, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Артемкина Наталья Александровна

старший научный сотрудник лаб. наземных экосистем, к. х. н.

Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение

Федерального исследовательского центра

«Кольский научный центр РАН»

Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл., Россия, 184209

эл. почта: n.artemkina@ksc.ru

тел.: (81555) 79252

CONTRIBUTOR:

Artemkina, Natalia

Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences

14a Akademgorodok St., 184209 Apatity, Russia

e-mail: n.artemkina@ksc.ru

tel.: (81555) 79252

ХРОНИКА

XIII МЕЖДУНАРОДНЫЙ НЕМАТОЛОГИЧЕСКИЙ СИМПОЗИУМ «НЕМАТОДЫ И ДРУГИЕ ECDYSOZOA В ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ» (Петрозаводск, 29 июля – 4 августа 2019 года)

В Федеральном исследовательском центре «Карельский научный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН) уже в третий раз состоялся Международный Нематологический симпозиум «Нематоды и другие Ecdysozoa в изменяющейся среде обитания». Организатором симпозиума выступила лаборатория паразитологии животных и растений Инсти-

тута биологии – обособленного подразделения КарНЦ РАН, коллектив которой уже более полувека проводит нематологические исследования. Соорганизаторы мероприятия – Зоологический институт РАН; Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН; Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения РАН и науч-



© фото Игоря Георгиевского



ные общества: Российское общество нематологов и Паразитологическое общество. Симпозиум проведен при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-20108) и спонсора мероприятия (компания Corteva Agriscience™). Он стал заметным научным событием как для нематологов – ученых, занимающихся непосредственным изучением круглых червей (нематод), так и для широкого круга специалистов, вовлеченных в практическую работу с нематодами, последствиями их жизнедеятельности, профилактикой заболеваний животных и растений, вызываемых этими беспозвоночными животными.

В работе симпозиума приняли участие 112 человек, среди них ученые из России и ряда зарубежных стран (Бельгия, Великобритания, Республика Корея, Нигерия). Участники симпозиума были представлены активно и успешно работающими учеными из основных центров нематологии Российской Федерации, в том числе молодыми учеными, аспирантами и студентами; зарубежными коллегами-нематологами; участниками учебного курса по сельскохозяйственной нематологии, освещающего вопросы применения фундаментальных знаний по экологии и биологии основных видов нематод – паразитов растений, наносящих значительных ущерб сельскому хозяйству РФ; слушателями открытых научных лекций, проводимых в течение симпозиума, и участниками

открытого научного лектория и мастер-классов, проводимых после закрытия научной части симпозиума. Подавляющее большинство докладов представлены на английском языке. Пленарные доклады и научные лекции, представленные на английском языке, переводились на русский язык.

Международные нематологические симпозиумы являются традиционной формой встреч (один раз в два года) российских нематологов и их зарубежных коллег с целью обсуждения теоретических вопросов и практических проблем нематологии, рассмотрения среды обитания нематод и других Ecdysozoa, функционирования их популяций, инструментов регуляции численности нематод и эволюционно близких к ним организмов в изменяющейся биосфере, включая антропогенное воздействие на экосистемы. Эти вопросы, подпадающие под фундаментальную проблему экологии – взаимоотношения организма и среды, наряду с проблемами таксономии, эволюции и филогении нематод были и остаются центром внимания международных нематологических симпозиумов в течение более 25 лет. Современные фундаментальные и прикладные научные достижения обсуждались в рамках 4 тематических сессий симпозиума, затрагивающих основные направления нематологии (морфология, таксономия, экология, биология, филогения, эволюция жизненных циклов, микроэволюционные процессы, паразито-хозяйинные отношения



и др.). На симпозиуме представлены как устные, так и стендовые доклады, на которые было выделено дополнительное время, часто превышаемое из-за оживленных дискуссий. В рамках симпозиума также проведены открытые научные лекции и практические занятия для студентов, аспирантов и научных сотрудников.

На пленарной сессии были представлены содержательные доклады, посвященные фундаментальным исследованиям в области нематологии. Врио директора Центра паразитологии ИПЭЭ РАН д. б. н. **С. Э. Спиридонов** рассказал об истории создания Российского общества нематологов (РОН) и проведения международных симпозиумов РОН за 25 лет существования общества, напомнил о роли личности в истории науки на примере известных ученых с мировым именем, чья неоценимая помощь и поддержка помогла становлению научной коммуникации российских нематологов с зарубежными коллегами в формате нематологических симпозиумов РОН. Д. б. н. **А. Ю. Рысс** (ЗИН РАН) представил интересный материал по эволюции полигостальных циклов развития на примере отдельных видов нематод и о происхождении систем «фитопаразит – хозяин – переносчик» (на примере рода *Bursaphelenchus*). Профессор **Роланд Перри** (University of Hertfordshire, United Kingdom) представил объемный доклад о стратегиях выживания нематод с concentra-

цией внимания на фитопаразитических видах и о возможностях использования этих знаний для регуляции численности указанных видов на экономически важных сельскохозяйственных культурах. Чл.-корр. РАН **В. В. Юшин** (ННЦМБ ДВО РАН) с соавторами в докладе по эволюционной морфологии обсудил интереснейший материал о филогении экдизозойных червей (Nematoda, Nematomorpha, Kinorhyncha, Loricifera и Priapulida) «через призму мужских гамет» как морфологического признака, отражающего их филогению; д. б. н. **С. В. Зиновьева** (ЦЕПАР ИПЭЭ РАН) представила новые результаты изучения молекулярных аспектов ответных реакций устойчивых и восприимчивых растений томата на заражение *Meloidogyne incognita* и способности галловой нематоды к репродукции.

Сессия «Биология, экология, физиология и разнообразие круглых червей и других личняющих беспозвоночных (Ecdysozoa)» объединила как устные, так и стендовые доклады самой разнообразной тематики. Из наиболее запоминающихся – доклад о микроэволюционных процессах у нематод, паразитирующих в многоножках, в котором к. б. н. **С. В. Малышева** (ИПЭЭ РАН) показала, почему эндемичный вид *Pachyiulus krivolutskyi*, встречающийся в западной части Кавказского хребта, является привлекательным объектом для изучения



микроэволюционных процессов нематод. **Ник Смол** из Гентского университета (Бельгия) посвятила свой доклад международной системе NEMYS, содержащей таксономическую и экологическую информацию о морских нематодах. Особое внимание было уделено динамичности и эволюции этой базы данных, новым возможностям для ее использования, интегрирования ее в базу данных морских организмов (WoRMS). К. б. н. **С. Б. Таболин** (ЦЕПАР ИПЭЭ РАН) презентовал материалы по видовому составу нематофауны винограда полуострова Крым, более подробно остановившись на фитопаразитических нематодах. На стендовой сессии было представлено 10 докладов, которые коротко (в течение 3–5 мин.) и живо обсуждались аудиторией. Соавторы доклада об ультраструктуре яиц цистообразующих нематод поведали о новом методе криофиксации SPRF – простом в использовании, малозатратном и полезном

для широкого круга нематологических исследований. Доклад д. б. н. **В. О. Мокиевского** (Институт океанологии РАН) с соавторами был посвящен морфологическим описаниям видов свободноживущих водных нематод и их правильному представлению в таксономических публикациях. В докладе **Т. В. Наумовой** и **В. Г. Гагарина** дан обзор современного состояния фауны свободноживущих нематод озера Байкал и определены причины разнообразия фауны; в докладе **И. О. Попова** и **Е. Н. Поповой** представлены сведения о распространении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* и идентифицированы климатические предикторы, ограничивающие распространение клеща. Часть докладов этой секции были посвящены биохимическим и молекулярным исследованиям нематод различных групп.

Сессия «Паразитические нематоды: разнообразие и взаимоотношения с хозяином» была



наиболее представительной и собрала в себя доклады, отражающие экологические вопросы исследования нематод разных систематических групп. Д. б. н. **Е. П. Иешко** (ИБ КарНЦ РАН) открыл сессию пленарным докладом, посвященным популяционным параметрам паразитарных сообществ нематод у обыкновенной бурозубки, представил доказательства популяционной устойчивости паразито-хозяйственных отношений для всех массовых видов нематод бурозубки; к. б. н. **С. В. Бугмырин** (ИБ КарНЦ РАН) рассказал о первой находке личинок *Baylisascaris transfuga* (Ascarididae) у мышевидных грызунов в естественных условиях. **К. С. Полянина** (ЗИН РАН) сделала презентацию о жизненном цикле ксилобионтных нематод на примере трех видов паразитов, описав нематодозы парковых и лесных насаждений лиственных деревьев. На стендовой сессии большинство докладов вызвали оживленное обсуждение участниками и гостями симпозиума. Были представлены материалы изучения видового разнообразия паразитических организмов, в основном нематод, у разных видов животных: птиц (**Д. И. Лебедева, Г. А. Яковлева**), рыб (**Л. В. Аникиева**), насекомоядных грызунов (**Л. А. Беспятова, И. А. Никонорова**) и у растений, в основном сельскохозяйственных культур (**Dong Woon Lee, Н. Д. Тихомирова, К. В. Бутенко**); сведения о сотрудничестве научных и природоохранных

организаций в области нематологии и защиты растений – мониторинговых исследованиях сотрудников лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН в музее-заповеднике «Кижы» (**Е. М. Матвеева, С. В. Бугмырин**), где была представлена актуальная информация о картофельной нематоды – вредителя картофеля и о таежном клеще *Ixodes persulcatus*, его ареале, динамике численности и об эффективности акарицидных обработок территорий музея-заповедника. Часть докладов сессии были посвящены физиологическим и биохимическим аспектам паразито-хозяйственных отношений (**С. В. Зиновьева, Е. Г. Шерудило**).

На сессии «Сообщества нематод и их роль в биомониторинге наземных и водных экосистем» пленарный доклад д. б. н. **А. В. Чесунова** (МГУ) был посвящен строению и поведению своеобразных нематод отряда Desmoscolecida, занимающих важное место в сообществах глубоководных нематод Мирового океана. В двух сообщениях **А. А. Сущук** и **Е. М. Матвеевой** с соавторами представлены результаты работ лаборатории паразитологии животных и растений по изменению разнообразия и динамике сообществ почвообитающих нематод в связи с долговременными изменениями растительного покрова и трансформацией почв, выполняемых в рамках госзадания лаборатории. В стендовой сессии представлено и обсуждено



также много интересных докладов, в том числе материалы по фауне свободноживущих нематод в Японском (**А. А. Милованкина, Н. П. Фадеева**) и Желтом (**Ю. А. Требухова** с соавторами) морях. Большая часть стендов отражали исследования сообществ почвенных нематод в различных типах почв и биоценозах: представлены особенности сообществ почвенных нематод таежных и тундровых почв (**А. А. Кудрин** с соавторами, **Е. М. Матвеева, А. А. Суцук, М. Г. Юркевич** и др.), затронуты вопросы биоиндикационной роли нематод (**Е. Н. Попова** с соавторами). Обсуждение характеристик сообществ нематод плавно перетекло в дискуссию по оценке влияния факторов среды на биологические параметры и использование математической статистики для описания этих процессов на круглом столе, модератором которого выступил д. б. н. **В. О. Мокиевский**.

На сессии «Меры контроля численности и регуляции вредоносности экономически значимых и карантинных видов паразитических нематод» к. б. н. **М. В. Приданниковым** (ИПЭЭ РАН) представлен очень интересный и полезный пленарный доклад об интеграции фундаментальной нематологии с прикладными исследованиями в области защиты растений. **О. В. Синкевич** с соавторами описали ситуацию с распространением золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* на территории Республики Карелия. Иссле-

дователь из Нигерии **О. А. Fabiyi** (University of Ilorin) представила занимательный с практической точки зрения материал о синтезе фурфурола из сельскохозяйственных отходов и его применении как метода контроля численности фитонематоды *M. incognita*, паразитирующей на моркови. В рамках сессии обсуждались также стендовые доклады, посвященные экономически значимым и карантинным видам паразитических нематод: дан обзор их распространения (**О. В. Синкевич, С. Н. Лябзина, И. М. Одоевская** с соавторами, **J. Coosemans**), влияния различных факторов на развитие паразитических нематод, способов регуляции их численности (**Dong Woon Lee, Young-hwa Choi, Е. М. Матвеева** с соавторами).

В цикле научно-популярных и познавательных лекций в формате «Лекционные полчаса» для участников симпозиума и ученых Карельского научного центра РАН **чл.-корр. РАН В. В. Юшин** представил увлекательные научно-популярные сведения о нематодах («Нематоды: прогресс в тупике эволюции»), затронул вопросы консолидации ученых, занимающихся различными группами организмов, проблему комплексности проводимых исследований и обмена информацией на научных мероприятиях, более тесного сотрудничества между научными сообществами; профессор **Роланд Перри** (University of Hertfordshire, UK) рассказал о прин-

циях подготовки научной статьи для публикации в международных журналах; **Ник Смол** (Ghent university, Belgium) ознакомила слушателей с образовательными программами для российских студентов в Гентском университете.

Все заслушанные доклады и дискуссии по основным направлениям нематологии показали актуальность и высокий уровень представленных сообщений. Общее число докладов, включая 4 стендовые сессии с короткой, 3–5-минутной презентацией материала стенда, составило 68, они вошли в изданный по материалам симпозиума сборник тезисов докладов. Электронный вариант сборника представлен на сайте симпозиума: <http://conf.krc.karelia.ru/index.php/nematode/nematode2019>. Тезисы докладов, представленных на симпозиуме, будут опубликованы в научном журнале «Russian Journal of Nematology» на английском языке (2019, № 2).

Молодым ученым была предоставлена возможность выступить с докладами и стендовыми сообщениями о своей научной работе, обсудить полученные результаты с известными отечественными и зарубежными специалистами в данной области. Обсуждение результатов исследований и публикация материалов позволяет внести принципиальные обновления в лекционные курсы, учебно-методические пособия, используемые при подготовке научно-педагогических кадров, тем самым симпозиум содействует профессиональному росту молодых ученых, развитию молодежных инициатив и закреплению научных кадров, распространению и внедрению результатов научных исследований, поддержанию преемственности в российской науке.

Таким образом, многолетняя практика проведения нематологических симпозиумов показывает, что обсуждение широкого круга проблем на симпозиуме способствует модернизации и развитию этого направления биологической науки, решению задач, поставленных перед российской наукой, сохранению и развитию традиций действующих школ России и зарубежья, укреплению научных связей между учеными из разных стран, формированию приоритетов развития современной нематологии.

В рамках мероприятий симпозиума уже стало традицией проводить для специалистов сельскохозяйственных предприятий, химических компаний, организаций, связанных с защитой растений, интенсивный курс по сельскохозяйственной нематологии. Экспертами-преподавателями курса выступили к. б. н. **М. В. Приданников** (ЦЕПАР ИПЭЭ РАН, Москва) – по паразитическим немато-

дам основных сельскохозяйственных культур, д. б. н. **А. Ю. Рысс** (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) – по нематодам – паразитам древесных и травянистых растений, **Р. В. Хусаинов** (ЦЕПАР ИПЭЭ РАН, Москва) – по методам сбора, выделения и идентификации основных видов фитопаразитических нематод, аспирант ЗИН РАН **К. С. Полянина** – по нематодам – паразитам древесных и травянистых растений (практические занятия). В программе курса были три лекции и практические занятия по сбору, препарированию и идентификации фитонематод (10 часов). Отзывы участников подтверждают востребованность фундаментальных знаний на практике: в настоящее время нематология сформировалась в мощную научно-практическую отрасль, связывающую фундаментальную науку с прикладными направлениями в области защиты растений.

В ходе заседания членов РОН рассмотрено место проведения следующего (XIV) Международного Нематологического симпозиума – есть предварительная договоренность, что он состоится на базе лаборатории паразитологии (заведующий д. б. н. Б. В. Ромашов) Воронежского заповедника.

В целях популяризации науки, решения кадрового вопроса в науке через поиск новых форм привлечения студентов и школьников к исследовательской деятельности, развитие молодежных инициатив была организована презентация научных достижений в области нематологии и их практического применения в виде Открытого научного лектория и мастер-классов по практической нематологии для взрослых и детей – новый формат просветительской работы при проведении научных мероприятий, который был очень хорошо воспринят всеми, кто посетил Карельский научный центр РАН, прослушал лекции; дети увлеклись работой с микроскопом и изучением мира, невидимого человеческому глазу (объявления о лекциях и мастер-классах были размещены на сайте симпозиума <http://conf.krc.karelia.ru/index.php/nematode/nematode2019>, а также распространялись через социальные сети).

Участниками особо отмечена организация симпозиума и слаженная работа сотрудников ИБ КарНЦ РАН – членов Оргкомитета, которая позволила ученым успешно и в полной мере представить результаты исследований, обменяться взглядами по важнейшим перспективам развития науки о нематодах и экдизозоях, познакомиться с природой и объектами культурного наследия Севера.

Е. М. Матвеева, А. А. Суцук

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 отдельные выпуски 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 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 общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. 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 Dulldurga:

(a) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

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.

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

No. 11, 2019

“ECOLOGICAL STUDIES”

TABLE OF CONTENTS

L. A. Kolpashchikov, M. G. Bondar', V. V. Mikhailov. CONTEMPORARY HISTORY OF THE TAIMYR POPULATION OF WILD REINDEER: PATTERNS, MANAGEMENT, THREATS AND CONSERVATION OPTIONS	5
D. S. Rybakov. CURRENT TRENDS IN AIR POLLUTION AND LIFE EXPECTANCY IN THE REPUBLIC OF KARELIA	21
N. P. Milyanchuk, N. V. Ilmast, O. P. Sterligova, E. N. Rasputina, I. V. Filatov. THE FISH POPULATION OF LAKE SYAMOZERO NEAR A TROUT FARM	42
I. A. Baryshev, Ya. A. Kuchko. CURRENT STATE OF ZOOPLANKTON AND ZOOBENTOS IN A POOL STRETCH OF THE SUNA RIVER (LAKE ONEGO CATCHMENT) AFTER A PERIOD OF TIMBER RAFTING AND ALTERATION OF THE HYDROLOGICAL REGIME	50
D. A. Efremov, A. E. Veselov, M. A. Ruch'ev. THE BEHAVIOR OF YOUNG SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) IN THE RIVER LIZHMA (LAKE ONEGO).	59
E. V. Ivanter. NOTES ON THE STUDIES OF VARIATIONS IN THE NUMBERS OF THE BANK VOLE (<i>MYODES GLAREOLUS</i> SCHR.) IN THE NORTHERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE	74
A. N. Gromtsev, V. A. Karpin, N. V. Petrov, Yu. V. Presnuhin, A. V. Tuyunen, M. S. Levina. ECOLOGICAL–LANDSCAPE CHARACTERISTICS OF PROTECTIVE FORESTS ON THE SOUTH-EASTERN SHORE OF LAKE ONEGO	89
A. N. Solodovnikov. EARLY STAGES OF NEEDLE LITTER DECOMPOSITION IN A COWBERRY PINE STAND IN THE MIDDLE TAIGA OF KARELIA	97
E. V. Moshkina, O. N. Bakhmet, M. V. Medvedeva, A. V. Mamai, A. V. Zachinyaeva, Yu. N. Tkachenko. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SOILS UNDER VEGETATION MICROGROUPS IN A MIDDLE-TAIGA COWBERRY PINE FOREST IN KARELIA	107
N. A. Artemkina. AGE-SPECIFIC CONTENT OF CONDENSED TANNINS IN THE NEEDLES OF <i>PICEA ABIES</i> SSP. <i>OBOVATA</i> (LEDEB.) DOMIN	122
CHRONICLE	
E. M. Matveeva, A. A. Sushchuk. 13 th International Nematological Symposium "Nematodes and other Ecdysozoa under changing environments" (Petrozavodsk, July 29 – August 4, 2019)	130
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	137

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 11, 2019

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 26.11.2019. Дата выхода 30.11.2019. Формат 60x84¹/₈.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 15,3. Усл. печ. л. 16,7.
Тираж 100 экз. Заказ 586. 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