

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 5, 2020

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2020

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

Редакционный совет

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

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н.; А. 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», 2020
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2020
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2020
© Институт леса КарНЦ РАН, 2020

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 5, 2020

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2020

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

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

Published since January 2009

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, 2020
- © Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020
- © Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020
- © Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020

УДК 631. 461: 574. 2

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕЛИННЫХ И ПОСТАГРОГЕННЫХ ТУНДРОВЫХ ПОЧВ (НА ПРИМЕРЕ АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

В. А. Ковалева, С. В. Денева, Е. М. Лаптева

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

Рассмотрены стадияльно-эволюционные аспекты агро- и постагрогенного почвообразования в биоклиматических условиях тундровой зоны. Для сравнительного анализа выбраны почвы ненарушенной ерниково-ивняковой моховой тундры (глеезем криометаморфический) и разнотравно-злакового луга (глеезем криометаморфический постагрогенный), сформировавшегося на месте многолетнего сеяного луга, функционировавшего в течение 35 лет. Снятие агрорежима способствует внедрению в состав и структуру фитоценоза постагрогенной экосистемы аборигенных видов трав, злаков, мхов, кустарников. При этом на момент проведения исследований постагрогенная экосистема сохранила общий облик лугового растительного сообщества, а ее почва – признаки агрогенно преобразованной почвы (наличие гумусоаккумулятивных горизонтов с высоким содержанием биогенных элементов). В исследуемых почвах определены численность бактерий и спор грибов, длина грибного мицелия, оценено функциональное состояние прокариот на основе соотношения живых и мертвых клеток бактерий, охарактеризована эколого-трофическая структура микробных сообществ. Общей закономерностью для рассмотренных почв является приуроченность максимальной численности микроорганизмов к верхним органогенным и/или органо-минеральным (гумусоаккумулятивным) горизонтам, где основу комплекса прокариот составляют живые клетки бактерий. Общая численность бактерий в поверхностном горизонте почвы постагрогенной экосистемы в 1,5 раза выше по сравнению с подобным горизонтом почвы ненарушенного участка. По численности спор грибов ($93,8 \pm 12,7$ млн кл./г почвы) и длине грибного мицелия ($1017,4 \pm 123,4$ м/г почвы) на первое место выходит почва целинной тундры, в постагрогенной почве эти показатели в 3 раза ниже. Низкие коэффициенты минерализации свидетельствуют о замедленном протекании процессов минерализации органического вещества в тундровых почвах как целинной (0,6), так и постагрогенной (0,7) экосистем. Для почвы последней отмечен более высокий уровень трофности и биогенности.

Ключевые слова: тундровые почвы; постагрогенная экосистема; микробное сообщество почв; живые/мертвые бактерии.

V. A. Kovaleva, S. V. Deneva, E. M. Lapteva. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF VIRGIN AND POST-AGROGENIC TUNDRA SOILS (EXAMPLE OF THE ARCTIC ZONE OF THE KOMI REPUBLIC)

We studied the evolutionary aspects of different stages of agrogenic and post-agrogenic soil formation in the tundra zone. In order to perform a comparative analysis, we studied soils of virgin dwarf birch-willow moss tundra (Epistagnic-Endogleyic Luvisol)

and of a forbs-grass meadow Epistagnic-Gelic Cambisol) formed where a perennial seeded meadow had operated for 35 years. Discontinuation of agricultural use triggers the re-invasion of native species of herbs, grasses, mosses, and shrubs into the composition and structure of the plant community of the post-agrogenic ecosystem. At the time of our study, the post-agrogenic ecosystem retained the general appearance of a meadow plant community, and its soil showed signs of farming-transformed soil (the presence of humus-accumulating horizons with a high content of nutrients). The number of bacteria and fungal spores, and the mycelium length were determined in the soils. The functional state of Prokariota was estimated by the ratio between living cells and dead cells of bacteria. We also described the eco-trophic structure of the microbial communities. A common pattern for the two soils was that the number of microorganisms was the highest in the upper organogenic and/or organomineral (humus-accumulation) soil horizons, where a majority of Prokariota were potentially viable bacterial cells. The total number of bacteria in the soil of the post-agrogenic ecosystem was 1.5-fold higher than in the virgin tundra community. In terms of the number of fungal spores (93.8 ± 12.7 million cells per g of soil) and mycelium length (1017.4 ± 123.4 m/g) the leading position is occupied by the tundra soil, while these parameters in the post-agrogenic soil were thrice lower. Low coefficients of mineralization indicate that the process of organic matter mineralization is slow in both the virgin tundra (0.6) and the post-agrogenic (0.7) ecosystems. The latter shows a higher level of trophicity and biogenicity.

Key words: tundra soils; post-agrogenic ecosystem, soil microbial community, living/dead bacteria.

Введение

Суровость климата тундровой зоны определила специфику сельского хозяйства в Воркутинском районе Республики Коми. В 50-х годах прошлого века в связи с развитием угольной промышленности в регионе возникла необходимость создания животноводческого хозяйства с местной кормовой базой [Биогеоэкологические..., 1979]. Для создания многолетних сенокосных лугов на водораздельных территориях И. С. Хантимером [1974] разработана схема географически адаптированного земледелия с посевом местных видов многолетних трав: мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) и лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.). В результате сельскохозяйственного освоения на месте тундровых биогеоценозов сформировались высокопродуктивные луга с характерной для них почвой, которые, как показали многолетние наблюдения [Экологические..., 1991; Панюков и др., 2005], в течение 40 лет практически не требовали коренного улучшения и пересева трав. В конце 1990-х годов после прекращения сельскохозяйственного использования луга перешли на следующую стадию своего развития – стадию постагрогенной трансформации [Экологические..., 2009; Ковалева и др., 2014].

Выведенные из агрорежима сенокосные луга в окрестностях г. Воркуты – уникальные объекты для изучения постагрогенного процесса в условиях Крайнего Севера, не имеющие аналогов в мире. На этих участках в течение

последних десятилетий активно ведутся исследования трансформации растительных сообществ и почв, проходящих различные стадии реградации в постагрогенный период своего развития [Котелина и др., 1998; Посттехногенные..., 2002; Панюков и др., 2005; Экологические..., 2009]. Получены первые данные об изменении структуры и состава комплекса почвенных беспозвоночных на участках освоенной тундры [Таскаева и др., 2019]. Информация о почвенных микроорганизмах как об одном из важнейших компонентов экосистемы, участвующем в преобразовании органического вещества, носит фрагментарный характер [Ковалева и др., 2014, 2016]. Исследование качественных и количественных параметров микробных сообществ постагрогенной почвы вместе с другими ее характеристиками позволяет оценить экологическую устойчивость экосистем, раскрыть механизмы постагрогенной сукцессии в тундровой зоне.

Объекты и методы

Исследования проводили в августе 2014 г. в Воркутинском районе Республики Коми, который входит в состав Арктической зоны Российской Федерации. Район исследования расположен в юго-восточной части Большеземельской тундры (БЗТ), занимает часть полово-холмистой равнины, покрытой возвышенными моренными грядами – мусюрами. Климат региона характеризуется суровостью и континентальностью. Средняя годовая температура

тура $-4...-7,6$ °С, средняя температура июля $+8...+13$ °С, среднемесячная температура января -20 °С. За год выпадает в среднем около 500 мм осадков.

Ключевые участки, почвы которых послужили непосредственными объектами исследования, расположены на расстоянии 500 м друг от друга, в 2 км к западу от г. Воркуты, на вершине водораздельного холма Нерусовой-Мусюр, в ерниково-ивняковой моховой тундре (фоновый участок; $67^{\circ}31'$ с. ш. $64^{\circ}08'$ в. д.) и на выведенном из хозяйственного оборота многолетнем сеянном лугу (постагрогенный; $67^{\circ}53'$ с. ш. $64^{\circ}11'$ в. д.). Многолетняя мерзлота не сливающаяся, ее верхняя граница находится на уровне ~ 2 м от поверхности почвы. Для диагностики и идентификации почв использованы принципы классификации почв России [Классификация..., 2004; Полевой..., 2008]. Приведена корреляция наименований почв с системой мировой базы почвенных ресурсов [IUSS Working..., 2014].

Участок 1. Ерниково-ивняковая моховая тундра с типичным для водораздельных территорий подзоны южных кустарниковых тундр растительным покровом. В кустарниковом ярусе доминируют бореальные и гипоарктические виды ив (*Salix glauca* L., *S. lanata* L., *S. lapponum* L. и *S. phyllicifolia* L.) и *Betula nana* L. В сложении травяно-кустарничкового яруса преобладают *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium uliginosum* L. при значительном участии *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Arctous alpina* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Из травянистых растений заметное участие принимают *Carex globularis* L., *Solidago virgaurea* L., *Euphrasia frigida* L., *Festuca ovina* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. и *Rubus arcticus* L. Мохово-лишайниковый ярус сплошной или почти сплошной, сложен зелеными и политриховыми мхами, пятнами присутствуют кустистые лишайники. Почва – глеезем криометаморфический [Классификация..., 2004; Полевой..., 2008] (Epistagn-Endogleyic Luvisol [IUSS Working..., 2014]).

Участок 2. Постагрогенная экосистема; растительное сообщество представлено разнотравно-злаковым лугом, сформировавшимся на месте многолетнего сеяного луга, созданного в 1965 году при освоении ерниково-ивняковой моховой тундры методом залужения [Хантимер, 1974]. В конце 1990-х гг. сенокосение и внесение удобрений носили нерегулярный характер, а в 2001 г. луг перешел в состояние залежи. После снятия агрорежима изменились состав и структура фитоценоза за счет активного внедрения местных видов злаков и трав: *Descampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Chamaene-*

tion angustifolium (L.) Scop., *Veronica longifolia* L. и др. Образовавшиеся разнотравно-злаковые синусии имеют общее проективное покрытие около 40 %. В последние годы луг активно зарастает ивняком, начинает формироваться моховой ярус из пионерных видов зеленых мхов с общим проективным покрытием до 30 %. Почва – глеезем криометаморфический постагрогенный [Классификация..., 2004; Полевой..., 2008] (Epistagni-Gelic Cambisol [IUSS Working..., 2014]).

Физико-химические исследования образцов почв выполняли в экоаналитической лаборатории, ЦКП «Хроматография» и отделе почвоведения Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Значения pH водной и солевой вытяжек измеряли потенциометрически на иономере универсальном Анион-4100 (Россия), массовую долю общего углерода ω ($C_{\text{общ}}$) и азота ω ($N_{\text{общ}}$) – хроматографически на CHNS-О-элементном анализаторе EA 1110 (CarloErba, Италия). Содержание подвижных форм фосфора и калия определяли по Кирсанову в модификации ЦИНАО; обменных катионов – по Гедройцу с вытеснением $1,0$ н NH_4Cl и последующей атомно-эмиссионной спектроскопией на ICP SpectroCiros CCD.

Для микробиологических исследований отбор проб проводили из генетических горизонтов опорных разрезов. На тщательно зачищенной стенке разреза из каждого выделенного почвенного горизонта образцы почв отбирали в 3-кратной повторности с соблюдением стерильности. Пробы помещали в стерильные полиэтиленовые пакеты с замком, в тот же день замораживали и хранили до проведения микробиологических исследований при температуре $-18...-20$ °С [Методы..., 1991; Добровольская, 2002].

Для оценки общего количества клеток бактерий и спор грибов, длины грибного мицелия использовали метод люминесцентной микроскопии [Звягинцев и др., 2005]. Препараты для подсчета спор и мицелия грибов (повторность пятикратная) окрашивали красителем CalcofluorWhite ST [Полянская и др., 1995], для учета живых и мертвых клеток бактерий – красителем L7012 (LIVE/DEAD BacLightBacterialViabilityKits) [LIVE/DEAD..., 1994]. Численность эколого-трофических групп микроорганизмов учитывали на основе результатов посевов почвенных суспензий на плотные питательные среды [Методы..., 1991]. Для оценки количества аммонификаторов использовали мясо-пептонный агар; микроорганизмов, ассимилирующих минеральные формы азота, – крахмало-аммиачный агар; олиготрофов – голодный агар; олиго-

нитрофилов – среду Эшби; педотрофов – почвенный агар; микроскопических грибов – среду Чапека. Из каждого образца почвы готовили по три почвенные суспензии с последующим посевом каждой суспензии на три чашки Петри (итого для каждой среды готовили по 9 чашек Петри на один почвенный образец). Интенсивность микробиологических процессов минерализации органического вещества оценивали по индексам минерализации, иммобилизации, общей олиготрофности и олиготрофности по азоту, микробиологической трансформации растительных остатков, коэффициенту сукцессии и показателю общей биогенности почвы [Методы..., 1991; Биодиагностика..., 2012].

Для каждого микробиологического параметра рассчитывали среднее значение и стандартное отклонение. Все данные приводили в расчете на абсолютно сухую навеску почвы. Полученные экспериментальные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Химические параметры почв. Почва фонового участка – глеезем криометаморфический, характерный для юго-востока БЗТ тип почв. Такие почвы занимают дренированные автоморфные ландшафты полого-увалистых всхолмленных равнин. Строение их профиля выражено формулой: O1–O2–O3ao–Bg–CRM1–CRM2g–CRM3g–CRM, Cg. Органогенный горизонт, представленный оторфованной подстилкой мощностью 5–10 см, обильно пронизан корнями растений, легко отделяется от минеральной части профиля. Отличительной особенностью последней является сочетание глеевого и криометаморфических горизонтов. Для глеевого горизонта, расположенного под оторфованной подстилкой, характерны тиксотропность во влажном состоянии, уплотнение и компактность – в сухом. Криометаморфические горизонты не оглеены, обладают специфической округло-ооидной структурой [Русанова, Шахтарова, 2013; Rusanova et al., 2015]. Для данных почв характерны оглеение, криогенная сортировка частиц, агрегация материала, низкое содержание гумуса в минеральной части профиля (табл. 1). Кислая реакция среды, нисходящая миграция Fe-органических соединений определяют выщелачивание биофильных элементов, что подтверждается низкими значениями степени насыщенности основаниями, особенно в поверхностном O1 и оглеенном Bg горизонтах (37 и 42 % соответственно). За-

пасы органического вещества сосредоточены в основном в верхних органогенных горизонтах, для которых характерна биогенная аккумуляция элементов питания растений. Широкое соотношение величин C/N (18,2–41,2) в биологически активных горизонтах свидетельствует о замедленных процессах разложения растительных остатков и незначительной продукции минерального азота [Duchaufour, Manganot, 1957; Федорец, Бахмет, 2003; Шамрикова и др., 2019].

Почва 14-летней залежи – глеезем криометаморфический постагрогенный – имеет следующее строение: W–AY1ao–AY2ao–AY3ra,g–Bg–CRM1–CRM2g–CRM3g. Ее отличительной особенностью является присутствие в верхней части профиля гумусоаккумулятивного (AY) и слабо оглеенного Bg горизонтов. Ниже залегает совокупность механически не преобразованных в результате длительного сельскохозяйственного использования криометаморфических горизонтов, аналогичных почве зонального тундрового биогеоценоза. Несмотря на то что освоенная почва наследует элювиальный тип дифференциации профиля, который сопровождается поверхностным глееобразованием, морфохромохимические признаки последнего (серо-сизые и охристо-бурые пятна) в горизонте Bg, залегающем под одернованным гумусоаккумулятивным слоем AY, выражены в меньшей степени по сравнению с почвой фонового участка. Агрогенная трансформация целинной тундровой почвы связана с механической обработкой (распахивание, боронование), применением удобрений и мелиорацией данного сельскохозяйственного угодья. Применяемая агротехника привела к преобразованию глеезема криометаморфического в окультуренную тундровую почву – глеезем криометаморфический [Арчегова, 2007], в верхней части профиля которого сформирован хорошо выраженный агрогумусовый (пахотный) горизонт P.

На современном этапе наблюдается регрессия почвы бывшего пахотного участка, которая заключается в последующей трансформации морфологического строения профиля. В соответствии с потенциалом природных факторов почвообразования отмечена последовательная дифференциация бывшего пахотного горизонта, сравнительно однородного по строению и составу, на следующие генетические горизонты: поверхностный гумусово-слаборазвитый (W), дерновый (AYao) с включением грубогумусового материала, состоящего из механической смеси минеральных компонентов и различных по степени минерализации орга-

Таблица 1. Некоторые физико-химические показатели почв исследованных ключевых участков
 Table 1. Some physical and chemical parameters of soils of the studied key areas

Горизонт Horizon	Глубина, см Depth, cm	pH		Гидролитическая кислотность Hydrolitic acidity	Обменные катионы Exchangeabl bases		Массовая доля ω , % Mass fraction ω , %		C/N	Подвижные формы Mobile forms	
		H ₂ O	KCl		Ca ²⁺	Mg ²⁺	C _{общ} Total C	N _{общ} Total N		P ₂ O ₅	K ₂ O
Почва: глеезем криогеоморфический, ерниково-ивняковая моховая тундра Epistagni-Endogleyc Luvisol, Dwarf birch-willow-mossy tundra											
O1	0-5	4,1	4,7	65,5	35,1	4,2	1,0	40,8	41,2	183	1780
O2	5-8	4,2	5,2	56,3	40,5	3,2	1,2	27,7	22,5	235	894
O3ao	8-12	4,8	5,5	39,3	31,2	2,5	0,8	15,9	18,7	207	702
Bg	12-33	4,1	4,7	7,3	4,1	1,2	0,04	0,2	7,1	133	553
CRM1	33-51	4,0	5,0	6,1	7,0	2,1	0,05	0,5	9,1	100	107
CRM2g	51-125	5,3	6,0	3,0	12,2	3,2	0,04	0,2	5,6	68	155
CRM3g	125-142	5,6	6,1	2,8	14,8	3,3	0,05	0,3	6,1	81	92
CRM,Cg	142-155	5,8	6,5	2,8	14,2	3,5	0,06	0,4	6,3	93	116
Почва: глеезем криогеоморфический постарогенный, 14-летняя залежь Epistagni-Gelic Cambisol (sown perennial grasslands), Fourteen-year-old fallow											
W	0-3	4,8	5,6	36,7	33,1	5,5	1,3	37,4	28,6	304	2724
AУ1ao	3-6	4,6	5,4	42,0	33,6	4,4	1,9	31,1	16,4	402	1878
AУ2ao	6-7	4,5	5,3	37,5	10,7	1,2	1,0	13,4	13,3	343	631
AУ3pa,g	7-14	4,1	4,7	11,0	6,2	0,6	0,3	3,5	12,1	154	395
Bg	14-36	4,2	4,8	7,8	2,2	0,5	0,05	0,6	10,6	34	134
CRM1	36-57	4,3	5,0	6,4	4,6	1,4	0,04	0,3	7,0	58	157
CRM2g	57-110	4,7	5,5	4,3	11,5	3,2	0,04	0,3	6,8	116	134
CRM3g	110-135	5,0	5,9	2,7	13,5	3,5	0,04	0,3	6,6	154	136

Таблица 2. Профильное распределение численности клеток бактерий, мицелия и спор грибов в почвах ключевых участков ($x \pm \sigma$)*

Table 2. Profile distribution of bacterial cells, mycelium and fungal spores in soils of key areas ($x \pm \sigma$)*

Горизонт Horizon	Глубина, см Depth, cm	Численность бактерий, млрд кл./г почвы Bacterial count, billion cells/g of soil			Численность спор грибов, млн кл./г почвы Spores of mushrooms count, mln cells/g of soil	Длина мицелия грибов, м/г почвы Fungal mycelium length, m/g of soil
		Общая Total	Живые бактерии Live bacteria	Мертвые бактерии Dead bacteria		
Почва: глеезем криометаморфический, ерничково-ивняковая моховая тундра Epistagni-Endogleyic Luvisol, Dwarf birch-willow-mossy tundra						
O1	0–5	1,43	1,2 ± 0,3	0,230 ± 0,02	93,8 ± 12,7	1017,4 ± 123,4
O2	5–8	0,78	0,64 ± 0,05	0,140 ± 0,05	70,5 ± 4,8	531,8 ± 11,6
O3ao	8–12	0,54	0,42 ± 0,05	0,120 ± 0,01	54,5 ± 1,5	423,6 ± 12,5
Bg	12–33	0,22	0,13 ± 0,03	0,092 ± 0,01	11,5 ± 1,5	-
CRM1	33–51	0,21	0,12 ± 0,04	0,090 ± 0,02	6,2 ± 1,2	-
CRM2g	51–125	0,11	0,051 ± 0,012	0,061 ± 0,013	3,6 ± 0,7	-
CRM3g	125–142	0,11	0,049 ± 0,011	0,058 ± 0,012	4,5 ± 0,8	-
CRM,Cg	142–155	0,11	0,047 ± 0,011	0,053 ± 0,011	3,5 ± 0,2	-
Почва: глеезем криометаморфический постагрогенный, 14-летняя залежь Epistagni-Gelic Cambisol (sown perennial grasslands), Fourteen-year-old fallow						
W	0–3	2,20	1,8 ± 0,4	0,4 ± 0,1	32,4 ± 12,1	352,3 ± 22,8
AУ1ao	3–6	1,30	1,1 ± 0,5	0,2 ± 0,06	29,2 ± 4,7	162,9 ± 14,3
AУ2ao	6–7	0,73	0,63 ± 0,08	0,1 ± 0,03	18,1 ± 2,2	71,2 ± 4,2
AУ3pa,g	7–14	0,18	0,13 ± 0,04	0,050 ± 0,012	15,6 ± 1,1	48,0 ± 1,6
Bg	14–36	0,15	0,12 ± 0,03	0,032 ± 0,009	8,2 ± 1,2	-
CRM1	36–57	0,06	0,031 ± 0,008	0,030 ± 0,008	6,4 ± 0,8	-
CRM2g	57–110	0,07	0,040 ± 0,011	0,029 ± 0,011	5,2 ± 0,6	-
CRM3g	110–135	0,07	0,038 ± 0,007	0,030 ± 0,007	5,3 ± 0,7	-

Примечание. *x – среднее значение, σ – стандартное отклонение; «-» – не обнаружено.

Note. *x – average value, σ – standard deviation; “-” – not detected.

нических остатков, и гумусоаккумулятивный (AУpa,g). Мощность бывшего пахотного слоя спустя 14 лет после снятия агрорежима составляет около 14 см, его нижняя граница, хорошо выраженная в пахотных почвах, постепенно нивелируется.

Сельскохозяйственное освоение тундровых территорий, хотя и чрезвычайно ограниченное по площади, вызывает соответствующие изменения в сбалансированности биологического круговорота и свойствах почв. Почва постагрогенного участка имеет слабокислую реакцию среды и характеризуется относительно высоким содержанием азота, а также подвижных форм фосфора и калия по сравнению с почвой целинной тундровой экосистемы (см. табл. 1). Это является результатом не только длительного внесения минеральных и органических удобрений в период эксплуатации сеяного луга, но и высвобождения этих элементов при разложении травянистых растительных остатков в постагрогенный период его существования.

Микробиологическая характеристика почв. Проведенные исследования показали,

что во всех рассмотренных нами почвах микроорганизмы сконцентрированы в верхних органических горизонтах; в минеральных их количество резко снижено (табл. 2).

В принципе, такое распределение микроорганизмов характерно для почв различных климатических зон и связано с уменьшением вниз по профилю общего содержания почвенного органического вещества [Добровольская и др., 2015]. Однако в тундровых почвах органо-аккумулятивный слой заметно выделяется своей обособленностью, резко контрастируя с минеральной толщей как по содержанию биогенных элементов [Панюков и др., 2005; Хабибуллина, 2009; Кузнецова и др., 2012], так и по численности микроорганизмов (см. табл. 2).

В поверхностном слое бывшего пахотного горизонта (в дернине почвы залежного участка) численность бактерий в 1,5 раза выше по сравнению с целинной почвой. Вниз по профилю она резко снижается и в минеральной части профиля, не преобразованной процессами окультуривания, характеризуется теми же величинами численности прокариот, что и почва

природной тундровой экосистемы – $(0,1-0,15) \times 10^9$ кл./г почвы.

В органогенных горизонтах сосредоточена не только основная масса микроорганизмов, но и наиболее функционально активная ее часть. Об этом свидетельствуют данные, полученные при оценке соотношения живых и мертвых клеток бактерий. Результаты исследований показали, что в верхних органо-аккумулятивных горизонтах как целинной, так и постагрогенной почвы на долю мертвых клеток приходится от 9 до 23 % общего числа бактерий. В минеральных горизонтах на фоне снижения общей численности бактерий доля мертвых клеток увеличивается до 43–55 %. Это вызвано неблагоприятными условиями для жизнедеятельности микроорганизмов, складывающимися в избыточно увлажненной, слабо аэрируемой минеральной толще тундровых почв, характеризующейся развитием процессов оглеения. Преобладание в процентном отношении живых клеток бактерий над мертвыми по всему почвенному профилю 14-летней залежи свидетельствует о более высокой в ней функциональной активности бактериального пула. Скорее всего, это связано с меньшей выраженностью глеевых процессов и тиксотропностью поверхностных минеральных горизонтов почвы постагрогенного участка, а также его более благоприятным термическим режимом [Каверин и др., 2014], что в большей степени способствует развитию и активному функционированию бактериального сообщества.

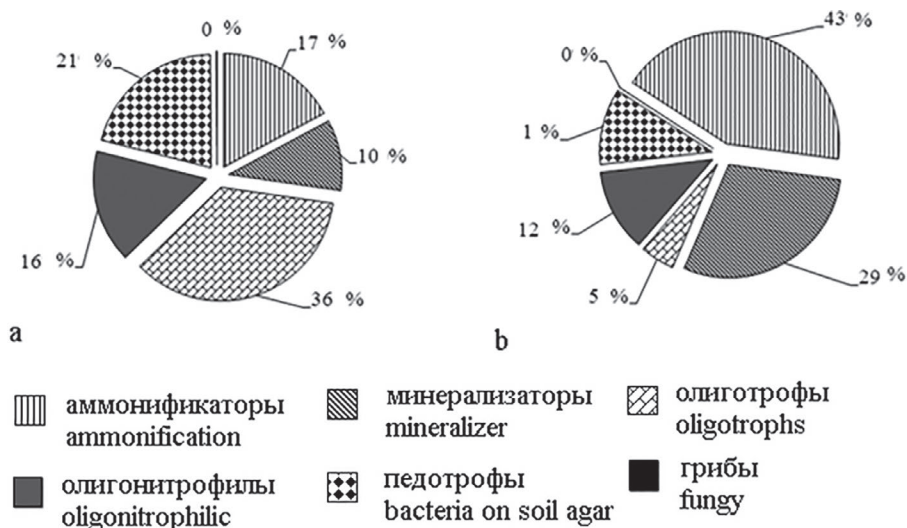
Профильное распределение численности спор грибов в почвах рассматриваемых экосистем воркутинской тундры соотносится с распределением в них прокариот: максимальное количество спор выявлено в верхних слоях органогенных горизонтов, минимальное – в минеральной толще почвенного профиля (см. табл. 2). Однако в постагрогенной почве отмечены более низкие показатели численности спор и длины грибного мицелия [Ковалева и др., 2017]. В горизонте W почвы залежного участка они почти в 3 раза ниже по сравнению с подгоризонтом O1 целинной почвы. Глубина проникновения мицелия грибов ограничена здесь мощностью бывшего пахотного горизонта и не выходит за пределы его 14-сантиметровой толщи.

Достаточно четко индицирует различие в микробных комплексах соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов в рассмотренных почвах (рис.) Для микробных сообществ почвы ерниково-ивняковой моховой тундры характерна относительно высокая численность бактерий олиготрофного блока

(олиготрофы, олигонитрофилы, педотрофы), способных утилизировать элементы минерального питания и азота из рассеянного состояния. Это специфика ненарушенных тундровых почв [Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001; Кухаренко, 2009; Хабибуллина, 2009], что подтверждено и полученными нами данными. В эколого-трофической структуре микробного сообщества постагрогенной почвы на первое место по численности (как абсолютной, так и относительной) выходят аммонификаторы, что, по всей видимости, связано с более благоприятными условиями, складывающимися здесь для функционирования микроорганизмов. В экосистеме разнотравно-злакового луга большая часть опада представлена легко минерализуемой травянистой растительностью, в то время как в ненарушенном биогеоценозе основная доля приходится на мхи, осоки, листья и веточки кустарничков и кустарников, опад которых долго разлагается и характеризуется низким содержанием азота. Различия в составе растительного материала, поступающего на поверхность и в глубь почвы, способствуют активному развитию в почве залежи микроорганизмов, усваивающих органические источники азота.

Специфика качественного и количественного состава растительного материала, поступающего на поверхность и непосредственно в почву исследуемых экосистем, оказывает существенное влияние также на интенсивность и направленность микробиологических процессов преобразования органического вещества. В органогенных горизонтах почв как постагрогенной, так и ненарушенной экосистем коэффициенты минерализации ниже 1 (табл. 3).

Доминирование в ненарушенной почве олиготрофов, извлекающих мономерные соединения при низкой их концентрации в среде, и олигонитрофилов, связывающих азот из рассеянного состояния, показывает повышенную олиготрофность среды по углероду и азоту. Доказательством более высокой трофности почвы залежи и наличия здесь более выраженного аккумулятивного процесса служат низкие значения коэффициентов олиготрофности (не превышают единицы в биогенно-аккумулятивном слое почвы) и значения коэффициента иммобилизации более 1. Таким образом, постагрогенная почва характеризуется более высоким уровнем биогенности по сравнению с почвой ненарушенного тундрового биогеоценоза, несмотря на то что залежь является формирующейся экосистемой, на молодость которой указывают относительно низкие коэффициенты сукцессии (табл. 3). Однако нару-



Соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов в ненарушенной (а) и постагрогенной (б) тундровых почвах
 The ratio of ecological-trophic groups of microorganisms in undisturbed (a) and post-agrogenic (b) tundra soils

Таблица 3. Активность микробиологических процессов в почвах
 Table 3. The activity of microbiological processes in the soils

Кoeffициент Coefficient	Ерниково-ивняковая моховая тундра Dwarf birch-willow-mossy tundra	Разнотравно-злаковый луг (14-летняя залежь) Grass meadow (Fourteen-year-old fallow)
Минерализации Mineralization	0,6	0,7
Иммобилизации Immobilization	1,7	1,5
Микробной трансформации растительных остатков Microbial transformation of plant residues	76,4	186,1
Олиготрофности по азоту Nitrogen oligotrophy	0,9	0,1
Общей олиготрофности Total oligotrophy	1,3	0,3
Сукцессии Succession	50	3
Относительный показатель биогенности почвы Relative indicator of soil biogenesis	141	2550

шение баланса между аккумуляцией и трансформацией растительных остатков в почве разнотравно-злакового луга после снятия агрорежима приводит к накоплению неразложившихся растительных остатков на поверхности почвы залежи. Все вышесказанное согласуется с ранее опубликованными результатами исследований функциональной активности микроорганизмов в тундровых почвах [Стенина, 1978; Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 1995; Кухаренко и др., 2009; Евдокимова и др., 2018].

Заключение

В целом для исследуемых экосистем характерна резко выраженная приуроченность физиологически активной части микробного сообщества к верхней части профиля, как в целинной тундровой почве, так и в постагрогенной. Поступление растительных остатков и процессы их превращения микроорганизмами ограничиваются преимущественно органомогенными и гумусово-аккумулятивными горизонтами, что является спецификой всех северных почв и на-

ходит отражение в количественных показателях, характеризующих почвенные микробсообщества.

За 14 лет постагрогенной трансформации в составе и структуре многолетнего сеяного луга произошли изменения, проявляющиеся в исчезновении однородности состава растительного сообщества и появлении разнотравно-злаковых синузид с внедрением местных видов злаков и трав. Кроме того, в последние годы луг начал активно зарастать ивняком. При этом формирующееся растительное сообщество продолжает сохранять черты агроценоза, что определяет структуру почвенного профиля и высокое содержание в почве биогенных элементов. Сформировавшийся в результате сельскохозяйственного освоения в почве луга гумусоаккумулятивный слой с хорошо выраженной дерниной сохраняется и после снятия агрорежима.

Структура и состав микробного сообщества постагрогенной почвы определены составом растительного сообщества и, соответственно, характером поступающего опада, а также свойствами почвы. По сравнению с ненарушенной почва разнотравно-злакового луга характеризуется относительно высокими показателями численности бактерий и их функциональной активности. Преобладание бактерий, использующих органические источники азота, над олиготрофами и олигонитрофилами свидетельствует об обеспеченности постагрогенной почвы доступным для микроорганизмов органическим веществом и связанным азотом, которые поступают в почву с травянистым опадом. В фитоценозе ненарушенной экосистемы доминируют ивы и карликовая березка, а в напочвенном покрове – мхи, трудногидролизующий опад которых определяет активное развитие грибного мицелия и высокую долю бактерий олиготрофного блока в эколого-трофической структуре микробного сообщества.

В целом при сравнении почвенных микробсообществ постагрогенной и ненарушенной тундровой почвы можно отметить слабую выраженность восстановительной тенденции почвы, находящейся в состоянии залежи в течение последних 14 лет.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Литература

Арчегова И. Б. Термический режим тундровых почв в условиях освоения и восстановления естест-

венной растительности // Почвоведение. 2007. № 8. С. 954–960.

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточно-европейской тундре / Ред. И. Б. Арчегова, Н. С. Котелина. Л.: Наука, 1979. 192 с.

Биодиагностика почв: методология и методы исследований / Ред. К. Ш. Казеева, С. И. Колесникова. Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2012. 260 с.

Добровольская Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: Академкнига, 2002. 281 с.

Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г., Чернов И. Ю., Головченко А. В., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Манучарова Н. А., Марфенина О. Е., Полянская Л. М., Степанов А. Л., Умаров М. М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096. doi: 10.7868/S0032180X15090038

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 184 с.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микрофлора почв тундровой зоны Кольского полуострова // Почвоведение. 1995. № 12. С. 1487–1497.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П., Мязин В. А. Физико-химические и микробиологические характеристики почв полуострова Рыбачий // Почвоведение. 2018. № 1. С. 78–85. doi: 10.7868/S0032180X18010082

Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв: Учебник. М.: МГУ, 2005. 445 с.

Каверин Д. А., Пастухов А. В., Мажитова Г. Г. Температурный режим тундровых почв и подстилающих многолетнемерзлых пород (европейский северо-восток России) // Криосфера Земли. 2014. Т. 18, № 3. С. 23–32.

Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

Ковалева В. А., Денева С. В., Панюков А. Н., Лаптева Е. М. Почвенные грибы как компоненты постагрогенных биогеоценозов в тундровой зоне // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 3(201). С. 7–14.

Ковалева В. А., Денева С. В., Панюков А. Н. Микробиологические показатели почвы постагрогенного биогеоценоза в тундровой зоне // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 4(198). С. 2–9.

Ковалева В. А., Хабибуллина Ф. М., Арчегова И. Б., Панюков А. Н. Характеристика биоты постагрогенной экосистемы в тундровой зоне // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2014. № 3(19). С. 70–74.

Котелина Н. С., Арчегова И. Б., Романов Г. Г., Турбанова Л. П. Особенности природопользования и перспективы природовосстановления на Крайнем Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 147 с.

Кузнецова Е. Г., Ковалева В. А., Хабибуллина Ф. М., Панюков А. Н. Влияние породных отвалов на тундровые экосистемы в Воркутинском промышленном районе // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1–8. С. 2118–2122.

Кухаренко О. С., Добровольская Т. Г., Головченко А. В., Степанов А. Л., Матышак Г. В. Структура гетеротрофного блока бактерий в тундровых почвах полуострова Ямал // Почвоведение. 2009. № 4. С. 463–468.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Ред. Д. Г. Звягинцев. М.: МГУ, 1991. 304 с.

Панюков А. Н., Котелина Н. С., Арчегова И. Б., Хабибуллина Ф. М. Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 120 с.

Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 159 с.

Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 182 с.

Полянская Л. М., Добровольская Т. Г., Павлова О. С., Лысак Л. В., Звягинцев Д. Г. Микробные комплексы в разных типах биогеоценозов Окского заповедника // Микробиология. 1995. Т. 64, № 6. С. 815–823.

Посттехногенные экосистемы Севера / Ред. И. Б. Арчегова. СПб.: Наука, 2002. 159 с.

Русанова Г. В., Шахтарова О. В. Особенности автоморфного почвообразования в ландшафтах Большеземельской тундры // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2013. № 3(15). С. 27–34.

Стенина Т. А. Биологическая активность почв Воркутинской тундры // Почвоведение. 1978. № 10. С. 59–64.

Таскаева А. А., Мандрик Е. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. Характеристика сообществ микроартропод постагрогенных и естественных тундровых почв европейского северо-востока России // Почвоведение. 2019. № 6. С. 711–721. doi: 10.1134/S0032180X19060121

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.

Хабибуллина Ф. М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем северо-

ро-востока европейской части России: Дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 364 с.

Хантимер И. С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 227 с.

Шамрикова Е. В., Кубик О. С., Денева С. В., Пунегов В. В. Состав водорастворимой фракции почв побережья Баренцева моря: органический углерод и азот, низкомолекулярные компоненты // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1322–1338. doi: 10.1134/S0032180X19110108

Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов восточноевропейской тундры / Ред. И. Б. Арчегова. Л.: Наука, 1991. 152 с.

Экологические принципы природопользования и природовосстановления на Севере / Ред. И. Б. Арчегова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2009. 176 с.

Duchaufour Ph., Mangenot F. Recherches sur l'évolution 1957 expérimentale de certains humus. I et II // Humification biologique et abiologique (Ann. Agr.). 1957. No. 4. P. 573–583.

IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No 106. FAO, Rome, 2014. 181 p.

LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit (L 7012), instruction manual with appendix. Molecular Probes, 1994.

Rusanova G., Deneva S., Shakhtarova O., Lapteva E. Specificity of soil forming processes and properties of upland soils in the south-east of the Bolshezemel'skaya tundra // Soil Science in Int. Year of Soils: Article book of the Proceed. of the Int. Congress (Sochi, Russia, Oct. 19–23, 2015). Moscow, 2015. P. 356–360.

Поступила в редакцию 15.11.2019

References

Archegova I. B. Termicheskiy rezhim tundrovyykh pochv v usloviyakh osvoeniya i vosstanovleniya estestvennoi rastitel'nosti [Thermal regime of tundra soils under conditions of development and restoration of natural vegetation]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 2007. No. 8. P. 954–960.

Biodiagnostika pochv: metodologiya i metody issledovaniy [Biodiagnostics of soils: methodology and research methods]. Rostov-on-Don: YFU, 2012. 260 p.

Biogeotsenologicheskie issledovaniya na seyanykh lugakh v vostochno-evropeiskoi tundre [Biogeocenological studies in seeded meadows in the East European tundra]. Leningrad: Nauka, 1979. 192 p.

Dobrovol'skaya T. G. Struktura bakterialnykh soobshchestv pochv [The structure of bacterial communities of soils]. Moscow: Akademkniga, 2002. 281 p.

Dobrovol'skaya T. G., Zvyagintsev D. G., Chernov I. Y., Golovchenko A. V., Zenova G. M., Lysak L. V., Manucharova N. A., Marfenina O. E., Polyanskaya L. M., Stepanov A. L., Umarov M. M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils. *Eurasian Soil Sci.* 2015. Vol. 48, no. 9. P. 959–967. doi: 10.1134/S1064229315090033

Ekologicheskie osnovy upravleniya produktivnost'yu agrofitotsenozov vostochnoevropeiskoi tundry [Ecological

basics of productivity management of agrophytocenoses in the East European tundra]. Leningrad: Nauka, 1991. 152 p.

Ekologicheskie printsipy prirodopol'zovaniya i prirodovosstanovleniya na Severe [Ecological principles of nature management and environmental remediation in the North]. Syktyvkar, 2009. 176 p.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P. Mikroorganizmy tundrovyykh i lesnykh podzolov Kol'skogo Severa [Microorganisms of tundra and forest podzols of the Kola North]. Apatity: KSC RAS, 2001. 184 p.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P. Mikroflora pochv tundrovoi zony Kol'skogo poluostrova [Microflora of tundra soils in the Kola Peninsula]. *Eurasian Soil Sci.* 1996. Vol. 28, no. 12. P. 188–203.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P., Myazin V. A. Physicochemical and Microbiological Characteristics of Tundra Soils on the Rybachii Peninsula. *Eurasian Soil Sci.* 2018. Vol. 51, no. 1. P. 81–88. doi: 10.7868/S0032180X18010082

Fedorets N. G., Bakhmet O. N. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh [Ecological features of carbohydrate and nitrogen transformations in forest soils]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. 240 p.

- Kaverin D. A., Pastukhov A. V., Mazhitova G. G. Temperaturnyi rezhim tundrovyykh pochv i podstilayushchikh mnogoletnemerzlykh porod (evropeiskii severo-vostok Rossii) [Temperature regime of tundra soils and underlying permafrost (northeastern European Russia)]. *Earth's Cryosphere*. 2014. Vol. 18, no. 3. P. 23–32.
- Khabibullina F. M. Pochvennaya mikrobiota estestvennykh i antropogenno narushennykh ekosistem severo-vostoka evropeiskoi chasti Rossii [Soil mycobiota of natural and man-made disturbed ecosystems in the north-east of the European part of Russia]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2009. 364 p.
- Khantimer I. S. Sel'skokhozyaistvennoe osvoenie tundry [Agricultural development of the tundra]. Leningrad: Nauka, 1974. 227 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oikumena, 2004. 342 p.
- Kotelina N. S., Archegova I. B., Romanov G. G., Turubanova L. P. Osobennosti prirodopol'zovaniya i perspektivy prirodovosstanovleniya na Krainem Severe Rossii [Features of nature management and prospects for nature restoration in the Russian Far North]. Ekaterinburg: UrO RAN, 1998. 147 p.
- Kovaleva V. A., Deneva S. V., Panyukov A. N., Lapteva E. M. Pochvennye griby kak komponenty postagrogennykh biogeotsenozov v tundrovoi zone [Soil fungi as components of postagrogenic biogeocoenoses in tundra]. *Vestnik Inst. biol. Komi NTs UrO RAN* [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2017. No. 3(201). P. 7–14.
- Kovaleva V. A., Deneva S. V., Panyukov A. N. Mikrobiologicheskie pokazateli pochvy postagrogennogo biogeotsenoz v tundrovoi zone [Microbiological characteristics of soil of postagrogenic biogeocoenosis in tundra]. *Vestnik Inst. biol. Komi NTs UrO RAN* [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2016. No. 4(198). P. 2–9.
- Kovaleva V. A., Khabibullina F. M., Archegova I. B., Panyukov A. N. Kharakteristika bioty postagrogennoi ekosistemy v tundrovoi zone [Biota of the postagrogenic ecosystem in the tundra zone]. *Izvestiya Komi NTs UrO RAN* [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2014. No. 3(19). P. 70–74.
- Kukhareenko O. S., Dobrovol'skaya T. G., Golovchenko A. V., Stepanov A. L., Matyshak G. V. The structure of the bacterial heterotrophic block in tundra soils of Yamal Peninsula. *Eurasian Soil Sci.* 2009. Vol. 42, no. 4. P. 426–431. doi: 10.1134/S1064229309040097
- Kuznetsova E. G., Kovaleva V. A., Khabibullina F. M., Panyukov A. N. Vliyanie porodnykh otvalov na tundrovye ekosistemy v Vorkutinskom promyshlennom raione [Influence of waste dumps on tundra ecosystems in the Vorkuta industrial region]. *Izvestiya Samarskogo nauch. tsentra RAN* [Proceed. Samara SC RAS]. 2012. Vol. 14, no. 1–8. P. 2118–2122.
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Moscow: MSU, 1991. 304 p.
- Panyukov A. N., Kotelina N. S., Archegova I. B., Khabibullina F. M. Biologicheskoe raznoobrazie i produktivnost' antropogennykh ekosistem Krainego Severa [Biological diversity and productivity of anthropogenic ecosystems of the Far North]. Ekaterinburg, 2005. 120 p.
- Parinkina O. M. Mikroflora tundrovyykh pochv [Microflora of tundra soils]. Leningrad: Nauka, 1989. 159 p.
- Polevoi opredelitel' pochv Rossii [Field guide for soils of Russia]. Moscow: Pochv. inst. im. V. V. Dokuchaeva, 2008. 182 p.
- Polyanskaya L. M., Dobrovol'skaya T. G., Pavlova O. S., Lysak L. V., Zvyagintsev D. G. Mikrobnnye komplekсы v raznykh tipakh biogeotsenozov Okskogo zapovednika [Microbial complexes in different types of biogeocoenoses of the Oksky State Nature Biosphere Reserve]. *Mikrobiol.* [Microbiology (Mikrobiologiya)]. 1995. Vol. 64, no. 6. P. 815–823.
- Posttekhonogennye ekosistemy Severa [Post-technological ecosystems of the North]. St. Petersburg: Nauka, 2002. 159 p.
- Rusanova G. V., Shakhtarova O. V. Osobennosti avtomorfno go pochvoobrazovaniya v landshaftakh Bolshezemelskoi tundry [Pedogenesis in automorphic landscapes of Bolshezemelskaya tundra]. *Izvestiya Komi NTs UrO RAN* [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2013. No. 3(15). P. 27–34.
- Shamrikova E. V., Kubik O. S., Deneva S. V., Punegov V. V. Composition of the water-soluble soil fraction on the Barents Sea coast: Organic carbon and nitrogen, low-molecular weight components. *Eurasian Soil Sci.* 2019. Vol. 52, no. 11. P. 1347–1362. doi: 10.1134/S1064229319110103
- Stenina T. A. Biologicheskaya aktivnost' pochv Vorkutinskoi tundry [Biological activity of soils of the Vorkuta tundra]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1978. No. 10. P. 59–64.
- Taskaeva A. A., Mandrik E. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. Kharakteristika soobshchestv mikroartropod postagrogennykh i estestvennykh tundrovyykh pochv evropeiskogo severo-vostoka Rossii [Characteristics of the microarthropod communities in postagrogenic and tundra soils of the European Northeast of Russia]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 2019. No. 6. P. 711–721. doi: 10.1134/S0032180X19060121
- Zvyagintsev D. G., Babeva I. P., Zenova G. M. Biologiya pochv: Uchebnik [Soil biology: A textbook]. Moscow: MSU, 2005. 445 p.
- Duchaufour Ph., Mangelot F. Recherches sur l'évolution 1957 experimentale de certains humus. I et II. *Humification Biologique et Abiologique (Ann. Agr.)*. 1957. No. 4. P. 573–583. (In French).
- IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No 106. FAO, Rome, 2014. 181 p.
- LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit (L 7012), instruction manual with appendix. *Molecular Probes*. 1994.
- Rusanova G., Deneva S., Shakhtarova O., Lapteva E. Specificity of soil forming processes and properties of upland soils in the south-east of the Bolshezemelskaya tundra. *Soil Science in Int. Year of Soils: Article book of the Proceed. of the Int. Congress (Sochi, Russia, Oct. 19–23, 2015)*. Moscow: MSU, 2015. P. 356–360.

Received November 15, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ковалева Вера Александровна

младший научный сотрудник отдела почвоведения
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика
Коми, Россия, 167982
эл. почта: kovaleva@ib.komisc.ru

Денева Светлана Валентиновна

научный сотрудник отдела почвоведения
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика
Коми, Россия, 167982
эл. почта: denewa@rambler.ru

Лаптева Елена Морисовна

врио зав. отделом почвоведения
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика
Коми, Россия, 167982
эл. почта: lapteva@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Kovaleva, Vera

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi
Republic, Russia
e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

Deneva, Svetlana

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi
Republic, Russia
e-mail: denewa@rambler.ru

Lapteva, Elena

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi
Republic, Russia
e-mail: lapteva@ib.komisc.ru

УДК 599.4 (1–751.1) (1–924.14/.16)

ЛЕТНЕЕ НАСЕЛЕНИЕ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ ООПТ И СМЕЖНЫХ С НИМИ ТЕРРИТОРИЙ НА ВОСТОКЕ ФЕННОСКАНДИИ

В. В. Белкин¹, Ф. В. Федоров¹, А. Н. Ляпунов²

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

² Кировское областное государственное общеобразовательное бюджетное учреждение «Центр дистанционного образования детей», Россия

На восточной окраине Фенноскандии находятся две особо охраняемые природные территории – национальные парки «Водлозерский» и «Кенозерский». Они расположены в относительной близости друг от друга, занимают обширные таежные территории Республики Карелия и Архангельской области. Их отличает представленность старовозрастных лесов и характер сельскохозяйственной освоенности угодий. Видовой состав рукокрылых на этих ООПТ ранее не исследовался, и с уверенностью можно было говорить об обитании там лишь северного кожанка. Специальные учеты летучих мышей на этих территориях проведены с использованием традиционных (паутиновые сети, визуальные наблюдения) и современных (статический ультразвуковой детектор) методов. Учеты проводились на контрольных точках, автомобильных и водных маршрутах. Всего отловлено 28 летучих мышей 4 видов (северный кожанок *Eptesicus nilssonii* Keyserling & Blasius, 1839; ночницы водяная *Myotis daubentonii* Kuhl, 1817; Брандта *M. brandtii* Eversmann, 1845; усатая *M. mystacinus* Kuhl, 1817), зарегистрировано 185 летучих мышей 7 видов (кроме перечисленных – бурый ушан *Plecotus auritus* L., 1758; рыжая вечерница *Nyctalus noctula* Schreber, 1774; двухцветный кожан *Vespertilio murinus* L., 1758; прудовая ночница *M. dasycneme* Boie, 1825; ночница Наттерера *M. nattereri* Kuhl, 1817) и ночницы условной группы Брандта/усатая. Показаны относительное обилие (%) и относительная численность (экз./км маршрута) отдельных видов, а также характерное в целом для подзоны средней тайги доминирование в сообществах рукокрылых северного кожанка. Выявлены самые северные точки летнего обитания усатой ночницы на Европейском Севере России. Сравнительный анализ двух ООПТ по видовому составу, относительному обилию и относительной численности летучих мышей не выявил резких отличий по этим показателям.

Ключевые слова: рукокрылые; видовой состав; относительное обилие; относительная численность; национальные парки; Фенноскандия.

V. V. Belkin, F. V. Fyodorov, A. N. Lyapunov. SUMMER POPULATION OF BATS IN PROTECTED AREAS AND THEIR SURROUNDINGS IN THE EAST OF FENNOSCANDIA

The eastern outskirts of Fennoscandia harbour two protected areas – Vodlozersky and Kenozersky national parks. They are relatively close to each other and occupy vast taiga territories in the Republic of Karelia and the Arkhangelsk Region. They are distinguished for the share of old-growth forests and the pattern of agricultural use of the land. The species composition of bats in these protected areas has not been previously stud-

ied, and the only species definitely known to inhabit the territories was the Northern bat. Special censuses of bats in these areas were carried out using traditional (mist nets, visual observations) and modern (static ultrasonic detector) methods. The counts were carried out at fixed points, along car and water transects. A total of 28 bats of 4 species were captured (Northern bat *Eptesicus nilssonii* Keyserling & Blasius 1839, Daubenton's bat *Myotis daubentonii* Kuhl 1817, Brandt's bat *M. brandtii* Eversmann 1845, whiskered bat *M. mystacinus* Kuhl 1817), and records were made of 185 bats of 7 species (apart from the ones listed above they were the brown long-eared bat *Plecotus auritus* L. 1758, common noctule *Nyctalus noctula* Schreber 1774, parti-coloured bat *Vespertilio murinus* L. 1758, pond bat *M. dasycneme* Boie 1825, Natterer's bat *M. nattereri* Kuhl 1817), and bats classified as Brandt's/whiskered bats. The relative abundance (%) and relative density (ind./km of transect) of some species are reported, as well as the dominance of the northern bat in all the communities, which is characteristic of the middle taiga subzone in general. The northernmost summer habitats of the whiskered bat in the European North of Russia were identified. A comparative analysis of the two protected areas in terms of species composition, relative abundance and relative density of bats did not reveal any sharp differences in these parameters.

Key words: bats; species composition; relative abundance; relative density; national parks; Fennoscandia.

Введение

Восточная окраина Фенноскандии (территория между Онежским озером и Белым морем), которую относят к северному экологическому коридору [Linden et al., 2000; Курхинен и др., 2006], отличается слабой изученностью рукокрылых. Лишь северный кожанок отмечен там повсеместно, тогда как бурый ушан – только в окрестностях пос. Толвуя [Исаков, 1939], а ночницы условной группы Брандта/усатая – в окрестностях оз. Водлозеро [Поляков, 1873]. Все остальные встречи летучих мышей находятся за условной линией восточной границы Фенноскандии по р. Онега [Куликов, Куликова, 2013] в Архангельской обл. (рис. 1) или в межозерье Ладоги и Онеги (центральный экологический коридор) в Республике Карелия [Стрелков, 1958; Марвин, 1959; Зимин, Ивантер, 1969; Лыкова, Коросов, 1995; Чистяков, Богдарина, 2010; Белкин и др., 2015, 2018].

Территория северного экологического коридора, включающая в себя два национальных парка, представляет собой хороший полигон для экологических и фаунистических исследований, что и определило наш выбор места учета рукокрылых. При этом изучение видового состава летучих мышей охватывает не только территории ООПТ, но и в целом восточную окраину Фенноскандии от Онежского озера до реки Онега.

Материалы и методы

Летний учет рукокрылых выполнен в Республике Карелия и Архангельской обл. от Онежско-

го озера и далее на восток до рек Онега, Северная Двина, Пинега. В широтном направлении учеты ограничены 61°31'–64°43' с.ш. Более детальные исследования охватывают территории национальных парков «Водлозерский» (его карельская часть) и «Кенозерский». Учеты проводились в августе 2017 и 2019 гг. Общая протяженность автомобильных учетных маршрутов на восточной окраине Фенноскандии составила более 900 км, из них 360 км – на стандартных трансектах по 40 км каждая. Выполнено четыре водных маршрута на озерах Кенозерского НП.

Стационарные учеты на берегах водоемов, на кордонах НП, в населенных пунктах составили 171 час. Всего с использованием ультразвукового детектора зарегистрировано 185 летучих мышей 7 видов и условная группа Брандта/усатая. Кроме того, в НП «Водлозерский» с использованием паутинных сетей отловлено 28 летучих мышей 4 видов.

Видовое разнообразие, распространение и относительное обилие (% от общего числа учтенных летучих мышей) рукокрылых определяли на отдельных контрольных точках, на автомобильных и водных маршрутах. Учеты проходили по лесным дорогам, вдоль берегов водоемов, по сельскохозяйственным угодьям, в населенных пунктах. Скорость машины составляла около 40 км/ч, а катера – 10–15 км/час. Каждый ночной автомобильный маршрут начинался через 45 минут после захода солнца [Russ et al., 2003; Jones et al., 2013] с учета на трансекте протяженностью 40 км. Это позволило кроме перечисленных показателей получить материалы и по относительной численности рукокрылых (экз./км маршрута). Учет ле-



Рис. 1. Ретроспективный анализ встреч летучих мышей на востоке Фенноскандии и на смежных территориях [по: Поляков, 1873; Бианки, 1916; Исаков, 1939; Бобринский и др., 1965; Марвин, Воловик, 1975; Стрелков, Бунтова, 1982; Стрелков, 1983; Ильин, Смирнов, 2000; Богдарина, Стрелков, 2003; Мамонтов, 2006; Рыков, 2008а, б]:

1 – водяная ночница, 2 – прудовая ночница, 3 – бурый ушан, 4 – двухцветный кожан, 5 – северный кожанок, 6 – ночница Брандта, 7 – ночницы условной группы Брандта/усатая, 8 – восточная граница Фенноскандии

Fig. 1. The retrospective analysis of bat encounters in the east of Fennoscandia and in adjacent territories [after: Polyakov, 1873; Bianki, 1916; Isakov, 1939; Bobrinsky et al., 1965; Marvin, Volovik, 1975; Strelkov, Buntova, 1982; Strelkov, 1983; Il'in, Smirnov, 2000; Bogdarina, Strelkov, 2003; Mamontov, 2006; Rykov, 2008a, b]:

1 – Daubenton's bat, 2 – pond bat, 3 – brown long-eared bat, 4 – parti-coloured bat, 5 – Northern bat, 6 – Brandt's bat, 7 – Brandt's/whiskered bats, 8 – eastern border of Fennoscandia

тучих мышей на контрольных точках проводили в автоматическом режиме в течение всей ночи или со второй ее половины после окончания автомобильного маршрута. Детектор устанавливали за 1 час до захода солнца и снимали через 2 часа после его восхода.

На учетах применяли статический ультразвуковой детектор Song Meter SM2 Bat+ с все-направленным выносным микрофоном, устанавливаемым над крышей машины. Видовая идентификация осуществлялась в автоматическом режиме с помощью программного обеспечения Kaleidoscope Pro ver. 3.1.1. Использовали классификатор для Финляндии, что при

низком разнообразии летучих мышей в нашем регионе повышает точность идентификации видов, которая, по мнению некоторых специалистов, пока еще недостаточно надежна и результаты которой следует принимать с осторожностью, особенно в регионах с десятками видов летучих мышей [Russo, Voigt, 2016; Rydell et al., 2017]. Разделение ночниц Брандта и усатой не проводилось в связи с одинаковой характеристикой издаваемых ими сигналов. Программа позволяет осуществлять безальтернативную идентификацию видов с использованием серии сигналов от 3 до нескольких десятков, а также разделение отдельных файлов эколо-

кации по реальному времени их регистрации, что облегчает выделение отдельных особей. Временной разрыв между файлами составлял, как правило, от 1 до 60 минут. Учитывая скорость движения автомобиля (10–11 м/с), все сигналы одного вида за промежуток времени менее 10 секунд идентифицировались как принадлежащие одной особи. Такой подход минимизирует влияние одной летучей мыши, летающей вокруг детектора, на результаты учета [Miller, 2001].

Учет рукокрылых на водоемах в процессе автомобильных учетов проводили с мостов над всеми пересекаемыми по маршруту реками и ручьями в течение 5 минут [Siivonen, Wermundsen, 2008; Celuch et al., 2016]. Такие же учеты делали по берегам озер и ламб, находившихся в непосредственной близости (5–20 м) от маршрута.

Отлов рукокрылых с использованием паутинных сетей (2 сети размером 3×6 м) позволил провести учет видов в местах предполагаемых дневок и ночной активности летучих мышей. Ограниченный размер сетей обусловлен спецификой их установки и проверки во время ночного учета в условиях высокого травостоя, густого подлеска и порывов ветра по берегам водоемов. Проверка сетей проводилась через каждые 3–4 минуты, т. к. попавшие летучие мыши быстро прогрызают сеть и улетают. Определяли вид, пол животных, время их поимки, передерживали в холщовом мешке до утра, после чего выпускали.

Результаты и обсуждение

Территория карельской части НП «Водлозерский» расположена в подзоне средней тайги, имеет сложную ландшафтную структуру, на ней преобладают коренные ельники и сосняки. Нелесные земли (болота и воды) занимают почти половину лесфонда. Пашни, сенокосы и пастбища хорошо представлены у населенных пунктов и на островах оз. Водлозеро, но имеют значительно меньший по площади удельный вес [Ананьев, Раевский, 2001]. По территории парка, помимо д. Куганаволок, раскиданы старые заброшенные деревни, дачи, кордоны, избышки. Все эти обстоятельства характеризуют территорию как достаточно благоприятную для жизнедеятельности рукокрылых.

Закономерно, что и видовой состав летучих мышей этой территории оказался идентичным сообществу рукокрылых подзоны средней тайги Карелии [Белкин и др., 2018]. С использованием ультразвукового детектора здесь зарегистрированы как оседлые (северный кожанок,

бурый ушан, ночницы водяная, Брандта/усатая, прудовая, Наттерера), так и перелетные (рыжая вечерница, двухцветный кожан) летучие мыши. Обитание первых четырех видов подтверждено и отловами с использованием паутинных сетей, в которые чаще всего и повсеместно попадала ночница Брандта (табл. 1). Встречи усатой ночницы в двух точках НП (Сухая Водла, Келкозеро), а также их совместные зимовки в штольнях подзоны средней тайги [Белкин и др., 2015, 2018] говорят о симпатричности этих видов, которая выражена во многих местах их ареалов [Стрелков, Бунтова, 1982]. Находки усатой ночницы в Финляндии отмечены до 63° с. ш. [Lehmann, 1983–1984], а в Норвегии найдены ее выводковые колонии на широте 62° с. ш. [Michaelson, 2016]. Летние находки вида в НП «Водлозерский» являются самыми северными на Европейском Севере России (62°23' с. ш. 37°08' в. д.).

В широтном направлении, от южной оконечности оз. Водлозеро к северной, заметных изменений в видовом составе рукокрылых не отмечается (рис. 2). На результатах учета сказались биотопы, в которых ставились паутинные сети и детектор, т. к. места ночной активности и охоты различных видов значительно отличаются. Результаты отловов и регистрации детектором летучих мышей в отдельных точках учета позволяют предположить, что на кордоне Сухая Водла была выводковая колония северного кожанка, а на кордоне Вама – ночницы Брандта.

Учет с ультразвуковым детектором на контрольных точках показал более широкий видовой состав летучих мышей, чем по результатам отлова паутинными сетями, в т. ч. высокое относительное обилие водяной и прудовой ночниц, приуроченных к обитанию на водоемах, на берегах которых проводился учет (табл. 2). Опыты по одновременному учету летучих мышей с использованием паутинных сетей и ультразвуковых детекторов проведены С. В. Богдариной [2004] на о. Валаам и Д. А. Васеньковым и В. В. Рожновым [2011] в Московской обл. В обоих случаях результаты учетов показали, что метод акустического учета может быть весьма эффективным инструментом при решении задач оценки видовой состава рукокрылых.

Во всех видах учета в НП «Водлозерский» отмечается доминирование северного кожанка (табл. 2), что, однако, менее выражено, чем в целом для подзоны средней тайги [Белкин и др., 2018]. Обращает на себя внимание необычно частая регистрация бурого ушана на участке дороги Куганаволок – р. Навдручей (рис. 2), что отмечается при учетах крайне редко.

Таблица 1. Результаты отлова рукокрылых паутиными сетями в НП «Водлозерский», экз.

Table 1. The results of bats capture by mist nets in the Vodlozersky National Park, ind.

Место отлова Place of capture	Северный кожанок Northern bat	Ночница Брандта Brandt's bat	Усатая ночница Whiskered bat	Водяная ночница Daubenton's bat	Всего Total
Сухая Водла Sukhaya Vodla	9	1	2	1	13
Навдручей Navdruchey	-	2	-	1	3
Пильмасозеро Pilmasozero	-	2	-	-	2
Келкозеро Kelkozero	-	3	1	-	4
Охтома Okhtoma	-	1	-	-	1
Вама Vama	1	4	-	-	5
Всего Total	10	13	3	2	28

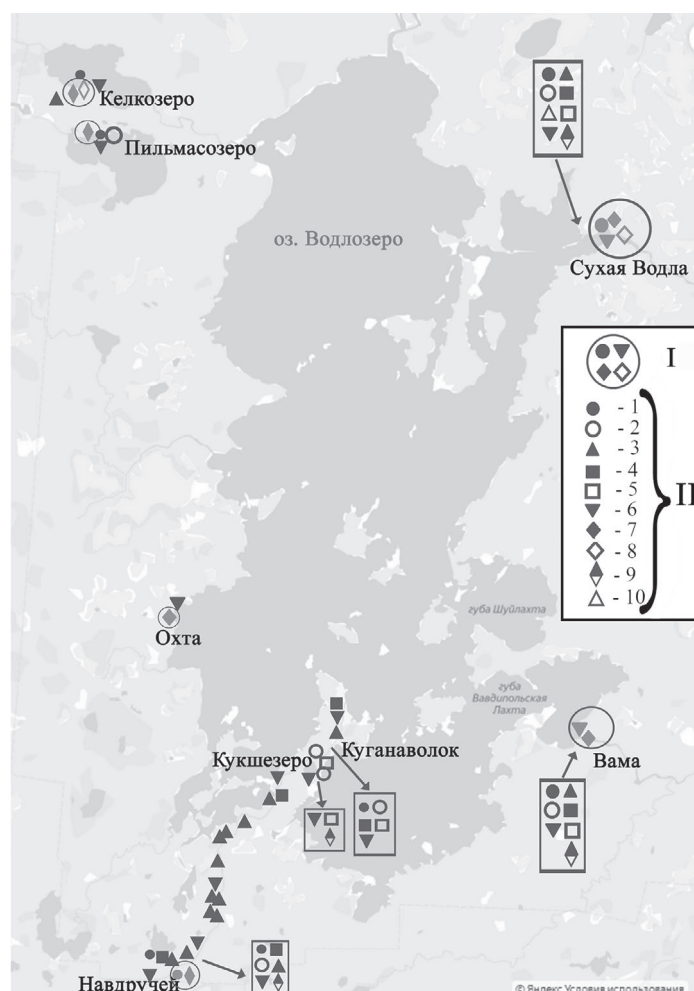


Рис. 2. Результаты учетов рукокрылых в окрестностях оз. Водлозеро с использованием паутиных сетей (I) и ультразвукового детектора (II):

1 – водяная ночница, 2 – прудовая ночница, 3 – бурый ушан, 4 – рыжая вечерница, 5 – двухцветный кожан, 6 – северный кожанок, 7 – ночница Брандта, 8 – усатая ночница, 9 – ночницы условной группы Брандта/усатая, 10 – ночница Наттерера

Fig. 2. The results of bats counts in the vicinity of Lake Vodlozero based on mist nets capture (I) and ultrasonic detector monitoring (II):

1 – Daubenton's bat, 2 – pond bat, 3 – brown long-eared bat, 4 – common noctule, 5 – parti-coloured bat, 6 – Northern bat, 7 – Brandt's bat, 8 – whiskered bat, 9 – Brandt's/whiskered bats, 10 – Natterer's bat

Таблица 2. Относительное обилие летучих мышей на территории НП «Водлозерский», %

Table 2. The relative abundance of bats in the Vodlozersky National Park, %

Вид Species	Отлов паутинными сетями Capture by mist nets	Регистрация ультразвуковым детектором Registration by ultrasonic detector		
		на контрольных точках at the control points	на автомобильных маршрутах on the car routes	в целом total
Северный кожанок Northern bat	35,7	23,0	43,6	33,3
Водяная ночница Daubenton's bat	7,2	18,9	-	9,0
Прудовая ночница Pond bat	-	15,3	7,7	11,5
Бурый ушан Brown long-eared bat	-	10,3	38,4	24,4
Рыжая вечерница Common noctule	-	10,3	7,7	9,0
Двухцветный кожан Parti-coloured bat	-	10,3	2,6	6,4
Ночница Наттерера Natterer's bat	-	2,6	-	1,3
Ночница Брандта Brandt's bat	46,4	-	-	-
Усатая ночница Whiskered bat	10,7	-	-	-
Ночницы Брандта/усатая Brandt's/whiskered bats	-	10,3	-	5,1

На стандартной 40-км трансекте зарегистрирован лишь северный кожанок, относительная численность которого составила 0,150 экз./км маршрута, или 1 экз. на 6,7 км маршрута. На 65 км учетного маршрута вне границ парка, где преобладают вторичные леса и разновозрастные зарастающие вырубки, отмечено два вида – северный кожанок и рыжая вечерница.

Результаты учетов рукокрылых в НП «Кенозерский» с использованием ультразвукового детектора показали, что на автомобильных и водных маршрутах, а также на стационарных точках учета зарегистрировано 5 видов летучих мышей: северный кожанок, бурый ушан, ночницы прудовая и водяная, рыжая вечерница (рис. 3). Кроме того, в дер. Афанасовская (30 км к востоку от территории НП) зарегистрирован двухцветный кожан. Среди рукокрылых НП преобладает северный кожанок – относительное обилие 56 %, тогда как на другие виды приходится от 4 до 16 % (табл. 3). Вдоль р. Онега, по условной границе Фенноскандии, зарегистрирован лишь северный кожанок. Он попадал в учеты и далее на восток Архангельской обл., в т. ч. наряду с двухцветным кожаном по дороге от пос. Пинега до южной оконечности заповедника «Пинежский» (рис. 4).

Учеты на четырех стандартных 40-км трансектах показали, что относительная численность рукокрылых в НП «Кенозерский» в целом составляет 0,115 экз./км, или 1 экз. на 8,7 км маршрута. Для отдельных учетных видов этот показатель составил (экз./км): северный кожанок – 0,075, бурый ушан – 0,010, рыжая вечерница – 0,025, прудовая ночница – 0,005. Судя по литературным данным [Горбачев, Прокофьев, 2013; Емельянов, Христенко, 2013; Jones et al., 2013], эти показатели вполне репрезентативны для относительно небольшой территории парка и наглядно демонстрируют редкость этих видов и, соответственно, необходимость особого к ним отношения.

В целом можно отметить, что видовой состав летучих мышей на изученной территории не отличается от такового в межозерье Ладоги и Онеги (табл. 4), но общая относительная численность рукокрылых на восточной окраине Фенноскандии составила лишь 0,131 экз./км маршрута. Это почти в три раза ниже, чем на территории центрального экологического коридора (0,340 экз./км). При этом по относительному обилию (56,8 %) и по относительной численности (0,100 экз./км) северный кожанок также доминировал среди других рукокрылых.

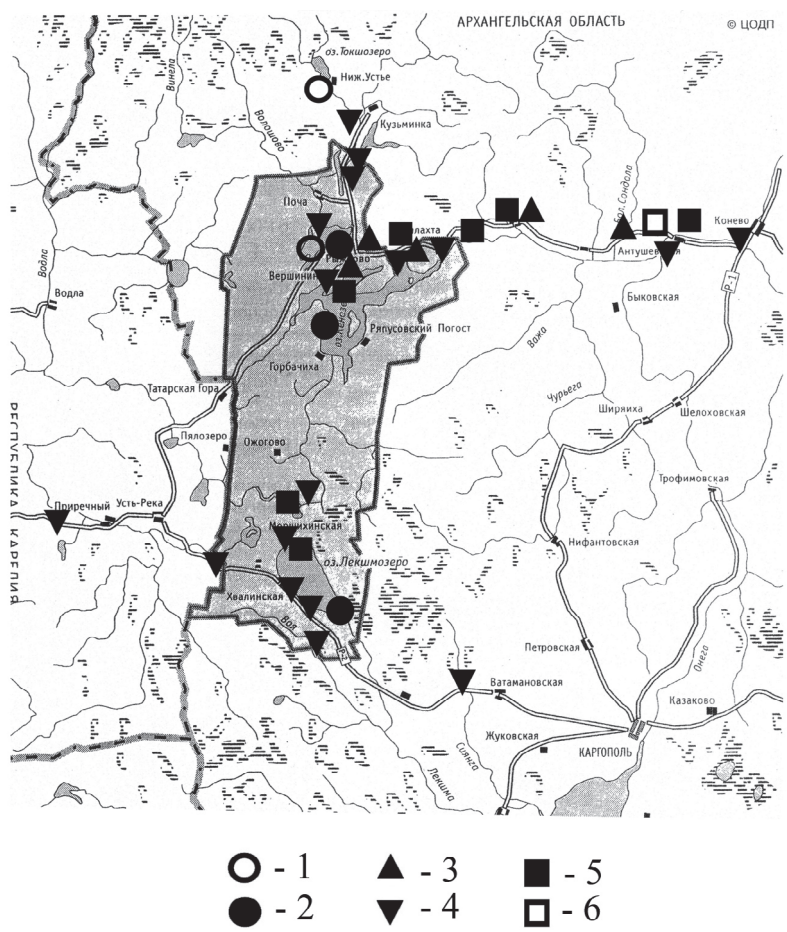


Рис. 3. Распределение мест регистрации летучих мышей на территории НП «Кенозерский» и на сопредельной территории:

1 – прудовая ночница, 2 – водяная ночница, 3 – бурый ушан, 4 – северный кожанок, 5 – рыжая вечерница, 6 – двухцветный кожан

Fig. 3. The distribution of bats registration sites in the Kenozersky National Park and the adjacent territory:

1 – pond bat, 2 – Daubenton's bat, 3 – brown long-eared bat, 4 – Northern bat, 5 – common noctule, 6 – parti-coloured bat

Таблица 3. Относительное обилие (%) и места регистрации летучих мышей в НП «Кенозерский»

Table 3. The relative abundance (%) and places of registration of bats in the Kenozersky National Park

Вид Species	Относительное обилие Relative abundance	Места регистрации Places of registration
Северный кожанок Northern bat	56,0	дер. Моршчихинская, Орлово, Масельга, Вершинино, Першлахта, Филипповская, Усть-Поча, р. Сондола, Хабянзя, Судорская Лахта оз. Кенозеро villages: Morshchikhinskaya, Orlovo, Maselga, Vershino, Pershlakhta, Filippovskaya, Ust-Pocha; riv. Sondola, Habyanzya, Sudorskaya Lakhta of Lake Kenozero
Бурый ушан Brown long-eared bat	12,0	дер. Горы, Судорская Лахта оз. Кенозеро, лесная дорога севернее оз. Кенозеро Gory village, Sudorskaya Lakhta of Lake Kenozero, the forest road to the north of Lake Kenozero
Водяная ночница Daubenton's bat	12,0	оз. Лекшмозеро, Кенозеро, Свиное Lakes Lekshmozero, Kenozero, Svinoye
Прудовая ночница Pond bat	4,0	оз. Свиное Lake Svinoye
Рыжая вечерница Common noctule	16,0	дер. Моршчихинская, Вершинино, местечко Водораздел, Судорская Лахта оз. Кенозеро Morshchikhinskaya and Vershino villages, the place of Vodorazdel, Sudorskaya Lakhta of Lake Kenozero

Таблица 4. Относительное обилие летучих мышей на территории экологических коридоров, %

Table 4. The relative abundance of bats in ecological corridors, %

Вид Species	Центральный экологический коридор Central ecological corridor	Северный экологический коридор Northern ecological corridor		
		национальные парки national parks	территория за пределами НП territory outside the national parks	в целом total
Северный кожанок Northern bat	45,6	38,8	79,3	56,8
Водяная ночница Daubenton's bat	16,4	9,7	-	5,4
Прудовая ночница Pond bat	7,6	9,7	1,2	5,9
Бурый ушан Brown long-eared bat	5,6	21,3	1,2	12,4
Рыжая вечерница Common noctule	8,4	10,7	11,0	10,8
Двухцветный кожан Parti-coloured bat	11,6	4,9	7,3	5,9
Ночница Наттерера Natterer's bat	2,0	1,0	-	0,6
Ночницы Брандта/усатая Brandt's/whiskered bats	2,8	3,9	-	2,2

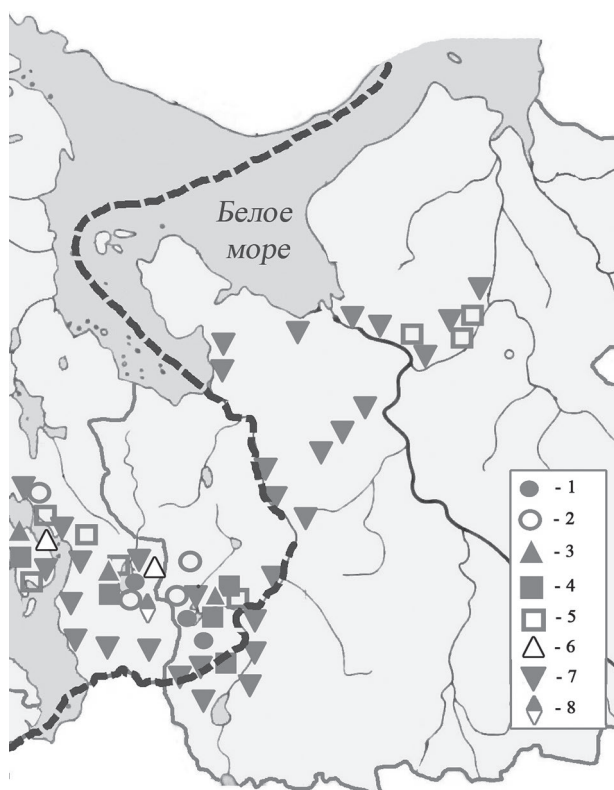


Рис. 4. Регистрация рукокрылых на востоке Фенноскандии и на смежных территориях по результатам акустического ультразвукового мониторинга:

1 – водяная ночница, 2 – прудовая ночница, 3 – бурый ушан, 4 – рыжая вечерница, 5 – двухцветный кожан, 6 – ночница Наттерера, 7 – северный кожанок, 8 – ночницы условной группы Брандта/усатая

Fig. 4. The registration of bats in the East of Fennoscandia and in adjacent territories according to the results of acoustic ultrasonic monitoring:

1 – Daubenton's bat, 2 – pond bat, 3 – brown long-eared bat, 4 – common noctule, 5 – parti-coloured bat, 6 – Natterer's bat, 7 – Northern bat, 8 – Brandt's/whiskered bats

Заключение

Изучение летучих мышей в ООПТ и на смежных с ними территориях восточной окраины Фенноскандии (северный экологический коридор) показало схожий видовой состав и доминирование в учетах северного кожанка, но меньшую относительную численность рукокрылых по сравнению с центральным экологическим коридором (межозерье Ладоги и Онеги). Большинство оседлых и перелетных видов летучих мышей зарегистрировано в обоих национальных парках и на смежных с ними территориях. Учеты, проведенные преимущественно в антропогенном ландшафте (населенные пункты, кордоны, поля и сенокосы), на водоемах и их берегах в НП, были более продуктивными, чем во вторичных лесах с ограниченной мозаикой открытых биотопов и линейных элементов ландшафта. Особый интерес представляют результаты отлова усатой ночницы в НП «Водлозерский», сведения о встречах которой в летний период крайне скудны и для Европейского Севера России являются самыми северными (62°23' с. ш. 37°08' в. д.).

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам ООПТ Е. В. Холодову, Е. Н. Холодовой, В. Н. Мамонтову (НП «Водлозерский») и С. И. Дровниной (НП «Кенозерский») за содействие в выполнении исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (№ 0218-2019-0080), программы Президиума РАН № 41 (проект № 0221-2018-0002) и при финансовой поддержке НП «Водлозерский» и «Кенозерский».

Литература

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

Белкин В. В., Илюха В. А., Хижкин Е. А., Федоров Ф. В., Морозов А. В., Якимова А. Е. Видовой состав и распространение рукокрылых (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) в Карелии // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 13–23. doi: 10.15393/j1.art.2018.8042

Белкин В. В., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф., Якимова А. Е., Федоров Ф. В. Экологический статус рукокрылых (*Chiroptera*) на зимовках в Восточной Фенноскандии // Экология. 2015. № 5. С. 374–380. doi: 10.7868/S0367059715050042

Бианки В. Предварительные заметки о летучих мышах в России // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. Петроград, 1916. Т. XXI. С. 73–82.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965, 382 с.

Богдарина С. В. Заметки о рукокрылых (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) острова Валаам // *Plecotus* et al. 2004. № 7. С. 18–21.

Богдарина С. В., Стрелков П. П. Распространение рукокрылых (*Chiroptera*) на севере Европейской России // *Plecotus* et al. 2003. № 6. С. 7–28.

Васеньков Д. В., Рожнов В. В. Использование ультразвукового детектора для учета рукокрылых (*Chiroptera*) в летнем местообитании в Московской области // Дистанционные методы исследования в зоологии: Мат-лы науч. конф. (Москва, 28–29 ноября 2011 г.). М., 2011. С. 15.

Горбачев А. А., Прокофьев И. Л. Оценка α -разнообразия рукокрылых (*Chiroptera*) Брянской области на основе данных регистрации их ультразвуковых сигналов // Вестник Брянского государственного университета. Естественные науки. 2013. № 4. С. 83–87.

Емельянова А. А., Христенко Е. А. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // Вестник ОГУ. 2013. № 6(155). С. 149–154.

Зимин В. Б., Ивантер Э. В. Фаунистический обзор наземных позвоночных заповедника «Кивач» // Труды заповедника «Кивач». Вып. 1. Петрозаводск, 1969. С. 22–64.

Ильин В. Ю., Смирнов Д. Г. Особенности распространения оседлых видов рукокрылых (*Chiroptera*: *Vespertilionidae*) на востоке Русской равнины и в смежных регионах // Экология. 2000. № 2. С. 118–124.

Исаков Ю. А. Материалы по фауне млекопитающих средней и северной Карелии // Бюл. Московского об-ва испытателей природы. 1939. Т. XVIII, вып. 2–3. С. 37–50.

Куликов В. С., Куликова В. В. Природная страна «Фенноскандия»: к 115-летию на севере Европы // Зеленый лист. 2013. № 3. С. 8–13.

Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.

Лыкова В. В., Коросов А. В. Абиотические факторы среды в жизни рукокрылых Карелии // Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1995. С. 98–103.

Мамонтов В. Н. Млекопитающие // Природа и историко-культурное наследие Кенозерья. Архангельск, 2006. С. 233–243.

Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Гос. изд. КАССР, 1959. 236 с.

Марвин М. Я., Воловик Л. Н. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные и грызуны Архангельской области // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 3. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1975. С. 3–79.

Поляков И. С. Сообщения о фауне Олонецкой губернии // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1873. Т. IV, вып. 1.

Рыков А. М. Рукокрылые // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Евро-

пейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, 2008а. С. 293–294.

Рыков А. М. Семейство Гладконосые – *Vespertilionidae* // Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008б. С. 298–300.

Стрелков П. П. Материалы по зимовкам летучих мышей в европейской части СССР // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1958. Т. XXV. С. 255–303.

Стрелков П. П. Места находок *Myotis brandtii* Eversmann, 1845 и *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (*Chiroptera, Vespertilionidae*) по материалам музеев СССР // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 119. С. 38–42.

Стрелков П. П., Бунтова Е. Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandtii*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1 // Зоол. журн. 1982. Т. LXI, вып. 8. С. 1227–1241.

Чистяков Д. В., Богдарина С. В. Новые находки зимовок рукокрылых (*Chiroptera, Vespertilionidae*) на северо-западе России // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2010. Сер. 3. Вып. 3. С. 3–8.

Celuch M., Uhrin M., Vačkor P., Ševčík M. Monitoring netoierov pomocou autotransektov – prvé výsledky zo Slovenska // *Vespertilio*. 2016. Vol. 18. P. 41–51.

Jones K. E., Russ J. A., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C., Csösz I., Gorbachev A., Györfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S. D., Collen A., Märginean G., Pandourski I., Parsons S., Prokofev I., Szodoray-Parádi A., Szodoray-Parádi F., Tилова E., Hawkins (Walters) C., Weatherill A., Zavarzin O. Indicator bats program: a system for the global acoustic monitoring of bats // *Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gap between global commitment and local action*. John Wiley-Blackwell, 2013. P. 213–247. doi: 10.1002/9781118490747.ch10

Lehmann R. *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819) and *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) in Finland // *Myotis*. 1983–1984. Vol. 21–22. P. 96–101.

Linden H., Danilov P. I., Gromtsev A. N., Helle P., Ivanter E. V., Kurlinen Yu. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // *Wildlife Biology*. 2000. Vol. 6, no. 3. P. 179–188.

Michaelsen T. C. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // *Mammalia*. 2016. Vol. 80(1). P. 1–9. doi: 10.1515/mammalian-2014-0077

Miller B. W. A method for determining relative activity of flying bats using a new activity index for acoustic monitoring // *Acta Chiropt.* 2001. Vol. 3. P. 93–106.

Russ J. M., Briffa M., Montgomery W. I. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus spp.* and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect // *J. Zool. Lond.* 2003. Vol. 259. P. 289–299. doi: 10.1017/S0952836902003254

Russo D., Voigt Ch. C. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: A cautionary note for a sound analysis // *Ecol. Indicators*. 2016. Vol. 66. P. 598–602.

Rydell J., Nyman S., Eklöf J., Jones G., Russo D. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: a request for prudence // *Ecol. Indicators*. 2017. Vol. 78. P. 416–420. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.03.0231470-160X

Sivonen Y., Wemundsen T. Distribution and foraging habitats of bats in northern Finland: *Myotis daubentonii* occurs north of the Arctic Circle // *Vespertilio*. 2008. Vol. 12. P. 41–48.

Поступила в редакцию 10.02.2020

References

Anan'ev V. A., Raevskii B. V. Kharakteristika lesov natsional'nogo parka "Vodlozerskii" [Description of forests in the Vodlozersky National Park]. *Nats. park "Vodlozerskii": prirod. raznoobrazie i kul'tur. nasledie* [Vodlozersky National Park: Nat. diversity and cult. heritage]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. P. 111–116.

Belkin V. V., Ilyukha V. A., Khizhkin E. A., Fedorov F. V., Morozov A. V., Yakimova A. E. Vidovoi sostav i rasprostranenie rukokrylykh (*Chiroptera, Vespertilionidae*) v Karelii [Species diversity and distribution of *Chiroptera (Vespertilionidae)* in Karelia]. *Printsipy ekol.* [Principles Ecol.]. 2018. No. 3. P. 13–23. doi: 10.15393/j1.art.2018.8042

Belkin V. V., Panchenko D. V., Tirronen K. F., Yakimova A. E., Fedorov F. V. Ekologicheskii status rukokrylykh (*Chiroptera*) na zimovkakh v Vostochnoi Fennoskandii [Ecological status of bats (*Chiroptera*) in winter roosts in Eastern Fennoscandia]. *Ekol.* [Russ. J. Ecol.]. 2015. No. 5. P. 374–380. doi: 10.7868/S0367059715050042

Bianki V. Predvaritel'nye zametki o letuchikh myshakh v Rossii [Preliminary notes about bats in Russia]. *Ezhгодnik Zool. muzeya AN SSSR* [Yearbook Zool. Museum USSR Acad. Sci.]. Petrograd, 1916. Vol. XXI. P. 73–82.

Bobrinskii N. A., Kuznetsov B. A., Kuz'yakin A. P. Opredelitel' mlekopitayushchikh SSSR [Identification guide to mammals of the USSR]. Moscow: Prosveshchenie, 1965. 382 p.

Bogdarina S. V. Zametki o rukokrylykh (*Chiroptera, Vespertilionidae*) ostrova Valaam [Notes about bats (*Chiroptera, Vespertilionidae*) on the island of Valaam]. *Plecotus et al.* 2004. No. 7. P. 18–21.

Bogdarina S. V., Strelkov P. P. Rasprostranenie rukokrylykh (*Chiroptera*) na severe Evropeiskoi Rossii [Distribution of *Chiroptera* in northern European Russia]. *Plecotus et al.* 2003. No. 6. P. 7–28.

Chistyakov D. V., Bogdarina S. V. Novye nakhodki zimovok rukokrylykh (*Chiroptera, Vespertilionidae*) na severo-zapade Rossii [New data on bat winter roosts (*Chiroptera, Vespertilionidae*) in the North-West of Russia]. *Vestnik Sankt-Peterburg. un-ta* [Bull. St. Petersburg Univ.]. 2010. Ser. 3. Iss. 3. P. 3–8.

Emel'yanova A. A., Khristenko E. A. Metod mobil'nogo akusticheskogo ul'trazvukovogo monitoringa fauny rukokrylykh [The method of mobile acoustic ultrasonic monitoring of bats fauna]. *Vestnik OGU* [Vestnik OSU]. 2013. No. 6(155). P. 149–154.

Gorbachev A. A., Prokof'ev I. L. Otsenka a-raznoobraziya rukokrylykh (*Chiroptera*) Bryanskoi oblasti na osnove dannykh registratsii ikh ul'trazvukovykh signalov [Estimation of a-diversity of bats (*Chiroptera*) of the Bryansk Region based on the registration data of their ultrasonic signals]. *Vestnik Bryanskogo gos. un-ta. Estestv. nauki* [The Bryansk St. Univ. Herald. Nat. Sci.]. 2013. No. 4. P. 83–87.

Il'in V. Yu., Smirnov D. G. Osobennosti rasprostraniya osedlykh vidov rukokrylykh (*Chiroptera: Vespertilionidae*) na vostoke Russkoi ravniny i v smezhnykh regionakh [Features of the distribution of sedentary species of bats (*Chiroptera: Vespertilionidae*) in the East of the Russian Plain and in adjacent regions]. *Ekol.* [Russ. J. Ecol.]. 2000. No. 2. P. 118–124.

Isakov Yu. A. Materialy po faune mlekopitayushchikh srednei i severnoi Karelii [Materials on the mammals fauna of middle and northern Karelia]. *Byul. Mosk. ob-va ispytatelei prirody* [Bull. Moscow Society of Naturalists]. 1939. Vol. XVIII, iss. 2–3. P. 37–50.

Kulikov V. S., Kulikova V. V. Prirodnaya strana "Fennoskandiya": k 115-letiyu na severe Evropy [Natural country Fennoscandia: to the 115th anniversary in the north of Europe]. *Zelenyi list* [Green Leaf]. 2013. No. 3. P. 8–13.

Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. Mlekopitayushchie Vostochnoi Fennoskandii v usloviyakh antropogennoi transformatsii taezhnykh ekosistem [Mammals of East Fennoscandia in the context of anthropogenic transformation of taiga ecosystems]. Moscow: Nauka, 2006. 208 p.

Lykova V. V., Korosov A. V. Abioticheskie faktory sredy v zhizni rukokrylykh Karelii [Abiotic environmental factors in the life of the bats of Karelia]. *Kontrol' sostoyaniya i regulyatsiya funktsii biosistem* [State control and regulation of functions of biosystems]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1995. P. 98–103.

Mamontov V. N. Mlekopitayushchie [Mammals]. *Priroda i istoriko-kul'tur. nasledie Kenozerya* [Nature and historical and cultural heritage of Kenozerye]. Arkhangel'sk, 2006. P. 233–243.

Marvin M. Ya. Mlekopitayushchie Karelii [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk: Gos. izd. KASSR, 1959. 236 p.

Marvin M. Ya., Volovik L. N. Nasekomoyadnye, rukokrylye, zaitseobraznye i gryzuny Arkhangel'skoi oblasti [Insectivores, bats, lagiformes, and rodents of the Arkhangel'sk Region]. *Fauna Urala i Evropeiskogo Severa. Sb. 3* [Fauna of the Urals and the European North. Proceed. 3]. Sverdlovsk: Izd-vo UrGU, 1975. P. 3–79.

Polyakov I. S. Soobshcheniya o faune Olonetskoj gubernii [Information about the fauna of the Olonets province]. *Tr. SPb. ob-va estestvoisp.* [Proceed. St. Petersburg Society of Naturalists]. 1873. Vol. IV, iss. 1.

Rykov A. M. Rukokrylye [Chiroptera]. *Komponenty ekosistem i bioraznoobraziya karstovykh terr. Evropeiskogo Severa Rossii (na primere zapoved. "Pinezhskii")* [Components of ecosystems and biodiversity of karst territories of the European North of Russia (on the example of the Pinezhsky Nat. Reserve)]. Arkhangel'sk, 2008a. P. 293–294.

Rykov A. M. Semeistvo Gladkonosye – *Vespertilionidae* [Simple nosed bats – *Vespertilionidae*]. *Krasnaya kniga Arkhangel'skoi oblasti* [The Red Data Book of the Arkhangel'sk Region]. Arkhangel'sk, 2008b. P. 298–300.

Strelkov P. P. Materialy po zimovkam letuchikh myshei v evropeiskoi chasti SSSR [Materials on bat winter roosts in the European Soviet Union]. *Trudy Zool. in-ta AN SSSR* [Proceed. Zool. Inst. USSR Acad. Sci.]. 1958. Vol. XXV. P. 255–303.

Strelkov P. P. Mesta nakhodok *Myotis brandtii* Eversmann, 1845 i *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (*Chiroptera,*

Vespertilionidae) po materialam muzeev SSSR [Findings of *Myotis brandtii* Eversmann, 1845 and *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (*Chiroptera, Vespertilionidae*) based on the materials from museums of the USSR]. *Trudy Zool. in-ta AN SSSR* [Proceed. Zool. Inst. USSR Acad. Sci.]. 1983. Vol. 119. P. 38–42.

Strelkov P. P., Buntova E. G. Usataya nochnitsa (*Myotis mystacinus*) i nochnitsa Brandta (*Myotis brandtii*) v SSSR i vzaimootnosheniya etikh vidov. Soobshch. 1 [The whiskered bat (*Myotis mystacinus*) and Brandt's bat (*Myotis Brandtii*) in the USSR and the relationships of these species. Report 1]. *Zool. zhurn.* [Russ. J. Zool.]. 1982. Vol. LXI, iss. 8. P. 1227–1241.

Vasen'kov D. V., Rozhnov V. V. Ispol'zovanie ul'trazvukovogo detektora dlya ucheta rukokrylykh (*Chiroptera*) v letnem mestoobitanii v Moskovskoi oblasti [The use of an ultrasonic detector for bats (*Chiroptera*) in a summer habitat in the Moscow Region]. *Distantsionnye metody issled. v zool.: Mat-ly nauch. konf. (Moskva, 28–29 noyabrya 2011 g.)* [Remote research methods in zool.: Proceed. sci. conf. (Moscow, Nov. 28–29, 2011)]. Moscow, 2011. P. 15.

Zimin V. B., Ivanter E. V. Faunisticheskiy obzor nazemnykh pozvonochnykh zapovednika "Kivach" [Faunistic survey of terrestrial vertebrates of the Kivach Reserve]. *Trudy zapoved. "Kivach"* [Proceed. Kivach Reserve]. Iss. 1. Petrozavodsk, 1969. P. 22–64.

Celuch M., Uhrin M., Bačkor P., Ševčík M. Monitoring netoierov pomocou autotransektov – prvé výsledky zo Slovenska. *Vespertillio*. 2016. Vol. 18. P. 41–51. (In Slovak).

Jones K. E., Russ J. A., Bashta A.-T., Bilhari Z., Catto C., Csösz I., Gorbachev A., Gyórfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S. D., Collen A., Märginean G., Pandourski I., Parsons S., Prokofev I., Szodoray-Parádi A., Szodoray-Parádi F., Tillova E., Hawkins (Walters) C., Weatherill A., Zavarzin O. Indicator bats program: a system for the global acoustic monitoring of bats. *Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gap between global commitment and local action*. John Wiley-Blackwell, 2013. P. 213–247. doi: 10.1002/9781118490747.ch10

Lehmann R. *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1819) and *Myotis Brandtii* (Eversmann, 1845) in Finland. *Myotis*. 1983–1984. Vol. 21–22. P. 96–101.

Linden H., Danilov P. I., Gromtsev A. N., Helle P., Ivanter E. V., Kurlinen Yu. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia. *Wildlife Biology*. 2000. Vol. 6, no. 3. P. 179–188.

Michaelsen T. C. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway. *Mammalia*. 2016. Vol. 80(1). P. 1–9. doi: 10.1515/mammalian-2014-0077

Miller B. W. A method for determining relative activity of flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropt.* 2001. Vol. 3. P. 93–106.

Russ J. M., Briffa M., Montgomery W. I. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus spp.* and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland, determined using a driven transect. *J. Zool. Lond.* 2003. Vol. 259. P. 289–299. doi: 10.1017/S0952836902003254

Russo D., Voigt Ch. C. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring:

A cautionary note for a sound analysis. *Ecol. Indicators*. 2016. Vol. 66. P. 598–602.

Rydell J., Nyman S., Eklöf J., Jones G., Russo D. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: a request for prudence. *Ecol. Indicators*. 2017. Vol. 78. P. 416–420. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.03.0231470-160X

Siivonen Y., Wemundsen T. Distribution and foraging habitats of bats in northern Finland: *Myotis daubentonii* occurs north of the Arctic Circle. *Vespertilio*. 2008. Vol. 12. P. 41–48.

Received February 10, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Белкин Владимир Васильевич

ведущий научный сотрудник, доцент, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ffyodor@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 573140

Федоров Федор Валерьевич

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: ffyodor@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 573140

Ляпунов Андрей Николаевич

учитель биологии, к. б. н.
Кировское областное государственное
общеобразовательное бюджетное учреждение
«Центр дистанционного образования детей»
ул. Лепсе, 31, Киров, Россия, 610044
эл. почта: lyapunovan@idist.ru
тел.: 89091372350

CONTRIBUTORS:

Belkin, Vladimir

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ffyodor@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 573140

Fedorov, Fyodor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ffyodor@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 573140

Lyapunov, Andrey

Centre for Remote Education of Children
31 Lapse St., 610044 Kirov, Russia
e-mail: lyapunovan@idist.ru
tel.: +79091372350

УДК 599.742.21

ЯГОДЫ КУСТАРНИЧКОВ В ПИТАНИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*) ЮЖНОЙ ТАЙГИ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. С. Огурцов, Ю. С. Желтухина

*Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
пос. Заповедный Тверской обл., Россия*

Рассмотрены некоторые особенности питания бурого медведя ягодами кустарничков (черника, клюквы, брусники и водяники) в подзоне южной тайги в еловых лесах и на верховых болотах на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны. Наибольшее значение в питании зверя имеют черника и клюква. По результатам 279 учетных площадок установлено, что в среднем с 1 м² медведь поедает 74,2 г ягод черники при обилии 114,5 г (64,8 %) и 109,5 г ягод клюквы при обилии 183,3 г (59,8 %). В наиболее урожайные годы доля изъятия черники может достигать до 76 %. Проанализирована степень изъятия ягод черники из трех основных типов ельников на исследуемой территории: чернично-сфагнового, сфагнового и чернично-хвощово-сфагнового. Максимальная доля изъятия характерна для чернично-хвощово-сфагнового ельника, и она составила 135,7 г/м². Копрологический анализ 474 экскрементов показал высокое значение ягод черники в период второй половины лета (EDEC = 58 %). Значение клюквы максимально в осенний (EDEC = 8,9 %) и ранневесенний (EDEC = 4,0 %) период, значение брусники – только в осенний (EDEC = 1,6 %). Ягоды водяники встречаются в питании очень редко (EDEC = 0,5 %). Энергетические приобретения при питании черникой составляют 42,3 (до 72,7) ккал/м², а клюквой – 50,4 ккал/м². Наибольшее влияние на степень использования медведем запасов ягод оказывают общая урожайность кустарничка и фактор беспокойства со стороны человека.

Ключевые слова: бурый медведь; черника; клюква; ягоды; пищевой рацион; трофическая экология; *Ursus arctos*; Центрально-Лесной заповедник.

S. S. Ogurtsov, Yu. S. Zheltukhina. DWARF SHRUB BERRIES IN THE DIET OF THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) IN SOUTHERN TAIGA: EXAMPLE OF THE CENTRAL FOREST STRICT NATURE RESERVE

The paper examines some features of brown bears' feeding on dwarf shrub berries (bilberry, cranberry, cowberry and black crowberry) in the southern taiga subzone, in spruce forests and on raised bogs of the Central Forest Nature Reserve and its protection zone. The most significant berries in the animals' diet are bilberries and cranberries. According to the results from 279 sample plots, average consumption by bears per 1 m² was 74.2 g of bilberries out of 114.5 g abundance (64.8 %) and 109.5 g of cranberries out of 183.3 g abundance (59.8 %). In the most productive years, the removal of bilberry can reach 76 %. We analyzed the rate of bilberry removal from three main types of spruce forests: bilberry-Sphagnum, Sphagnum and bilberry-horsetail-Sphagnum. The removal rate was the highest in the bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest, and amounted

to 135.7 g/m². The analysis of 474 scats revealed a high significance of bilberry in the second half of the summer (EDEC = 58 %). The significance of cranberry was the highest in autumn (EDEC = 8.9 %) and early spring (EDEC = 4.0 %), while cowberry contributed to the diet significantly only in autumn (EDEC = 1.6 %). Black crowberries are very rare in the animals' diet (EDEC = 0.5 %). Energy gains from feeding on bilberries are 42.3 (up to 72.7) kcal/m², while cranberries provide 50.4 kcal/m². The greatest factors for the rate of consumption of berries by bears are the dwarf shrubs' general yield and nuisance from humans.

Key words: brown bear; bilberry; cranberry; berries; dietary composition; trophic ecology; *Ursus arctos*; Central Forest Strict Nature Reserve.

Введение

Питание разнообразными ягодами – одна из характерных черт трофической экологии бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758). Значение ягодных кустарничков настолько велико в жизни этого зверя, что многие исследователи склонны полагать, что доля их участия в фитоценозе и урожайность напрямую определяют размеры сезонных и годовых участков обитания, а также динамику стациальных перемещений медведей [Garshelis, Pelton, 1980; Quigley, 1982; Turney, Roberts, 2004; Holden et al., 2012]. Переход на питание ягодами связан в первую очередь с их обилием, доступностью, а также с относительно высокой пищевой ценностью. Несмотря на небольшую калорийность, при массовом потреблении они довольно хорошо обеспечивают энергетические потребности медведя, направленные в это время на рост и увеличение массы тела [Inman, Pelton, 2002; Hertel et al., 2016]. Обладая малым содержанием растительной клетчатки, плохо перевариваемой медведем, ягоды имеют достаточное количество углеводов, играющих важную роль при накоплении жировых запасов [Hamer, Herrera, 1987; Welch et al., 1997; Rode, Robbins, 2000].

Питание зверя плодами кустарничков разнообразно по своему составу на протяжении всей территории России и сопредельных стран [Насимович, Семенов-Тян-Шанский, 1951; Чернявский, Петриченко, 1984; Рыков, 1987; Минеев, 2007; Ахременко, Седалищев, 2008; Середкин, 2012 и др.]. Приоритет, который медведь отдает тому или иному виду, различается как по регионам, так и по годам в зависимости от урожая.

В подзоне южной тайги европейской части России медведь потребляет плоды всех произрастающих здесь видов ягодных кустарничков: черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idea* L.), голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), водяники (*Empetrum nigrum* L.), клюквы болотной (*Oxycoccus palustris* Pers.)

и мелкоплодной (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.). В настоящей работе рассматриваются особенности питания медведя в основном ягодами черники и клюквы (*Oxycoccus* spp.), наиболее распространенных на исследуемой территории.

Вопросу использования медведями ягодных ресурсов посвящено достаточно много работ зарубежных исследователей [Noyce, Coy, 1990; Welch et al., 1997; Inman, Pelton, 2002; Holden et al., 2012; Hertel et al., 2016 и др.]. В подавляющем большинстве российских публикаций приводится факт потребления ягоды, описываются его сезонные особенности и данные о встречаемости непереваренных остатков плодов в экскрементах. Информации о количественном потреблении ягод в отечественной литературе очень мало. В некоторых случаях это экспертные оценки, не подкрепленные данными опытов [Завацкий, 1978]. Чаще всего вопросы использования ягодных ресурсов рассматривались применительно к птицам, мелким и средним млекопитающим [Семенов-Тян-Шанский, 1960; Раус, 1970, 1973; Михайловский, Скрябина, 1972; Бардашевич, 1975; Прокофьева, 2005; Переясловец, 2015], в то время как для крупных животных, в частности для бурого медведя, такие данные у отечественных экологов практически отсутствуют. На исследуемой территории ранее уже изучалось питание медведя ягодой [Пажетнова, 1991], однако многие значимые аспекты отражены не были. Все это свидетельствует о необходимости подробных исследований трофической экологии медведя в отношении ягодных кормов.

В работе представлены результаты первого этапа изучения питания бурого медведя ягодой в таежной зоне. Для этого ставились следующие задачи: 1) определение количественных характеристик потребления медведем плодов кустарничков; 2) выявление зависимости между степенью потребления плодов кустарничков и их урожайностью; 3) определение значения плодов кустарничков в пищевом рационе зверя.

Материалы и методы

Материал собирали на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны (Тверская область) в течение 2006–2017 гг. Здесь распространены разновозрастные еловые леса южнотаежного облика, которые занимают 17 % площади; смешанные леса (12 %); производные леса из березы, осины и серой ольхи (43 %); сосняки на верховых болотах (8 %), открытые участки верховых болот (9 %), луга и другие безлесные территории (11 %). Площадь заповедника составляет 24415 га, а его охранной зоны – 46061 га.

Черника обыкновенная является видом травяно-кустарничкового яруса и характерна для многих типов леса [Типсина, Яковчик, 2013]. Для подзоны южной тайги это наиболее распространенные типы, такие как ельник-черничник, сосняк-черничник, березняк-черничник [Ярославцев, 2007]. Одним из основных мест произрастания черники на территории исследований являются леса группы ельников-черничников [Тюлин, 1973; Миняев, Конечная, 1976]. Черничники занимают до 40 % площади заповедника, и наиболее урожайные ягодники, как правило, приурочены к окраинам болот, прогалинам и рединам. В охранной зоне и смежных с ней районах черничники представлены повсеместно в лесных участках, но наиболее урожайные приурочены к болотам, соснякам (по болоту), рединам и полянам в ельниках [Пажетнова, 1991]. Распространение клюквы связано с олиготрофными и мезотрофными болотами, по окраинам которых произрастают сфагновые ельники и сосняки, где на кочках также повсеместно распространена черника и брусника [Миняев, Конечная, 1976].

В течение 2009, 2011–2014, 2016 и 2017 гг. мы занимались вопросом определения количества потребляемых ягод черники и клюквы бурым медведем. За методическую основу с некоторыми изменениями были взяты рекомендации С. Я. Тюлина [1973], проводившего исследования урожайности ягод на территории заповедника в период 1967–1970 гг., а также опыт подобных исследований отечественных [Михайловский, Скрыбина, 1972] и зарубежных [Noyce, Coy, 1990; Inman, Pelton, 2002; Holden et al., 2012; Hertel et al., 2016] коллег.

Для изучения питания черникой было заложено шесть пробных площадей в местах наиболее частого и активного посещения черничников зверем (рис. 1). На каждой пробной площади закладывали учетные площадки в 1 м² трех типов: в местах медвежьей «пастьбы»

(условно «опыт»); в местах, не тронутых медведем, но рядом с медвежьими тропами (условно «контроль»); в удалении от медвежьих следов (условно «урожай»). Площадки «опыт» выбирали на медвежьих тропах по характерным признакам: помятые кустики черники, объединенные побеги, помятая ягода на земле, оборванные листья черники, следы на грунте [Welch et al., 1997; Hertel et al., 2016]. Они характеризуют степень использования 1 м² ягодника бурым медведем (количественные характеристики оставшихся плодов), но не отражают напрямую количество потребленных ягод, поскольку рассчитывались лишь по результатам пастьбы зверя. Площадки «контроль» выбирали рядом с площадками «опыт», но на участках ягодника, не тронутых медведем. Они характеризуют частную урожайность в местах, предпочитаемых бурым медведем. Соседнее расположение таких площадок важно для максимально корректной оценки потребления ягод медведем. Площадки «урожай» выбирали в случайном порядке в пределах пробной площади на удалении от медвежьих троп, поедей, экскрементов и других следов жизнедеятельности зверя. Данный тип площадок служил для определения общей урожайности кустарничка вне зависимости от потребления ягод медведем. С каждого типа площадок собирали все ягоды, после чего производили их взвешивание и пересчет. Учетные работы проводили с середины июля по середину августа – время массового питания местных медведей плодами черники.

Всего на шести пробных площадях было заложено 279 учетных площадок (82 контрольных, 82 опытных и 115 урожайных). Учеты проводили в трех основных типах леса, наиболее характерных для произрастания черники на охраняемой территории: ельнике чернично-сфагновом, ельнике чернично-хвощово-сфагновом и ельнике сфагновом по окраинам верховых болот (объединенных в одну группу чернично-осоково-сфагновом и чернично-багульниково-сфагновом).

Питание клюквой изучали на верховых болотах Катин Мох и Барсуковский Мох по такой же методике, но без площадок типа «урожай». Учетные работы проводили с начала сентября по начало октября. Всего на четырех пробных площадях было заложено 40 площадок (20 контрольных и 20 опытных).

Ягоды водяники не являются значимым кормом для медведей на исследуемой территории. По проведенным наблюдениям, ее потребляют ограниченное число особей, поэтому выяснить особенности питания ею в нашем случае оказалось проблематичным. Всего было заложено 6 учетных площадок (3 контрольных, 3 опытных)

Условные обозначения

- граница заповедника
- - - граница охранной зоны
- бореальные ельники
- неморальные ельники
- смешанные и лиственные леса
- сосняки по болоту
- верховые болота
- безлесные территории
- 1 пробные площадки по чернике
- 2 пробные площадки по клюкве

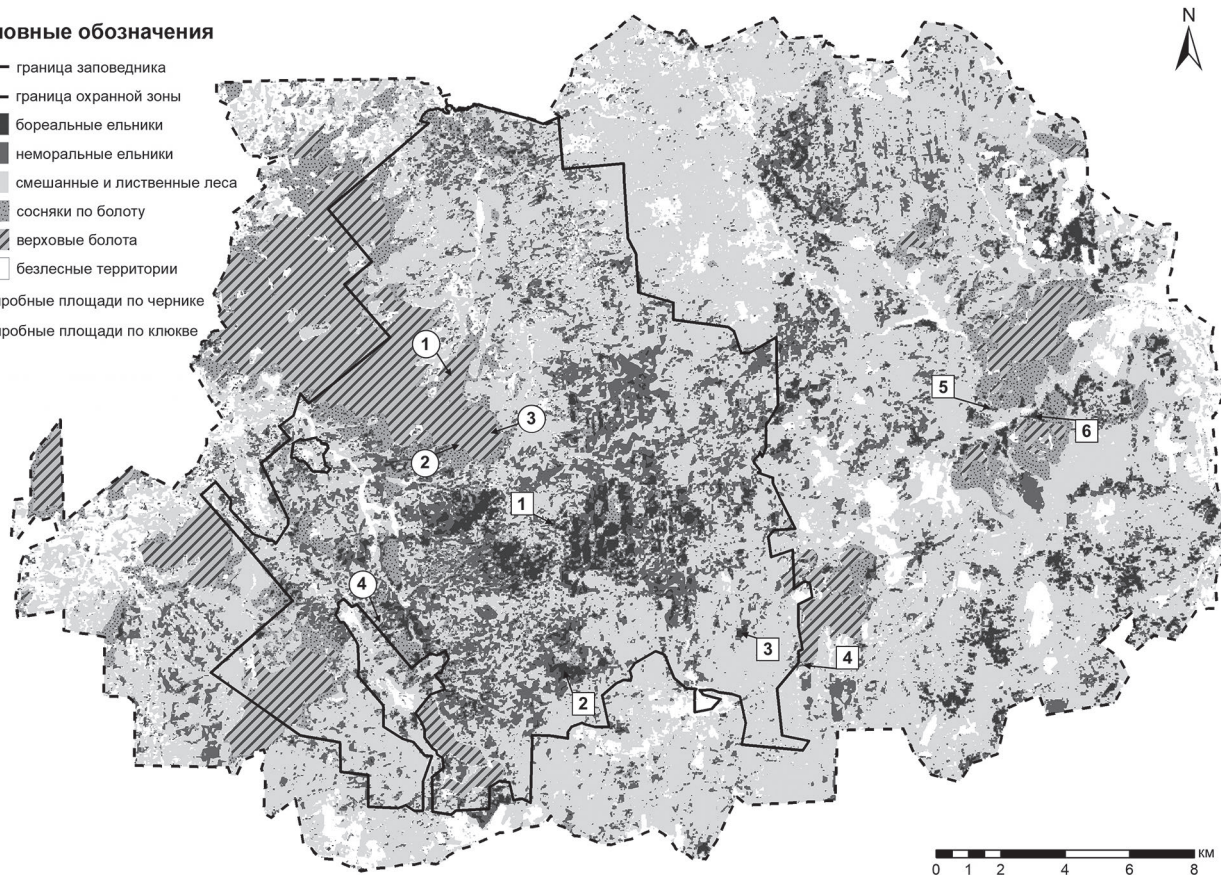


Рис. 1. Карта-схема территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны с основными типами ландшафтов и указанными пробными площадями, где проводили сбор ягод в период исследований 2009–2017 гг.

Fig. 1. A schematic map of the Central Forest Nature Reserve and its protection zone with the main types of landscapes and indicated sample plots where the berries were collected during the research period in 2009–2017

в единственном месте активного питания медведя этой ягодой на болоте Катин Мох.

Для определения значения ягод кустарничков в пищевом рационе проводили сбор экскрементов. В рамках работ по изучению питания медведя на исследуемой территории проанализировано 474 экскремента [Огурцов, 2018]. Из них 116 (25 %) включали в свой состав ягоды кустарничков. Копрологический анализ осуществляли по стандартной методике [Dahle et al., 1998; Kavčič et al., 2015 и др.]. Долю участия ягоды в рационе, а также ее энергетическое значение рассчитывали по общепринятым формулам, широко распространенным в зарубежной литературе [Dahle et al., 1998; Persson et al., 2001; Kavčič et al., 2015; Lopez-Alfaro et al., 2015 и др.] и подробно описанным нами [Огурцов, 2018]. За основной показатель энергетической значимости пищевого объекта принимали EDEC (Estimated Dietary Energy Content, %), который позволяет оценить роль корма в пищевом рационе. При его вычислении использовали поправочные коэффици-

енты, рассчитанные и принятые для ягод рода *Vaccinium*: $CF_1 = 0,54$; $CF_2 = 11,7$ кДж/г [Hewitt, Robbins, 1996; Kavčič et al., 2015].

Статистический анализ выполняли в программе RStudio на базе R 3.5.0 [R Core Team, 2018]. Для анализа и визуализации результатов использовали пакеты «psych» [Revelle, 2019], «FSA» [Ogle et al., 2019], «rcompanion» [Mangiafico, 2019] и «ggplot2» [Wickham et al., 2019]. Поскольку распределение выборок не соответствовало нормальному закону, а в самих выборках не соблюдалась гомогенность дисперсии, при сравнении контрольных и опытных площадок и выявлении зависимостей использовали непараметрические критерии и анализы. При сравнении групп между собой использовали тест Уилкоксона, критерий Краскела – Уоллиса, а также попарные множественные сравнения тестом Данна с поправкой Бенджамини – Хохберга. Взаимоотношения между переменными оценивали с помощью простой линейной регрессии. Названия описательных статистик приводятся в примечаниях к таб-

Результаты учета ягод черники и клюквы и вариационные характеристики их массы и количества с двух типов учетных площадок

Results of bilberries and cranberries recording and variational characteristics of their mass and number from two types of sample plots

Тип площадки Plot type	Контроль Control				Опыт Experimental				
	Показатель Index	n	M ± m	Lim	SD	n	M ± m	Lim	SD
Черника Bilberry									
Масса ягод, г Mass of berries, g	82	114,5 ± 8,2	10–315,1	73,9	82	40,35 ± 2,4	0–106,1	21,93	
Кол-во ягод, шт. Number of berries, pcs	82	336,0 ± 23,6	32–941	214,0	82	125,5 ± 7,3	0–342	65,8	
Масса ягод, г, ЕЧС Mass of berries, g, EЧC	48	93,6 ± 10,6	17,2–315,1	73,5	50	39,6 ± 2,75	11,05–83,4	19,5	
Масса ягод, г, ЕС Mass of berries, g, EC	15	112,7 ± 16,0	10,0–262,9	61,8	18	48,0 ± 5,6	14,7–106,1	23,9	
Масса ягод, г, ЕЧХС Mass of berries, g, EЧXC	19	168,9 ± 13,0	72,4–274,0	56,7	14	33,2 ± 7,0	0–98,6	26,1	
Клюква Cranberry									
Масса ягод, г Mass of berries, g	20	183,3 ± 22,8	80,9–468,2	101,8	20	73,75 ± 9,3	24,0–173,0	41,7	
Кол-во ягод, шт. Number of berries, pcs	20	306,8 ± 36,6	121–765	163,75	20	151,15 ± 35,3	36–730	157,7	

Примечание. n – количество площадок, M – средняя арифметическая, m – ошибка средней, Lim – размах, SD – стандартное отклонение. ЕЧС – ельник чернично-сфагновый; ЕС – ельник сфагновый; ЕЧХС – ельник чернично-хвощово-сфагновый.

Note. n – number of the sample plots, M – arithmetic mean, m – error of mean, Lim – limits, SD – standard deviation. EЧC – bilberry-Sphagnum spruce forest; EC – Sphagnum spruce forest; EЧXC – bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest.

лице. Данные о калорийности и питательной ценности кормов взяты с интернет-ресурса: <http://ndb.nal.usda.gov>. Карта-схема построена по результатам дешифрирования космоснимка, которое осуществляли на основе сцены спутника Landsat 8 за 06.06.2014 с помощью полуавтоматической классификации в ArcGIS 10.2 (Esri Inc.).

Результаты исследования

На исследуемой территории медведи потребляют плоды черники, клюквы, водяники, брусники и голубики. Питание черникой начинается с середины июля, со второй декады августа некоторые медведи начинают потреблять бруснику, а с сентября многие переходят на питание клюквой в случае ее обильного урожая.

Количественные характеристики потребления медведем плодов кустарничков

Всего с учетных площадок собрали и обработали 20,5 кг ягод черники (62 283 шт.) и 5,1 кг ягод клюквы (9 159 шт.). С контрольных площадок собрали 9,4 кг ягод черники и 3,7 кг ягод

клюквы; с опытных площадок – соответственно 3,3 и 1,5 кг; с урожайных – 7,8 кг ягод черники. По полученным данным были рассчитаны средние контрольные и опытные показатели (табл.). Среднее значение массы ягод черники с нетронутого участка равно $114,5 \pm 8,2$ г, а для площадки, посещенной медведем, оно составило $40,4 \pm 2,4$ г (табл.). С большой долей вероятности можно утверждать, что в тех местах, где закладывали опытные площадки, ягоды были съедены, так как их количество значительно меньше, чем на контрольных участках ($W = 5661$, $p < 0,05$; тест Уилкоксона). Медведь поедает в среднем $210,5$ ягод/м², или $74,2$ г/м². Это 62,7 % от численности ягод и 64,8 % от их массы.

При сравнении данных по годам наглядно проявились тенденции общего спада урожайности черники ($\chi^2 = 56,7$, $df = 5$, $p < 0,05$; критерий Краскела – Уоллиса), которые также отразились на массе ягод, собранных на контрольных площадках ($\chi^2 = 45,1$, $df = 4$, $p < 0,05$). Максимальный урожай наблюдали в 2009 г., а затем с 2012 г. он стал значительно снижаться (рис. 2). В 2014 г. ягод было совсем мало, в результате чего медведь вовсе не появлялся на пробных площадях в период исследований.

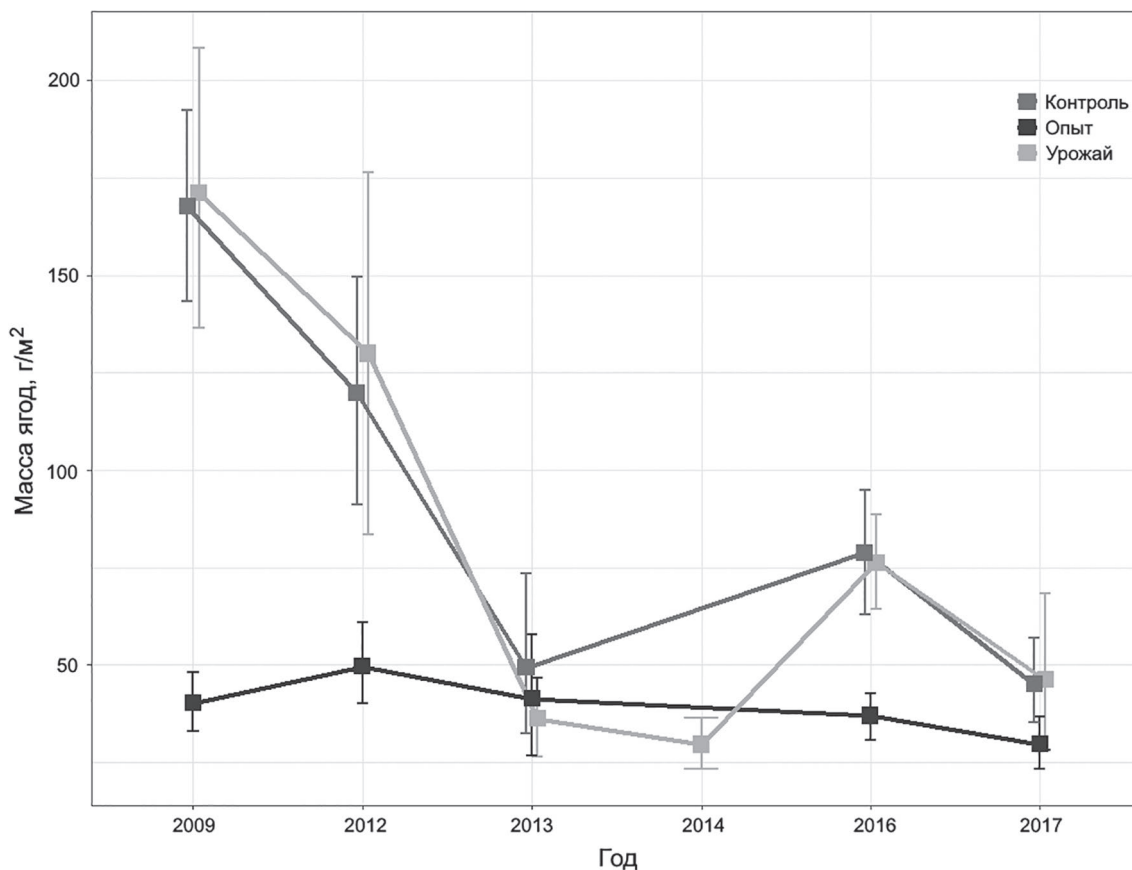


Рис. 2. Вариация значений массы ягод черники, собранных с трех типов учетных площадок в течение периода исследований на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в 2009–2017 гг. Показаны средние и их 95% доверительные интервалы

Fig. 2. Mass variation of the bilberries collected from three types of the sample plots during the period of the research in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone in 2009–2017. Average values and their 95% confidence intervals are shown

Тем не менее снижение урожайности не отразилось на массе ягод с опытных площадок, которая достоверно не различалась ($\chi^2 = 5,9$, $df = 4$, $p = 0,21$).

Степень использования черничника зависит от разных факторов и варьирует в широких пределах. По нашим данным, максимальная доля изъятия черники с площадки может достигать до 100 %. В год самой высокой урожайности (2009 г.) зверь потреблял в среднем 357,9 ягоды/м², или 127,5 г/м². Это 74,3 % от числа ягод и 76 % от их массы.

Среднее значение массы ягод клюквы с контрольного участка равно $183,3 \pm 22,8$ г, а с опытного – $73,8 \pm 9,3$ г (табл.). Эти значения достоверно различаются между собой ($W = 359$, $p < 0,05$), что подтверждает факт поедания ягод. С контрольных площадок собрали в среднем $306,8 \pm 36,6$ экз., а с опытных – $151,2 \pm 35,3$ экз. Установлено, что с 1 м² верхового болота медведь поедает 109,5 г ягод, или 59,8 %.

Сравнение контрольных и опытных показателей для двух видов ягод дало следующие результаты. Урожайность клюквы достоверно различалась с урожайностью черники ($W = 2014$, $p < 0,05$), и значения ее потребления были достоверно различны ($W = 1272$, $p < 0,05$).

С единицы площади медведем потреблялось больше ягод клюквы, чем черники. Тем не менее на исследуемой территории черника поедается медведем охотнее, чем клюква.

Поскольку водяника не является фоновым объектом питания, данных по ней собрано немного. Установлено, что зверь съел в среднем 273 г ее плодов с 1 м² (42,5 %) при урожайности 642,4 г/м² и плотности 576 ягод/м². Проведение более подробных исследований пока затруднительно из-за малого использования данного ресурса медведями на изучаемой территории.

Зависимость потребления плодов кустарничков от их урожайности

Между степенью плодоношения черники и потреблением ее ягод медведем установлена строгая достоверная зависимость (рис. 3). В качестве наблюдений выступали усредненные данные по обилию ягод в отдельном участке леса, где пасся медведь (площадки «контроль»), и их изъятию зверем в конкретный год (площадки «опыт»). С увеличением урожайности доля потребления ягод медведем также увеличивалась ($r = 0,98$, $p < 0,05$; коэффициент корреляции Спирмена), что подтверждает опубликованные ранее данные [Раус, 1973]. Уравнение простой линейной регрессии ($R^2 = 0,97$, $F = 330,2$, $p < 0,05$) в данном случае приобрело следующий вид: $y = 0,92x - 30,44$, где y – прогнозируемое потребление ягод медведем, а x – урожайность ягод (рис. 3). Оба коэффициента оказались статистически значимыми ($p < 0,05$). Небольшое число наблюдений ($n = 12$), а также всего один предиктор (урожайность) не позво-

ляют пока строить более подробные нелинейные модели подобной зависимости. Но даже по такой простой модели мы можем делать примерные прогнозы потребления медведем ягодных ресурсов, имея данные об их урожайности. Несмотря на то что для клюквы наблюдается похожая зависимость, достоверно выявить ее не удалось ($r = 0,4$, $p = 0,75$). Это связано с невысоким урожаем клюквы во многие годы исследований и слабым использованием ее плодов медведем, что проявилось в малом числе наблюдений ($n = 4$).

Одной из возможных причин обилия черники помимо общей урожайности является типология лесной растительности, которая определяет проективное покрытие кустарничка и долю его участия в фитоценозе [Нойсе, Соу, 1990; Hertel et al., 2016]. В связи с этим степень использования ягодных запасов медведем может зависеть от типа леса. Максимальная доля изъятия оказалась в чернично-хвощово-сфагновом ельнике и составила $135,7 \text{ г/м}^2$ (рис. 4). В сфагновом ельнике она была равной

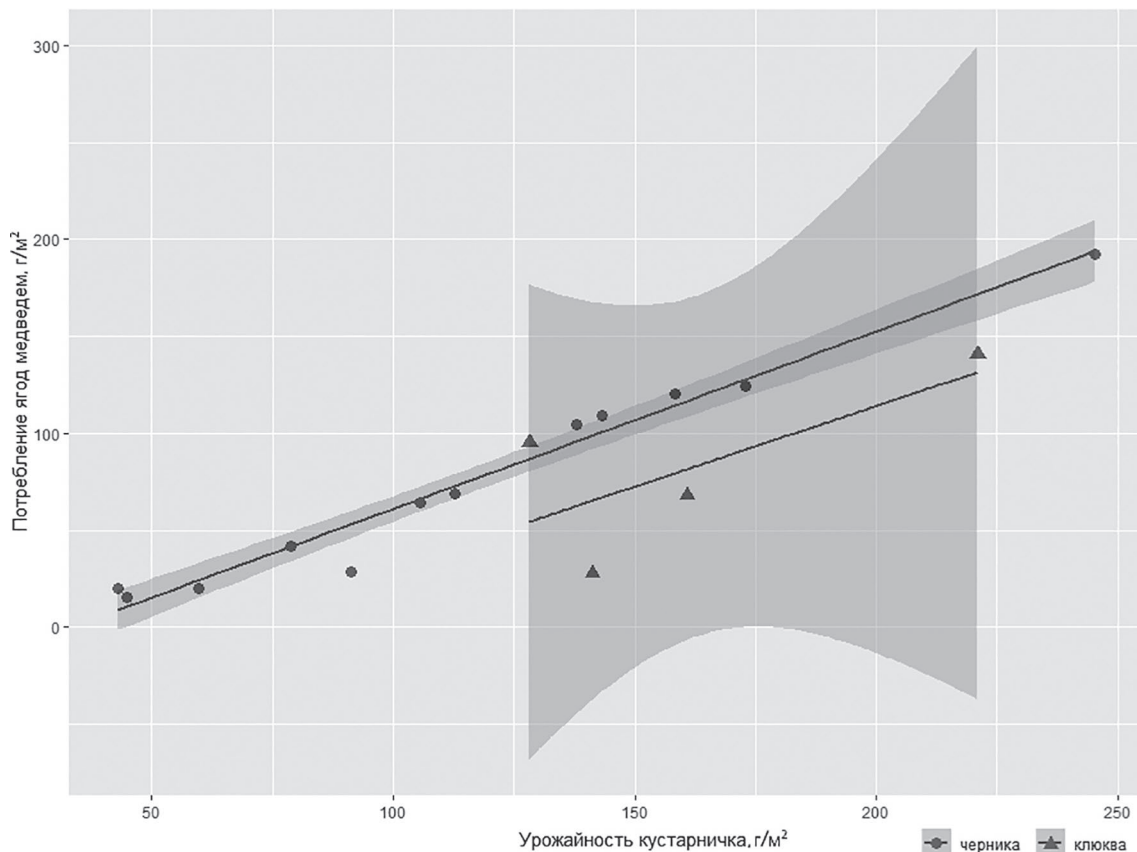


Рис. 3. Зависимость потребления ягод черники и клюквы бурым медведем от их урожайности на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны в период исследований 2009–2017 гг.

Fig. 3. Dependence of bilberries and cranberries consumption by the brown bear on their productivity in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone during the period of the research in 2009–2017

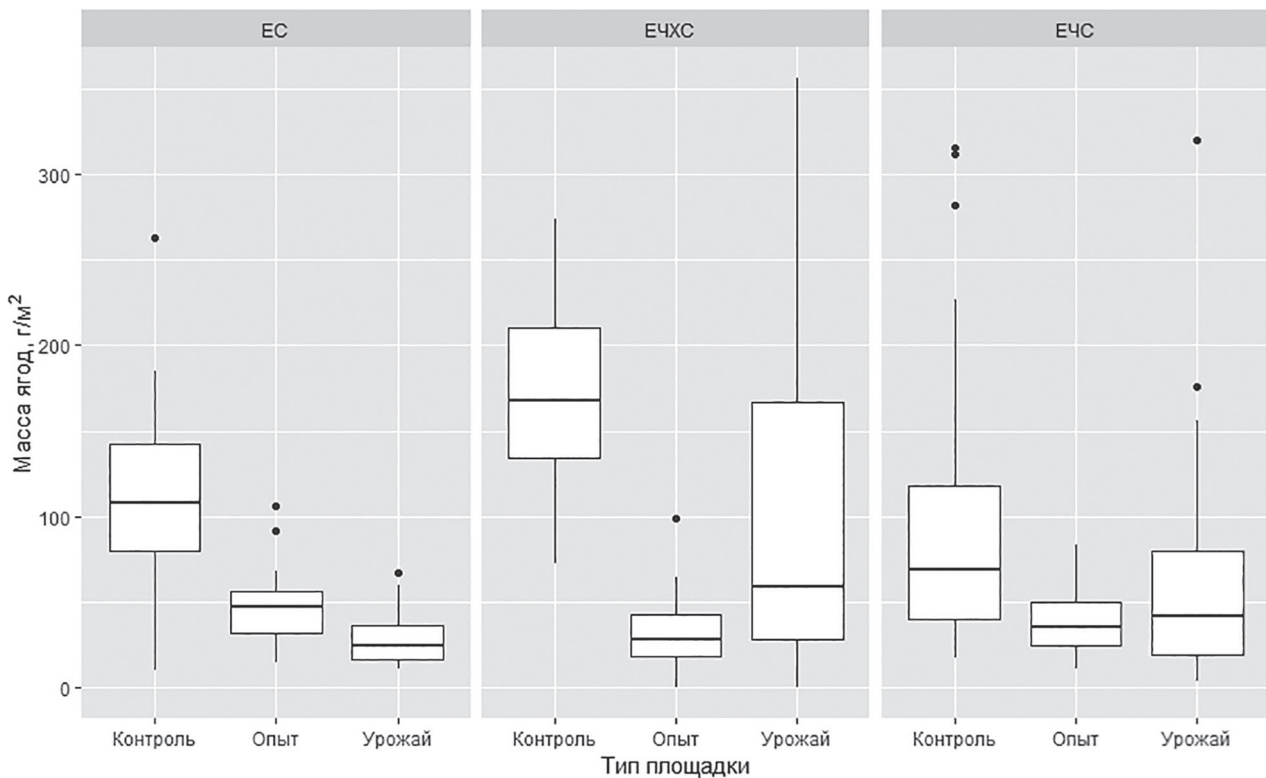


Рис. 4. Вариация значений массы ягод черники, собранных с трех типов учетных площадок, по типам леса, где проводился сбор, на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны в период исследований 2009–2017 гг. Указаны медианы, 1 и 3 квартили и размах.

ЕС – ельник сфагновый, ЕЧХС – ельник чернично-хвощово-сфагновый, ЕЧС – ельник чернично-сфагновый

Fig. 4. Variation in the weight of bilberries collected from three types of sample plots according to the type of forest where the collection was conducted in the Central Forest Nature Reserve and its protection zone during the research period in 2009–2017. The medians, 1 and 3 quartiles, and limits are indicated.

ЕС – Sphagnum spruce forest, ЕЧХС – bilberry-horsetail-Sphagnum spruce forest, ЕЧС – bilberry-Sphagnum spruce forest

64,7 г/м², а в чернично-сфагновом ельнике – 54 г/м². Плодоношение черники в разных типах леса достоверно различалось как по результатам контрольных ($\chi^2 = 18,5$, $df = 2$, $p < 0,05$; критерий Краскела – Уоллиса), так и урожайных ($\chi^2 = 6,5$, $df = 2$, $p < 0,05$) площадок. Масса ягод на учетных площадках в ельнике чернично-хвощово-сфагновом оказалась достоверно выше, чем в ельнике сфагновом ($Z = -2,2$, $p < 0,05$; тест Дана) и ельнике чернично-сфагновом ($Z = 4,3$, $p < 0,05$), тогда как между двумя последними типами леса достоверных различий не наблюдали ($Z = 1,4$, $p = 0,17$). Таким образом, максимальная доля потребления была характерна для ельника с наибольшим плодоношением черники.

В год максимального урожая (2009 г.) средний вес одной ягоды на опытных площадках был достоверно меньше, чем на контрольных ($W = 478$, $p < 0,05$). В год минимального урожая, когда медведь еще посещал пробные площади (2013 г.), таких различий уже не наблюдали ($W = 51$, $p = 0,97$). Таким образом, можно пред-

положить, что при достаточном обилии ягод наблюдается предпочтение зверем плодов большего размера, а при малом урожае поедаются все доступные плоды без разбора.

Значение плодов кустарничков в пищевом рационе бурого медведя

Косвенные данные о предпочтении ягод в течение каждого сезона дает анализ экскрементов. Из 474 экскрементов 116 (24,5 %) имели в своем составе ягоды кустарничков. Общий показатель EDEC составил 11,1 %. В 69 экскрементах встречалась черника (14,6 %), причем 40 экземпляров (8,4 %) состояли из нее полностью. По частоте встречаемости черника заняла третье место после яблок и травянистых растений и первое место среди всех ягод. Показатель EDEC для черники составил 6,8 % и вывел ее на пятое место в общем списке кормов (после яблок, овса, орехов лещины и млекопитающих). При этом максимальное значение (58,1 %) наблюдалось летом во время

массового созревания ягод. Учитывая меньший объем выборки в этот период по сравнению с другими сезонами, мы считаем, что истинное значение черники еще выше. Это обусловлено также тем, что даже при специальном обследовании черничников шанс встретить медвежьи экскременты значительно меньше, чем в станциях нажировочного питания (овсяные поля и заброшенные яблоневые сады).

Ягоды клюквы встретились в 46 экскрементах (9,7 %), а полностью из них состояли только 12 (2,5 %). Значение EDEC составило 2,9 %, причем существенные показатели отмечены не только для осеннего (8,9 %), но и для ранневесеннего (4,0 %) периодов, когда при достаточном прошлогоднем урожае медведи используют перезимовавшие ягоды.

Непереваренные остатки брусники зарегистрированы в 21 случае (4,4 %). Энергетическое значение этой ягоды крайне мало для медведей исследуемой территории (EDEC = 0,8 %) и достигает своего максимума только в осенний период (EDEC = 1,6 %). Ягоды водяники встретились в 9 случаях (1,9 %), и значение EDEC составило всего 0,5 %. Плоды голубики отмечены в единственном экскрементае.

Обсуждение

В ельниках южно-таежной группы, к которым преимущественно относится исследуемая территория, черника является одним из основных кормов бурого медведя. Известно, что она играет большую роль в питании медведей многих регионов [Данилов и др., 1979; Грачев, 1987; Болтунов, 1993; Johansen, 1997; Kusak, Huber, 1998; Ткаченко, Ткаченко, 2012; Тирронен и др., 2016 и др.]. В подавляющем большинстве случаев медведь поедает исключительно ягоды, потребляя попутно листья и вегетативные побеги, но есть сведения о целенаправленном раскапывании и сладковатых корней черники [Юргенсон, 1937]. В подзоне южной тайги черника является основным кормом для зверя в течение второй половины лета [Юргенсон, 1937; Пажетнов, 1990; Пажетнова, 1991]. Урожайность черники, как и многих других ягодных кустарничков, подвержена вариабельности и напрямую зависит от многих факторов: погодных условий и микроклимата во время периода цветения, типологии лесной растительности и проективного покрытия кустарничка, освещенности и особенностей нанорельефа [Тюлин, 1973; Martin, 1983; Stemlock, Dean, 1986; Ярославцев, 2007; Holden et al., 2012]. В связи с этим степень использования данного корма медведем также претерпевает порой

существенные изменения. Помимо прочего она определяется распространением и площадью пригодных для черники типов леса, а также их посещаемостью людьми в период созревания ягод [Пажетнова, 1991].

По полученным нами данным установлено, что медведь поедает в среднем 64,8 % всех ягод с 1 м². Гораздо меньшие результаты (43 %) были получены при изучении питания медведя голубикой на среднем Сихотэ-Алине по такой же методике [Михайловский, Скрыбина, 1972]. На посещаемость черничника зверем наибольшее влияние оказывает доступность и массовость ягод при минимальном факторе беспокойства. При этом замечено, что у медведя резко выражена способность к избирательному потреблению ягод [Раус, 1970]. Это проявляется в целенаправленном поиске самых плодоносящих участков даже в пределах урочища, а не только в выборе типа леса [Михайловский, Скрыбина, 1972; Hertel et al., 2016]. Мнение о том, что медведь поедает наиболее крупные ягоды, косвенно подтвердилось нами.

По некоторым данным, наибольшая урожайность черники в лесах европейской части России достигает 526–860 кг/га [Харитоновна и др., 1971; Типсина, Яковчик, 2013]. На территории Центрально-Лесного заповедника в период проведения исследований С. Я. Тюлиным максимальное значение было получено в 1969 г. и составило 648 ± 155 кг/га [Тюлин, 1973]. По нашим данным, среднегодовое плодоношение черники составило 815 ± 233 кг/га, что может считаться очень высоким показателем для еловых лесов и, вероятно, способно полноценно обеспечивать популяционную группировку бурого медведя. Необходимо учитывать, что целью наших исследований было выяснение значения ягод в питании медведя, а не их урожайности, поэтому полученные нами данные явно завышены, так как изначально сбор проводили в тех местах, где присутствовал бурый медведь, а значит, в наиболее плодоносящих урочищах. Таким образом, под урожайностью мы имеем в виду именно урожайность медвежьих кормовых стадий.

По данным американских исследователей, медведи начинают эффективно потреблять ягоду при урожайности больше 50 ягод/м² [Welch et al., 1997]. В нашем случае наблюдались другие значения. Минимальной урожайностью черники была в 2014 г. ($96,8$ ягод/м²), когда нами не было обнаружено следов питания медведя ягодой как на пробных площадях, так и в других черничниках. Можно предположить, что в условиях исследуемой территории данное значение является пороговым, при котором интенсивное

использование запасов ягод становится энергетически неэффективным. Максимальную урожайность отмечали в 2009 г. (474,9 ягод/м²), когда медведи использовали ягодные запасы на 74 %. Очень похожие данные получены для черных медведей (*Ursus americanus* Pallas) из Альберты (Канада), где они начинали терять вес при урожайности ягод черники 66 ягод/м², а приобретали массу в среднем начиная с 423 ягод/м² [Pelchat, Ruff, 1986]. В то же время недавно в Швеции получены куда более меньшие значения: нижняя граница обилия ягод черники для медведя составила 44 ягоды/м², а верхняя – 80 ягод/м² [Hertel et al., 2016]. Вероятнее всего, диапазон этих пороговых значений имеет географический градиент. В более продуктивных условиях подзоны южной тайги порог будет выше, т. к. при низких значениях урожайности черники медведи здесь могут выбрать другой замещающий корм. В подзоне северной тайги разнообразие кормов меньше, поэтому звери вынуждены использовать ягодные ресурсы наиболее полно даже при их малом обилии.

Помимо черники большое значение имеет клюква, произрастающая на верховых болотах. Судя по литературным данным, роль ее ягод в рационе бурого медведя России значительно меньше, чем черники. Питание клюквой отмечено для зверей Бурятии [Черников, 1978], Ленинградской области [Грачев, 1987], Карелии, Новгородской, Псковской и Мурманской областей [Данилов и др., 1979; Тирронен и др., 2016], но ее доля в рационе везде небольшая.

Верховые болота исследуемой территории представляют собой открытые просторные биотопы с минимальным значением ремизности. В период плодоношения клюквы местные жители осуществляют сбор ягод, чем повышают значение фактора беспокойства для диких животных, в первую очередь для медведей. Наиболее крупным верховым болотом этой территории является болото Катин Мох, на котором в массе произрастает клюква. В период 1971–1984 гг. оно очень слабо использовалось медведями по причине интенсивного сбора ягод людьми [Пажетнов, Пажетнова, 1991]. В настоящее время с депопуляцией сельского населения и вымиранием деревень беспокойство со стороны человека снизилось, что определило высокую привлекательность данных местообитаний для зверей. В годы обильного урожая клюквы удается наблюдать пасущихся на болоте медведей в дневные часы, иногда даже целыми семьями.

Предпочтение черники вместо клюквы имеет свои основания. Леса группы ельников-черничников больше распространены по терри-

тории, чем верховые болота. Фактор беспокойства на сегодняшний день выражен слабо, но лесные местообитания всегда имеют преимущества в защищенности перед открытыми болотными биотопами. Калорийность ягод черники выше таковой у клюквы (57 ккал/100 г против 46). Черника выгодно отличается от клюквы большим содержанием белков (0,74 г против 0,46), жиров (0,33 г против 0,13) и углеводов (14,49 г против 11,97). Концентрация сахаров в ее ягодах в два раза выше (9,96 г против 4,27). Кроме того, анализ экскрементов показал, что ягоды клюквы намного хуже перевариваются в желудочно-кишечном тракте медведя из-за более твердой плодовой кожуры. По нашим предварительным оценкам, от 20 до 35 % ягод клюквы проходят через пищеварительный тракт зверя неповрежденными, т. е. никак не усвоенными.

В то же время масса ягод клюквы на единице площади больше, чем у черники. Медведь быстрее поедает ягоды и затрачивает меньше усилий на их поиск. При питании черникой зверю приходится дольше искать ягоды среди листвы кустарничкового покрова, в то время как на болоте визуальному поиску плодов клюквы ничего не мешает. Похожие наблюдения проведены при сравнении питания бурого медведя *Vaccinium membranaceum* и шефердией канадской (*Shepherdia canadensis*) [Welch et al., 1997], а также черникой и брусникой [Hertel et al., 2016].

Рассчитав энергетические приобретения, мы установили, что при питании черникой в урожайные годы медведь получает в среднем 42,3 (до 72,7) ккал/м², а при питании клюквой – 50,4 ккал/м². Для сравнения, наиболее калорийные кустарничковые ягоды в национальном парке «Грейт Смоки Маунтинс» (Great Smoky Mountains, США) дают медведю следующую энергию (ккал/м²): *Vaccinium canadensis* – 59,46; *Vitis* spp. – 30,25; *Vaccinium corymbosum* – 16,66; *Gaylussacia* sp. – 13,23; *Vaccinium pallidum* – 13,15; *V. erythrocarpum* – 11,84 [Inman, Pelton, 2002].

Брусничники имеют локальное распространение по территории и, как правило, приурочены к окраинам верховых болот и зарастающим вырубкам. В годы их активного плодоношения некоторые медведи используют этот корм, но в целом его значение невелико. Кустарнички голубики встречаются здесь еще реже, поэтому не могут играть значимой роли для медведей. Факт поедания ее ягод установлен нами только по экскрементам. Даже при обнаружении активно плодоносящих куртин мы не находили там следов пастьбы медведя.

За последние 40 лет произошли заметные изменения в характере посещений ягодников медведями, наиболее ощутимые в охранной зоне заповедника. В 1970-е годы антропогенная нагрузка была существенно выше за счет более высокой плотности сельского населения, которое активно посещало леса и болота в период плодоношения ягод. По данным С. И. Пажетновой [1991], медведи в те годы редко выходили на черничники в охранной зоне, предпочитая держаться либо в заповеднике, либо там, где нет сборщиков. Подобная ситуация отмечалась и для клюквы [Пажетнов, Пажетнова, 1991]. Значение ягод в таких ситуациях, естественно, снижалось, и звери были вынуждены находить себе замещающие корма. В наши дни, после массового вымирания деревень, медведи вновь повсеместно встречаются на ягодниках практически по всей охранной зоне, и значение данного корма снова стало высоким, не ограниченным фактором беспокойства.

Выводы

Период питания медведя ягодами кустарничков в южной тайге растянут с июля по октябрь. Наибольшее значение здесь имеют ягоды черники и клюквы. В урожайные годы они способны обеспечивать кормом большую часть популяционной группировки. Ягоды черники являются важным пищевым компонентом медведей всей таежной зоны, в том числе ее южной подзоны. Степень использования корма зависит от нескольких факторов: общей урожайности кустарничка в конкретный год, типологии лесной растительности и проективного покрытия там черники, а также фактора беспокойства со стороны человека. Клюква играет меньшую роль в питании медведя по причине меньшего распространения верховых болот на территории, меньшей калорийности ягод и ремизности болотных биотопов. Количественная характеристика питания медведя ягодными ресурсами очень важна и позволяет всесторонне оценить значимость данных кормов, а следовательно, и продуцирующих их фитоценозов в жизни зверя.

Литература

Ахременко А. К., Седалищев В. Т. Экологические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L., 1758) в Якутии // Экология. 2008. № 3. С. 201–205.

Бардашевич В. Т. Роль дикорастущих ягодников в экологии тетеревиных // Вопросы биологии и систематики животных Смоленской и сопредельных областей. Смоленск, 1975. С. 161–165.

Болтунов А. Н. Питание бурых медведей в горах юга России // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. В 2 ч. Ч. 1. М.: Аргус, 1993. С. 44–46.

Грачев Ю. А. Бурый медведь в Нижнесвириском заповеднике // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 23–27.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.

Завацкий Б. П. Питание бурых медведей средней енисейской тайги // Экология. 1978. № 2. С. 96–98.

Минеев Ю. Н. Бурый медведь (*Ursus arctos*) в восточноевропейских тундрах // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 7. С. 877–882.

Миняев Н. А., Конечная Г. Ю. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с.

Михайловский Б. А., Скрябина А. А. Значение ягод и плодов в питании рябчика, буроого медведя и белки в южной части Дальнего Востока // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 197–200.

Насимович А. А., Семенов-Тянь-Шанский О. И. Питание буроого медведя и оценка его роли как хищника в Лапландском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, № 4. С. 3–12.

Огурцов С. С. Пищевой рацион буроого медведя (*Ursus arctos*) Центрально-Лесного заповедника по данным анализа экскрементов // Зоол. журнал. 2018. Т. 97, № 4. С. 486–502.

Пажетнов В. С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.

Пажетнов В. С., Пажетнова С. И. Значение верховых болот в жизни буроого медведя // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга: Тез. XI Всесоюз. полевого семинара по болотоведению. Л., 1991. С. 121–124.

Пажетнова С. И. Питание буроого медведя ягодой в Центрально-Лесном заповеднике // Медведи СССР – состояние популяции. Ржев: Ржев. тип., 1991. С. 200–205.

Переясловец В. М. Роль ягод в питании соболя в заповеднике «Юганский» // Научные труды Гос. природного заповедника «Присурский». 2015. Т. 30, вып. 1. С. 207–209.

Прокофьева И. В. Воробьиные и дятлы – потребители сочных плодов // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14, экспресс-вып. 303. С. 996–1001.

Раус Л. К. Дикорастущие ягодники в питании некоторых зверей и птиц // Сборник НТИ ВНИООЗ. Вып. 40–41. Киров, 1973. С. 7–10.

Раус Л. К. К вопросу об использовании дикорастущих ягод и плодов некоторыми животными Центральной части Камчатки // Сборник НТИ ВНИООЗ. Вып. 30. Киров, 1970. С. 11–19.

Рыков А. М. Экология буроого медведя в Среднем Пинежье // Экология медведей. Новосибирск: Наука, 1987. С. 76–84.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц // Труды Лапландского гос. заповедника. Выпуск V. М., 1960. 319 с.

Середкин И. В. Корма растительного происхождения в питании бурого медведя Сихотэ-Алиня // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(8). С. 1920–1924.

Типсина Н. Н., Яковчик Н. Ю. Исследование черники // Вестник КрасГАУ. 2013. № 11. С. 283–285.

Тирронен К. Ф., Панченко Д. В., Кузнецова Д. С. Новые данные о питании бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Карелии и юга Кольского полуострова // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 12. С. 114–122. doi: 10.17076/eco513

Ткаченко В. А., Ткаченко С. В. Бурый медведь (*Ursus arctos*) высокогорий центральной части Баргузинского хребта // Байкальский зоол. журнал. 2012. № 2(10). С. 91–93.

Тюлин С. Я. Методы учета урожайности черники и клюквы и некоторые факторы, ее определяющие (в условиях подзоны южной тайги Европейской части СССР): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 178 с.

Харитоновна Н. П., Макарова Л. С., Сапко В. Я. Урожай плодов черники, малины и шиповника в некоторых районах Удмуртской АССР // Растительные ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 1. С. 95–99.

Черников Е. М. Материалы к экологии бурого медведя на северо-восточном побережье Байкала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, № 3. С. 57–66.

Чернявский Ф. Б., Петриченко В. В. Питание бурого медведя на Северо-Востоке Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, № 2. С. 33–41.

Юргенсон П. Б. К распространению и биологии промысловой фауны Волжско-Двинского водораздела // Тр. Центрально-Лесного гос. заповедника. Вып. II. Смоленск: ЗОКНИИ, 1937. С. 281–298.

Ярославцев А. В. Морфологические особенности черники обыкновенной, произрастающей в разных типах лесных фитоценозов южной тайги // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. № 1. С. 498–499.

Dahle B., Sørensen O. J., Wedul E. H., Swenson J. E., Sandegren F. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries* // Wildlife Biology. 1998. Vol. 4, no. 3. P. 147–158.

Garshelis D. L., Pelton M. R. Activity of black bears in Great Smoky Mountains National Park // J. Mammal. 1980. Vol. 61. P. 8–19.

Hamer D., Herrero S. Grizzly bear food and habitat use in the front ranges of Banff National Park, Alberta // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1987. Vol. 7. P. 199–213.

Hertel A., Steyaert S. M. J. G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H., Wathne-Gelink H., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // Behav. Ecol. and Sociobiol. 2016. Vol. 70. P. 831–842. doi: 10.1007/s00265-016-2106-2

Hewitt D. G., Robbins S. T. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis // Wildl. Soc. Bull. 1996. Vol. 24. P. 547–550.

Holden Z. A., Kasworm W. F., Servheen C., Hahn B., Dobrowski S. Sensitivity of berry productivity to climatic variation in the Cabinet-Yaak grizzly bear recovery

zone, Northwest United States, 1989–2010 // Wildl. Soc. Bull. 2012. Vol. 36, no. 2. P. 226–231. doi: 10.1002/wsb.128

Inman R. M., Pelton M. R. Energetic production by soft and hard mast foods of American black bears in the Smoky Mountains // Ursus. 2002. Vol. 13. P. 57–68.

Johansen T. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden. M. Sc., thesis. Trondheim, 1997. 36 p.

Kavčič I., Adamič M., Kaczensky P., Krofel M., Kobal M., Jerina K. Fast food bears: brown bear diet in a human-dominated landscape with intensive supplemental feeding // Wildlife Biol. 2015. Vol. 21, no. 1. P. 1–8. doi: 10.2981/wlb.00013

Kusak J., Huber D. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia // Ursus. 1998. Vol. 10. P. 281–291.

Lopez-Alfaro C., Coogan S. C. P., Robbins C. T., Fortin J. K., Nielsen S. E. Assessing nutritional parameters of brown bear diets among ecosystems gives insight into differences among populations // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, no. 6. P. 1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0128088

Mangiafico S. Package 'rcompanion', version 2.3.7. Functions to support extension education program evaluation. 2019. 99 p.

Martin P. Factors influencing globe huckleberry fruit production in northwestern Montana // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1983. Vol. 5. P. 159–165.

Noyce K. V., Coy P. L. Abundance and productivity of bear food species in different forest types of North-central Minnesota // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. P. 169–181.

Ogle D., Wheeler P., Dinno A. Package 'FSA', version 0.8.25. Simple Fisheries Stock Assessment Methods. 2019. 214 p.

Pelchat B. O., Ruff R. L. Habitat and spatial relationships of black bears in the boreal mixedwood forest of Alberta // Int. Conf. on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. P. 81–92.

Persson I-L., Wikan S., Swenson J. E., Mysterud I. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway // Wildlife Biol. 2001. Vol. 7. P. 27–37.

Quigley H. B. Activity patterns, movement ecology, and habitat utilization of black bears in Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. Master's Thesis, University of Tennessee, 1982. Knoxville, Tennessee, 1982. 149 p.

R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2018. URL: <http://www.R-project.org> (дата обращения: 20.10.2019).

Revelle W. Package 'psych', version 1.8.12. Procedures for psychological, psychometric, and personality research. 2019. 26 p.

Rode K. D., Robbins C. T. Why bears consume mixed diets during fruit abundance // Can. J. Zool. 2000. Vol. 78. P. 1640–1645. doi: 10.1139/cjz-78-9-1640

Stemlock J. J., Dean F. C. Brown bear activity and habitat use, Denali National Park // Int. Conf.

on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. P. 155–167.

Turney L., Roberts A. M. Grizzly Bear spring, summer, and fall – habitat suitability models. Morice and Lakes Forest Districts IFPA. Ardea Biol. Consulting. 2004. 24 p.

USDA. National Nutrient Database for Standard Reference, Release 262014 [cited 2014 March 2014]. URL: <http://ndb.nal.usda.gov> (дата обращения: 16.02.2017).

References

Akhremenko A. K., Sedalishchev V. T. Ekologicheskie osobennosti burogo medvedya (*Ursus arctos* L., 1758) v Yakutii [Ecological features of the brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) in Yakutia]. *Ekol.* [Ecol.]. 2008. No. 3. P. 201–205.

Bardashevich V. T. Rol' dikorastushchikh yagodnikov v ekologii teterevinykh [The role of wild berries in the ecology of grouse birds]. *Voprosy biol. i sistematiki zhivotnykh Smolenskoj i sopredel'nykh obl.* [Questions of biol. and systematics of animals in the Smolensk Region and adjacent areas]. Smolensk, 1975. P. 161–165.

Boltunov A. N. Pitanie burykh medvedei v gorakh yuga Rossii [Feeding brown bears in the mountains of southern Russia]. *Medvedi Rossii i prilegayushchikh stran – sostoyanie populyatsii. V 2 ch. Ch. 1* [Bears of Russia and adjacent countries – the current state of populations. In 2 parts. Part 1]. Moscow: Argus, 1993. P. 44–46.

Chernikin E. M. Materialy k ekologii burogo medvedya na severo-vostochnom poberezh'e Baikala [Materials on the ecology of the brown bear on the north-eastern coast of Lake Baikal]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1978. Vol. 83, no. 3. P. 57–66.

Chernyavskii F. B., Petrichenko V. V. Pitanie burogo medvedya na Severo-Vostoke Sibiri [Feeding of the brown bear in the North-East of Siberia]. *Bull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1984. Vol. 89, no. 2. P. 33–41.

Danilov P. I., Rusakov O. S., Tumanov I. L. Khishchnye zveri Severo-Zapada SSSR [Predatory mammals of the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. 164 p.

Grachev Yu. A. Buryi medved' v Nizhnesvirskom zapovednike [Brown bear in the Nizhnesvirsky Reserve]. *Ekol. medvedei* [Ecol. of Bears]. Novosibirsk: Nauka, 1987. P. 23–27.

Kharitonova N. P., Makarova L. S., Sapko V. Ya. Urozhai plodov cherniki, maliny i shipovnika v nekotorykh raionakh Udmurtskoi ASSR [Yield of blueberries, raspberries and dog-rose in some areas of the Udmurt ASSR]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 1971. Vol. 7, iss. 1. P. 95–99.

Mikhailovskii B. A., Skryabina A. A. Znachenie yagod i plodov v pitanii ryabchika, burogo medvedya i belki v yuzhnoi chasti Dal'nego Vostoka [Importance of berries and fruits in the nutrition of hazel grouse, brown bear and squirrel in the southern part of the Far East]. *Produktivnost' dikorastushchikh yagodnikov i ikh khoz. ispol'zovanie* [Productivity of wild berries and their economic use]. Kirov, 1972. P. 197–200.

Welch C. A., Keay J., Kendall K. C., Robbins C. T. Constraints on frugivory by bears // *Ecology*. 1997. Vol. 78. P. 1105–1119. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[1105:COFBB]2.0.CO;2

Wickham H., Chang W., Henry L., Pedersen T. L., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutani H. Package 'ggplot2', version 3.2.1. Create elegant data visualizations using the grammar of graphics. 2019. 227 p.

Поступила в редакцию 13.02.2020

Mineev Yu. N. Buryi medved' (*Ursus arctos*) v vostochnoevropskikh tundrach [Brown bear (*Ursus arctos*) in the eastern European tundra]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2007. Vol. 86, no. 7. P. 877–882.

Minyaev N. A., Konechnaia G. Yu. Flora Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika [Flora of the Central Forest State Reserve]. Leningrad: Nauka, 1976. 104 p.

Nasimovich A. A., Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Pitanie burogo medvedya i otsenka ego roli kak khishchnika v Laplandskom zapovednike [Feeding of a brown bear and evaluation of its role as a predator in the Lapland Reserve]. *Byull. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Soc. Natur., Div. Biol.]. 1951. Vol. 56, no. 4. P. 3–12.

Pazhetnov V. S. Buryi medved' [Brown bear]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 215 p.

Pazhetnov V. S., Pazhetnova S. I. Znachenie verkhovykh bolot v zhizni burogo medvedya [The importance of mounted marshes in the life of a brown bear]. *Bolota okhr. terr.: probl. okhrany i monitoring: Tez. XI Vsesoyuz. polevogo seminara po bolotovedeniyu* [Bogs of protected areas: Probl. of protection and monitoring. Proceed. XI All-Union field seminar on bog sci.]. Leningrad, 1991. P. 121–124.

Pazhetnova S. I. Pitanie burogo medvedya yagodoi v Tsentral'no-Lesnom zapovednike [Feeding of a brown bear with a berry in the Central Forest Reserve]. *Medvedi SSSR – sostoyanie populyatsii* [Bears of the USSR – the state of the population]. Rzhnev: Rzhnevskaya tip., 1991. P. 200–205.

Pereyaslovets V. M. Rol' yagod v pitanii sobolya v zapovednike "Yuganskii" [The role of berries in the sable food in the Yuganskiy Reserve]. *Nauch. trudy Gos. prirod. zapoved. "Prisurskii"* [Proceed. of the Prisursky St. Nature Reserve]. 2015. Vol. 30, iss. 1. P. 207–209.

Prokof'eva I. V. Vorob'inye i dyatly – potrebiteli sochnykh plodov [Passerines and woodpeckers are consumers of juicy fruits]. *Russ. ornitol. zhurn.* [Russ. Ornithol. J.]. 2005. Vol. 14, express-iss. 303. P. 996–1001.

Raus L. K. Dikorastushchie yagodniki v pitanii nekotorykh zveri i ptits [Wild berries in the diet of some animals and birds]. *Sbornik NTI VNIIOZ* [Digest of Sci. and Tech. Information, All-Union Res. Inst. for Hunting Husbandry and Livestock Breeding]. Iss. 40–41. Kirov, 1973. P. 7–10.

Raus L. K. K voprosu ob ispol'zovanii dikorastushchikh yagod i plodov nekotorymi zhivotnymi Tsentral'noi chasti Kamchatki [On the use of wild berries and fruits by some animals in the central part of Kam-

chatka]. *Sbornik NTI VNIIOOZ* [Digest of Sci. and Tech. Information, All-Union Res. Inst. for Hunting Husbandry and Livestock Breeding]. Iss. 30. Kirov, 1970. P. 11–19.

Rykov A. M. Ekologiya burogo medvedya v Srednem Pinezh'e [The ecology of the brown bear in Middle Pinega]. *Ekol. medvedei* [Ecol. of Bears]. Novosibirsk: Nauka, 1987. P. 76–84.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Ekologiya teterevinykh ptits [Ecology of grouse birds]. *Trudy Laplandskogo gos. zapovednika* [Proceed. Laplandsky St. Nat. Reserve]. Moscow, 1960. Iss. 5. 319 p.

Seredkin I. V. Korma rastitel'nogo proiskhozhdeniya v pitanii burogo medvedya Sikhote-Alinya [Forage of plant origin in the feeding of the brown bear of the Sikhote-Alin]. *Izv. Samarskogo NTs RAN* [Proceed. Samara SC RAS]. 2012. Vol. 14, no. 1(8). P. 1920–1924.

Tkachenko V. A., Tkachenko S. V. Buryi medved' (*Ursus arctos*) vysokogorii tsentral'noi chasti Barguzinskogo khrebtta [*Ursus arctos*] of the highlands of the central part of the Barguzin mountain range]. *Baikal'skii zool. zhurn.* [Baikal Zool. J.]. 2012. No. 2(10). P. 91–93.

Tipsina N. N., Yakovchik N. Yu. Issledovanie cherniki [Investigation of blueberries]. *Vestnik KrasGAU* [Bull. KrasGAU]. 2013. No. 11. P. 283–285.

Tirronen K. F., Panchenko D. V., Kuznetsova D. S. Novye dannye o pitanii burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) Karelii i yuga Kol'skogo poluoostrova [New data on the feeding of brown bear (*Ursus arctos* L.) in Karelia and the south of the Kola Peninsula]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 12. P. 114–122. doi: 10.17076/eco513

Tyulin S. Ya. Metody ucheta urozhainosti cherniki i klyukvy i nekotorye faktory ee opredelyayushchie (v usloviyakh podzony yuzhnoi taigi Evropeiskoi chasti SSSR) [Methods of accounting for yields of blueberries and cranberries and some of its determinants (in the conditions of the subzone of the southern taiga of the European part of the USSR)]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad, 1973. 178 p.

Yaroslavtsev A. V. Morfologicheskie osobennosti cherniki obyknovЕННОй, proizrastayushchei v raznykh tipakh lesnykh fitotsenozov yuzhnoi taigi [Morphological features of common bilberry, growing in different types of forest phytocenosis of the southern taiga]. *Sovr. probl. prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva* [Modern Problems of Nature Management, Hunting, and Fur Farming]. 2007. No. 1. P. 498–499.

Yurgenson P. B. K rasprostraneniyu i biologii promyslovoi fauny Volzhsko-Dvinskogo vodorazdela [To the distribution and biology of the commercial fauna of the Volga-Dvina watershed]. *Trudy Central'no-Lesnogo gos. zapoved.* [Proceed. Central Forest St. Reserve]. Iss. II. Smolensk: ZOKNII, 1937. P. 281–298.

Zavatskii B. P. Pitanie burykh medvedei Srednei Eniseiskoi taigi [Feeding brown bears of the Middle Yenisei taiga]. *Ekol.* [Ecol.]. 1978. No. 2. P. 96–98.

Dahle B., Sørensen O. J., Wedul E. H., Swenson J. E., Sandegren F. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biol.* 1998. Vol. 4, no. 3. P. 147–158.

Garshelis D. L., Pelton M. R. Activity of black bears in Great Smoky Mountains National Park. *J. Mammal.* 1980. Vol. 61. P. 8–19.

Hamer D., Herrero S. Grizzly bear food and habitat use in the front ranges of Banff National Park, Alberta. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1987. Vol. 7. P. 199–213.

Hertel A., Steyaert S. M. J. G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H., Wathne-Gelink H., Kindberg J., Swenson J. E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 2016. Vol. 70. P. 831–842. doi: 10.1007/s00265-016-2106-2

Hewitt D. G., Robbins S. T. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis. *Wildl. Soc. Bull.* 1996. Vol. 24. P. 547–550.

Holden Z. A., Kasworm W. F., Servheen C., Hahn B., Dobrowski S. Sensitivity of berry productivity to climatic variation in the Cabinet-Yaak grizzly bear recovery zone, Northwest United States, 1989–2010. *Wildl. Soc. Bull.* 2012. Vol. 36, no. 2. P. 226–231. doi: 10.1002/wsb.128

Inman R. M., Pelton M. R. Energetic production by soft and hard mast foods of American black bears in the Smoky Mountains. *Ursus.* 2002. Vol. 13. P. 57–68.

Johansen T. The diet of the brown bear (*Ursus arctos*) in central Sweden: M. Sc, thesis. Trondheim, 1997. 36 p.

Kavčič I., Adamič M., Kaczensky P., Krofel M., Kobal M., Jerina K. Fast food bears: brown bear diet in a human-dominated landscape with intensive supplemental feeding. *Wildlife Biol.* 2015. Vol. 21, no. 1. P. 1–8. doi: 10.2981/wlb.00013

Kusak J., Huber D. Brown bear habitat quality in Gorski kotar, Croatia. *Ursus.* 1998. Vol. 10. P. 281–291.

Lopez-Alfaro C., Coogan S. C. P., Robbins C. T., Fortin J. K., Nielsen S. E. Assessing nutritional parameters of brown bear diets among ecosystems gives insight into differences among populations. *PLoS ONE.* 2015. Vol. 10, no. 6. P. 1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0128088

Mangiafico S. Package 'rcompanion', version 2.3.7. Functions to support extension education program evaluation. 2019. 99 p.

Martin P. Factors influencing globe huckleberry fruit production in northwestern Montana. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1983. Vol. 5. P. 159–165.

Noyce K. V., Coy P. L. Abundance and productivity of bear food species in different forest types of North-central Minnesota. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1990. Vol. 8. P. 169–181.

Ogle D., Wheeler P., Dinno A. Package 'FSA', version 0.8.25. Simple Fisheries Stock Assessment Methods. 2019. 214 p.

Pelchat B. O., Ruff R. L. Habitat and spatial relationships of black bears in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1986. Vol. 6. P. 81–92.

Persson I.-L., Wikan S., Swenson J. E., Mysterud I. The diet of brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biology.* 2001. Vol. 7. P. 27–37.

Quigley H. B. Activity patterns, movement ecology, and habitat utilization of black bears in Great Smoky Mountains National Park. Thesis, University of Tennessee. Knoxville, Tennessee, 1982.

R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2018. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 20.10.2019).

Revelle W. Package 'psych', version 1.8.12. Procedures for psychological, psychometric, and personality research. 2019. 26 p.

Rode K. D., Robbins C. T. Why bears consume mixed diets during fruit abundance. *Can. J. Zool.* 2000. Vol. 78. P. 1640–1645. doi: 10.1139/cjz-78-9-1640

Stemlock J. J., Dean F. C. Brown bear activity and habitat use, Denali National Park-1980. *Int. Conf. on Bear Research and Management.* 1986. Vol. 6. P. 155–167.

Turney L., Roberts A. M. Grizzly Bear Spring, Summer, and Fall – Habitat Suitability Models. Morice and Lakes Forest Districts IFPA. *Ardea Biol. Consulting.* 2004. 24 p.

USDA. National Nutrient Database for Standard Reference, Release 26 2014 [cited 2014 March 2014]. URL: <http://ndb.nal.usda.gov> (assessed: 16.02.2017).

Welch C. A., Keay J., Kendall K. C., Robbins C. T. Constraints on frugivory by bears. *Ecol.* 1997. Vol. 78. P. 1105–1119. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078[1105:COFBB]2.0.CO;2

Wickham H., Chang W., Henry L., Pedersen T. L., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutani H. Package 'ggplot2', version 3.2.1. Create elegant data visualizations using the grammar of graphics. 2019. 227 p.

Received February 13, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Огурцов Сергей Сергеевич

научный сотрудник
Центрально-Лесной государственный заповедник
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область,
Россия, 172521
эл. почта: etundra@mail.ru
тел.: 89172528264

Желтухина Юлия Сергеевна

экскурсовод
Центрально-Лесной государственный заповедник
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область,
Россия, 172521
эл. почта: julia.masharipova@mail.ru
тел.: 89806377466

CONTRIBUTORS:

Ogurtsov, Sergey

Central Forest State Nature Reserve
172521 Zapovednyi Village, Nelidovsky District, Tver Region,
Russia,
e-mail: etundra@mail.ru
tel.: +79172528264

Zheltukhina, Yulia

Central Forest State Nature Reserve
172521 Zapovednyi village, Nelidovsky District, Tver Region,
Russia
e-mail: julia.masharipova@mail.ru
tel.: +79806377466

УДК 597.553.2 (282.247.114)

ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ СИГОВЫХ ВИДОВ РЫБ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ УСА В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

А. В. Боровской^{1,2}, А. П. Новоселов²

¹ Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича), Архангельск, Россия

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лавёрова, Архангельск, Россия

Рассмотрены особенности питания сига-пыжьяна и ряпушки в р. Уса – одном из основных правобережных притоков р. Печора. Установлено, что при достаточной широте пищевого спектра (23 группы кормовых объектов) основу их питания составляют беспозвоночные в различных стадиях развития, а также сине-зеленые колониальные водоросли и неперевариваемые частицы. Анализ доли компонентов по массе показал, что наибольшее значение этого индекса в питании сига-пыжьяна имели водные личинки насекомых семейства Chironomidae (60,0 %), в питании ряпушки – взрослые насекомые Simuliidae (43,0 %). Существенных различий в питании разных возрастных групп у обоих видов рыб выявить не удалось. Значительное расхождение пищевых спектров, как по основным стадиям развития беспозвоночных, так и по основным группам кормовых объектов, приводит к снижению трофической напряженности. Низкие значения индексов пищевого сходства и перекрытия пищевых ниш свидетельствуют о слабой пищевой конкуренции в осенний период у этих видов рыб. Сиг проявляет себя как типичный бентофаг с широким спектром питания, ряпушка – как эврифаг, легко переходящий при необходимости на различные группы кормовых объектов.

Ключевые слова: р. Уса; общий характер питания сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) и ряпушки (*Coregonus sardinella marisalbi*); возрастные изменения в питании; частота встречаемости; индекс относительной значимости, пищевые отношения.

A. V. Borovskoy, A. P. Novoselov. FOOD RELATIONS BETWEEN WHITEFISH SPECIES IN THE LOWER COURSE OF THE USA RIVER IN THE AUTUMN PERIOD

Feeding characteristics of the Siberian whitefish (pizhyan) and the White Sea least cisco in the Usa River, which is one of the main right-bank tributaries to the Pechora River, are considered. It has been found that while the food spectrum was quite wide (23 groups of food items), the bulk of the diet was made up of invertebrates in various developmental stages, as well as the blue-green colonial algae and indigestible particles. Analysis of the weight shares of the components showed that the biggest contributor to the whitefish diet was aquatic larvae of insects of the Chironomidae family (60.0 %); and in the diet of the least cisco this index was the highest for adult Simuliidae (43.0 %). No significant age-related differences in feeding were found in either of the two species. Their food spectra differ significantly both in terms of the main ontogenetic stages of invertebrates

and the main groups of food items, wherefore the trophic tension is low. Low values of the food similarity index and trophic niche overlap indicate a weak competition for food between these fish species in the autumn period. The whitefish acts as a typical benthos feeder with a broad food spectrum, while the least cisco is euryphagous, easily switching between various groups of food item when necessary.

Key words: Usa river; general feeding patterns of the Siberian whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) and the White Sea least cisco (*Coregonus sardinella marisalbi*); age-related changes in feeding; frequency of occurrence; relative significance index; food relations.

Введение

Известно, что особенности питания рыб зависят от их биологии и экологии и в числе ряда других факторов определяют общее состояние и численность популяций. В комплексе рыбохозяйственных исследований изучение питания рыб и их пищевых взаимоотношений позволяет дать оценку общего состояния видов в пределах их ареалов, а также его результаты могут быть востребованы при разработке путей рационального использования рыбных ресурсов промысловых водоемов [Попова, 1979; Новоселов, 1987]. Это в полной мере относится к сиговым видам рыб, которые в арктических и субарктических водоемах дают основную долю суммарной ихтиопродукции [Решетников, 1980]. Кроме того, в силу особенностей своего происхождения, распространения, систематики и рыбохозяйственной ценности они являются уникальной группой рыб, способной выступать в качестве своеобразного биологического индикатора при антропогенных изменениях окружающей среды [Новоселов, 2000]. В этой связи исследование питания и пищевых взаимоотношений сиговых видов рыб в бассейне р. Печора представляет научный и практический интерес.

Печорский бассейн – крупнейший по площади в северо-восточной части России. Богатое видовое разнообразие объясняется тем, что здесь проходят границы распространения многих сибирских и европейских видов рыб, относящихся к лососево-сиговому комплексу. Тут обитает 6 видов сиговых (сиг, ряпушка, пелядь, чир, омуль, нельма), являющихся важными объектами промысла. Из всего сигового комплекса бассейна сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* и ряпушка *Coregonus sardinella marisalbi* являются наиболее многочисленными видами, и именно они выбраны в качестве объектов исследования.

Сиг-пыжьян по существующей (и принимаемой нами) систематике является одним из подвидов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) [Решетников, 1980].

Характеризуется средним числом жаберных тычинок, равным 22–25, при колебании крайних значений от 18 до 27. Он населяет приустьевые участки и низовья большинства рек, впадающих в Белое и Баренцево моря. Встречается во всех крупных реках Архангельской области, озерах Большеземельской тундры [Сидоров, 1974], в водоемах бассейнов рек Печора [Козьмин, 1971; Протопопов, 1983 и др.], Мезень, Онега и Северная Двина [Новоселов, 1991, 2000]. На западе области доходит до реки Кемь [Новиков, 1951].

Печорская ряпушка, обитающая в р. Уса, *Coregonus sardinella marisalbi* Berg, 1916, занимает по ряду признаков промежуточное положение между европейской и сибирской, в связи с чем исследователями предпринимались неоднократные попытки уточнения ее таксономического статуса. Еще в середине прошлого века она была описана Л. С. Бергом [1948] как беломорская или печорская ряпушка и выделена в особый подвид сибирской. В то же время анализ ее особей из рек Уса и Печора показал, что по отдельным признакам более половины из них оказались ближе к европейской [Решетников, 1980]. В нижней Печоре ее полупроходная форма известна как «зельдь». В бассейне р. Уса существуют обособленные стада, не уходящие в море [Соловкина, 1962]. В районе Мутного Материка, в озере Голодная Губа и Урдюжской системе озер обитает жилая ряпушка, называемая местными жителями «саурей» [Новоселов, 1991]. На наш взгляд, выделение печорской ряпушки в обособленный подвид вряд ли целесообразно. Анализ печорской ряпушки методом белкового электрофореза подтвердил высказывавшиеся ранее предположения [Решетников, 1980] о ее гибридной природе и позволил автору сделать заключение о полифилетическом происхождении печорской ряпушки, возникшей в результате гибридизации европейского и сибирского видов [Сендек, 2000]. По всей видимости, в данном случае мы имеем дело не с обособленным подвидом, а с гибридными экологическими формами в понятии Ю. С. Решетникова [1980]. Они имеют

мозаичный характер распространения в пределах наложения ареалов соседних видов и образуют отдельные экологически изолированные формы (популяции) – «зельдь» и «саурей».

Мониторинговой точкой был определен участок Меркуши, расположенный в нижнем течении р. Уса и являющийся основным нерестилищем большинства видов полупроходных и проходных сиговых, а также нагульным участком для жилых форм.

Цель работы заключается в определении характера питания исследуемых видов на данном участке реки, что позволяет оценить степень их конкуренции за пищевые ресурсы, а также возможность перехода с одного кормового объекта на другие.

Для достижения поставленной цели решены следующие задачи: определен общий характер питания анализируемых видов (качественный и количественный состав пищи), выявлены возрастные изменения в характере питания, рассмотрены доминирующие кормовые объекты, определяющие особенности питания у исследованных видов рыб.

Материалы и методы

Река Уса – крупнейший правобережный приток р. Печора первого порядка, образованный слиянием рек Большая и Малая Уса. Общая протяженность ее водотока составляет 667 км. Большая часть бассейна Усы расположена на территории Республики Коми,

и только северная часть относится к Ненецкому автономному округу. Суммарная площадь ее водосбора составляет 97410 км², среднегодовой расход воды в устье – 1090 м³/с [Зверева, 1962а, б; Лукин и др., 2000]. В гидрохимическом отношении территория бассейна р. Уса неоднородна и в целом характеризуется небольшой минерализацией вод и их общей принадлежностью к бикарбонатно-кальциевому классу. На отдельных участках основного водотока река имеет различную минерализацию с тенденцией к ее понижению в направлении устья. Показатели биологической продуктивности р. Уса находятся в тесной прямой связи с гидрохимическими [Власова, 1962].

Отбор проб для определения питания рыб проводился в осенний период (октябрь) 2014–2016 гг. в районе участка Меркуши, расположенного в нижнем течении р. Уса приблизительно в 130 км от устья. Этот участок является одним из основных нерестилищ большинства видов полупроходных и проходных сиговых рыб, а также нагульным участком для жилых форм (рис. 1). Дно реки на участке, где проводился контрольный лов рыбы, представлено наносными песчаными отложениями, глубины небольшие, берег пологий. Противоположный берег высокий, коренной, у его подножия – валунные и галечные косы (корги), вдающиеся в русло реки.

Рыба вылавливалась при помощи тяглогового невода с ячейей в кутке 18 мм. Сбор и фиксация проб, а также камеральная и статистическая

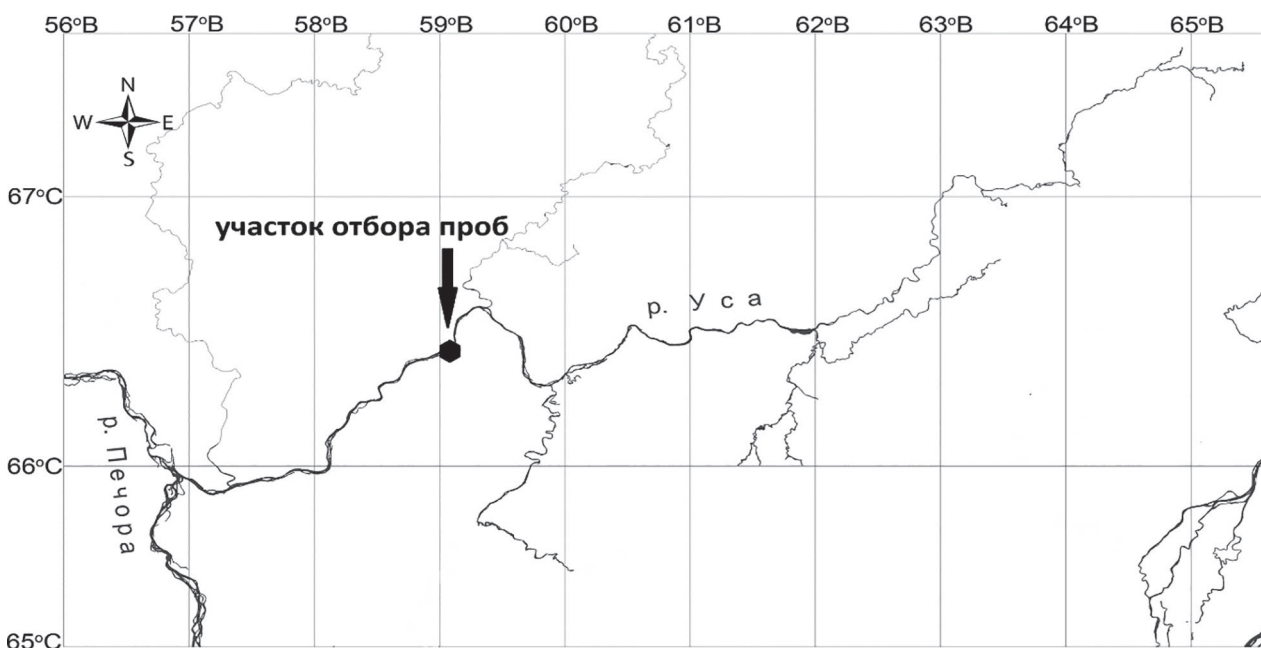


Рис. 1. Карта-схема р. Уса и место сбора проб

Fig. 1. Schematic map of the Usa River and the sampling site

обработка собранных материалов проводилась согласно общепринятой методике [Методическое..., 1979]. Всего было собрано и обработано 48 желудочно-кишечных трактов сига-пыжьяна и 56 – ряпушки. Камеральная обработка материалов проводилась в лабораторных условиях с использованием микроскопа МБС-10. Определялась масса пищевого комка из каждого желудочно-кишечного тракта, просчитывалось по группам число компонентов, которые затем взвешивались и измерялись. Объекты питания определялись по возможности до семейства или рода [Штакльберг, 1933; Определитель..., 1970а, б, 2000; Мамаев, 1972]. Систематическое положение организмов сверялось с помощью электронного ресурса BOLD systems.

Для характеристики спектра питания использовали такие показатели, как частота встречаемости (F , %), доля каждого компонента пищи по массе (P , %) и общий индекс наполнения (I_n , ‰) – отношение массы всего содержимого желудка к общей массе рыбы. Анализ питания исследуемых видов проводился также по индексу относительной значимости пищевых объектов (IR) [Попова, Решетников, 2011]. Использование формулы индекса относительной значимости пищевых объектов представляется нам более корректным ввиду того, что он учитывает объекты питания разных размеров, в отличие от показателя частоты встречаемости (1), который завышает значение мелких часто встречающихся организмов и занижает роль более крупных жертв.

$$IR = (F_i \times P_i / \sum F_i \times P_i) \times 100 \%, \quad (1)$$

где F_i – частота встречаемости каждого вида корма; P_i – доля по массе; а сама величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов).

При рассмотрении пищевых взаимоотношений анализировалась степень пищевого сходства (C_p) сравниваемых видов рыб [Шорыгин, 1952], а также индекс перекрытия пищевых ниш (C_λ) [Horn, 1966].

Индекс пищевого сходства (по Шорыгину) рассчитывался как сумма наименьших величин из видового состава рациона сравниваемых рыб (рационы в %). При полном совпадении индекс равен 100 %, при отсутствии совпадения – 0 %.

Для определения степени перекрытия пищевых ниш разных видов рыб рассчитывался индекс Хорна (2):

$$C_\lambda = \frac{2 \sum x_i y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}, \quad (2)$$

где x_i и y_i – значения отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %.

Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса $> 0,6$ расценивалось как биологически значимое перекрытие пищевых ниш [Wallace, 1981].

Работы проводились совместно с планом ресурсных исследований и государственного мониторинга водных биологических ресурсов внутренних вод Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации, ПИНРО, составленным согласно программе работ при осуществлении рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях 2011–2015, 2016–2020 (госконтракт № 28–01/2014, госработа 4/1).

Результаты и обсуждение

Сиг-пыжьян

Общий состав пищевого комка. В период проведения исследований состав пищи сига-пыжьяна состоял из 16 групп беспозвоночных на разных стадиях развития, колоний сине-зеленых водорослей и непереваренных частиц (табл. 1). Наиболее широко в пищевом спектре сига присутствовали организмы типа членистоногих, которые были представлены четырьмя классами: ракушковыми рачками, жаброногими ракообразными, насекомыми и паукообразными. Жаброногие раки в желудочно-кишечных трактах сига были репрезентированы представителями родов босмин и хидорусов. Насекомые включали личинок и имаго отряда двукрылых, ручейников, поденок и веснянок. Класс паукообразные в пищевых комках рыб был представлен единственным семейством – водяными клещами. Незначительно в пищевом спектре сига встречались представители еще двух типов: моллюсков и круглых червей (табл. 1). Из моллюсков отмечены лишь представители класса двустворчатых семейства сферииды. Общую картину пищевого спектра дополняли колониальные сине-зеленые водоросли семейства ностоковые.

Общая встречаемость кормовых объектов в желудочно-кишечных трактах рыб (F , %). Практически во всех пищевых комках сигов отмечались личинки двукрылых, представленные в основном семействами хирономид, мокрецов и мух-береговушек (рис. 2). Помимо насекомых сиг активно питался двустворчатыми моллюсками, встречавшимися у 58,3 % обследованных рыб. У 77,1 % рыб в желудочно-кишечных трактах обнаружены ностоковые

Таблица 1. Состав пищевого комка в желудках сига-пыжьяна и ряпушки в р. Уса в осенний период

Table 1. The composition of the bolus in the stomachs of the whitefish (pizhyan) and least cisco in the Usa River in the autumn

Компонент Constituent	Вид рыб Fish species		Компонент Constituent	Вид рыб Fish species	
	сиг whitefish	ряпушка least cisco		сиг whitefish	ряпушка least cisco
Coleoptera (жесткокрылые) im. Coleoptera (beetles) im.	+	-	Chironomidae (комары-звонцы) pp. Chironomidae (lake fly) pp.	+	+
Notonectidae (гладышевые) im. Notonectidae (backswimmers) im.	-	+	Simuliidae (мошки) pp. Simuliidae (blackfly) pp.	-	+
Ichneumonidae (наездники) im. Ichneumonidae (ichneumons fly) im.	-	+	Nematoda (круглые черви) Nematoda (nematodes)	+	+
Chironomidae (комары-звонцы) im. Chironomidae (chironomids) im.	+	+	Ostracoda (ракушковые) Ostracoda (seed shrimp)	+	-
Muscidae (настоящие мухи) im. Muscidae (muscid fly) im.	-	+	Araneae (пауки) Araneae (spider)	-	+
Мycetophilidae (грибные комары) im. Mycetophilidae (fungus gnats) im.	-	+	Hydrachnidae (водяные клещи) Hydrachnidae (water mites)	+	-
Simuliidae (мошки) im. Simuliidae (black fly) im.	-	+	Bosminidae (босминовые) Bosminidae (water fleas)	+	-
Прочие Insecta im. Other Insecta im.	+	+	Chydoridae (хидорусовые) Chydoridae (water fleas)	+	-
Plecoptera (веснянки) lv. Plecoptera (stone fly) lv.	+	+	Sphaeriidae (сфереиды) Sphaeriidae (bivalve molluysks)	+	-
Trichoptera (ручейники) lv. Trichoptera (caddis fly) lv.	+	+	Nostocaceae (ностоковые) Nostocaceae (cyanobacteria)	+	-
Ephemeroptera (поденки) lv. Ephemeroptera (may fly) lv.	+	+	Неперевариваемые частицы Indigestible particles	+	+
Ceratopogonidae (мокрецы) lv. Ceratopogonidae (black gnats) lv.	+	-	Средний индекс наполнения, ‰ Mean stomach fullness, ‰	71,5	28,5
Chironomidae (комары-звонцы) lv. Chironomidae (lake fly) lv.	+	+	Количество рыб, экз. Fish number, ind.	48	56
Ephydridae (мухи-береговушки) lv. Ephydridae (shore fly) lv.	+	+			

Примечание. Здесь и далее: lv. – larva (личинки), im. – imago (взрослые насекомые), pp. – pupa (куколки).

Note. Here in after: lv. – larva (larvae), im. – imago (adult insects), pp. – pupa (pupae).

сине-зеленые водоросли. Из других групп организмов следует отметить паукообразных, включенных в питание у 20,8 % сигов, а также личинок веснянок (16,7 %), ручейников (14,6 %) и фрагменты тел взрослых насекомых (22,9 %). Попадание остальных организмов наблюдалось гораздо реже, и их доля составляла не более чем 10,0 % от всех проанализированных проб.

Общая доля каждого компонента пищи по массе (P, %). Состав пищевого комка сига-пыжьяна более чем на две трети (у 69,0 % особей) состоял из личинок водных насекомых, их куколки и имаго встречались значительно реже – 1,3 и 0,5 % соответственно (рис. 3). Среди личиночных форм преобладали представители отряда двукрылых (62,8 %), в котором большую долю занимали хирономиды (60,0 %), а представители семейств мокрецов и мух-береговушек составляли по 1,4 % каждый. Дру-

гие отряды насекомых были представлены в меньшей степени: веснянки – 3,4 %, ручейники – 1,7 %, поденки – 1,0 %. К второстепенным компонентам в питании сига можно отнести двустворчатых моллюсков – 8,2 %. Незначительные показатели имели паукообразные, жаброногие ракообразные и круглые черви – соответственно 0,04; 0,0002 и 0,001 % от массы пищевых объектов. В желудочно-кишечных трактах рыб содержалось в среднем 15,3 % сине-зеленых водорослевых колоний. Кроме того, отдельные особи при наличии других кормов предпочитали употреблять исключительно водоросли, доля которых в пищевом комке достигала 99,0 %. Неперевариваемые частицы, попавшие в желудочно-кишечный тракт вместе с пищей, составили в сумме 5,6 %.

Общий индекс относительной значимости. Анализ индекса относительной значимости кормовых объектов (IR) показал, что

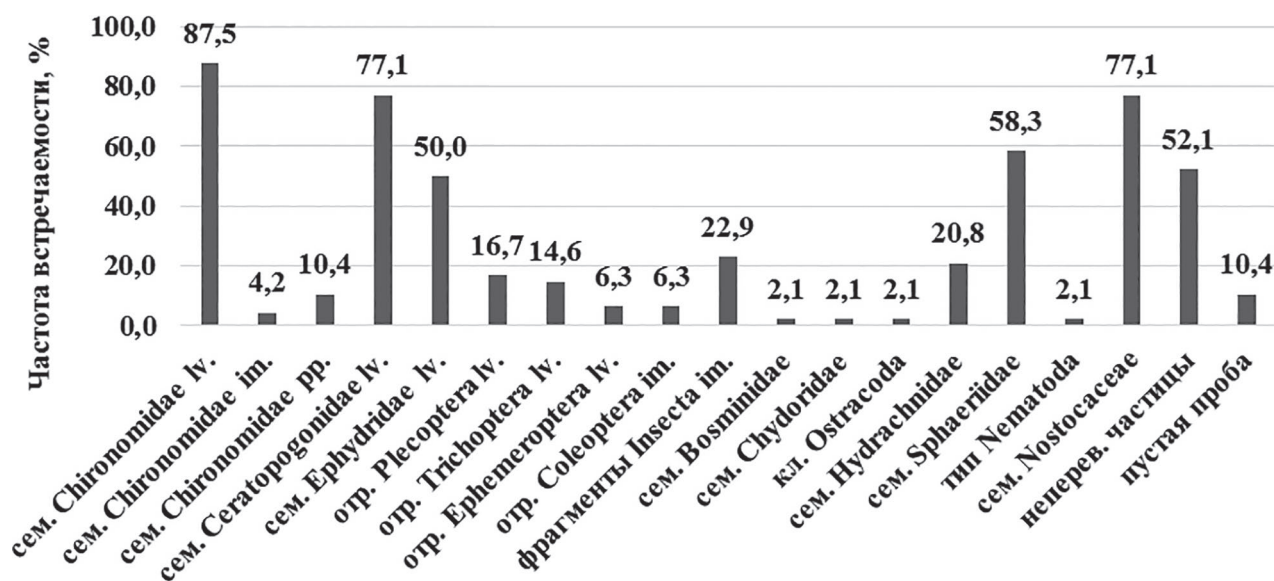


Рис. 2. Общая частота встречаемости пищевых объектов (F, %) в желудочно-кишечных трактах сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 2. The total frequency of occurrence of food objects (F, %) in the gastrointestinal tracts of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

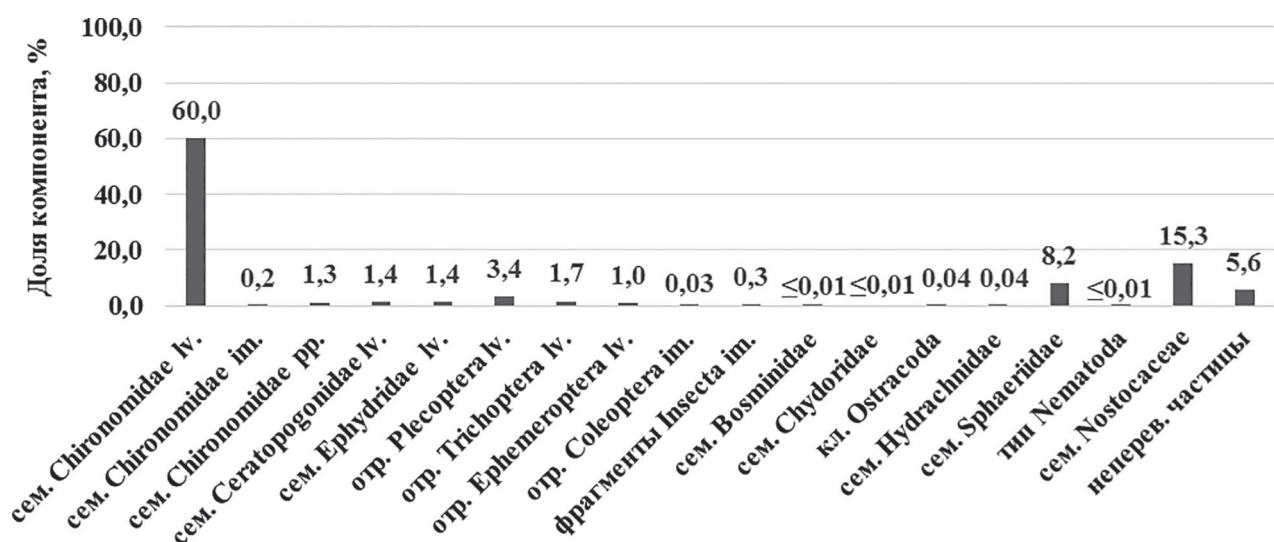


Рис. 3. Общая доля по массе пищевых объектов (P, %) в желудочно-кишечных трактах сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 3. The total portion of food objects by weight (P, %) in the gastrointestinal tracts of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

наибольшее его значение в питании сига-пыжьяна в нижнем течении р. Уса в осенний период 2016 г. имели водные личинки насекомых семейства Chironomidae (IR = 70,1 %). Следует отметить высокие показатели индекса относительно колониальных водорослей (15,7 %) и моллюсков из семейства Sphaeriidae (6,4 %). IR других групп организмов был незначительным (рис. 4).

Тождественность значений индекса относительной значимости и общей доли компонентов

по массе позволяет анализировать возрастные изменения, используя лишь один из этих показателей. В нашей работе для сравнения использовались значения общей доли компонента по массе.

Возрастные изменения в питании сига. Доля личинок насекомых в желудочно-кишечном тракте единственного пойманного нами сеголетка (FL – 11,0 см) составила 82,3 % (в основном представители семейства Chironomidae – 73,8 %) (рис. 5). Среди зоопланктонных

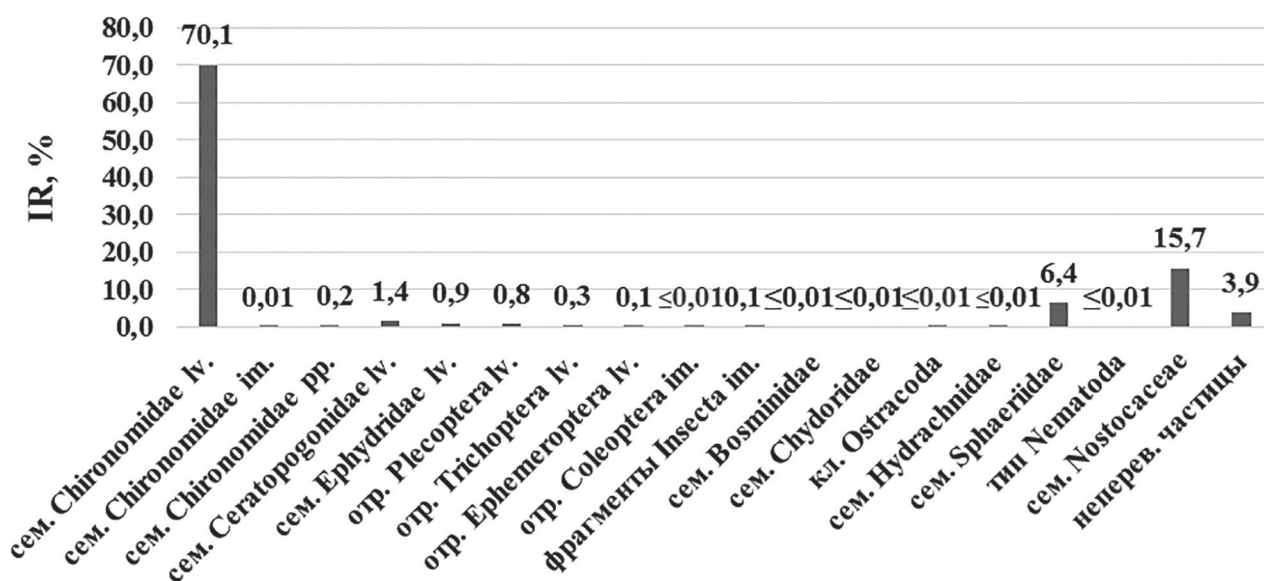


Рис. 4. Значение различных кормовых объектов в питании сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период по индексу относительной значимости (IR)

Fig. 4. The importance of various food objects in the feeding of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn according to the index of relative importance (IR)

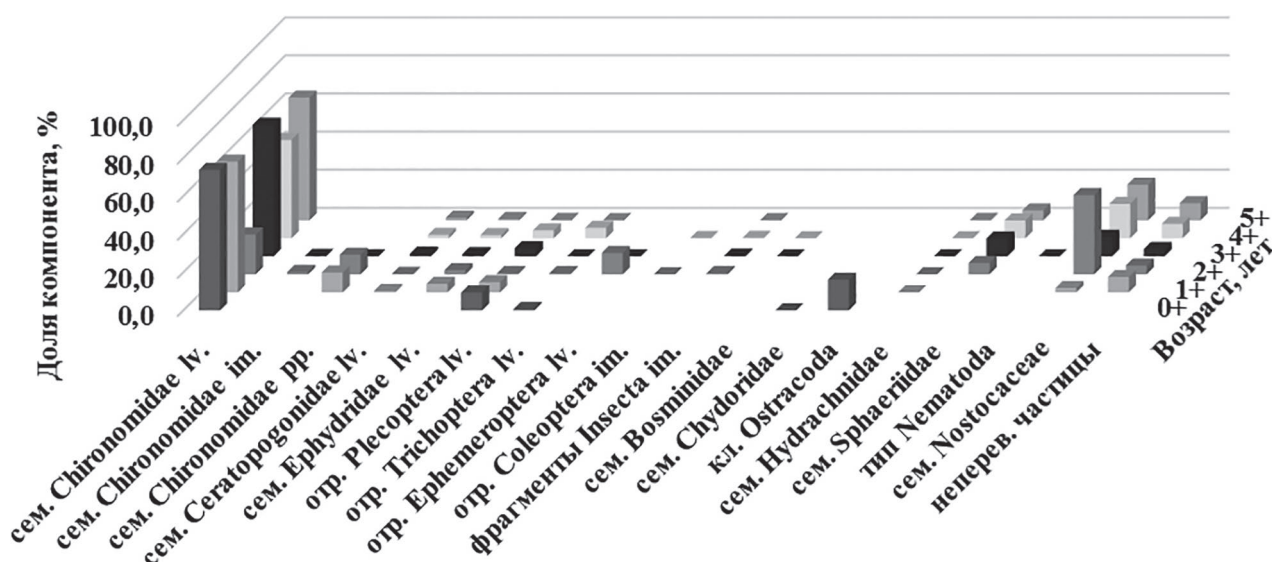


Рис. 5. Возрастные изменения в питании сига-пыжьяна в р. Уса в осенний период

Fig. 5. Age changes in the feeding of the whitefish (pizhyan) in the Usa River in the autumn

организмов отмечены только ракушковые рачки – 16,1 %. У рыб в возрасте 1+ с размерными показателями FL 14,9–16,8 ($16,3 \pm 0,3$) см основную долю пищевого комка составляют бентосные организмы – насекомые (89,7 %; Chironomidae – 79,1 %) в личиночной стадии и стадии куколки. Значение личинок насекомых других групп было невелико и составляло в сумме 10,6 %. В питании сига этой возрастной группы впервые появляются колониальные сине-зеленые водоросли (2,3 %). Их попадание в желудочно-кишечный тракт сига, вероятно,

носит случайный характер, т. к. оболочка колонии практически не переваривается и компонент удаляется из организма рыбы в неповрежденном виде.

У сига возрастной группы 2+, имеющего показатели FL 16,9–20,0 ($18,5 \pm 0,3$) см, в желудках впервые попадают двустворчатые моллюски (5,9 % от массы пищевого комка), доля сине-зеленых водорослей увеличивается до 41,6 %. Доля насекомых, включающих все стадии развития, в желудочно-кишечных трактах сига, напротив, уменьшается до 47,7 %.

Рыбы возрастных групп 3+, 4+, 5+, показатели *FL* которых составили 19,2–25,9 (23,2 ± 0,5), 25,0–26,6 (25,5 ± 0,3) и 25,0–30,6 (27,8 ± 2,8) см соответственно, имеют схожие пищевые спектры и их значения. Основную долю по массе пищевого комка у рыб трех указанных возрастных групп также составляют бентосные организмы, представленные насекомыми (67,0–76,1 %) (см. рис. 5). Второстепенным компонентом желудочно-кишечного тракта можно считать моллюсков, их значения варьировали в пределах от 5,2 до 9,4 %. Показатели колониальных водорослей колебались от 10,3 до 18,7 %. Попадание прочих пищевых объектов незначительное. Наименьшее значение индекса наполнения желудочно-кишечного тракта наблюдалось у сеголетка и составило 11,5 ‰. У рыб старших возрастных групп показатели изменялись мало – от 43,3 до 59,8 ‰. Исключение составляет выборка рыб в возрасте 4+, где значение индекса составило 101,8 ‰. Средний показатель по всей выборке – 57,2 ‰.

Ряпушка

В наших выборках ряпушка была представлена тремя возрастными группами – от 1+ до 3+ и имела следующие размерно-массовые показатели: *FL* 15,1–21,1 (среднее 17,7 ± 0,2) см, масса 28,0–88,0 (среднее 48,2 ± 1,6) г. По литературным данным, количество жаберных тычинок у ряпушки в р. Уса может варьировать от 37 до 47, причем у полупроходной формы распределение частоты этого признака смещено в большую сторону (более 60 % особей с количеством тычинок 41–44), а у туводной – в меньшую. При этом около 70 % рыб имеют показатели 40–42 тычинки [Туманов и др., 2013].

Общий состав пищевого комка. В период проведения исследований состав пищи ряпушки состоял из 16 групп беспозвоночных на разных стадиях развития, включая фрагменты тел взрослых насекомых, а также неперевариваемые частицы (см. табл. 1). Наиболее широко в пищевом спектре ряпушки были представлены членистоногие – классами насекомых и паукообразных соответственно. Первый из них включал представителей отряда двукрылых во всех стадиях развития, взрослые формы отрядов полужесткокрылых и перепончатокрылых, а также личиночные формы отрядов ручейников, поденок и веснянок. Класс паукообразных был представлен одним отрядом пауков.

Общая встречаемость кормовых объектов в желудках рыб (F, %). В питании у 80 % ряпушек отмечались насекомые в стадии има-

го, представленные в основном мошками и мицетофилами (грибные комары). Наездники и гладышевые встречались значительно реже – в 8,9 и 3,6 % желудков соответственно. Среди личиночных форм отмечены насекомые из 5 групп: хирономиды (21,4 %), мухи-береговушки (7,1 %), поденки (19,6 %), веснянки (10,7 %) и ручейники (37,5 %). Из других групп организмов следует отметить пауков, встречавшихся в 21,4 % пищевых комков, а также единичные попадания круглых червей (3,6 %). Среди насекомых в стадии рира представители хирономид и мошек отмечены в 3,6 и 1,8 % из всех осмотренных желудочно-кишечных трактов соответственно. В половине желудочно-кишечных трактов находились фрагменты тел взрослых насекомых, таксономическую принадлежность которых определить не удалось (рис. 6).

Общая доля каждого компонента пищи по массе (P, %). Состав пищевого комка желудочно-кишечных трактов ряпушки на три четверти (72,8 %) состоял из взрослых насекомых в стадии имаго, обитающих в основном в воздушной среде (рис. 7). Среди насекомых этой группы преобладали двукрылые (51,3 %), представленные мошками – 43,0 %, мицетофилами – 8,0 %, настоящими мухами – 0,2 % и комарами-звонцами – 0,07 %. Доли в питании ряпушки настоящих наездников и гладышевых составляли лишь по 0,7 и 0,2 % от массы пищевого комка соответственно. Доля фрагментов тел насекомых в сумме составила 20,6 %. Водные личинки насекомых играли в питании ряпушки в осенний период значительно меньшую роль, составляя лишь 24,1 % от содержимого ее желудочно-кишечных трактов. Среди личиночных форм преобладали ручейники, включавшие одно семейство гидропсихидовых – 21,2 %. Кроме того, в пищевом комке ряпушки отмечены личинки веснянок и поденок, доля которых составляла 0,7 и 1,7 % соответственно. Личинки двукрылых насекомых в питании ряпушки встречались крайне редко и составляли в сумме всего 0,5 %, на представителей в стадии куколки этого отряда в сумме приходилось около 1,4 % (см. рис. 7). Доля пауков в питании ряпушки была незначительной – всего 0,8 %.

Общий индекс относительной значимости. Анализ индекса относительной значимости кормовых объектов (IR) показал, что наибольшее его значение в питании ряпушки в нижнем течении р. Уса в осенний период принадлежит мошкам в стадии имаго (54,4 %) (рис. 8). Следует отметить высокие показатели IR ручейников, представленных семейством гидропсихидовых (16,1 %) и двукрылых из семейства мицетофиловых (7,5 %). Неопреде-

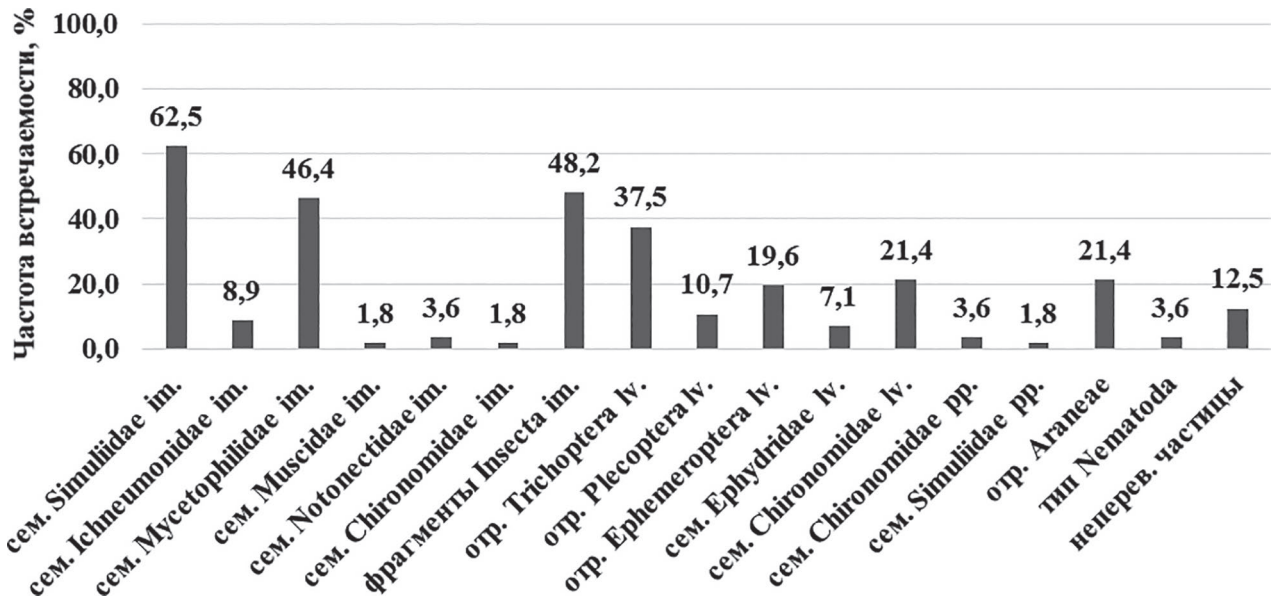


Рис. 6. Общая частота встречаемости пищевых объектов (F, %) в желудочно-кишечных трактах ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 6. The total frequency of occurrence of food objects (F, %) in the gastrointestinal tracts of the least cisco in the Usa River in the autumn

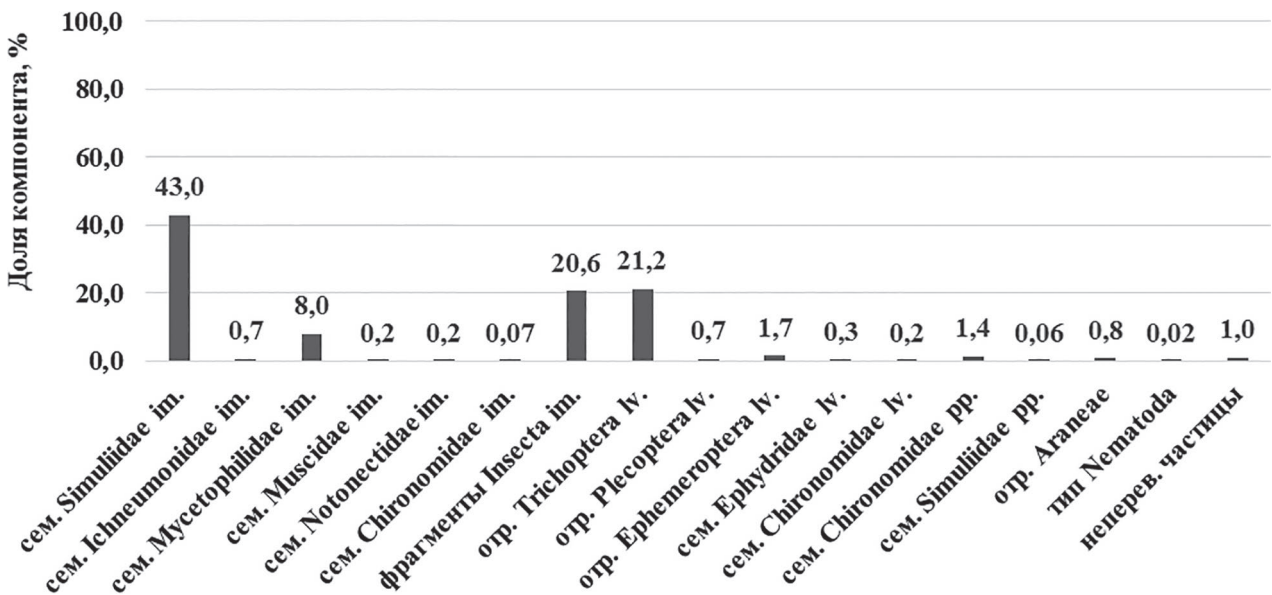


Рис. 7. Общая доля по массе пищевых объектов (P, %) в желудочно-кишечных трактах ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 7. The total proportion of food objects by weight (P, %) in the gastrointestinal tracts of the least cisco in the Usa River in the autumn

ляемая часть фрагментов тел взрослых насекомых составила 20,1 %. Сумма всех значений индекса IR других групп организмов составила около 1,8 %. Как и в случае с сигом, значения индексов относительной значимости и общей доли компонентов по массе оказались тождественны (см. рис. 7 и 8), что позволяет использовать для анализа возрастных изменений любой из представленных показателей (нами был

выбран показатель, отражающий общую долю компонентов по массе).

Возрастные изменения в питании. Проведенный нами анализ возрастных особенностей в питании ряпушки включал в себя выборку, в которой присутствовали особи, принадлежащие к трем возрастным группам (от 1+ до 3+).

В характере питания ряпушки разных возрастных групп сложно выявить какую-либо за-

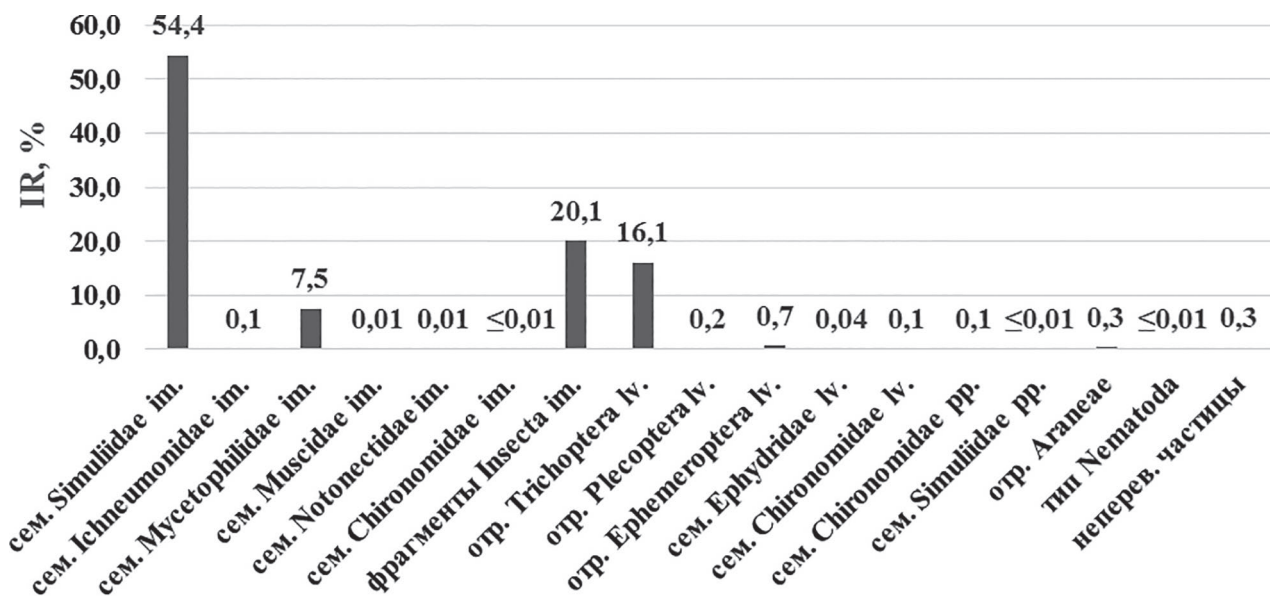


Рис. 8. Значение различных кормовых объектов в питании ряпушки в р. Уса по IR (индекс относительной значимости) в осенний период

Fig. 8. The importance of various food objects in the feeding of the least cisco in the Usa River by IR (relative importance index) in the autumn

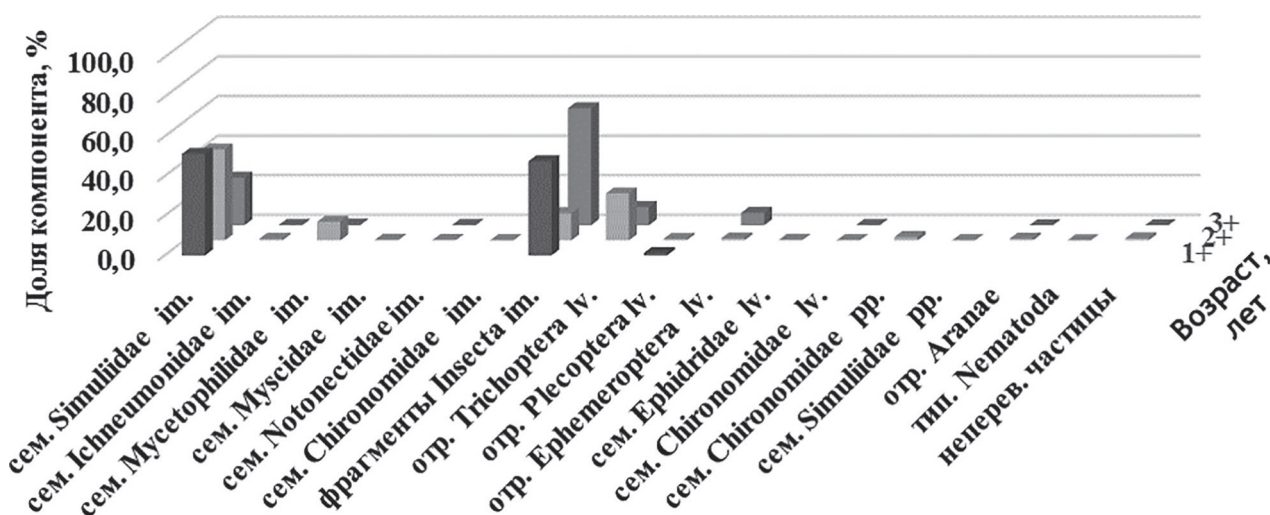


Рис. 9. Возрастные изменения в питании ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 9. Age changes in the feeding of the least cisco in the Usa River in the autumn

висимость. Широта спектра зависела скорее от репрезентативности выборки, чем от предпочтений к тому или иному виду корма. Основу питания всех возрастных групп составляли насекомые в стадии imago, принимая значения от 70,3 % у трехлетних особей до 98,7 % у годовиков (рис. 9), доля мошек при этом составляла от 24,1 до 51,2 % соответственно. Высокие значения доли мошек в пищевом комке объясняются тем, что рыба потребляет их в момент вылета из воды после метаморфоза. Также значительную долю в пищевом комке составили фрагменты тел взрослых насекомых, но определить их таксономическую принад-

лежность оказалось затруднительно (по всей видимости, большую их часть можно отнести к мошкам).

Особенность питания двухлетней ряпушки характеризовалась высокой долей миктофил, составляющих 9,8 % (см. рис. 9). Доля прочих насекомых в имагинальной стадии в питании рыб всех возрастных групп была незначительна и изменялась в пределах 1,0 %. Среди насекомых в личиночной стадии основную часть составляли личинки ручейников, отмеченные у рыб в возрасте 2+ и 3+, принимая значения 23,7 и 9,2 % соответственно. Дополнительным компонентом питания у трех-

Таблица 2. Индексы пищевого сходства СП [Шорыгин, 1952] и перекрытия пищевых ниш C_λ [Horn, 1966] у сига и ряпушки в р. Уса в осенний период

Table 2. Indices of food similarity of the whitefish species [Shorygin, 1952] and overlapping of food niches C_λ [Horn, 1966] in the whitefish and least cisco in the Usa River in the autumn

Виды рыб Fish species	Сиг Whitefish	Индекс перекрытия пищевых ниш C_λ Niche Overlap Index C_λ
		Ряпушка Least cisco
Сиг Whitefish		0,05
Ряпушка Least cisco	6,7	

Индекс пищевого сходства СП
SP – food similarity index

летних особей можно считать личинок поденок (6,3 %). Значения остальных групп насекомых не превышали 1,0 %. Комары-звонцы и мошки в стадии рира составили в сумме всего 1,8 %. Относительная однородность пищевого спектра как в качественном, так и в количественном выражении (если принять допущение, что большая часть неопределенных насекомых относится к мошкам) у данного вида может быть связана с тем, что крайние размерные показатели рыбы изменяются в незначительных пределах (колебания составляют 6,0 см).

Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта с увеличением возраста варьировал слабо, в пределах 21,3–31,3 ‰. Среднее значение по возрастным группам всей выборки составило 29,4 ‰.

Межвидовые пищевые отношения сига-пыжьяна и ряпушки

По результатам анализа общего характера питания сига и ряпушки в осенний период в р. Уса рассмотрены трофические связи, затрагивающие их пищевые взаимоотношения.

Рассчитанные индексы пищевого сходства и перекрытия пищевых ниш у данных видов рыб представлены в таблице 2.

Анализ питания рыб выявил очень слабую степень сходства пищевых спектров у сига и ряпушки (СП равен 6,7; C_λ – 0,05). Несмотря на то что оба вида при необходимости легко переключаются на доступные типы кормовых объектов, их различия в питании значительны. И если сиг эффективно питается как эпибентосными, так и эндобентосными организмами, то ряпушка потребляет бентосные организмы не так активно, предпочитая амфибиотических насекомых в момент их массового вылета, а также воздушных насекомых и других членистоногих, упавших в воду или смытых с берега (рис. 10).

Заключение

Выполненные исследования показали, что при оценке питания рыб могут быть использованы такие показатели, как доля компонента от общей массы (P, %) и индекс относительной значимости (IR).

В ходе проведенного анализа качественного и количественного состава пищи малотычинкового сига-пыжьяна и печорской ряпушки р. Уса в осенний период было обнаружено, что их пищевой рацион включает 23 группы беспозвоночных, сине-зеленые водоросли, а также непереваренные остатки, представленные частицами грунта и высшей водной растительностью. Характерной особенностью питания исследованных рыб является преобладание амфибиотических насекомых, личинки которых представляют собой бентосные формы, а взрослые насекомые ведут наземно-воздушный образ жизни. В качестве наиболее многочисленного компонента в питании сига-пыжьяна выступают личинки насекомых (69,0 % от массы пищевого комка), среди которых преобладают комары-звонцы – 60,0 %. В питании ряпушки доля личинок насекомых также занимает значительное место – 24,1 %. Использование нехарактерного бентосного типа питания у ряпушки более целесообразно при недостаточном развитии зоопланктонных организмов в водных объектах [Бочкарев, Зуйкова, 2009; Berezina et al., 2018]. Основную же долю в питании ряпушки составляют взрослые насекомые (72,8 %), среди которых преобладают мошки – 43,0 %. Потребление насекомых в момент их вылета после метаморфоза или же пролетающих близко от поверхности воды в осенний период – явление довольно обычное и подтверждается результатами работ других исследователей [Рубцов, 1962; Соловкина, 1962].

Возрастные изменения в питании выявлены только у сига-пыжьяна. Единственный сеголе-

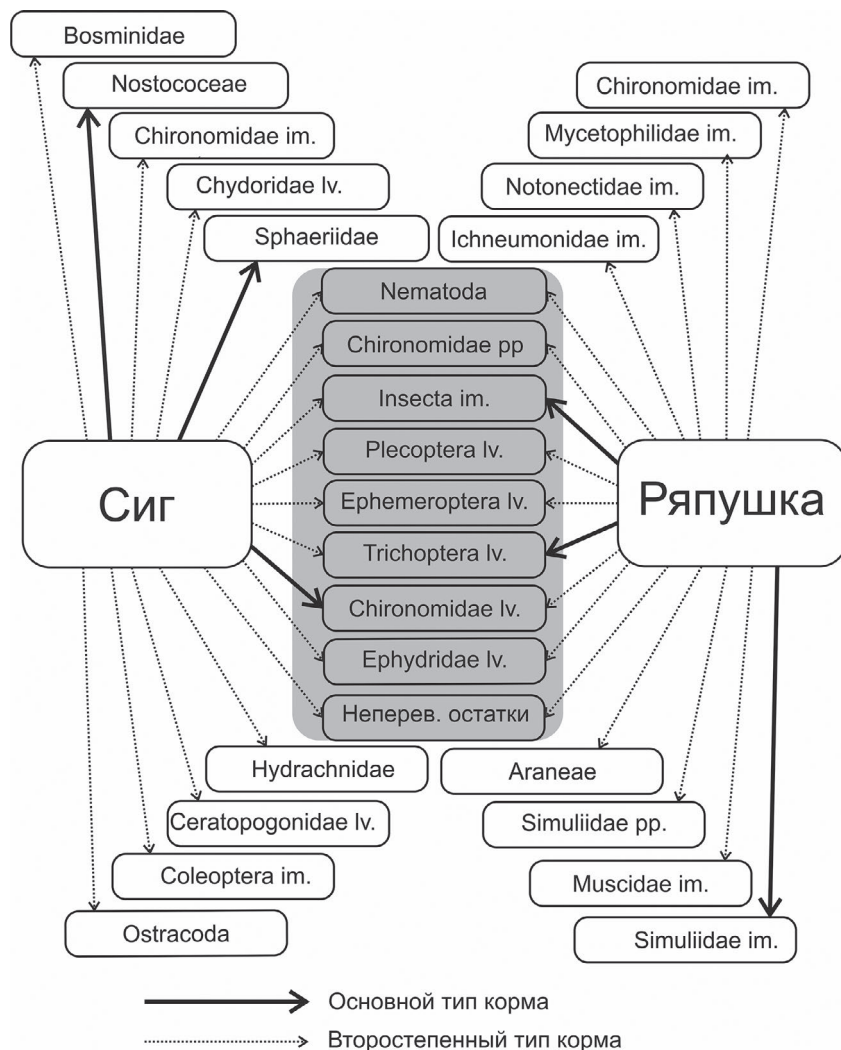


Рис. 10. Схема пищевых связей сига и ряпушки в р. Уса в осенний период

Fig. 10. Food relations of the whitefish (pizhyan) and least cisco in the Usa River in the autumn

ток, пойманный в осенний период, уже практически полностью перешел с планктонного типа питания на бентосный, однако это связано скорее с низкой численностью зоопланктона в осенний период, чем с предпочтением молоди потреблять этот тип корма. Старшие возрастные группы используют бентосные организмы в качестве основного пищевого компонента. Двустворчатые моллюски, являющиеся крупными и жесткими объектами, впервые появляются в желудках рыб в возрасте 2+. Увеличение доли моллюсков по мере роста сига отмечалось и в работах других исследователей [Шубина, 2009]. В питании сига-пыжьяна всех возрастных групп в р. Уса преобладали водные личинки насекомых, при этом главными компонентами являются личинки хирономид. Сине-зеленые водоросли, по всей видимости, по-

дают в желудочно-кишечный тракт рыбы как сопутствующий объект. Двустворчатые моллюски являются второстепенными кормовыми объектами. Паукообразные, ракообразные, круглые черви, составляющие в сумме сотые доли процента от массы пищевого комка, не играют важной роли в питании рыб в осенний период.

Возрастные изменения в питании ряпушки связаны в большей степени с репрезентативностью выборки, чем с возрастными особенностями. Основными компонентами питания ряпушки во всех возрастных группах являются взрослые насекомые, а у рыб старших возрастов встречаются их водные личинки. Во всех возрастных группах преобладают мошки в стадии имаго, у ряпушки старших возрастов значительную долю составляют личинки ручейников. Доля паукообразных, круглых червей, а также

неперевариваемых частиц в сумме не превышает 2,0 %.

Результаты исследования трофических связей у сига-пыжьяна и печорской ряпушки в р. Уса в осенний период показали, что пищевая конкуренция у этих видов очень слабая, о чем свидетельствуют низкие значения индексов перекрытия пищевых ниш и пищевого сходства. Это объясняется тем, что, несмотря на проявление эврифагии у исследуемых видов, спектр их питания перекрывается незначительно. Сиг остается типичным бентофагом, питающимся в основном личинками комаров-звонцов. Ряпушка в условиях сезонного снижения количества зоопланктонных организмов переходит на питание взрослыми насекомыми, вылетающими из водной среды после метаморфоза или пролетающими над поверхностью водоема, и в меньшей степени водными личинками, обитающими на поверхности грунта или субстрата.

Исследование выполнено при поддержке бюджетного финансирования в рамках плана ресурсных исследований ПИНРО (Госконтракт № 28–01/2014, госработа 4/1) и государственной темы ФНИР (№ 0332-2019-0001), № гос. регистрации АААА-А19-119011690119-9.

Авторы выражают благодарность к. б. н. Е. М. Зубовой, сотруднику ИППЭС РАН, за конструктивную критику и замечания, высказанные при подготовке научной работы.

Литература

- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И.* Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 1. С. 47–60.
- Власова Т. А.* Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 16–37.
- Зверева О. С.* Бассейн р. Усы (физико-географический очерк) // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Наука, 1962а. С. 4–15.
- Зверева О. С.* Гидробиологическая характеристика р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962б. С. 38–88.
- Козьмин А. К.* О фенотипической изменчивости печорского сига-пыжьяна // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 86. С. 118–130.
- Лукин А. А., Даувальтер В. А., Новоселов А. П.* Экосистема Печоры в современных условиях. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. 192 с.
- Мамаев Б. М.* Определитель насекомых по личинкам. М.: Просвещение, 1972. 400 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях.* М.: Наука, 1979. 291 с.
- Новиков П. И.* О нахождении сигов балтийско-морского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР. 1951. № 1. С. 89–91.
- Новоселов А. П.* Пищевые отношения интродуцированной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) (Coregonidae) с аборигенными представителями рыбной части сообществ в озерных и речных условиях Архангельской области // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 458–465.
- Новоселов А. П.* Размерно-возрастной состав, питание и распределение сига *Coregonus lavaretus* в период летнего нагула в дельте реки Северной Двины и приустьевого взморья // Там же. 2000. Т. 40, № 2. С. 212–218.
- Новоселов А. П.* Распространение сиговых рыб в озерах Архангельской области // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 23–37.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.* СПб.: Наука, 2000. Т. 4. 997 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР.* Л.: Наука, 1970а. Т. 5. Ч. 2. 945 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР.* Л.: Наука, 1970б. Т. 5. Ч. 1. 945 с.
- Попова О. А.* Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 93–112.
- Попова О. А., Решетников Ю. С.* О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, вып. 5. С. 712–717.
- Протопопов Н. К.* Морфологическая характеристика и структура популяции сига-пыжьяна реки Печоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 103–127.
- Решетников Ю. С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Рубцов И. А.* Мошки в пище рыб из бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 264–268.
- Сендек Д. С.* Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2000. 22 с.
- Сидоров Г. П.* Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.
- Соловкина Л. Н.* Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 88–136.
- Туманов М. Д., Воробьев Д. С., Мартынов В. Г.* Сиговые рыбы нижнего течения р. Усы в условиях техногенного загрязнения. Томск: Изд-во Томск. унта, 2013. 204 с.
- Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых,

бычковых, окуневых и хищных сельдей). М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.

Штакльберг А. А. Определитель мух европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 742 с.

Шубина В. Н. Питание сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) в водоемах Печорского бассейна // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. № 4. С. 18–21.

Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albu-*

la, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake // Polar Biol. 2018. No. 41. P. 1789–1799.

Horn H. S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424.

Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1981. Vol. 110. P. 2–76.

Поступила в редакцию 13.02.2020

References

Berg L. S. Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran [Freshwater fish of the USSR and neighboring countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1948. Vol. 1. 466 p.

Bochkarev N. A., Zuikova E. I. Populyatsionnaya struktura siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) v ozerakh Todzhinskoi kotloviny i v verkhnem techenii reki Bol'shoi Enisei (Respublika Tyva) [The population structure of the Ob whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) in the lakes of the Todzhinskaya Depression and in the upper current of the Big Yenisei River (Republic of Tyva)]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2009. Vol. 88, no. 1. P. 47–60.

Koz'min A. K. O fenotipicheskoi izmenchivosti pechorskogo siga-pyzh'yana [On the phenotypic variability of the Pechora pizhyan]. *Tr. VNIRO* [Trudy VNIRO]. 1971. Vol. 86. P. 118–130.

Lukin A. A., Dauval'ter V. A., Novoselov A. P. Ekosistema Pechory v sovremennykh usloviyakh [The Pechora ecosystem in the present conditions]. Apatity: KNTs RAN, 2000. 192 p.

Mamaev B. M. Opredelitel' nasekomykh po lichinkam [Identification guide to insects by larvae]. Moscow: Prosveshchenie, 1972. 400 p.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [A guide for studying fish feeding and food relationships in vivo]. Moscow: Nauka, 1979. 291 p.

Novikov P. I. O nakhozhenii sigov baltiiskomorskogo proiskhozhdeniya v zapadnoi chasti basseina Belogo morya [On whitefish species of the Baltic origin found in the western part of the White Sea basin]. *Izv. Karelo-Finsk. fil. AN SSSR* [Proceed. Karelo-Fin. Br. AS USSR]. 1951. No. 1. P. 89–91.

Novoselov A. P. Pishchevye otnosheniya introdutsirovannoi pelyadi *Coregonus peled* (Gmelin) (*Coregonidae*) s aborigennymi predstavitel'yami rybnoi chasti soobshchestv v ozernykh i rechnykh usloviyakh Arkhangel'skoi oblasti [Food relations of the introduced peled *Coregonus peled* (Gmelin) (*Coregonidae*) with aboriginal representatives of the fish part of communities in lake and river conditions of the Arkhangelsk Region]. *Vopr. ikhtiol.* [Iss. Ichthyol.]. 1987. Vol. 27, iss. 3. P. 458–465.

Novoselov A. P. Razmerno-vozzrastnoi sostav, pitanie i raspredelenie siga *Coregonus lavaretus* v period letnego nagula v del'te reki Severnoi Dviny i priust'evogo vzmor'ya [Size-age composition, feeding, and distribution of whitefish *Coregonus lavaretus* during the summer feeding season in the delta of the Northern Dvina River and the estuary seaside]. *Vopr. ikhtiol.* [Iss. Ichthyol.]. 2000. Vol. 40, no. 2. P. 212–218.

Novoselov A. P. Rasprostranenie sigovykh ryb v ozerakh Arkhangel'skoi oblasti [Distribution of whitefish species in lakes of the Arkhangelsk Region]. *Biol. probl. Severa. Sovr. probl. sigovykh ryb* [Biol. problems of the North. The present-day probl. of the whitefish species]. Pt. 1. Vladivostok: DVO AN SSSR, 1991. P. 23–37.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [Identification guide to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: Nauka, 2000. Vol. 4. 997 p.

Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to insects of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1970a. Vol. 5. Pt. 2. 945 p.

Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to insects of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1970b. Vol. 5. Pt. 1. 945 p.

Popova O. A. Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya sudaka, okunya i ersha v vodoemakh raznykh shirot [Feeding and food relations between pikeperch, perch and ruffe in water bodies of different latitudes]. *Izmenchivost' ryb presnovodnykh ekosistem* [Variability of freshwater ecosystem fish]. Moscow: Nauka, 1979. P. 93–112.

Popova O. A., Reshetnikov Yu. S. O kompleksnykh indeksakh pri izuchenii pitaniya ryb [On complex indices in the study of fish feeding]. *Vopr. ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 2011. Vol. 51, iss. 5. P. 712–717.

Protopopov N. K. Morfologicheskaya kharakteristika i struktura populyatsii siga-pyzh'yana reki Pechory [Morphological characteristics and structure of the pizhyan population of the Pechora River]. *Biol. i promysel ryb v raznotipnykh vodoemakh Severo-Zapada* [Biol. and fishing in different types of water bodies of the North-West]. Leningrad: GosNIORKh, 1983. P. 103–127.

Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and taxonomy of the whitefish species]. Moscow: Nauka, 1980. 301 p.

Rubtsov I. A. Moshki v pishche ryb iz basseina r. Usy [Blackfly in fish food from the Usa River basin]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 264–268.

Sendek D. S. Filogeneticheskii analiz sigovykh ryb sem. *Coregonidae* metodom belkovogo elektroforeza [Phylogenetic analysis of the whitefish species from the *Coregonidae* family by protein electrophoresis]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg: GosNIORKh, 2000. 22 p.

Shorygin A. A. Pitaniye i pishchevye vzaimootnosheniya ryb Kaspiiskogo morya (osetrovykh, karpovykh, bychkovykh, okunevykh i khishchnykh sel'dei) [Feeding and food relations of fish species of the Caspian Sea (sturgeon, cyprinidae, goby, perch, and predatory herring)]. Moscow: Pishchepromizdat, 1952. 267 p.

Shtakl'berg A. A. Opredelitel' mukh evropeiskoi chasti SSSR [Identification guide to flies of the European part of the USSR]. Leningrad: AN SSSR, 1933. 742 p.

Shubina V. N. Pitaniye siga-pyzh'yana *Coregonus lavaretus* pidschian (Gmelin) v vodoemakh Pechorskogo basseina [Feeding of the Ob whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the water bodies of the Pechora basin]. *Vestnik IB Komi NTs UrO RAN* [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2009. No. 4. P. 18–21.

Sidorov G. P. Rybnye resursy Bol'shezemel'skoi tundry [Fish resources of the Bolshezemel'skaya Tundra]. Leningrad: Nauka, 1974. 164 p.

Solovkina L. N. Ryby srednego i nizhnego techeniya r. Usy [Fish of the middle and lower currents of the Usa River]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 88–136.

Tumanov M. D., Vorob'ev D. S., Martynov V. G. Sigovye ryby nizhnego techeniya r. Usy v usloviyakh tekhnogenogo zagryazneniya [Whitefish species in the lower currents of the Usa River in the conditions of the technogenic pollution]. Tomsk: Tomsk. un-t, 2013. 204 p.

Vlasova T. A. Khimizm poverkhnostnykh vod basseina r. Usy [Chemism of the surface waters in the Usa River basin]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the river basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 16–37.

Zvereva O. S. Bassein r. Usy (fiziko-geograficheskii ocherk) [The Usa River basin (physical-geographical outline)]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1962a. P. 4–15.

Zvereva O. S. Gidrobiologicheskaya kharakteristika r. Usy i ozer ee doliny [Hydrobiological characteristics of the Usa River and lakes of its valley]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish species of the Usa River basin and their food supply]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1962b. P. 38–88.

Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albus*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biol.* 2018. No. 41. P. 1789–1799.

Horn H. S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100. P. 419–424.

Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1981. Vol. 110. P. 2–76.

Received February 13, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Боровской Алексей Викторович

специалист
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Урицкого, 17, Архангельск, Россия, 163002
эл. почта: borovskoy@pinro.ru, axelli@yandex.ru
тел.: 89115630427

Новоселов Александр Павлович

директор, д. б. н.
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск, Россия, 163000
эл. почта: alexander.novoselov@rambler.ru
тел.: (8182) 276944

CONTRIBUTORS:

Borovskoy, Aleksey

Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
17 Uritsky St., 163002 Arkhangelsk, Russia
e-mail: borovskoy@pinro.ru, axelli@yandex.ru
tel.: +79115630427

Novoselov, Alexander

Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163000 Arkhangelsk, Russia
e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru
tel.: (8182) 276944

УДК 630:911.52 (282.247.212)

ЛЕСА НА СЕВЕРНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА: ЛАНДШАФТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА

**А. Н. Громцев^{1,2}, В. А. Карпин², Н. В. Петров², А. В. Туюнен²,
Ю. Н. Ткаченко², М. С. Левина¹**

¹ Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия

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

Представлены материалы, характеризующие природные особенности и современное состояние лесов северной части побережья Ладожского озера. Это территория вдоль береговой линии общей протяженностью около 700 км от устья р. Свирь до озерно-речной системы р. Кокколайоки – оз. Вейяланъярви – р. Асиланйоки (впадает в Ладожское озеро на границе между Республикой Карелия и Ленинградской областью). Материалы получены на основе анализа фондовых данных, маршрутного обследования особенностей побережья и описаний лесного покрова на ландшафтных профилях. Всего в полосе до 10 км на побережье в разное время было заложено 9 профилей (общей протяженностью 41 км), 6 из них (28 км) начинаются от береговой линии. Рассматриваемая часть побережья практически полностью находится в пределах следующих типов географического ландшафта: а) озерных и озерно-ледниковых равнинных сильнозаболоченных с преобладанием сосновых местообитаний; б) озерных и озерно-ледниковых равнинных среднезаболоченных с преобладанием сосновых местообитаний; в) скальных слабозаболоченных с преобладанием сосновых местообитаний. В среднетаежной подзоне Карелии они занимают соответственно 8; 4,5 и 1 % ее площади. Кратко охарактеризованы общие особенности ландшафтов (геолого-геоморфологические, заболоченности территории, почвенного покрова). Выявлен спектр, количественное соотношение и территориальная компоновка типов леса (с приведением наиболее характерных фрагментов ландшафтных профилей). Показана специфика лесов на некоторых прибрежных участках. Оценены последствия антропогенной трансформации лесного покрова (при сравнительном анализе с архивными данными лесоустройства почти 150-летней давности). Описана современная ситуация в плане выделения различных категорий особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и защитных лесов.

Ключевые слова: леса; побережье озера; ландшафтные особенности; антропогенное воздействие.

**A. N. Gromtsev, V. A. Karpin, N. V. Petrov, A. V. Tuyunen, Yu. N. Tkachenko,
M. S. Levina. FORESTS ON THE NORTHERN SHORE OF LAKE LADOGA:
LANDSCAPE CHARACTERISTICS AND CHANGES CAUSED BY HUMAN
IMPACT**

Materials on the natural features and present-day status of forests on the northern shore of Lake Ladoga are presented. The study area covers some 700 km along the shore –

from the Svir River mouth to the R. Kokkolanjoki – L. Veyalanjarvi – R. Asilanjoki system (the Asilanjoki empties into Lake Ladoga at the border between Republic of Karelia and Leningrad Region). The material was gathered through analysis of archival data, satellite and aerial images, surveys of the shore along pre-defined routes, and descriptions of the forest cover along landscape profiles. Within a coastal strip of up to 10 km wide, 9 profiles (41 km long in total) have been established at different times in the past, 6 of them (28 km) starting from the shoreline. This part of the shore is occupied almost entirely by the following geographical landscape types: a) lacustrine and glaciolacustrine heavily paludified flatland with pine habitats prevailing; b) lacustrine and glaciolacustrine moderately paludified flatland with pine habitats prevailing; c) rocky, slightly paludified landscape with pine habitats prevailing. In the middle taiga subzone of Karelia, these types occupy 8, 4.5 and 1 % of its area, respectively. General characteristics of the landscapes (geological-geomorphological, degree of paludification, soil cover) are briefly described. The range, ratio and spatial arrangement of forest types were identified (with examples of the most characteristic fragments of landscape profiles). The distinctive features of forest in some locations on the shore are reported. The transformations of the forest cover as a result of human activities are evaluated (through comparison with archival, nearly 150-year-old, forest inventory data). The present-day situation is described in terms of designation of protected areas of various categories and protective forests.

Key words: forests; lake shore; landscape characteristics; human impact.

Введение

Ладожское озеро является самым крупным пресным водоемом Европы с общей длиной береговой линии около 1,6 тыс. км. Практически вся непосредственно примыкающая к ней часть суши покрыта лесами, которые имеют очень важное водоохранное значение. Целью этой работы является обобщение собранных в процессе многолетних исследований данных об особенностях и современном состоянии прибрежных лесов Ладожского озера вдоль северной части его береговой линии. Эта территория находится в пределах среднетаежной подзоны. Подзона контактирует с южнотаежной приблизительно по границе между Республикой Карелия и Ленинградской областью.

Подробно методика проведения ландшафтно-экологических исследований изложена в большой серии наших публикаций [Волков и др., 1990; Громцев, 2008 и мн. др.], поэтому в данном сообщении не приводится. Отметим лишь то, что исследования были сосредоточены на ключевых участках с закладкой ландшафтных профилей. Всего в полосе до 10 км на побережье в разное время было заложено 9 профилей (общей протяженностью 41 км), 6 из них (28 км) начинаются от береговой линии. В работе обобщены и систематизированы все материалы (большой частью неопубликованные ранее), полученные авторами к настоящему времени, в том числе при проведении полевых работ в 2019 году. Они характеризуют и оценивают прибрежные леса в различных аспектах, в первую очередь с использованием описаний типов леса на ландшафтных профи-

лях (протяженностью до 7,5 км от береговой линии), которые закладывались на участках с хвойными и хвойно-лиственными лесами в возрасте не менее 60–70 лет для того, чтобы данные были в достаточной степени сопоставимы. В работе также использованы некоторые материалы инвентаризации биоразнообразия в Северном Приладожье [Инвентаризация..., 2000]. Анализировались топографическая и почвенная карты, карты-схемы лесов различного масштаба и содержания, в том числе 1958 года, космические и аэрофотоснимки.

Результаты и обсуждение

Очень краткая комплексная характеристика и оценка лесов в пределах выделенных типов ландшафта построена по следующей примерной схеме: 1) географическая приуроченность; 2) репрезентативность и общие ландшафтные особенности территории; 3) структура лесного покрова (спектр, количественное соотношение, территориальная компоновка типов леса); 4) масштабы и последствия хозяйственного освоения; 5) современная система разных категорий лесов и особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

На северном побережье Ладожского озера леса очень значительно отличаются по структуре и динамике в пределах различных типов географического ландшафта.

Озерные и озерно-ледниковые сильно- и среднезаболоченные равнинные ландшафты с преобладанием сосновых местобитаний. Довольно обычные типы ландшафта, в совокупности их 11 контуров занимают

почти 13 % площади среднетаежной подзоны Карелии. На побережье в пределах среднетаежной подзоны простираются приблизительно между устьями рек Свирь (Ленинградская область) и Уксунйоки (Республика Карелия). Протяженность сравнительно ровной береговой линии около 160 км. Два типа ландшафта объединены, поскольку отличаются лишь степенью заболоченности территории. Заболоченность, включая открытые болота и заболоченные леса (с мощностью торфяной залежи не менее 0,3 м), в сильно- и среднезаболоченном ландшафте – соответственно около 60 и 45 % (по данным профилей). Впрочем, вблизи береговой линии встречаются обширные системы открытых болот, самая крупная из них опоясывает устье р. Свирь. Такие территории выделяются на уровне географической местности как наиболее крупной морфологической части ландшафта (площадью не менее нескольких тысяч гектаров). На некоторых участках его специфичной чертой является частое чередование очень узких, но протяженных береговых валов (по мере удаления на 1–1,5 км от озера). Это наиболее выражено на побережье к северо-западу от устья р. Обжа, где явно выделяются до 10 таких валов. В целом ландшафты отличает ярко выраженный равнинный характер территории с мощными озерными отложениями различного литологического состава. Максимальные отметки в пределах 10 км полосы от береговой линии за редким исключением не превышают 20–30 м над уровнем моря.

Почвенный покров береговой линии представлен подзолистыми залуженными и подзолисто-болотными песчаными иногда оглиненными почвами. По мере удаления от берега в почвенном покрове появляются среднеподзолистые песчано-пылеватые на валунной морене (более высокие элементы рельефа). В полугидроморфных условиях – подзолисто-болотные залуженные суглинистые и глинистые пылеватые почвы. В условиях с избыточным увлажнением – торфянистые подзолы глееватые иллювиально-железисто-гумусовые и болотные осушенные.

В лесном покрове явно доминируют сосняки – до 70 % покрытой лесом площади (табл. 1, рис. 1). Сосняки черничные, черничные влажные и кустарничково-сфагновые составляют до 50 % с приблизительно равным соотношением (по 15–17 %). Ельники черничные и черничные влажные занимают около четверти лесной площади. Ввиду общей равнинности территории топо-экологический ряд типов лесов обычно явно не выражен. Как правило, открытые бо-

лота и оконтуривающие их заболоченные леса перемежаются с суходольными в разных комбинациях. Исключением являются леса, опоясывающие крупные болотные массивы (см. рис. 1) или покрывающие береговые валы непосредственно вдоль береговой линии. На таких участках обычны сосняки лишайниковые и брусничные. На озерных равнинах границы между типами леса часто носят континуальный характер, то есть одни типы леса постепенно сменяются другими. В целом леса отличаются сравнительно низкой продуктивностью на фоне среднетаежной подзоны ввиду большого участия в лесной площади низкопроизводительных местообитаний (в той или иной мере заболоченных) – запас древесины в возрасте 120–140 лет около 120 куб. м/га.

Прибрежные территории и лесные 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. Были проанализированы материалы лесоустройства 1847–1848 гг., обнаруженные в Центральном государственном архиве Республики Карелия, в четырех лесных дачах (в современном понимании – лесничествах) – Ильинской, Тулокской, Видлицкой и Пограничные Кондуши (табл. 2) на общей площади около 80 тыс. га. Они непосредственно дислоцируются на побережье Ладожского озера (с юго-западной границей по береговой линии). Названия дач, данные по крупным населенным пунктам, указывают на географическое положение. В пределах этих территорий в 1851–1863 годах проводилось первое (в четырех губерниях Российской империи) систематическое лесоустройство. Современное состояние лесов приведено по материалам 80-х годов XX века. Данные середины XIX века были откорректированы в соответствии с современными нормативами выделения категорий земель и древостоев (по доминирующей породе). Таким образом выявлена динамика лесного покрова за почти 150-летний период.

Изменение покрытой лесом площади в контурах дач зафиксировано в пределах от –5,5 до +10 %. Увеличение обусловлено проведением широкомасштабного осушения болот и их последующим облесением, а уменьшение – изъятием лесных земель для сельхозпользования. Площадь сосняков изменилась незначительно или несколько увеличилась. Доля ельников изменилась в широких пределах – от –50 до +27 % (см. табл. 2). Произошло увеличение площади лиственных древостоев (от незначительных до

Таблица 1. Типологическая структура лесов на побережье Ладожского озера по данным отдельных ландшафтных профилей, начинающихся от береговой линии (общая протяженность 16,2 км)

Table 1. Typological structure of forests on the Lake Ladoga shore based on individual landscape profiles starting from the shoreline (16.2 km long in total)

Тип леса Forest type	Тип ландшафта Landscape type		
	Озерный и озерно-ледниковый сильнозаболоченный равнинный с преобладанием сосновых местообитаний Lacustrine and glaciolacustrine, heavily paludified flatland, with pine habitats prevailing	Денудационно-тектонический холмисто-грядовый среднезаболоченный с преобладанием еловых местообитаний Tectonic denudation, hilly-ridge, moderately paludified, with spruce habitats prevailing	Скальный слабозаболоченный с преобладанием сосновых местообитаний Rocky, slightly paludified, with pine habitats prevailing
1	2	3	4
С. скальный Rupestrine pine	-	8	25
С. лишайниковый, вересково-лишайниковый Lichen, heather-lichen pine	5	-	-
С. брусничный скальный Rupestrine, cowberry pine	-	1	23
С. брусничный Cowberry pine	4	-	-
С. черничный скальный Rupestrine, bilberry pine	-	5	10
С. черничный* Vilberry pine*	16	2	11
С. черничный влажный Moist, bilberry pine	17	-	2
С. кисличный Wood sorrel pine	-	1	4
С. чернично-сфагновый Vilberry-Sphagnum pine	4	3	1
С. травяно-хвощово-сфагновый Herb-, horsetail-Sphagnum pine	-	-	3
С. кустарничково-сфагновый Dwarf shrub-Sphagnum pine	17	4	9
С. осоково-сфагновый Sedge-Sphagnum pine	6	2	1
Итого сосняков Total pine stands	69	26	89
Е. черничный скальный Rupestrine, bilberry spruce	-	2	1
Е. черничный* Vilberry spruce*	18	31	5
Е. кисличный Wood sorrel spruce	1	12	-
Е. черничный влажный Moist, bilberry spruce	9	8	1
Е. логовый Wet valley spruce	1	-	3
Е. чернично-сфагновый Vilberry-Sphagnum spruce	2	15	-
Е. травяно-хвощово-сфагновый Herb-, horsetail-Sphagnum spruce	-	6	1

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

1	2	3	4
Итого ельников Total spruce stands	31	74	11

Примечание. (-) – на ландшафтных профилях не зафиксированы; * – включая небольшие участки разнотравно-черничных и чернично-разнотравных типов, в том числе березняков, сформировавшихся в сосновых и еловых местообитаниях.

Note. (-) – not found along the landscape profiles; * – incorporating small patches of forbs-bilberry and bilberry-forbs types, including birch stands formed in habitats typically maintaining pine and spruce.

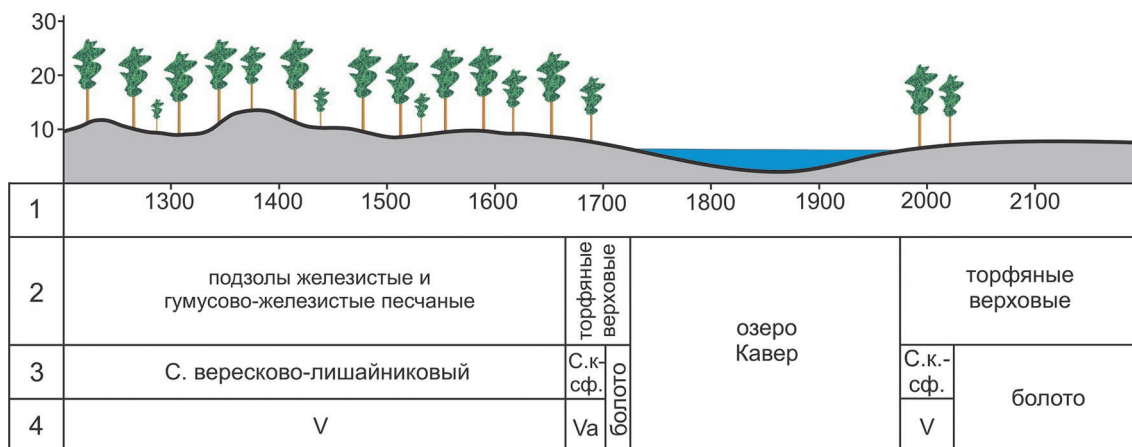


Рис. 1. Фрагмент профиля в озерном и озерно-ледниковом сильнозаболоченном равнинном ландшафте с преобладанием сосновых местообитаний (фрагмент начинается на расстоянии 1600 м от береговой линии Ладожского озера). Координаты начала и конца профиля: N60°52'36.35", E32°45'33.08" – N60°52'38.71", E32°51'53.92".

Здесь и на рис. 2, 3: 1) по оси абсцисс – горизонтальное положение профиля, м; по оси ординат – относительная высота над уровнем озера, м; 2) тип почвы; 3) тип леса; 4) класс бонитета древостоев

Fig. 1. A fragment of a profile in a lacustrine and glaciolacustrine, heavily paludified, flatland landscape with pine habitats prevailing (the fragment begins 1600 m away from the shoreline of Lake Ladoga). Profile start and end coordinates: N60°52'36.35", E32°45'33.08" – N60°52'38.71", E32°51'53.92".

Here and in Fig. 2, 3: 1) abscissa – horizontal course of the profile, m; ordinate – elevation relative to the lake level, m; 2) soil type; 3) forest type; 4) stand quality class

увеличения в несколько раз). Исключением является дача Пограничные Кондуши (11 тыс. га), где в середине XIX века доминировали сосняки. В настоящее время на этой территории ельники и лиственные древостои занимают 50,5 и 29 % покрытой лесом площади. При этом следует отметить, что на северо-западной границе дачи находилась таможня. У села Погранкондуши с 1617 по 1721 год проходила граница между Россией и Швецией, а с 1917 по 1940 год – между СССР и Финляндией. Очевидно, что обустройство и столь длительное функционирование пограничного пункта, с учетом хозяйственного освоения населением сопредельных участков, требовало использования значительных объемов древесины (в 1905 году в деревне проживало почти 500 человек). Так или иначе, рубки были распространены, поскольку даже к середине XIX века «молодняки» (в тогдашнем понимании древостои в возрасте нескольких десятилетий) занимали до 30 % лесной площа-

ди. Площадь сосняков в пределах этой дачи сократилась на 65 %, очевидно, за счет интенсивной выборочной рубки сосны как «строевой» породы и ее смены на ель и лиственные породы. При этом не учтены «прогалины», поскольку это могли быть не только необлесившиеся вырубki, но и гари. Площадь прогалин и необлесившихся вырубok в разные исторические периоды колебалась от 0,5 до 8 %, а сельхозугодий и населенных пунктов – от 6 до 23 % общей площади в пределах контуров дач.

В целом лесной покров на побережье в пределах озерных и озерно-ледниковых сильно- и среднезаболоченных равнинных ландшафтов с преобладанием сосновых местообитаний подвергся тотальному антропогенному воздействию (рубки, мелиорация, аграрное освоение). Впрочем, покрытая лесом площадь не сократилась за счет успешного естественного возобновления и зарастания древесной растительностью осушенных болот.

Таблица 2. Динамика лесов в контурах лесных дач на северном побережье Ладожского озера (данные лесоустройства: середина XIX / конец XX века)
Table 2. The change of forests within forest estates on the northern shore of Lake Ladoga 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, %	В % от покрытой лесом площади Percent shares of forested area			В % от общей площади Percent shares of total area		
			Сосняки Pine stands	Ельники Spruce stands	Листоветные древостои Deciduous stands	Прогалины и необлесившиеся вырубки Gaps and unregenerated felled sites	Сельхозгодья и насе- ленные пункты Farmland and settlements	
Ильинская Il'inskaya	18,12	66/62,5 -5,5	81,5/65 -20	15/19 +27	3,5/16 +357	0,5/3,5 +700	16,5/23 +39,5	
Тулокская Tulokskaya	32,75	73,5/77 +4,5	54/54 0	29,5/29 -1,5	16,5/17 +3	5/4 -20	8/6 -25	
Видлицкая Viditskaya	18,14	75/76,5 +2,5	43/55 +28	50/25 -50	7/20 +186	5,5/1,5 -73	9,5/13 +37	
Пограничные Кондуши Pogranichnyye Kondushi	10,87	74,5/82,5 +10	57,5/20,5 -64,5	33/50,5 +53	9,5/29 +205	8/5,5 -31	12/6 -50	

Примечание. * Здесь и далее: к середине XIX века / к концу XX века (в % от покрытой лесом площади) изменение (в % от значения середины XIX века).

Note. * Here and below: by the middle of the 19th century / by the end of the 20th century (in % of the area covered with forest) change (in % from the middle of the 19th century).

На побережье в пределах описанных выше ландшафтов действуют следующие ООПТ: 1) заповедник «Нижнесвирский» (41,4 тыс. га); 2) природный (зоологический) заказник «Олонецкий» (24 тыс. га); 3) ландшафтные заказники «Андрусово» (890 га) и «Ладожское побережье» (1,4 тыс. га) – бывший ботанический заказник «Лекарственные растения» («Толокнянка обыкновенная»); 4) ботанический заказник «Сортавальский» (101 га). На каждой из указанных ООПТ лесопользование ограничено – от полного запрещения любых рубок (в заповеднике) до разрешения выборочных, в целях ухода за древостоями (в других категориях ООПТ).

Денудационно-тектонический холмисто-рядовый среднезаболоченный ландшафт с преобладанием еловых местообитаний.

Один из самых обычных типов ландшафта, 12 контуров занимают почти ¼ площади среднетаежной подзоны Карелии. Большой по площади контур выходит на участок береговой линии около 10 км по прямой к северо-западу от устья р. Уксунйоки (в центральной части Северного Приладожья). Общая протяженность этой линии – около 50 км за счет местами очень узкого полуострова Уксалонпя, далеко вдающегося в озеро (до 20 км). Ввиду сравнительно небольшой представленности типа ландшафта на побережье (без учета полуострова) ограничимся несколько сокращенной характеристикой территории и лесов. Особенностью рассматриваемого участка являются выходы коренных пород в основном вдоль береговой линии. В целом это нетипично для ландшафта, где кристаллический фундамент обычно полностью перекрыт четвертичными отложениями различной мощности. Они нивелируют его выступы, различные по площади и высоте. Заболоченность территории около 35 %, включая открытые болота (5 %).

Широкое распространение имеют подзолистые вторично лесные бывшие освоенные и видоизмененные тяжелого механического состава почвы на валунной морене. Торфянисто-подзолистые глееватые, торфянисто-перегнойно-щебенчатые неоподзоленные на выходах кристаллических пород и подзолы маломощные песчано-гравийные и гравийные на разнородных гравийно-галечниковых песках встречаются редко.

В лесном покрове значительно преобладают ельники (до 75 % площади). Сосняки занимают до 25 % (см. табл. 1). В целом в лесах доминируют ельники черничные (около 30 %), чернично-сфагновые (15 %) и кисличные (12 %), в различных комбинациях сменяющие друг друга и создающие «фон» лесного покрова (рис. 2).

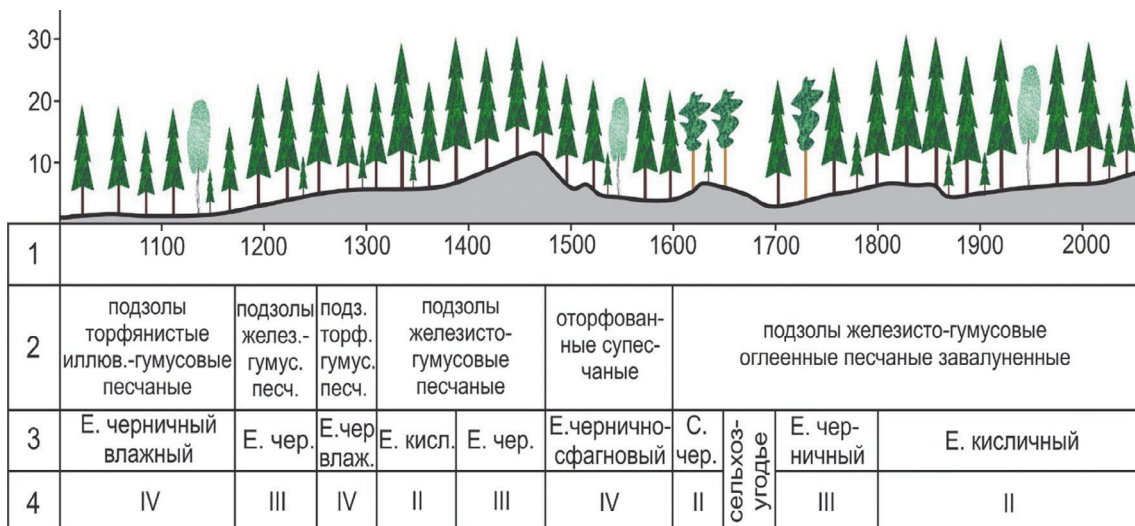


Рис. 2. Фрагмент профиля в денудационно-тектоническом холмисто-грядовом среднезаболоченном ландшафте с преобладанием еловых местообитаний (фрагмент представлен на расстоянии 1000 м от береговой линии). Координаты начала и конца профиля: N61°32'02.60", E31°29'16.96" – N61°31'47.60", E31°36'54.23"

Fig. 2. A fragment of a profile in a tectonic denudation, hilly-ridge, moderately paludified landscape with spruce habitats prevailing (the fragment represents a location 1000 m away from the shoreline). Profile start and end coordinates: N61°32'02.60", E31°29'16.96" – N61°31'47.60", E31°36'54.23"

Древостои характеризуются сравнительно высокой продуктивностью на фоне среднетаежной подзоны – запас древесины в возрасте 120–140 лет около 170 куб. м/га.

В пределах небольшого участка ландшафтного контура, непосредственно примыкающего к береговой линии, нет ООПТ.

Скальные слабозаболоченные ландшафты с преобладанием сосновых местообитаний. Уникальный тип ландшафта, его единственный контур занимает лишь около 1 % среднетаежной подзоны Карелии. Опоясывает береговую линию Ладожского озера приблизительно между 10-километровым участком побережья (к северо-западу от устья р. Уксунйоки) до озерно-речной системы р. Кокколайоки – оз. Вейяланъярви – р. Асиланйоки (впадает в Ладожское озеро вблизи границы между Республикой Карелия и Ленинградской областью). Протяженность исключительно извилистой береговой линии с многочисленными фьордообразными заливами – около 500 км. На побережье представлены крупные гранито-гнейсовые купола (Импилхтинский, Мурсульский, Коринойско-Питкярентский и др.), а узкие депрессии между ними представляют сланцы, сжатые в складки. Вершины господствующих холмов подняты до 150–170 метров над уровнем озера. Прибрежная полоса шириной 8–10 км, опоясывающая северо-западную часть побережья, с большой группой островов носит название Ладожские шхеры.

Заболоченность территории едва превышает 10 %, в том числе открытых болот – 5 %.

В местах с близким залеганием кристаллического фундамента формируются подзолы маломощные песчано-гравийные, для которых характерен короткий профиль с мощностью подзолистого горизонта до 5 см. На валунной морене распространены подзолистые почвы вторично-лесные различного механического состава (от песчаного до глинистого). Почвенный покров в более влажных условиях представлен торфянисто-перегнойными и болотными осушенными почвами.

В лесном покрове абсолютно преобладают сосняки (около 90 % покрытой лесом площади). Среди них до 25 % представлено сосняками скальными и до 35 % – различными вариациями брусничных и черничных скальных типов (с мощностью почвенного слоя на кристаллическом фундаменте соответственно до 0,5 и 1,0 метра (см. табл. 1, рис. 3)). Ельники обычно встречаются лишь на нижних частях склонов холмов и гряд, равнинных понижениях между ними и вдоль ложбин стока. Представленный из различных фрагментов профилей собирательный образ полного топо-экологического ряда типов леса на скальных куполах (холмах) различной величины выглядит следующим образом. На вершине холма находятся сосняки скальные, на верхних частях склона – брусничные скальные, переходящие на средних частях в черничные скальные. Нижние части склонов

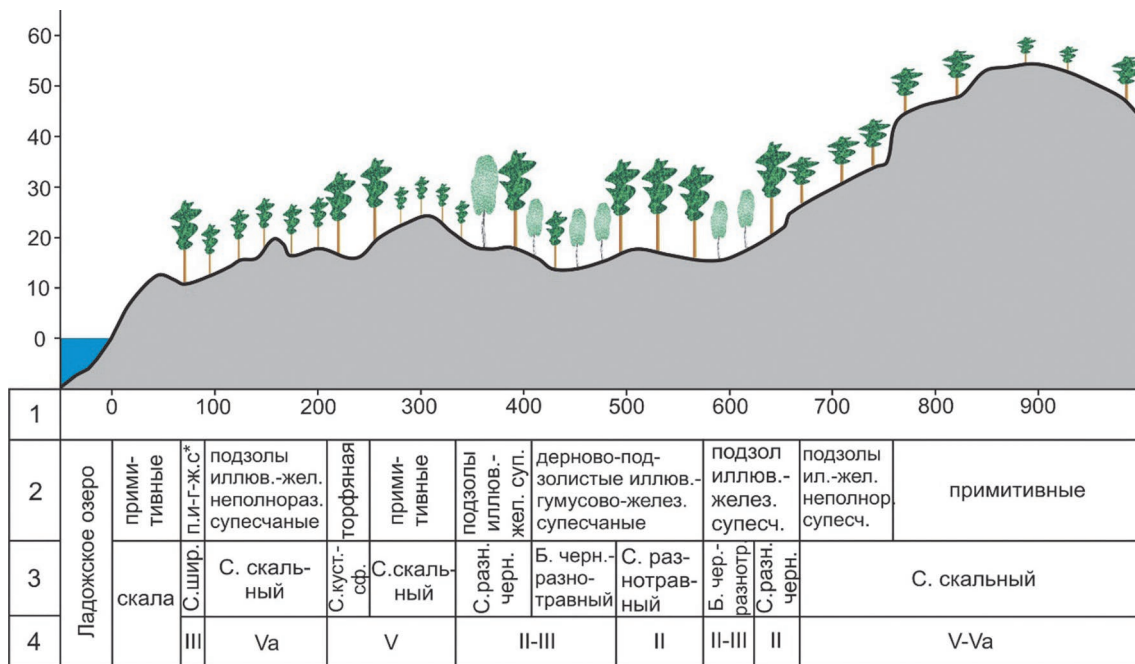


Рис. 3. Фрагмент профиля в скальном слабозаболоченном ландшафте с преобладанием сосновых местообитаний (фрагмент 0–1000 м от береговой линии). Координаты начала и конца профиля: N61°37'16.53", E31°05'44.88" – N61°37'31.56", E31°10'10.22".

* – подзолы иллювиально-гумусово-железистые супесчаные

Fig. 3. A fragment of a profile in a rocky, slightly paludified landscape with pine habitats prevailing (the fragment covers 0–1000 m off the shoreline). Profile start and end coordinates: N61°37'16.53", E31°05'44.88" – N61°37'31.56", E31°10'10.22".

* – podzols illuvial-humus-glandular sandy-loam soil

и дренированные межхолмовые участки занимают сосняки черничные и редко ельники черничные. В глубоких разломах кристаллического фундамента представлены сосняки кустарничково-сфагновые, оконтуривающие небольшие открытые болота. В эту систему встраиваются ельники логовые, вдоль ложбин стока и мелких водотоков. Конечно, на разных участках ландшафтного контура присутствуют лишь те или иные фрагменты этого ряда с различной территориальной комбинацией типов леса (рис. 3). Однако в целом он демонстрирует собирательный «топо-экологический образ» природной структуры лесного покрова ландшафта. В естественных условиях она формировалась в результате частых пожаров от молний в скальных и прилегающих к ним местообитаниях. В результате типичными, главным образом в скальных и оконтуривающих их местообитаниях, являются древостои с двумя-тремя послепожарными поколениями сосны со средним (реперным) возрастом 100, 200, а также 300 и более лет. Необходимо отметить, что на некоторых участках с наиболее плодородными почвами под пологом сосново-лиственных и лиственных древостоев в подлеске встре-

чается клен остролистный – как единично, так и в виде почти сплошных зарослей. В ландшафте этот вид находится на границе своего ареала. В целом леса отличаются сравнительно низкой продуктивностью на фоне среднетаежной подзоны ввиду преобладания низкопродуктивных местообитаний (запас древесины в возрасте 120–140 лет – около 150 куб. м/га).

Современная возрастная структура лесов очень разнообразна и обусловлена различными видами антропогенного воздействия в разные периоды.

К настоящему времени в результате многовекового хозяйственного освоения лесной покров трансформирован. В первую очередь это относится к различным по площади межхолмовым и межрядовым равнинным участкам с плодородными почвами, как правило, бывшими заливами Ладожского озера. На протяжении столетий они повсеместно осваивались для сельского хозяйства. На остальной территории леса подвергались неоднократным выборочным рубкам. Территория ландшафта находилась в пределах Великого княжества Финляндского в составе Российской империи (1809–1917 гг.). Лесопользование отличалось

тем, что «сплошнолесосечные рубки финнами почти совсем не применялись. Но зато выборочные рубки, как главного, так и промежуточного пользования, проводились повсеместно, характерной чертой рубок ухода, применяемых финнами, являлась усиленная выборка древесных пород [березы] с разделкой их на дрова» [План..., 1947–1950, с. 95]. Со второй половины XX века стали широко применяться сплошные рубки. Так, по данным лесоустройства, уже к началу 1950-х годов в Куркиекском лесхозе (145 тыс. га) площадь необлесившихся вырубок, редин и прогалин достигла почти 3, а молодняков в возрасте до 20 лет – около 4 тыс. га лесной площади (в сумме 7 % от нее). При этом в учет не приняты «колхозные леса» (всего 57,5 тыс. га в пределах современных Лахденпохского и Сортавальского административных районов). Позднее все леса ландшафта были отнесены к 1 группе, в настоящее время под названием «защитные» со значительными ограничениями лесопользования (см. ниже).

Несмотря на многовековое хозяйственное освоение, леса на скальных куполах в низкопроизводительных местообитаниях (скальных, брусничных и черничных скальных) во многом сохранили естественный облик и очень живописны, особенно по берегам фьордообразных заливов Ладожского озера.

В пределах ландшафта леса сохраняются в национальном парке «Ладожские шхеры» (122 тыс. га, образован в конце 2017 года). В целом природопользование четко регламентируется в различных функциональных зонах парка.

Общая регламентация лесопользования в прибрежной зоне. Согласно Лесному и Водному кодексам Российской Федерации все леса Северного Приладожья отнесены к категории «защитные»: 1) в водоохраных зонах, 2) защитные полосы лесов вдоль железнодорожных путей общего пользования, федеральных автомобильных дорог общего пользования, автомобильных дорог общего пользования, находящихся в собственности субъектов Российской Федерации, 3) зеленые зоны, 4) запретные полосы лесов вдоль водных объектов, 5) нерестоохраняемые полосы лесов. Лесопользование в них исключает применение сплошных рубок, кроме санитарных. Допускаются лишь выборочные рубки и рубки ухода. Таким образом, вдоль береговой линии в том или ином состоянии (в зависимости от доли выборки за-

паса древесины, периодичности и дислокации этих рубок) сохраняется лесная среда.

Заключение

Представленные данные характеризуют лесной покров на северном побережье Ладожского озера в самых различных аспектах, в том числе с использованием новейших полевых данных (2019 года). На наш взгляд, эти материалы имеют важное значение, поскольку прибрежные леса являются защитными вдоль береговой линии самого крупного пресного водоема Европы. Целесообразным является продолжение работ с концентрацией исследований на выявлении средообразующих, водоохраных, 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. Подобные исследования целесообразно продолжить и на южной части побережья Ладожского озера (Ленинградская область). Леса на этой территории глубоко трансформированы под воздействием различных антропогенных факторов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН.

Литература

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В., Караваев 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: Карелия, 1990. 284 с.

Громцев А. Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 238 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья / Под ред. А. Н. Громцева, В. И. Крутова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 345 с.

План лесного хозяйства Сортавальского лесхоза. Объяснительная записка. Том 1, 1947–1950 (Материалы Центрального архива Республики Карелия).

Поступила в редакцию 07.11.2019

References

Gromtsev A. N. Osnovy landshaftnoi ekologii evropeiskikh taezhnykh lesov Rossii [Fundamentals of landscape ecology of European taiga forests of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. 238 p.

Inventarizatsiya i izuchenie biologicheskogo raznobraziya na territorii Zaonezhskogo poluostrova i Severnogo Priladozh'ya [Inventory and study of biological diversity of the Zaonezhsky Peninsula and Northern Ladooga area]. Eds A. N. Gromtsev, V. I. Krutov. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2000. 345 p.

Plan lesnogo khozyaistva Sortaval'skogo leskhozha. Ob'yasnitel'naya zapiska [Forestry plan of the Sor-

tavala forestry enterprise. An explanatory note]. Vol. 1, 1947–1950 (Materials of the Central archival depository of the Republic of Karelia).

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 middle taiga (structure, dynamics)]. Petrozavodsk: Kareliya, 1990. 284 p.

Received November 07, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Громцев Андрей Николаевич

главный научный сотрудник ЭАГ, д. с.-х. н.
Отдел комплексных научных исследований

заведующий лаб. ландшафтной экологии и охраны
лесных экосистем
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

Туюнен 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

Ткаченко Юлия Николаевна

ведущий почвовед 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: tkachenko@krc.karelia.ru
тел.: +79114033592

CONTRIBUTORS:

Gromtsev, Andrey

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences

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

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

Tkachenko, Yulia

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

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

Levina, Maria

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mabel_17@inbox.ru

УДК 574.24:615.322

НАКОПЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И МЫШЬЯКА ЦВЕТКАМИ ЛИПЫ СЕРДЦЕВИДНОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В АГРО- И УРБОЭКОСИСТЕМАХ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. А. Дьякова

Воронежский государственный университет, Россия

Целью исследования являлось изучение загрязнения тяжелыми металлами и мышьяком цветков липы сердцевидной, собранных в урбо- и агроэкосистемах Воронежской области, испытывающих на себе различное антропогенное воздействие. Методом атомно-абсорбционной спектрометрии на базе атомно-абсорбционного спектрометра МГА-915МД по фармакопейным методикам изучено накопление тяжелых металлов (свинца, ртути, кадмия, никеля, меди, цинка, кобальта, хрома) и мышьяка в 51 образце цветков липы сердцевидной. Все образцы соответствовали требованиям нормативной документации по содержанию нормируемых тяжелых металлов (свинца, кадмия, ртути) и мышьяка. Сравнивая данные по содержанию тяжелых металлов в верхних слоях почв региона с содержанием этих элементов в цветках липы сердцевидной, можно утверждать о наличии значительных физиологических барьеров, препятствующих накоплению экотоксикантов в генеративных органах растения, что особенно заметно для таких элементов, как свинец, ртуть, мышьяк, кадмий, кобальт и хром. Оказалось, что цветки липы сердцевидной способны избирательно концентрировать некоторые тяжелые металлы, входящие в активные центры ферментных систем (например, такие, как медь и цинк), в том случае, если их содержание в окружающей среде ниже некоторого жизненно важного уровня; при значительном же содержании данных элементов в почвах растение физиологически блокировало их поступление в цветки. На основании этого можно предполагать, что для липы сердцевидной в условиях антропогенной нагрузки происходит образование эдафотипа, формирующегося в результате действия отбора в условиях техногенного загрязнения внешней среды и развития адаптаций к этим условиям. Результаты исследований показали, что цветки липы сердцевидной незначительно накапливают токсические элементы из почв, и это важно учитывать при планировании мест заготовки лекарственного растительного сырья и оценке его качества.

Ключевые слова: Воронежская область; цветки липы сердцевидной; свинец; ртуть; кадмий; никель; медь; цинк; кобальт; хром; мышьяк.

N. A. Dyakova. ACCUMULATION OF HEAVY METALS AND ARSENIC IN FLOWERS OF THE SMALL-LEAVED LIME GROWING IN AGRICULTURAL AND URBAN ECOSYSTEMS OF THE VORONEZH REGION

The aim of this study was to investigate the heavy-metal and arsenic contamination of lime tree flowers collected from urban and agricultural ecosystems in the Voronezh Region exposed to various human impacts. The accumulation of heavy metals (lead, mercury, cadmium, nickel, copper, zinc, cobalt, chromium) and arsenic was studied in 51 samples

of small-leaved lime tree flowers using atomic absorption spectrometry with MGA-915MD spectrometer and following pharmacopoeial techniques. All the samples met the regulatory requirements for the content of standardized heavy metals (lead, cadmium, mercury) and arsenic. Comparing the data on content of the heavy metals in the region's topsoil with their content in lime tree flowers, it can be argued that there are significant physiological barriers to the accumulation of the ecotoxicants in the plants' reproductive organs, which is particularly noticeable for elements such as lead, mercury, arsenic, cadmium, cobalt and chromium. Lime tree flowers proved to be capable of selectively concentrating some heavy metals involved in the active cores of enzymatic systems (e. g. copper and zinc) if their environmental content was below a certain vital level, and barring their inflow to flowers through physiological mechanisms if the content of the elements in the soil was high. One can therefore suppose that when small-leaved lime trees are exposed to human pressure, a peculiar edaphic type is formed as a result of selection under man-made environmental pollution and the development of adaptations to these conditions. The results of the studies showed that the accumulation of toxic elements from soils in flowers of small-leaved lime trees is minor, which is an important consideration when planning the harvesting of medicinal plant material and assessing its quality.

Key words: Voronezh Region; small-leaved lime flowers; lead; mercury; cadmium; nickel; copper; zinc; cobalt; chromium; arsenic.

Введение

Урбанизация – одна из важнейших социально-экологических проблем современного мира. В процессе роста и становления городов природные экосистемы постепенно изменяются, при этом формируются новые антропогенные экосистемы со своими особенностями техногенного воздействия, характеризующимися изменением состава атмосферного воздуха, почв и водных объектов [Великанова и др., 2012, 2013].

Воронежская область традиционно является важным районом растениеводства, лесоводства и земледелия. Однако освоение минеральных ресурсов, активная химизация в сельском хозяйстве, последствия Чернобыльской аварии актуализировали вопрос снабжения разных видов промышленности безопасным и эффективным растительным сырьем. Некачественное растительное сырье и получаемые из него продукты являются источниками поступления различных экотоксикантов, особенно тяжелых металлов, в организм человека [Dyakova et al., 2015, 2018; Дьякова и др., 2018].

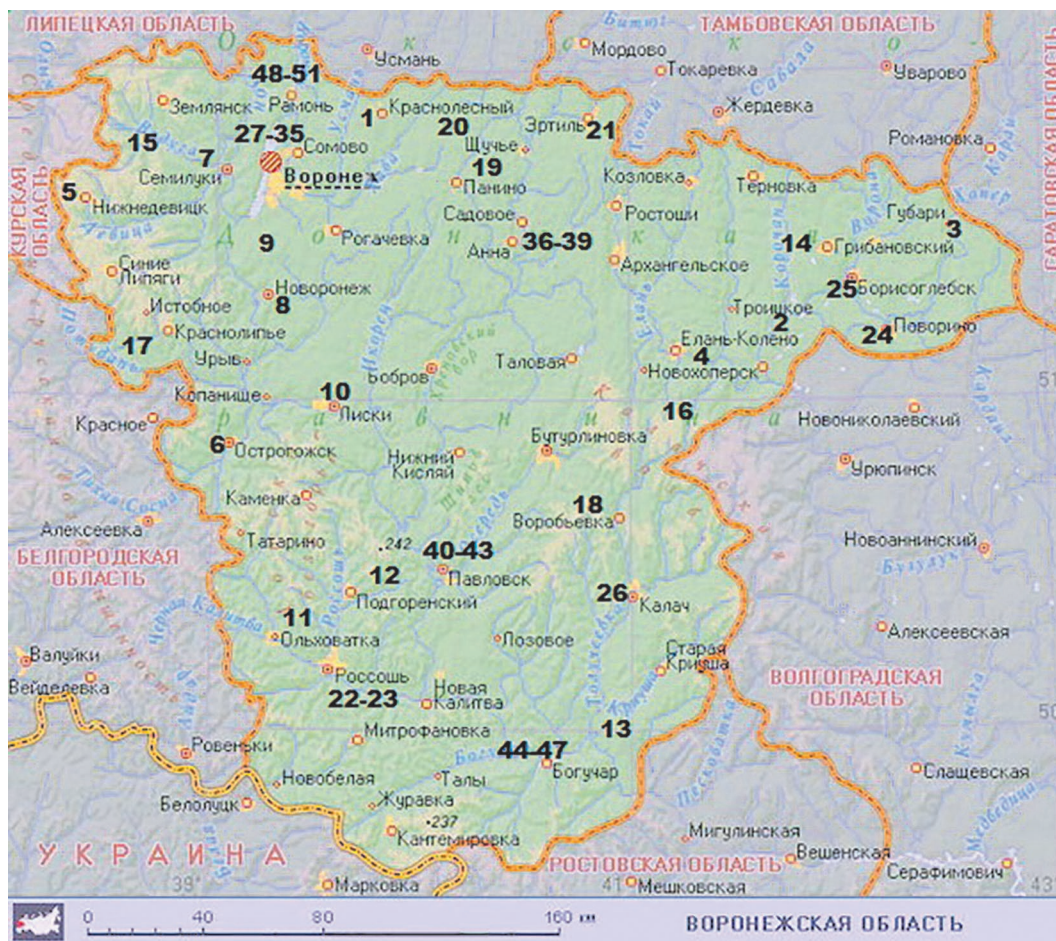
Цель исследования – изучение загрязнения тяжелыми металлами и мышьяком цветков липы сердцевидной, собранных в урбо- и агроэкосистемах Воронежской области, испытывающих на себе различное антропогенное воздействие.

Объекты и методика

Объектом исследования были выбраны цветки липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) –

древесного растения, произрастающего в Воронежской области повсеместно. Выбор территорий для сбора образцов обусловлен особенностями воздействия человека (рис.; табл.): промышленные химические предприятия (рис., 23, 24, 28); теплоэлектроцентраль (ТЭЦ) (рис., 27); атомная электростанция (рис., 31); высоковольтные линии электропередачи (ВЛЭ) (рис., 9); городское водохранилище (рис., 29); малые города с развитой инфраструктурой: Борисоглебск (рис., 25), Калач (рис., 26); зона крупного месторождения сульфидных медно-никелевых руд (рис., 4); районы, находящиеся в зоне загрязнения в результате аварии на Чернобыльской АЭС (рис., 5–7); районы активной сельскохозяйственной деятельности (рис., 10–22); в качестве сравнения (фона) – заповедные территории: Воронежский природный биосферный заповедник (рис., 1), Хоперский государственный природный заповедник (рис., 2, 3). Также проводили отбор верхних слоев почв вдоль и на удалении от дорог разной степени загруженности и в разных природных зонах: лесная зона (Рамонский район) (рис., 32–35) – трасса М4 «Дон», лесостепная зона (Аннинский район (рис., 36–39)) – трасса А144 «Курск – Саратов», степная зона (Павловский район) (рис., 40–43) – трасса М4 «Дон», проселочная автомобильная дорога малой загруженности (Богучарский район) (рис., 44–47) и железнодорожные пути (Рамонский район) (рис., 48–51). Географические координаты точек отбора образцов приведены в таблице.

Анализ образцов цветков липы сердцевидной проводился с помощью атомно-абсорбционного спектрометра МГА-915МД по фармако-



Карта отбора образцов (цифровые обозначения расшифрованы в тексте)
Map of sample taking (the legend is given in the text)

пейным методикам [Государственная..., 2018, с. 2370–2382]. В образцах определяли концентрацию свинца, мышьяка, ртути, кадмия – эти наиболее токсичные элементы нормируются в растительном сырье и продуктах питания. Также в верхних слоях почв изучено содержание никеля, поскольку в настоящее время в Воронежской области рассматривается проект по добыче никеля открытым способом, что не может не повлиять на эколого-гигиеническую обстановку в регионе в силу доказанной для данного металла аллергенной и канцерогенной активности [Austenfeld, 1979; Дьякова и др., 2017]. Кроме того, в качестве изучаемых были выбраны такие токсичные металлы, как элемент 1 класса опасности цинк и элементы 2 класса опасности кобальт, хром и медь. Цинк имеет кумулятивный токсический эффект даже при незначительном его содержании; при отравлении им жалуются на раздражительность, бессонницу, желудочно-кишечное расстройство. Кобальт и его соединения вызывают одышку, токсически действуют на желудочно-кишеч-

ный тракт, а также на кожу, вызывая острые дерматиты. Соединения хрома оказывают на организм человека общее токсическое, аллергенное, канцерогенное действие, вызывают дерматиты и экземы при соприкосновении с кожей. Избыток меди приводит к цитотоксическим эффектам, чаще всего к циррозным поражениям печени, возникновению нервно-психических нарушений [Cataldo, Wildung, 1978; Buszewski et al., 2000; Schutzendubel, Polle, 2001].

Результаты и обсуждение

Содержание тяжелых металлов и мышьяка в образцах цветков липы сердцевидной, собранных на изучаемых территориях, представлено в таблице. Для наиболее токсичных элементов – ртути, кадмия, свинца и мышьяка – оно не превышает установленных норм и варьирует в диапазонах, значительно отличающихся от предельно допустимых концентраций (ПДК). Концентрация свинца в отобранных образцах

Содержание тяжелых металлов и мышьяка в образцах цветков липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.)
Heavy metal and arsenic content in small-leaved lime flowers (*Tilia cordata* Mill.)

№ п/п No.	Район сбора Collecting area	Географические координаты Geographical coordinates	Валовое содержание элемента, мг/кг Gross element content, mg/kg									
			Pb	Hg	Cd	As	Ni	Cr	Co	Cu	Zn	
1	Воронежский биосферный заповедник Voronezh biosphere reserve	51°48'24" N, 39°32'28" E	0,12	отс. п/д	отс. п/д	0,01	0,87	0,16	0,21	2,10	12,53	
2	Хоперский заповедник Khopyor reserve	51°18'02" N, 41°52'41" E	0,07	отс. п/д	отс. п/д	0,01	0,72	0,05	0,12	3,28	21,63	
3	Борисоглебский район Borisoglebsky district	51°30'46" N, 42°35'06" E	0,13	отс. п/д	отс. п/д	0,01	0,56	0,19	0,08	1,53	17,43	
4	с. Елань-Колено village of Elan-Koleno	51°09'40" N, 41°08'44" E	0,11	отс. п/д	отс. п/д	0,01	0,91	0,11	0,28	4,27	23,69	
5	с. Нижнедевицк village of Nizhnedevitsk	51°32'46" N, 38°23'06" E	0,09	0,002	0,02	0,02	1,12	0,26	0,30	0,86	28,52	
6	г. Острогожск city of Ostrogzhsk	50°51'30" N, 39°05'49" E	0,16	отс. п/д	отс. п/д	0,01	1,16	0,38	0,41	1,73	17,53	
7	г. Семилуки city of Semiluki	51°42'12" N, 39°00'23" E	0,10	0,002	отс. п/д	0,02	0,98	0,41	0,34	2,18	24,73	
8	г. Нововоронеж city of Novovoronezh	51°16'24" N, 39°12'39" E	0,13	отс. п/д	0,01	0,02	0,47	0,20	0,17	3,51	10,53	
9	ВЛЭ (Нововоронежский городской округ) High-voltage power transmission lines (Novovoronezhsky city district)	51°17'45" N, 39°14'36" E	0,16	0,002	0,03	0,01	0,83	0,06	0,06	5,53	32,64	
10	Лискинский р-н Liskinsky district	51°09'43" N, 39°26'55" E	0,09	0,002	отс. п/д	0,02	1,14	0,43	0,18	2,64	18,64	
11	Ольховатский р-н Olkhovatsky district	50°17'30" N, 39°17'23" E	0,14	отс. п/д	0,01	0,01	1,24	0,39	0,32	0,69	26,62	
12	Подгоренский р-н Podgorensky district	50°24'40" N, 39°40'12" E	0,14	отс. п/д	отс. п/д	0,02	0,79	0,28	0,20	1,58	17,27	
13	Петропавловский р-н Petropravolovskiy district	50°04'52" N, 40°55'07" E	0,17	0,002	0,01	0,02	0,93	0,04	0,12	2,99	25,64	
14	Грибановский р-н Gribanovsky district	51°26'51" N, 41°59'33" E	0,11	отс. п/д	отс. п/д	0,01	1,07	0,23	0,07	1,64	16,53	
15	Хохольский р-н Khokholsky district	51°35'18" N, 38°47'34" E	0,13	0,002	отс. п/д	0,01	0,98	0,32	0,25	3,09	19,53	
16	Новохоперский р-н Novokhoproryorsky district	51°06'35" N, 41°36'50" E	0,17	отс. п/д	отс. п/д	0,01	0,79	0,08	0,32	1,72	13,62	
17	Репьевский р-н Repyevsky district	51°05'28" N, 38°38'51" E	0,14	отс. п/д	0,01	0,01	0,91	0,28	0,10	2,05	24,61	

Продолжение табл.
Table (continued)

№ п/п No.	Район сбора Collecting area	Географические координаты Geographical coordinates	Валовое содержание элемента, мг/кг Gross element content, mg/kg									
			Pb	Hg	Cd	As	Ni	Cr	Co	Cu	Zn	
18	Воробьевский р-н Vorobyevsky district	50°38'53" N, 40°57'53" E	0,15	0,002	0,01	0,02	1,19	0,19	0,21	1,10	23,00	
19	Панинский р-н Paninsky district	51°40'02" N, 40°06'57" E	0,12	отс. п/d	отс. п/d	0,01	0,68	0,32	0,25	3,52	21,74	
20	Верхнехавский р-н Verkhnekhavsky district	51°49'52" N, 39°55'00" E	0,18	отс. п/d	0,02	0,01	0,89	0,50	0,38	3,74	15,64	
21	г. Эртиль city of Ertil	51°49'43" N, 40°49'44" E	0,13	0,002	0,01	0,02	1,03	0,18	0,05	4,00	26,93	
22	Россошанский район Rossoshansky district	50°12'46" N, 39°34'57" E	0,12	отс. п/d	0,01	0,02	1,11	0,07	0,16	2,85	12,18	
23	Вблизи ОАО «Минудобрения» (г. Россошь) Near OJSC Minudobreniya (city of Rossoch)	50°08'53" N, 39°39'48" E	0,10	0,003	0,04	0,03	1,56	0,28	0,27	6,73	46,95	
24	Вблизи ООО «Бормаш» (г. Поворино) Near LLC Bormash (city of Povorino)	51°14'50" N, 42°28'35" E	0,22	0,003	0,05	0,03	1,21	0,39	0,42	4,26	47,91	
25	г. Борисоглебск city of Borisoglebsk	51°22'34" N, 42°04'27" E	0,12	0,002	0,02	0,02	0,93	0,58	0,67	5,84	52,48	
26	г. Калач city of Kalach	50°25'24" N, 41°01'10" E	0,15	0,002	отс. п/d	0,02	1,19	0,53	0,53	4,29	42,70	
27	Вблизи ТЭЦ «ВОГРЭС» (г. Воронеж) Near TRP VOGRES (city of Voronezh)	51°37'49" N, 39°13'36" E	0,16	отс. п/d	0,04	0,03	1,08	0,64	0,78	5,42	57,37	
28	Вблизи ООО «Сибур» (г. Воронеж) Near LLC Sibur (city of Voronezh)	51°37'24" N, 39°14'35" E	0,18	0,003	0,03	0,03	0,95	0,48	0,88	4,87	78,33	
29	Вдоль водохранилища (г. Воронеж) Along the reservoir (city of Voronezh)	51°44'47" N, 39°13'41" E	0,09	отс. п/d	отс. п/d	0,02	0,70	0,17	0,22	2,58	26,95	
30	Вблизи аэропорта Near the airport	51°48'35" N, 39°14'38" E	0,21	0,002	0,02	0,02	1,17	0,22	0,16	3,02	31,07	
31	Улица Ленинградская г. Воронежа Leningradskaya St., city of Voronezh	51°39'36" N, 39°15'02" E	0,18	0,002	отс. п/d	0,03	0,89	0,99	1,04	8,44	72,10	
32	Вдоль трассы М4 (Рамонский р-н) Along M4 route (Ramonsky district)	51°51'22" N, 39°12'56" E	0,24	0,003	0,05	0,02	1,13	1,08	1,21	9,89	81,36	
33	100 м от трассы М4 (Рамонский р-н) 100 m from M4 Route (Ramonsky District)	51°51'22" N, 39°12'56" E	0,13	0,002	0,05	0,03	0,95	0,60	0,74	4,50	65,74	
34	200 м от трассы М4 (Рамонский р-н) 200 m from M4 Route (Ramonsky District)	51°51'22" N, 39°12'56" E	0,09	0,002	0,03	0,02	0,84	0,23	0,21	3,75	32,70	
35	300 м от трассы М4 (Рамонский р-н) 300 m from M4 Route (Ramonsky District)	51°51'22" N, 39°12'56" E	0,09	0,002	0,01	0,01	0,81	0,21	0,23	3,90	28,58	

Окончание табл.

Table (continued)

№ п/п No.	Район сбора Collecting area	Географические координаты Geographical coordinates	Валовое содержание элемента, мг/кг Gross element content, mg/kg									
			Pb	Hg	Cd	As	Ni	Cr	Co	Cu	Zn	
36	Вдоль трассы А144 (Аннинский р-н) Along A144 Route (Anninsky district)	51°29'28" N, 40°27'50" E	0,23	0,002	0,04	0,01	1,28	0,96	1,10	8,73	71,95	
37	100 м от трассы А144 (Аннинский р-н) 100 m from A144 Route (Anninsky district)	51°29'28" N, 40°27'50" E	0,12	0,002	0,03	0,01	1,17	0,75	0,87	6,62	63,26	
38	200 м от трассы А144 (Аннинский р-н) 200 m from A144 Route (Anninsky district)	51°29'28" N, 40°27'50" E	0,08	0,002	0,03	0,02	0,98	0,68	0,55	4,44	48,55	
39	300 м от трассы А144 (Аннинский р-н) 300 m from A144 Route (Anninsky district)	51°29'28" N, 40°27'50" E	0,12	0,002	0,02	0,01	0,95	0,32	0,30	4,26	27,30	
40	Вдоль трассы М4 (Павловский р-н) Along M4 Route (Pavlovsky district)	50°25'18" N, 40°08'05" E	0,20	0,002	0,04	0,02	0,94	0,89	1,05	7,58	74,44	
41	100 м от трассы М4 (Павловский р-н) 100 m from M4 Route (Pavlovsky district)	50°25'18" N, 40°08'05" E	0,15	0,002	0,04	0,02	0,87	0,67	0,85	6,33	60,27	
42	200 м от трассы М4 (Павловский р-н) 200 m from M4 Route (Pavlovsky district)	50°25'18" N, 40°08'05" E	0,17	0,002	0,03	0,01	0,85	0,45	0,63	6,47	37,42	
43	300 м от трассы М4 (Павловский р-н) 300 m from M4 Route (Pavlovsky district)	50°25'18" N, 40°08'05" E	0,10	0,002	0,03	0,01	0,81	0,54	0,47	4,29	40,43	
44	Вдоль нескоростной дороги (Богучарский р-н) Along the non-speed road (Bogucharsky district)	49°53'54" N, 40°32'48" E	0,16	0,002	0,04	0,02	0,87	0,64	0,75	6,17	53,14	
45	100 м от нескоростной дороги (Богучарский р-н) 100 m from the non-speed road (Bogucharsky district)	49°53'54" N, 40°32'48" E	0,17	отс. n/d	0,03	0,01	0,76	0,25	0,32	2,63	27,75	
46	200 м от нескоростной дороги (Богучарский р-н) 200 m from the non-speed road (Bogucharsky district)	49°53'54" N, 40°32'48" E	0,12	отс. n/d	0,03	0,01	0,56	0,15	0,34	2,72	21,04	
47	300 м от нескоростной дороги (Богучарский р-н) 300 m from the non-speed road (Bogucharsky district)	49°53'54" N, 40°32'48" E	0,11	отс. n/d	0,01	0,01	0,56	0,23	0,23	2,53	22,72	
48	Вдоль железной дороги Along the railroad	51°48'18" N, 39°34'13" E	0,09	отс. n/d	0,01	0,01	0,54	0,32	0,20	1,82	20,05	
49	100 м от железной дороги 100 m from the railroad	51°48'18" N, 39°34'13" E	0,24	отс. n/d	0,05	0,02	1,02	1,18	1,32	8,37	75,85	
50	200 м от железной дороги 200 m from the railroad	51°48'18" N, 39°34'13" E	0,14	отс. n/d	0,04	0,02	0,85	0,58	0,75	5,74	54,77	
51	300 м от железной дороги 300 m from the railroad	51°48'18" N, 39°34'13" E	0,09	отс. n/d	0,01	0,01	0,76	0,32	0,42	3,55	32,00	
Среднее содержание элемента в сырье Average element content in raw material			0,14	0,001	0,01	0,02	0,95	0,39	0,42	3,99	35,62	
Предельно допустимая концентрация Maximum permissible concentration			6,0	0,1	1,0	0,5	-	-	-	-	-	

сухого сырья составила 0,07–0,24 мг/кг, что в несколько десятков раз меньше ПДК свинца в растительном сырье, а также значительно меньше содержания данного элемента в верхних слоях почв изучаемых территорий, которое варьирует от 1,71 до 34,57 мг/кг [Дьякова и др., 2016а]. Полученные данные свидетельствуют о наличии физиологического барьера в растении, препятствующего накоплению мутагенного металла в генеративных органах.

Накопление ртути в цветках липы сердцевидной, собранных в урбо- и агробиоценозах Воронежской области, также оценивается нами как незначительное: концентрация элемента в сырье не превышала 0,003 мг/кг, что более чем в 30 раз ниже допустимой нормы. Концентрация ртути в растительном сырье также в десятки раз меньше, чем в почвах изучаемых районов [Дьякова и др., 2016а]. Для ртути описаны фитотоксические свойства, в частности, влияние на мейоз, в связи с чем, по-видимому, у растения эволюционно выработались биохимические механизмы препятствия накоплению металла в тканях цветка [Зайцева и др., 2013].

Концентрация кадмия в сухом растительном сырье липы сердцевидной варьировала от значений ниже пределов обнаружения до 0,05 мг/кг, что в 20 раз меньше ПДК. При этом содержание кадмия в верхних слоях почв рассматриваемых территорий в некоторых образцах превышало установленные нормативы и достигало значений 0,71 мг/кг [Дьякова и др., 2016а]. Для кадмия описано блокирующее воздействие на работу ферментных и антиоксидантных систем, с чем, вероятно, и связано отсутствие данного элемента в тканях и органах цветка [Немерешина и др., 2012; Зайцева и др., 2013].

В десятки раз меньше ПДК в образцах цветков липы сердцевидной и содержание мышьяка, которое не превышало 0,03 мг/кг при его содержании в почвах изучаемых территорий в диапазоне от 0,55 до 3,81 мг/кг [Дьякова и др., 2016а]. Таким образом, отмечено отсутствие концентрирующей способности этого токсичного элемента у цветков липы сердцевидной.

Концентрация никеля в образцах варьировала от 0,54 мг/кг (в Богучарском районе) до 1,56 мг/кг (вблизи химического предприятия ОАО «Минудобрения»). Ранее установленное содержание никеля в верхних слоях почв этих территорий показало, что данный металл накапливается в цветках липы сердцевидной незначительно (концентрация никеля в почвах принимала значения от 2,23 до 98,25 мг/кг) [Дьякова и др., 2016б]. Вероятно, металл на-

капливается в минимальном физиологически важном количестве для стабилизации работы трансляционного аппарата, активации трансаминазы и аргиназы, но при значительном содержании никеля в окружающей среде его накопление физиологически блокируется, так как в избытке этот металл может активизировать конкурентное замещение в активных центрах некоторых ферментов-фосфатаз, угнетать процессы фотосинтеза и транспирации, вызывать редукцию цветка [Austefeld, 1979; Немерешина и др., 2012].

Среднее содержание хрома в образцах цветков липы сердцевидной составило 0,39 мг/кг, концентрация его варьировала от 0,04 мг/кг (в Подгоренском районе) до 1,18 мг/кг (вдоль железной дороги). Данный уровень накопления элемента также можно оценить как низкий, поскольку его ранее выявленная концентрация в почве районов сбора сырья находилась в диапазоне от 2,53 до 45,16 мг/кг. Известно, что малые дозы хрома стимулируют активность каталазы и протеаз, повышают содержание хлорофилла и продуктивность фотосинтеза [Зайцева и др., 2013]. При этом значительному накоплению хрома, очевидно, препятствует некоторый физиологический барьер, потому что данный элемент, как любой другой тяжелый металл, при высоком содержании способен конкурентно замещать другие металлы в активных центрах ферментов. Результаты анализов позволяют отметить более высокое содержание хрома вдоль транспортных магистралей и на улице г. Воронежа, в связи с чем можно предположить значительную роль аэрозольного пути загрязнения цветков липы сердцевидной соединениями хрома от выбросов автомобильного и железнодорожного транспорта.

Кобальт является важным микроэлементом, влияет на образование азотистых веществ и углеводов, участвует в их транспорте из вегетативных органов в генеративные, интенсифицирует дыхание и фотосинтез, способствуя синтезу хлорофилла. Концентрация кобальта в изучаемых образцах находилась в диапазоне от 0,05 до 1,32 мг/кг, среднее значение – 0,42 мг/кг. Его концентрация в почвах соответствующих территорий варьировала от 1,84 до 21,78 мг/кг, что позволило также отметить низкий уровень накопления кобальта данным видом сырья, вероятно, в силу наличия биохимических механизмов, препятствующих избыточному накоплению в генеративных органах тяжелых металлов, способных оказать влияние на процесс размножения. При этом значения содержания кобальта в образцах из заповедных зон и с территорий со значительной ан-

тропогенной нагрузкой отличались мало, несколько повышенное содержание данного металла отмечено в образцах, собранных вдоль автомобильных и железной дорог, где весомую роль в загрязнении сырья играли выбросы транспорта.

Медь также является важным микроэлементом для растения, она входит в состав оксидаз, пластоцианинов, церулоплазмينا и регулирует большинство окислительно-восстановительных процессов [Schutzendubel, Polle, 2001; Немерешина и др., 2012]. Концентрация меди в образцах цветков липы сердцевидной находилась в диапазоне от 0,69 до 9,89 мг/кг, а среднее значение ее концентрации составило 3,99 мг/кг. В почвах изучаемых территорий концентрация меди варьировала от 3,30 до 65,38 мг/кг. Таким образом, медь тоже накапливается в цветках липы сердцевидной на определенном невысоком, необходимом для обеспечения жизненно важных процессов уровне, после чего ее поступление в ткани цветка блокируется растением. Однако загрязнение лекарственного растительного сырья в данном случае также возможно аэрозольным путем, поскольку для образцов, собранных вдоль крупных транспортных магистралей (вдоль железной дороги, автомобильных трасс М4 и А144), отмечено намного более высокое содержание данного металла, чем для других образцов, собранных в зонах активной хозяйственной деятельности человека со значительным содержанием меди в почве.

Концентрация цинка в отобранных образцах липы сердцевидной варьировала от 12,18 до 81,36 мг/кг, а среднее его содержание составило 35,62 мг/кг. В почвах изучаемых территорий она отмечена на уровне от 9,58 до 154,45 мг/кг. Таким образом, видно, что цинк в данном лекарственном растительном сырье до определенного уровня накапливается из почв достаточно активно, в некоторых образцах даже в концентрации, превышающей содержание элемента в почве. Это связано с важным физиологическим значением цинка как активатора до 30 ферментных систем в растительной клетке, он входит в состав активных центров ферментов ангидраз, дегидрогеназ, протеиназ и пептидаз [Schutzendubel, Polle, 2001; Немерешина и др., 2012].

Заключение

Проанализировано свыше 50 образцов цветков липы сердцевидной, собранных в различных по уровню антропогенного воздействия районах Воронежской области, на пред-

мет содержания тяжелых металлов и мышьяка. Во всех исследуемых образцах их концентрация оказалась соответствующей требованиям нормативной документации. Сравнивая данные по содержанию тяжелых металлов и мышьяка в верхних слоях почв региона с содержанием этих элементов в цветках липы сердцевидной, можно утверждать о наличии значительных физиологических барьеров, препятствующих накоплению экотоксикантов в генеративных органах *Tilia cordata* Mill., что особенно заметно для таких элементов, как свинец, ртуть, мышьяк, кадмий, кобальт и хром. Оказалось, что цветки липы сердцевидной способны избирательно концентрировать некоторые тяжелые металлы (например, медь и цинк), входящие в активные центры ферментных систем, в том случае, если их содержание в окружающей среде ниже некоторого жизненно важного уровня; при значительном же содержании данных элементов в почвах растение также физиологически блокировало их поступление в цветки. На основании этого можно предполагать, что у липы сердцевидной в условиях антропогенной нагрузки происходит возникновение эдафотипа, формирующегося в результате действия отбора в условиях техногенного загрязнения внешней среды и проявления адаптации к этим условиям. Результаты исследований показали, что цветки липы сердцевидной незначительно накапливают токсические элементы из почв, и это важно учитывать при планировании мест заготовки лекарственного растительного сырья и оценке его качества [Дьякова и др., 2017; Дьякова, 2020].

Литература

- Великанова Н. А., Гапонов С. П., Сливкин А. И. Анализ экологического состояния почв и оценка поглощения тяжелых металлов лекарственными растениями (горцем птичьим и подорожником большим) в городе Воронеже и его окрестностях // Экология урбанизированных территорий. 2012. № 4. С. 102–106.
- Великанова Н. А., Гапонов С. П., Сливкин А. И. Экооценка лекарственного растительного сырья в урбоусловиях г. Воронежа. LAP, 2013. 213 с.
- Государственная фармакопея Российской Федерации. Изд. XIV. Т. 2. М.: ФЭМБ, 2018. С. 2370–2382.
- Дьякова Н. А., Мындра А. А., Кукуева Л. Л., Великанова Л. А. Особенности загрязнения почв Центрального Черноземья тяжелыми металлами // Инновационные разработки молодых ученых – развитию агропромышленного комплекса: Мат. V Междунар. конф. Ставрополь: ВНИИОК, 2016а. С. 403–407.
- Дьякова Н. А., Самылина И. А., Сливкин А. И., Гапонов С. П., Кукуева Л. Л., Мындра А. А., Шушуно-

ва Т. Г. Оценка экологического состояния образцов верхних слоев почв и корней одуванчика лекарственного, отобранных на территории Воронежской области // Вестник ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2016б. № 2. С. 119–126.

Дьякова Н. А., Сливкин А. И., Гапонов С. П. Сравнение особенностей накопления основных токсических элементов цветками липы сердцевидной и пижмы обыкновенной // Вестник ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2017. № 1. С. 148–154.

Дьякова Н. А., Сливкин А. И., Гапонов С. П. Оценка эффективности и безопасности лекарственного растительного сырья подорожника большого, собранного в Центральном Черноземье // Вестник ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2018. № 1. С. 124–131.

Дьякова Н. А. Экологическая оценка лекарственного растительного сырья Воронежской области на примере цветков пижмы обыкновенной // Вестник НВГУ. 2020. № 1. С. 19–26. doi: 10.36906/2311-4444/20-1/04

Зайцева М. В., Кравченко А. Л., Стекольников Ю. А., Сотников В. А. Тяжелые металлы в системе почва-растение в условиях загрязнения // Ученые записки ОГУ. Сер. Естественные, технические и медицинские науки. 2013. № 3. С. 190–192.

Немерешина О. Н., Гусев Н. Ф., Петрова Г. В., Шайхутдинова А. А. Некоторые аспекты адаптации *Polygonum aviculare* L. к загрязнению почвы тяжелыми металлами // Известия ОГАУ. 2012. № 1(33). С. 230–234.

References

D'yakova N. A., Myndra A. A., Kukueva L. L., Velikanova L. A. Osobennosti zagryazneniya pochv Tsentral'nogo Chernozem'ya tyazhelymi metallami [Features of soil pollution of the Central Black Earth region with heavy metals]. *Innovatsionnye razrabotki molodykh uchenykh – razvitiyu agropromyshlennogo kompleksa: Mat. V Mezhdunar. konf.* [Inventions of young scientists – for the development of the agroindustrial complex: Proceed. V int. conf.]. Stavropol': VNIIOK, 2016a. P. 403–407.

D'yakova N. A., Samylina I. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P., Kukueva L. L., Myndra A. A., Shushunova T. G. Otsenka ekologicheskogo sostoyaniya obraztsov verkhnikh sloev pochv i kornei oduvanchika lekarstvennogo, otobrannykh na territorii Voronezhskoi oblasti [Assessment of the ecological condition of samples of the top layers of soils and roots of the dandelion medicinal, selected in the territory of the Voronezh Region]. *Vestnik VGU. Ser. Khimiya. Biol. Farmatsiya* [Proceed. Voronezh St. Univ. Ser.: Chem. Biol. Pharmacy]. 2016б. No. 2. P. 119–126.

D'yakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P. Sravnenie osobennostei nakopleniya osnovnykh toksicheskikh elementov tsvetkami lipy serdtsevidnoi i pizhmy obyknovenoii [Comparison of features of accumulation of the basic toxic elements flowers of *Tilia cordata* and *Tanacetum vulgare*]. *Vestnik VGU. Ser. Khimiya. Biol. Farmatsiya* [Proceed. Voronezh St. Univ. Ser.: Chem. Biol. Pharmacy]. 2017. No. 1. P. 148–154.

Austenfeld F. A. Zur Phytotoxizität von Nickel und Kobaltsalzen in Hydrokultur bei *Phaseolus vulgaris* L. // *Z. Pflanzenenernähr. und Bodenkunde*. 1979. Bd. 142, h. 6. 769–777.

Buszewski B., Jastrzebska A., Kowalkowski T. Monitoring of selected heavy metals uptake by plants and soils in the area of Torun // *Poland Polish J. of Environ. Studies*. 2000. Vol. 9, no. 6. S. 511–515.

Cataldo D. A., Wildung R. E. Soil and plant factors influencing the accumulation of heavy metals by plants // *Environ. Health Perspect.* 1978. December; 27. P. 149–159.

Dyakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P., Myndra A. A., Samylina I. A. Analysis of the relationship between the accumulation of pollutants and principal groups of biologically active substances in medicinal plant raw materials using knotweed (*Polygonum aviculare* L.) and broadleaf plantain (*Plantago major* L.) leaves as examples // *Pharm. Chem. J.* 2015. Vol. 49, no. 6. 384–387. doi: 10.1007/s11094-015-1289-6

Dyakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P., Myndra A. A., Samylina I. A. Estimated heavy-metal and arsenic contents in medicinal plant raw materials of the Voronezh region // *Pharm. Chem. J.* 2018. Vol. 52, no. 3. P. 220–223. doi: 10.1007/s11094-018-1797-2

Schutzendubel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal and induced oxidative stress and protection by mycorrhization // *J. Exp. Bot.* 2001. Vol. 53, iss. 372. December 2. P. 1351–1365.

Поступила в редакцию 22.10.2019

D'yakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P. Otsenka effektivnosti i bezopasnosti lekarstvennogo rastitel'nogo syr'ya podorozhnika bol'shogo, sobrannogo v Tsentral'nom Chernozem'e [Assessment of efficiency and safety of medicinal vegetable raw materials of the *Plantago major*, collected in the Central Black Earth]. *Vestnik VGU. Ser. Khimiya. Biol. Farmatsiya* [Proceed. Voronezh St. Univ. Ser.: Chem. Biol. Pharmacy]. 2018. No. 1. P. 124–131.

D'yakova N. A. Ekologicheskaya otsenka lekarstvennogo rastitel'nogo syr'ya Voronezhskoi oblasti na primere tsvetkov pizhmy obyknovenoii [Environmental assessment of medicinal vegetable raw materials of the Voronezh Region on the example of the costmary]. *Vestnik Nizhnevartovskogo gos. univ.* [Bull. Nizhnevartovsk St. Univ.]. 2020. No. 1. P. 19–26.

Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiiskoi Federatsii [State pharmacopeia of the Russian Federation]. Edit. XIV. Vol. 2. Moscow: FEMB, 2018. P. 2370–2382.

Nemereshina O. N., Gusev N. F., Petrova G. V., Shaikhutdinova A. A. Nekotorye aspekty adaptatsii *Polygonum aviculare* L. k zagryazneniyu pochvy tyazhelymi metallami [Some aspects of adaptation of *Polygonum aviculare* L. to soil pollution with heavy metals]. *Izvestiya OGAU* [Proceed. Orenburg St. Agr. Univ.]. 2012. No. 1(33). P. 230–234.

Velikanova N. A., Gaponov S. P., Slivkin A. I. Analiz ekologicheskogo sostoyaniya pochv i otsenka pogloshcheniya tyazhelykh metallov lekarstvennymi ras-

teniyami (gortsem ptich'im i podorozhnikom bol'shim) v gorode Voronezhe i ego okrestnostyakh [Analysis of the ecological state of soils and assessment of the absorption of heavy metals by medicinal plants (common knotgrass and broadleaf plantain) in the city of Voronezh and its vicinities]. *Ekol. urbanizirovannykh terr.* [Ecol. of urban areas]. 2012. No. 4. P. 102–106.

Velikanova N. A., Gaponov S. P., Slivkin A. I. Eko-otsenka lekarstvennogo rastitel'nogo syr'ya v urbousloviyakh g. Voronezha [Ecological assessment of medicinal vegetable raw materials in the urban conditions of the city of Voronezh]. LAP, 2013. 211 p.

Zaitseva M. V., Kravchenko A. L., Stekol'nikov Y. A., Sotnikov V. A. Tyazhelye metally v sisteme pochva-rastenie v usloviyakh zagryazneniya [Heavy metals in the soil-plant system under pollution]. *Uchenye zapiski OGU. Ser. Estestv., tekhn. i med. nauki* [Proceed. Orel St. Univ. Ser. Nat. Sci., Tech. Med.]. 2013. No. 3. P. 190–192.

Austenfeld F. A. Zur Phytotoxizität von Nickel und Kobaltsalzen in Hydrokultur bei *Phaseolus vulgaris* L. *Z. Pflanzenernähr. und Bodenkunde*. 1979. Vol. 142, pt. 6. P. 769–777. (In German).

Buszewski B., Jastrzebska A., Kowalkowski T. Monitoring of selected heavy metals uptake by plants

and soils in the area of Torun. *Poland Polish J. of Environ. Studies*. 2000. Vol. 9, no. 6. 511–515.

Cataldo D. A., Wildung R. E. Soil and plant factors influencing the accumulation of heavy metals by plants. *Environ. Health Perspect.* 1978. December; 27. P. 149–159.

Dyakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P., Myndra A. A., Samylina I. A. Analysis of the relationship between the accumulation of pollutants and principal groups of biologically active substances in medicinal plant raw materials using knotweed (*Polygonum aviculare* L.) and broadleaf plantain (*Plantago major* L.) leaves as examples. *Pharm. Chem. J.* 2015. Vol. 49(6). P. 384–387. doi: 10.1007/s11094-015-1289-6

Dyakova N. A., Slivkin A. I., Gaponov S. P., Myndra A. A., Samylina I. A. Estimated heavy-metal and arsenic contents in medicinal plant raw materials of the Voronezh region. *Pharm. Chem. J.* 2018. Vol. 52(3). P. 220–223. doi: 10.1007/s11094-018-1797-2

Schutzendubel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal and induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J. Exp. Bot.* 2001. Vol. 53, iss. 372. December 2. P. 1351–1365.

Received October 22, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Дьякова Нина Алексеевна

доцент кафедры фармацевтической химии и фармацевтической технологии фармацевтического факультета, к. б. н.
Воронежский государственный университет
Университетская площадь, 1, Воронеж, Россия, 394018
эл. почта: Ninochka_V89@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Dyakova, Nina

Voronezh State University
1 Universitetskaya Sq., 394018 Voronezh, Russia
e-mail: Ninochka_V89@mail.ru

УДК 581.9 (470.22)

ТЕНДЕНЦИИ РАССЕЛЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО ВИДА ЯРУТОЧКИ СИЗОВАТОЙ (*NOCCAEA CAERULESCENS*, BRASSICACEAE) В КАРЕЛИИ

А. В. Кравченко^{1,2}, О. Н. Бахмет², В. В. Тарасенко², В. В. Тимофеева¹

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

Инвазивный вид яруточка сизоватая (*Noccaea caerulescens* (J. Presl & C. Presl) F. K. Mey.) впервые в Республике Карелия зафиксирован в 1909 году в г. Сортавале. За прошедшие 110 лет стал встречаться здесь довольно часто, причем в довоенное время наблюдалось его активное расселение в Северном Приладожье. Дальнейшее продвижение вида к северу и востоку от данной территории происходит явно замедленными темпами, хотя одиночные находки сделаны почти на самом севере республики (п. Пяозерский) и к востоку от Онежского озера (п. Лобское). Такой характер современного распространения вида в Карелии можно связать с геохимическими особенностями Северного Приладожья. Эта территория отличается многочисленными месторождениями и рудопроявлениями тяжелых металлов, а также обширными выходами на дневную поверхность кристаллического фундамента и, как следствие, почвами с повышенной фоновой концентрацией тяжелых металлов. *N. caerulescens*, как растение-металлофит, нашло здесь благоприятные условия для произрастания. Тем не менее можно прогнозировать дальнейшее расселение вида в регионе.

Ключевые слова: сосудистые растения; инвазивные виды; *Noccaea caerulescens*; распространение; Северо-Запад России.

A. V. Kravchenko, O. N. Bakhmet, V. V. Tarasenko, V. V. Timofeeva. DISPERSAL TRENDS OF THE INVASIVE SPECIES ALPINE PENNY-CRESS (*NOCCAEA CAERULESCENS*, BRASSICACEAE) IN KARELIA, NW RUSSIA

An invasive species, Alpine penny-cress (*Noccaea caerulescens* (J. Presl & C. Presl) F. K. Mey.) was for the first time encountered in the Republic of Karelia in the Town of Sortavala in 1909. Over the past 110 years, the species has become quite frequent in the northern Ladoga area, with a fairly rapid dispersal across the area observed before WWII. Further advance of the species to the north and east of this territory has obviously slowed down, although occasional findings have been reported from the very north of the republic (Pyaozersky settlement) and east of Lake Onego (Lobsky settlement). Such a pattern of the species' current distribution in Karelia can be attributed to the geochemical characteristics of the northern Ladoga area. This territory is rich in heavy metal deposits and ore occurrences, has numerous and extensive outcrops of the crystalline basement, and, as a result, its soils feature elevated background concentrations of heavy metals. Being a metallophyte, *N. caerulescens* found itself in a favorable environment here. Nevertheless, there is reason to expect further spread of the species across the region.

Введение

Проблема инвазий чужеродных видов является одной из наиболее актуальных в современном мире, так как многие инвазивные виды ведут к трансформации природных экосистем, угрожают природному биоразнообразию, наносят ощутимый экономический ущерб хозяйству, а иногда и здоровью человека. В течение последних 50 лет сформировалась новая и интенсивно развивающаяся наука – инвазивная (инвазионная) экология; количество направлений исследований инвазий огромно, как и число опубликованных работ [Fifty..., 2011; Plant..., 2013; Rejmánek et al., 2013; Impact..., 2017; Invasion..., 2018 и мн. др.]. Обзоры проблем инвазий приводились и в отечественной литературе [Миркин, Наумова, 2001; Виноградова и др., 2010, 2015; Хорун, 2014; Виноградова, 2015; Vinogradova et al., 2018]. В России в отношении объектов растительного мира данное направление стало интенсивно развиваться только в последние 15 лет, после публикации первых вводящих в проблему работ [Миркин, Наумова, 2001; Гельтман, 2003, 2006; Инвазии..., 2003; Цвелев, 2003], хотя внимание к чужеродным видам растений уделяется уже около века в рамках изучения адвентивной фракции флоры. Одна из групп чужеродных видов, выделенная по способности внедряться в естественные сообщества, – агрофиты – близка к группе видов, относимых теперь к инвазивным.

В Карелию многие чужеродные виды занесены очень давно, одновременно с колонизацией территории современным человеком и развитием земледелия, что датируется серединой I тысячелетия н. э. [Vuorela et al., 2001], и к настоящему времени они вполне натурализовались. Это широко распространенные сорняки сельскохозяйственных культур, рудералы – постоянные спутники селитьбы. Время и темпы расселения таких видов точно установить невозможно, так как ботанические исследования в республике начаты только в первой трети XIX века. Некоторые виды, занесенные в Карелию в давние времена, являются аборигенными в смежных регионах, и от этих видов не требовалось особых «усилий» для осваивания новой территории. Подобные виды неясного флорогенетического статуса обычно относят к археофитам (явным или неявным) и нередко рассматривают в составе аборигенной фракции флоры [Preston et al., 2004 и др.].

Процессы инвазии с высокой степенью достоверности можно проследить только на тех видах, для которых документально зафиксированы первые факты заноса, натурализации, расселения. Ранее нами составлены списки инвазивных видов Карелии [Кравченко, Кузнецов, 2004; Кравченко и др., 2011], в которые вошли около 30 наиболее агрессивных адвентиков. Одним из таких видов является яруточка сизоватая. Этот вид появился в Карелии около века назад и постепенно расселяется из мест первоначального заноса, в том числе внедряясь в естественные и полустественные сообщества.

Материалы и методы

Яруточка сизоватая *Noccaea caerulea* (J. Presl & C. Presl) F. K. Mey. (*Thlaspi caerulea* J. Presl & C. Presl, *T. alpestre* L. non Jacq.) – травянистый дву-, многолетник с прямым обычно простым стеблем высотой до 40 см. Все растение голое, сизовато-зеленое. Прикорневые листья многочисленные, лопатчатые, длинночерешковые, собраны в розетку. Стеблевые листья очередные, сидячие, с ушками, от удлиненно-обратнояцевидных в нижней части стебля до ланцетных выше по стеблю, в количестве 2–3, реже больше. Все листья от цельнокрайних до расставленнозубчатых. Цветки правильные, четырехмерные, около 5 мм в диаметре, лепестки длиной 2–4 мм, от белых до розовых, чашелистиков 4, они лиловые, в 1,5–3 раза короче лепестков. Цветки собраны в открытую кисть, сначала щитковидную, при плодах удлиняющуюся, и тогда соцветие может составлять около половины длины стебля. Плоды – многосемянные узкообратнояцевидные крылатые стручочки длиной 6–8 мм с верхушечной выемкой глубиной около 1 мм. В Карелии цветет в мае–июне, плодоносит в мае–июле. Разбрасывание семян происходит баллистически на несколько метров при раскрытии створок стручочка. Первичный ареал вида охватывает Центральную и Южную Европу, вторичный – Восточную и Северную Европу [Meyer, 1973; Koch et al., 1998; Al-Shehbaz, 2014].

Для выяснения распространения и инвазивности этого вида в Карелии были проанализированы литературные источники и гербарные коллекции, хранящиеся в наиболее важных с точки зрения представленности региональной флоры гербариях: Карельского научного

центра РАН (PTZ), Университета г. Хельсинки (Н), Ботанического института (БИН) РАН (LE) и Петрозаводского государственного университета (PZV). В настоящий момент известно 123 местонахождения вида в Карелии, 75 из которых подтверждены гербарными образцами, хранящимися в PTZ, 34 – в Н, 10 – в PZV и 4 – в LE (около 140 гербарных образцов с учетом дублетов).

Создана база данных, в которую внесены сведения с этикеток гербарных образцов, и на ее основании составлены карты распространения вида в четыре разных по продолжительности исторических периода после первой находки. Первый период несколько длиннее других (36 лет) и охватывает 1909–1945 гг., когда область распространения вида в современных границах Карелии была ограничена только Северным Приладожьем, входившим до 1917 г. в состав Великого княжества Финляндского как часть Российской империи, впоследствии (до 1940 и в 1941–1945 гг.) – в состав независимой Финляндии, а в 1940–1944 гг. и после Второй мировой войны – в состав СССР (в дальнейшем – Российской Федерации). Остальные три периода одинаковы по продолжительности и равны четверти века. Вторым период (1946–1970 гг.) приходится на годы, когда флористические исследования в Карелии проводились практически только М. Л. Раменской. Третий и четвертый периоды (1971–1995

и 1996–2019 гг.) не имеют особой выраженной специфики, тем не менее охватывают равные промежутки времени и выделение их целесообразно для оценки тенденций расселения вида.

Результаты и обсуждение

Появление и начало расселения *Noccaea caerulescens* в Карелии достаточно хорошо документировано: впервые вид (единственный экземпляр) зафиксирован в Северном Приладожье (Приладожский флористический район, иначе – биогеографическая провинция *Karelia ladogensis*) в 1909 г. [Hällström, 1917], в последующие годы были новые находки недалеко от первой – в крупнейшем городе региона Сортавале и его окрестностях [Hällström, 1917; Linkola, 1918]. В первое десятилетие после заноса (который, возможно, на самом деле произошел несколько раньше) вид считался очень редким [Linkola, 1921]. Несколько позднее он был выявлен севернее Сортавалы – к западу от оз. Янисъярви, в окрестностях поселений Пялкъярви [Huuskonen, 1934], Соанлахти и Суйстамо [Huuskonen, 1939]. Видимо, была преодолена лаг-фаза, и вид стал распространяться более активно (рис. 1), в связи с чем для этой территории он уже отнесен к встречающимся довольно часто [Huuskonen, 1945]. Однако к югу от Сортавалы вид впервые отмечен только в 1936 г. и был отнесен к числу редких [Räsänen,



Рис. 1. Количество гербарных образцов *Noccaea caerulescens*, собранных в разные 10-летние периоды исследований

Fig. 1. The number of herbarium specimens of *Noccaea caerulescens* collected at different 10-year research periods

1944]. Основным итогом является то, что более чем за три десятилетия после первой находки вид так и не вышел за границы Приладожского флористического района. Это легко объясняется и существованием государственной границы между СССР и Финляндией (которая являлась и восточной границей Приладожского флористического района), что резко ограничивало возможный перенос диаспор, и разным режимом землепользования в двух странах.

Сборы *N. caerulescens* в новых пунктах сделаны после долгого перерыва М. Л. Раменской в 1957 г., а также сотрудниками БИН РАН в 1961–1967 гг. в том же Приладожском флористическом районе (рис. 2). Оценка встречаемости вида М. Л. Раменской в Карелии (распространение ограничено только Северным Приладожьем) в разные периоды составления сводок по флоре региона несколько отличается и имеет тенденцию в сторону уменьшения этого показателя – от «очень часто» [Раменская, 1960] до «часто» [Раменская, Андреева, 1982] и «довольно часто» [Раменская, 1983].

Активизация флористических исследований в Карелии начиная с 1980-х годов привела к появлению новых данных о виде: выявлено 84 новых пункта произрастания (рис. 2), что составляет 68,3 % от всех уже известных. Основная часть местонахождений по-прежнему сконцентрирована в южной части республики – в Приладожском (69,9 % всех сборов), Заонежском, Суоярвском (по 12,2 %) и Олонецком (3,3 %) флористических районах. К востоку от Онежского озера вид отмечен единожды (пос. Лобское). В северной подзоне тайги известен только в двух пунктах – по одному в Кемском (бывшее с. Ладвозеро) и Топозерском (пос. Пяозерский) флористических районах. В послевоенные десятилетия вид постепенно, хотя и явно замедленными по сравнению с первыми двумя-тремя десятилетиями после заноса темпами расселяется в северном и восточном направлении [Кравченко, 2007]. Места сбора *N. caerulescens* на территории Карелии в разные периоды представлены на рис. 2.

Есть по крайней мере два вероятных объяснения замедленного продвижения вида в северном и восточном направлениях (по отношению к Северному Приладожью). Одно из них представляется очевидным и связано со спадом сельхозпроизводства, сопровождающимся сокращением пашни, ликвидацией деревень, резким снижением перевозки сельхозгрузов и передвижения техники, зарастанием лугов – основного местообитания вида. Второй причиной может быть существование своеобразного геохимического «барьера», от-

деляющего Северное Приладожье от остальной территории республики. Вероятность этого объяснения подкрепляется тем обстоятельством, что *N. caerulescens* обладает весьма специфическими экологическими особенностями – является видом-металлофитом, гипераккумулятором тяжелых металлов (особенно кадмия, свинца и цинка), способным накапливать их в различных органах и тканях без заметного ущерба для себя в концентрациях, превышающих фоновые значения (присущие другим видам растений) на два порядка [Brown et al., 1995; Koch et al., 1998 и др.].

Северная и северо-восточная границы района массового распространения *N. caerulescens* в Северном Приладожье очень хорошо коррелируют с зоной сочленения Карельского архейского кратона (к северу) и протерозойской Свекофеннской складчатой области (к югу) [Светов, Свириденко, 2005; Куликов и др., 2017 и др.]. С Ладожской минерагенической эпохой (2,10–1,75 млрд лет) связаны разнообразные по генезису многочисленные полиметаллические, редкометалльные, благороднометалльные месторождения и рудопроявления в Северном Приладожье, в том числе свинцово-цинковые [Минерально-сырьевая..., 2005; Голубев и др., 2011; Свириденко, 2019]. Безусловное и очень сильное влияние геологического фундамента на биоту Северного Приладожья связано с тем, что этот регион приурочен преимущественно к скальному и денудационно-тектоническому типам ландшафта [Волков и др., 1990], характеризующимся многочисленными скальными обнажениями, а также маломощными рыхлыми отложениями с местным обломочным материалом, в результате чего почвы обогащаются тяжелыми металлами.

Большая часть находок во все периоды наблюдений (в сумме 83 %) сделаны на территориях, относящихся к скальному и денудационно-тектоническому типам ландшафта (табл.). Последующее расселение вида из Приладожья происходило на территориях, относящихся к водно-ледниковому холмисто-грядовому типу ландшафта, в котором обнажения коренных пород не так часты и приурочены почти исключительно к берегам озер и рек, которые в Карелии весьма многочисленны. В последнюю очередь вид появился на озерных и озерно-ледниковых равнинах, где выходы скал отсутствуют.

Ландшафты, заселяемые *N. caerulescens*, характеризуются достаточно контрастными почвенными условиями. В скальном и денудационно-тектоническом типах ландшафта в автоморфных условиях почвообразования (только в таких встречается *N. caerulescens*) наряду

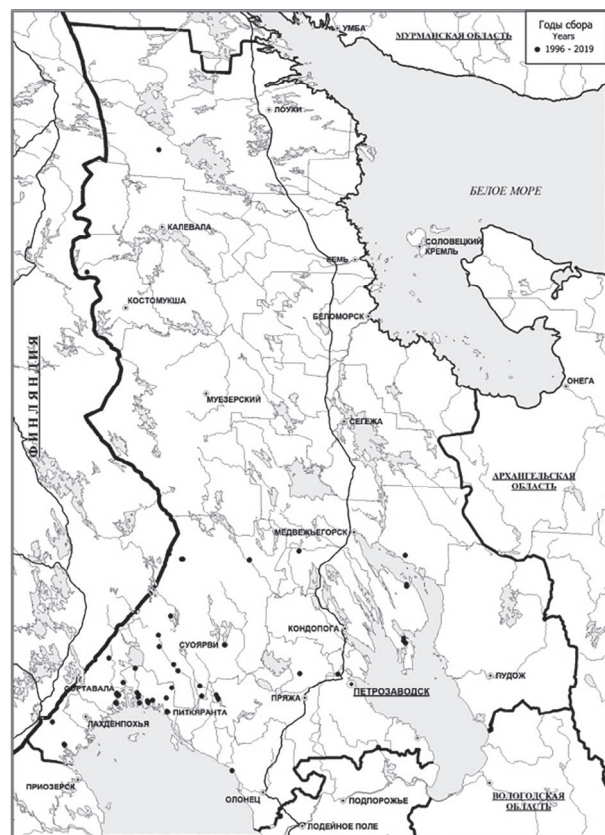
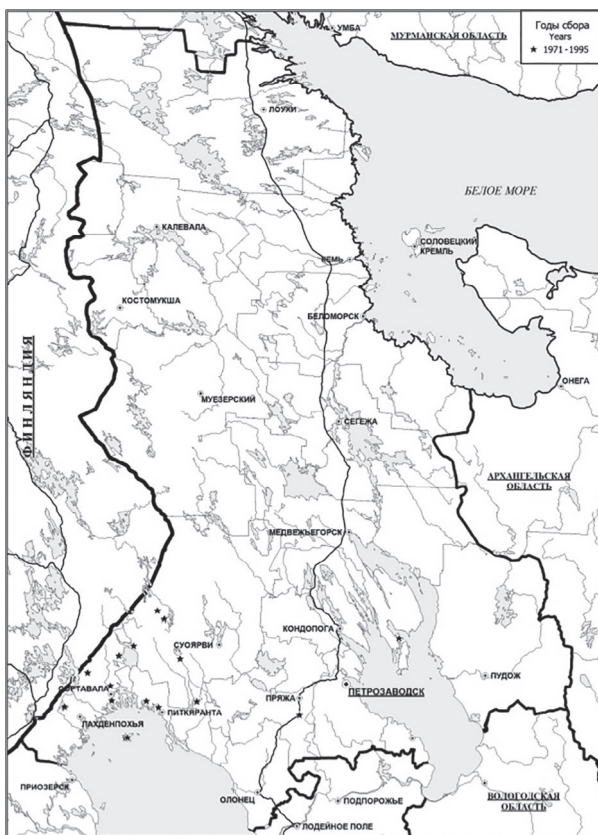
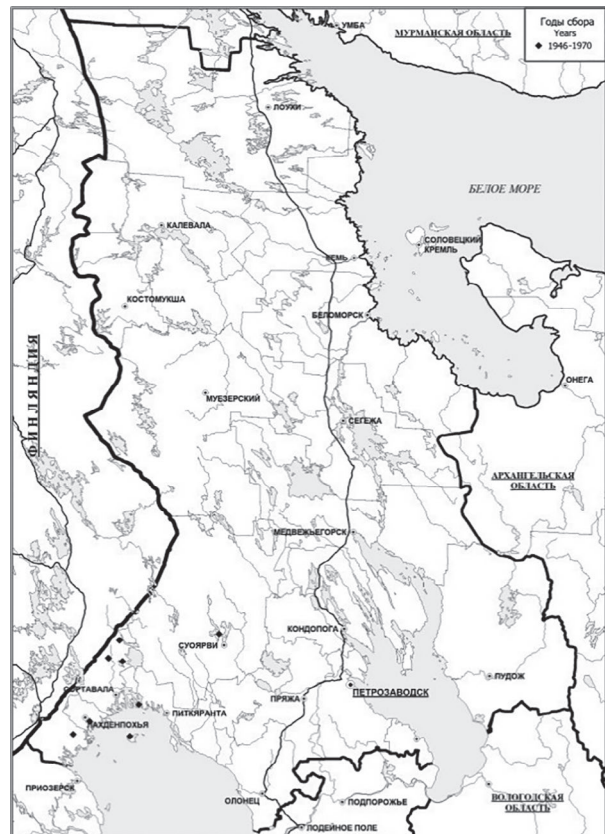
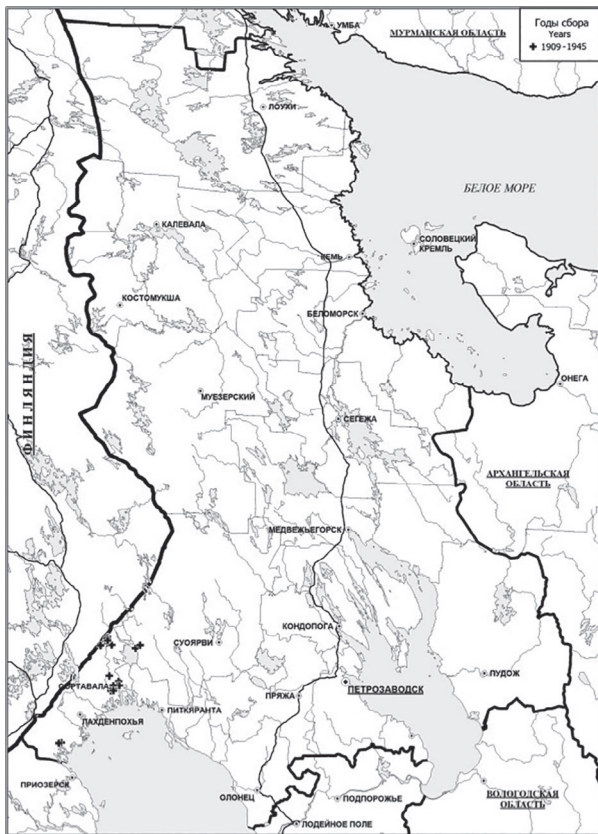


Рис. 2. Места сбора *Noccaea caerulea* в Карелии в разные исторические периоды

Fig. 2. Findings of *Noccaea caerulea* in Karelia in different historical periods

Динамика расселения *Noccaea caerulea* в Карелии на территориях, относящихся к ландшафтам различного типа

Dynamics of *Noccaea caerulea* spreading in the landscapes of different types

Тип ландшафта (обобщенный) Type of landscape (generalized)	Периоды, гг. Time periods, years				
	1909–1938	1957–1967	1982–1995	1996–2019	1909–2019
	число образцов (%) number of specimens (%)				
Скальный Rocky	15 (50,0)	4 (44,4)	7 (30,5)	19 (31,1)	45 (36,6)
Денудационно-тектонический грядовый Tectonic denudation ridge plain	15 (50,0)	3 (33,4)	11 (47,8)	28 (45,9)	57 (46,3)
Водно-ледниковый холмисто-грядовый Glacial and glaciofluvial hilly-ridge plain	-	2 (22,2)	5 (21,7)	2 (3,3)	9 (7,3)
Озерные и озерно-ледниковые равнины Lacustrine, glaciolacustrine plain	-	-	-	12 (19,7)	12 (9,8)
Всего Total	30 (100,0)	9 (100,0)	23 (100,0)	61 (100,0)	123 (100,0)

с подзолами иллювиально-железистыми широко распространены подбуры и примитивные почвы, отличающиеся повышенной каменистостью. В водно-ледниковом холмисто-грядовом типе ландшафта абсолютно преобладают подзолы иллювиально-железистые. На озерных и озерно-ледниковых равнинах преимущественно распространены подзолистые почвы и подзолы иллювиально-железистые. В почвах двух последних типов ландшафта местный обломочный материал представлен либо незначительно (в первом случае), либо отсутствует (во втором). Резкие отличия в каменистости почв могут быть одной из двух основных причин, препятствующих продвижению вида в северном и восточном направлениях.

Вторая вероятная причина, препятствующая распространению вида, представляет собой геохимический барьер – пояс из осадочных карбонатных пород (тулмозерская ятулийско-людииковийская система [Свириденко, Светов, 2008]) и ассоциированных с ними карбонатизированных морен, ограничивающий с севера и востока область распространения вулканогенных пород Северного Приладожья и протянувшийся от оз. Малое Янисъярви на западе на восток-юго-восток по линии оз. Уксуярви – оз. Хиисъярви – оз. Тулмозеро – оз. Ведлозеро – оз. Синемукса. Обогащенные доломитовым обломочным материалом почвы способны связывать значительную часть тяжелых металлов, поступающих в почву с вулканическими породами, обеспечивая их сток вниз по почвенному профилю и ограничивая доступность для *N. caerulea*. Далее к югу этот барьер выходит на Олонецкую озерную равнину, сложенную сортированными песками с полным отсутствием или слабой представленностью скального обломочного или валунного материала как по-

ставщика тяжелых металлов, что также может ограничивать расселение вида, не обеспечивая никаких преимуществ по сравнению с видами местной флоры. Впрочем, *N. caerulea* не менее успешно произрастает и на почвах, не обогащенных тяжелыми металлами, что дает основания квалифицировать вид как псевдометаллофит [Baker, 1987].

Сравнение ареала *N. caerulea* (рис. 2 и 3) и ареалов загрязнения почв и мхов тяжелыми металлами в Карелии [Федорец и др., 2008, 2015] показывает высокую степень сходства областей с максимальной плотностью находок вида и фонового повышенного содержания свинца. Высокая корреляция мест произрастания *N. caerulea* с обогащенными тяжелыми металлами почвами выявлена, в частности, в Великобритании [Ingrouille, Smirnoff, 1986].

Источником заноса вида в Карелию, как и в Северную Европу в целом, являлись преимущественно семена травосмесей, привозимые в последние десятилетия XIX в. из Центральной Европы для улучшения лугов и пастбищ, устройства газонов в парках, на усадьбах. Второстепенными источниками заноса являлись также различные грузы, доставляемые в морские порты, особенно сено, а также культивирование в ботанических садах [Nylander, 1943].

В условиях Карелии в местах заноса *N. caerulea* успешно размножается семенным путем. Расселение из мест заноса происходит самостоятельно вдоль дорог, а на дальние расстояния – с участием транспорта и перевозимых сельхозгрузов. В результате довольно быстро вид освоил такие полуестественные местообитания, как суходольные луга (рис. 3), которые во все периоды экспансии вида являются основным типом местообита-

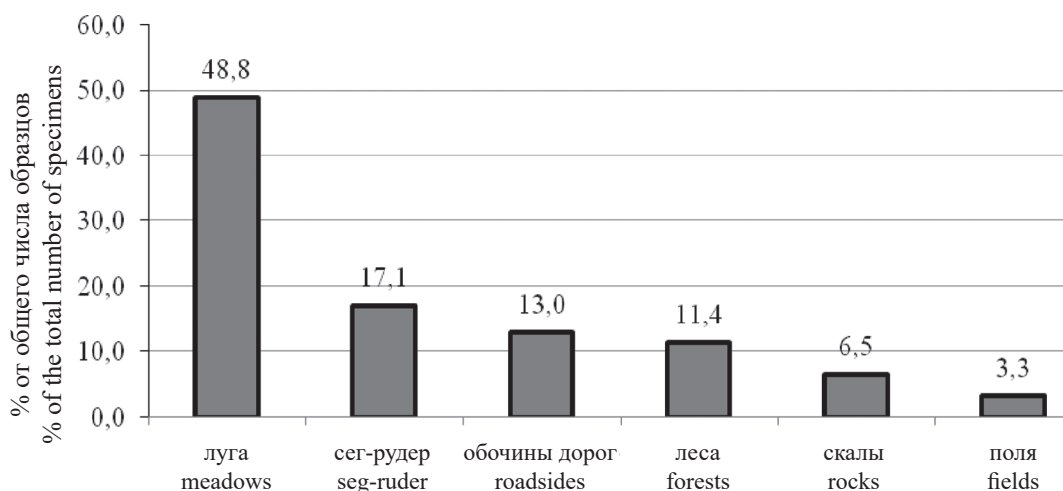


Рис. 3. Распределение гербарных образцов *Noccaea caeruleascens* по основным типам экотопа за весь период наблюдений.

Здесь и на рис. 4: сег-рудер – сегетально-рудеральные

Fig. 3. Distribution of herbarium specimens of *Noccaea caeruleascens* by major types of habitat for the entire observation period.

Here and in Fig. 4: сег-ruder – segetal-ruderal

ния. Следует отметить, что обочины дорог – одного из основных путей расселения вида – обычно заняты лугоподобными сообществами (в той или иной степени подвергающимся периодическим нарушениям, обогащенными адвентивными видами растений и т. п.) и вполне могут быть включены в категорию «луга». Кроме того, придорожные биотопы дополнитель-

но загрязнены свинцом, поступающим от автотранспорта [Никифорова, 1975; Медведева и др., 2019 и др.].

На начальных этапах колонизации вид нередко фиксировался в Карелии на обрабатываемых землях как сорное растение (рис. 4), однако в послевоенное время в таких местобитаниях он не отмечался. Возможно, отчасти

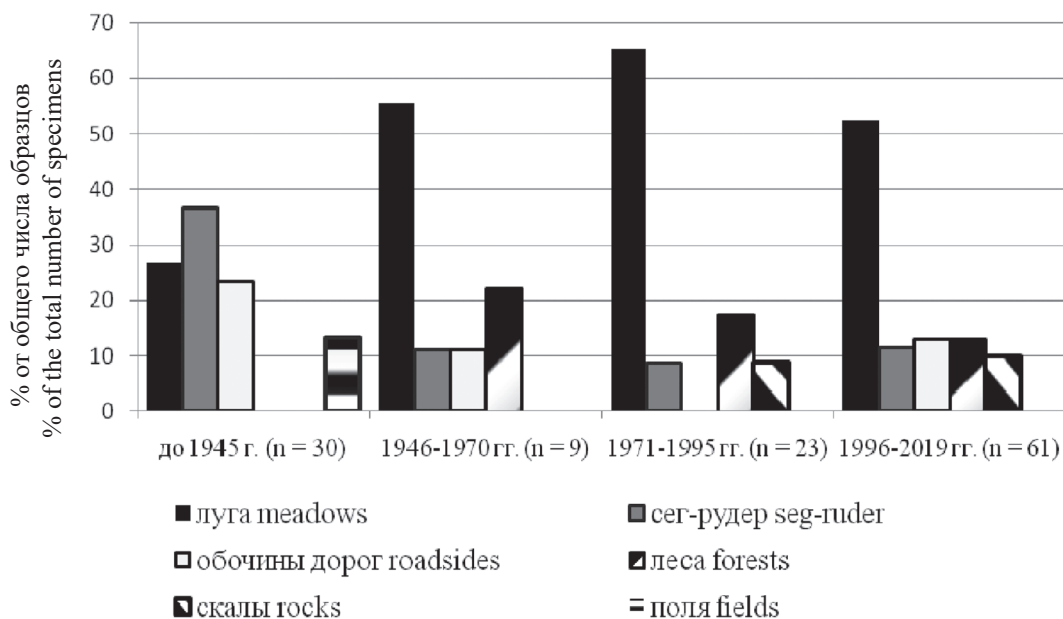


Рис. 4. Распределение гербарных образцов *Noccaea caeruleascens* по типам экотопа в отдельные периоды исследований (n – число гербарных образцов)

Fig. 4. Distribution of herbarium specimens of *Noccaea caeruleascens* by types of habitat in different research periods (n – number of herbarium specimens)

это связано с резким сокращением площади пашни и переходом этих земель в разряд лугов, отчасти с приоритетами ботанических исследований, в которых основное внимание уделяется естественной растительности и меньшее – сорно-полевой.

Кроме вторичных биотопов вид внедряется в естественные сообщества – сосновые леса на песчаных почвах. Неоднократно отмечен и в производных березняках, но в данном случае *N. caerulea* является чаще реликтом предшествующих лесу луговых сообществ. Легко осваивает также ксерофитные луга на скалах и иную несомкнутую скальную растительность (которая в Карелии изобилует редкими и охраняемыми видами растений и грибов [Красная..., 2007]). Реже вид отмечается во вторичных местообитаниях, связанных с активной хозяйственной деятельностью человека (газоны, свалки, скверы, железнодорожные насыпи и др., которые нами объединены в сборную группу «сегетально-рудеральные экотопы»). Несмотря на внедрение в леса, *N. caerulea* остается видом преимущественно открытых местообитаний.

Заключение

За более чем век после появления в Карелии *N. caerulea* стал обычным компонентом различных типов вторичных и близких к естественным растительных сообществ в Северном Приладожье. Будучи металлофитом, *N. caerulea* нашел здесь благоприятные условия произрастания в различных типах растительных сообществ, формирующихся на почвах, обогащенных тяжелыми металлами. Учитывая то, что вид широко расселился в Скандинавии и Финляндии [Mossberg, Stenberg, 2003; Lampinen, Lahti, 2019; Носсаеа..., 2019], есть основания ожидать дальнейшего продвижения вида на север и восток и в Карелии. Так как *N. caerulea* является важнейшим модельным видом для изучения физиологических процессов устойчивости растений в условиях загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами [Baker, 1987; Cosio et al., 2004 и др.], сложились благоприятные условия для изучения в природе механизмов адаптации вида на северо-восточной границе прогрессирующего вторичного ареала. Свойство вида накапливать аномальные концентрации тяжелых металлов позволяет рассматривать его как потенциальный фиторемедиатор, например, в зоне воздействия аэротехногенных выбросов Костомукшского ГОКа.

Работа проводится в рамках государственного задания КарНЦ РАН при частичной поддержке РФФИ (проект № 18-44-100010 p_a). База данных о гербарных образцах создана в рамках проекта DIAS (КА 5046).

Авторы выражают признательность кураторам гербариев за возможность ознакомиться с хранящимися в них образцами *N. caerulea*, а также анонимным рецензентам за конструктивные замечания.

Литература

Виноградова Ю. К. Инвазионная биология: предмет, гипотезы, задачи, методы // Проблемы экспериментальной ботаники (Купревичские чтения. X). Минск: Тэхналогія, 2015. С. 5–79.

Виноградова Ю. К., Акатова Т. В., Аненхон О. А., Анкипович Е. С., Антипова Е. М., Антонова Л. А., Афанасьев В. Е., Багрикова Н. А., Баранова О. Г., Борисова Е. А., Борисова М. А., Бочкин В. Д., Буланый Ю. И., Верховина А. В., Григорьевская А. Я., Ефремов А. Н., Зыкова Е. Ю., Кравченко А. В., Крылов А. В., Куприянов А. Н., Лавриненко Ю. В., Лактионов А. П., Лысенко Д. С., Майоров С. Р., Меньшакова М. Ю., Мещерякова Н. О., Мининзон И. Л., Михайлова С. И., Морозова О. В., Нотов А. А., Панасенко Н. Н., Пликина Н. В., Пузырев А. Н., Раков Н. С., Решетникова Н. М., Рябовол С. В., Сагалаев В. А., Силаева Т. Б., Силантьева М. М., Стародубцева Е. А., Степанов Н. В., Стрельникова Т. Ю., Терехина Т. А., Трemasова Н. А., Третьякова А. С., Хорун Л. В., Чернова О. Д., Шауло Д. Н., Эбель А. Л. «Черная сотня» инвазионных растений России // Инф. бюл. Совета бот. садов СНГ при Междунар. ассоциации академий наук. 2015. Вып. 4(27). С. 85–89.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В., Караваев 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 и динамика). Петрозаводск: Карелия, 1990. 284 с.

Гельтман Д. В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. М.: Изд-во Бот. сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 35–36.

Гельтман Д. В. О понятии «инвазивный вид» в применении к сосудистым растениям // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1222–1232.

Голубев А. И., Щипцов В. В., Михайлов В. П., Глушанин Л. В. Минерально-сырьевые ресурсы Республики Карелия // Геология Карелии от архея до наших дней: Матер. докл. Всерос. конф., посв. 50-летию ИГ КарНЦ РАН (Петрозаводск, 24–26 мая 2011 года). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 123–134.

Инвазии чужеродных видов в Голарктике / Под ред. Д. С. Павлова и др.: Матер. рос.-американ.

симп. по инвазионным видам (Борок Ярославской области, 27–31 августа 2001 г.). Борок, 2003. 428 с.

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

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Об инвазии сосудистых растений в Карелии // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер. междунар. конф. (Апатиты, 31 августа – 3 сентября 2004 г.). Ч. 2. Апатиты, 2004. С. 64–66.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л., Тимофеева В. В. Инвазивные и карантинные виды растений в Карелии // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Матер. I Междунар. науч. конф. (Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 года). СПб., 2011. С. 139–145.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Куликов В. С., Светов С. А., Слабунов А. И., Куликова В. В., Полин А. К., Голубев А. И., Горьковец В. Я., Иващенко В. И., Гоголев М. А. Геологическая карта Юго-Восточной Фенноскандии масштаба 1:750 000: новые подходы к составлению // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 2. С. 3–41. doi: 10.17076/geo444

Медведева М. В., Титова Т. С., Бахмет О. Н., Пеккоев А. Н., Харитонов В. А. Исследование влияния аэротехногенного загрязнения на накопление тяжелых металлов в системе растение-почва // Экология и промышленность России. 2019. Т. 23, № 6. С. 52–57. doi: 10.18412/1816-0395-2019-6-52-57

Минерально-сырьевая база Республики Карелия. Кн. 1. Горючие полезные ископаемые. Металлические полезные ископаемые. Петрозаводск: Карелия, 2005. 280 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентивизация растительности: инвазивные виды и инвазивность сообществ // Успехи совр. биол. 2001. Т. 121, № 6. С. 550–562.

Никифорова Е. М. Загрязнение природной среды свинцовыми соединениями от выхлопных газов автотранспорта // Вестник Московского университета. География. 1975. № 3. С. 28–36.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1960. 485 с.

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

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 432 с.

Светов А. П., Свириденко Л. П. Центры эндогенной магматической активности и рудообразования Фенноскандинавского щита (Карельский регион). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 357 с.

Свириденко Л. П. Ладожская вулканотектоническая структура (геология, вулканоплутонизм, тектоника). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. 98 с.

Свириденко Л. П., Светов А. П. Валаамский силл габбро-долеритов и геодинамика котловины Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 123 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Ахметова Г. В., Новиков С. Г., Ткаченко Ю. Н., Солодовников А. Н. Тяжелые металлы в почвах Карелии / Отв. ред. Г. В. Ахметова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 222 с.

Хорун Л. В. Проблемы инвазионной экологии растений в зарубежной научной литературе // Вестник Удмуртского ун-та. Биол. Науки о Земле. 2014. Вып. 3. С. 64–77.

Цвелев Н. Н. Натурализация адвентивных и культивируемых видов сосудистых растений в Северо-Западной России // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Матер. рос.-американ. симп. по инвазионным видам (Борок Ярославской обл., 27–31 августа 2001 г.). Борок, 2003. С. 125–132.

Al-Shehbaz I. A. A synopsis of the genus *Noccaea* (Coluteocarpeae, Brassicaceae) // Harvard Pap. Bot. 2014. Vol. 19, no. 1. P. 25–51. doi: 10.3100/hpib.v19iss1.2014.n3

Baker A. J. M. Metal tolerance // New. Phytol. 1987. Vol. 106, suppl. P. 93–111.

Brown S. L., Chaney R. L., Angle J. S., Baker A. J. M. Zinc and cadmium uptake by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* grown in nutrient solution // Soil Sci. Soc. Am. J. 1995. Vol. 59, no. 5. P. 125–133. doi: 10.2136/sssaj1995.03615995005900010020x

Cosio C., Martinoia E., Keller C. Hyperaccumulation of cadmium and zinc in *Thlaspi caerulescens* and *Arabidopsis halleri* at the leaf cellular level // Plant Physiol. 2004. Vol. 134, no. 2. P. 716–725. doi: 10.1104/pp.103.031948

Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton / Ed. D. M. Richardson. Chichester: Wiley-Blackwell Publ. Ltd., 2011. 456 p. doi: 10.1002/9781444329988

Hällström K. H. *Thlaspi alpestre* esiintymisestä Sortavalassa // Medd. Soc. Fauna Flora Fennica. 1917. T. 43. S. 178.

Huuskonen A. J. *Thlaspi alpestre* L. Pälkjärvellä ja Tohmajärvellä // Luonnon Ystävä. 1934. M. 38. S. 215.

Huuskonen A. J. Lisätietoja Suistamon ja Soanlahden kuntien kasvistosta // Luonnon Ystävä. 1939. M. 43. S. 217–220.

Huuskonen A. J. Lisätietoja Pälkjärven pitäjän kasvistosta // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo". 1945. T. 21, m. 2. II + 25 s.

Hylander N. *Thlaspi alpestre* L. i Sverige // Svensk Bot. Tidskr. 1943. Bd. 37, h. 4. S. 376–402.

Impact of biological invasions on ecosystem services / Vilà M., Hulme P. E. (eds.). Berlin: Springer, 2017. 354 p.

Ingrouille M. J., Smirnoff N. *Thlaspi caerulescens* J. & C. Presl. (*T. alpestre* L.) in Britain // New Phytol. 1986. Vol. 102, no. 1. P. 219–233. doi: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00812.x

Invasion biology: hypotheses and evidence / Jeschke J., Heger T. (eds.). Wallingford: CABI, 2018. 188 p.

Koch M., Mummenhoff K., Hurka H. Systematics and evolutionary history of heavy metal tolerant *Thlaspi caerulescens* in Western Europe: evidence from genetic studies based on isozyme analysis // Biochem. Syst. Ecol. 1998. Vol. 26. P. 823–838. doi: 10.1016/S0305-1978(98)00057-X

Koch M., Mummenhoff K., Hurka H. Systematics and evolutionary history of heavy metal tolerant *Thlaspi caerulescens* in Western Europe: evidence from genetic studies based on isozyme analysis // *Biochem. Syst. Ecol.* 1998. Vol. 26. P. 823–838. doi: 10.1016/S0305-1978(98)00057-X

Lampinen R., Lahti T. Kasviatlas 2017. Helsingin Yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Levinneisyyskartat osoitteessa, Helsinki, 2019. URL: <http://www.luomus.fi/kasviatlas> (дата обращения: 20.02.2019).

Linkola K. Kasveista, jotka viime vuosikymmeninä ovat maassamme suuresti levinneet // *Luonnon Ystäv.* 1918. T. 22, m. 1–3. S. 1–21.

Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. II. Spezieller Teil // *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* 1921. T. 45, m. 2. 491 s.

Meyer F. K. Conspectus der “*Thlaspi*” – Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens // *Feddes Report.* 1973. Bd. 84, n. 5–6. S. 449–469. doi: 10.1002/fedr.19730840503

Mossberg B., Stenberg L. Den nya Nordiska floran. Tangen, 2003. 928 s.

Noccaea caerulescens (J. Presl & C. Presl) F. K. Mey // GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy. 2019. doi: 10.15468/39omei

References

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Solodovnikov A. N., Morozov A. K. Pochvy Karelii: geokhimicheskii atlas [Soils of Karelia: a geochemical atlas]. Moscow: Nauka, 2008. 47 p.

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Akhmetova G. V., Novikov S. G., Tkachenko Yu. N., Solodovnikov A. N. Tyazhelye metally v pochvakh Karelii [Heavy metals in soils of Karelia]. Ed. G. V. Akhmetova. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2015. 222 p.

Gel'tman D. V. Ponyatie “invazivnyi vid” i neobkhodimost' izucheniya etogo yavleniya [The concept of ‘an invasive species’ and the need to study this phenomenon]. *Probl. izuch. adventivnoi i sinantropnoi flory v regionakh SNG: Mater. nauchn. konf. [Probl. of the study of adventive and synanthropic flora in the CIS regions: Proceed. sci. conf.]*. Moscow: Izd-vo Bot. sada MGU; Tula: Grif i K°, 2003. P. 35–36.

Gel'tman D. V. O ponyatii “invazionnyi vid” v primenenii k sosudistym rasteniyam [On the concept of ‘an invasive species’ as applied to vascular plants]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2006. Vol. 91, no. 8. P. 1222–1232.

Golubev A. I., Shchiptsov V. V., Mikhailov V. P., Glushanin L. V. Mineral'no-syr'evye resursy Respubliki Kareliya [Mineral resources of the Republic of Karelia]. *Geol. Karelii ot arkheya do nashikh dnei: Mater. dokl. Vseros. konf., posv. 50-letiyu IG KarNTs RAN (Petrozavodsk, 24–26 maya 2011 goda) [Geol. of Karelia from the Archean to the present days. Proceed. All-Russ. conf. dedicated 50th anniv. Inst. Geol. KarRC RAS (Petrozavodsk, May 24–26, 2011)]*. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2011. P. 123–134.

Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike [Invasions of alien species in the Holarctic]. *Mater. ros.-amer. simp. po invazionnym vidam (Borok Yaroslavskoi obl., 27–31*

Plant invasions in protected areas: patterns, problems and challenges / Foxcroft L. C., Pyšek P., Richardson D. M., Genovesi P. (eds.). Dordrecht; Heidelberg; New York; London: Springer, 2013. 656 p.

Preston C. D., Pearman D. A., Hall A. R. Archaeophytes in Britain // *Bot. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 145, iss. 3. P. 257–294. doi: 10.1111/j.1095–8339.2004.00284.x

Räsänen V. Kurkijoen ja sen naapuripitäjien putkilokasvisto // *Kuopion Luonnon Ystävain Yhdistyksen julkaisu*. 1944. Sarja B. T. 2, m. 2. 117 s.

Rejmánek M., Richardson D. M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation ecol. / E. Van der Maarel, J. Franklin (eds.)*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2013. P. 387–424. doi: 10.1002/9781118452592.ch13

Vinogradova Yu. K., Pergl Y., Essl F., Hejda M., Kleunen M. van, regional contributors, Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // *Biol. Invas.* 2018. Vol. 20, no. 8. P. 1931–1943. doi: 10.1007/s10530-018-1686-3

Vuorela I., Saaaristo M., Lempiäinen T. Stone Age to recent land-use history at Pegrema, northern Lake Onega, Russian Karelia // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2001. Vol. 10. P. 121–138.

Поступила в редакцию 17.04.2020

avg. 2001 g.) [Proceed. Russ.-Amer. symp. on invasive species (Borok, Yaroslavl Region, Russia, Aug. 27–31, 2001)]. D. S. Pavlov et al. (eds). Borok, 2003. 428 p.

Khorun L. V. Problemy invazionnoi ekologii rastenii v zarubezhnoi nauchnoi literature [Problems of invasive plant ecology in foreign scientific literature]. *Vestnik Udmurtskogo un-ta. Biol. Nauki o Zemle* [Bull. Udmurt Univ. Biol. Earth Sci.]. 2014. Vol. 3. P. 64–77.

Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [Compendium of Karelian flora]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 403 p.

Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Ob invazii sosudistyykh rastenii v Karelii [On the invasion of vascular plants in Karelia]. *Ekol. probl. severnykh regionov i puti ikh resheniya: Mater. mezhdunar. konf. (Apatity, 31 avg. – 3 sent. 2004 g.)*. Ch. 2. [Ecol. probl. of the northern regions and ways to solve them: Proceed. int. conf. (Apatity, Aug. 31 – Sept. 3, 2004)]. Vol. 2]. Apatity, 2004. P. 64–66.

Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L., Timofeeva V. V. Invazivnye i karantinnye vidy rastenii v Karelii [Invasive and quarantine plant species in Karelia]. *Sornye rast. v izmenyayushchemsya mire: aktual'nye vopr. izuch. raznoobraziya, proiskhozhdeniya, evolyutsii: Mater. I Mezhdunar. nauch. konf. (Sankt-Peterburg, 6–8 dek. 2011 g.)*. [Weeds in a changing world: topical iss. of studying diversity, origin, evolution: Proceed. I int. sci. conf. (St. Petersburg, Dec. 6–8, 2011)]. St. Petersburg, 2011. P. 139–145.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [The Red Data Book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 368 p.

Kulikov V. S., Svetov S. A., Slabunov A. I., Kulikova V. V., Polin A. K., Golubev A. I., Gor'kovets V. Ya.,

Ivashchenko V. I., Gogolev M. A. Geologicheskaya karta Yugo-Vostochnoi Fennoskandii masshtaba 1:750 000: novye podkhody k sostavleniyu [Geological map of Southeastern Fennoscandia (scale 1: 750 000): a new approach to map compilation]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 2. P. 3–41. doi: 10.17076/geo444

Medvedeva M. V., Titova T. S., Bakhmet O. N., Pekkoev A. N., Kharitonov V. A. Issledovanie vliyaniya aerotekhnogennogo zagryazneniya na nakoplenie tyazhelykh metallov v sisteme rastenie-pochva [Investigation of the influence of aerotechnogenic pollution on the accumulation of heavy metals in the plant-soil system]. *Ekol. i promyshlennost' Rossii* [Ecol. and Industry of Russia]. 2019. Vol. 23, no. 6. C. 52–57. doi: 10.18412/1816-0395-2019-6-52-57

Mineral'no-syr'evaya baza Respubliki Kareliya. Kn. 1. Goryuchie poleznye iskopaemye. Metallicheskie poleznye iskopaemye [Mineral resources of the Republic of Karelia. Book 1. Combustible minerals. Metallic minerals]. Petrozavodsk: Kareliya, 2005. 280 p.

Mirkin B. M., Naumova L. G. Adventivizatsiya rastitel'nosti: invazivnye vidy i invazibel'nost' soobshchestv [Adventation of vegetation: invasive species and invasiveness of communities]. *Uspekhi sovr. biol.* [Adv. Modern Biol.]. 2001. Vol. 121, no. 6. P. 550–562.

Nikiforova E. M. Zagryaznenie prirodnoi sredy svintsovymi soedineniyami ot vykhlopnykh gazov avtotransporta [Environmental pollution by lead compounds from vehicle exhaust]. *Vestnik Moskovskogo un-ta. Geografiya* [Moscow Univ. Herald. Geography]. 1975. No. 3. P. 28–36.

Ramenskaya M. L. Opredelitel' vysshikh rastenii Karelii [Identification guide for vascular plants of Karelia]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1960. 485 p.

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

Ramenskaya M. L., Andreeva V. N. Opredelitel' vysshikh rastenii Murmanskoi oblasti i Karelii [Identification guide for vascular plants of the Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1982. 435 p.

Svetov A. P., Sviridenko L. P. Tsenry endogennoi magmaticheskoi aktivnosti i rudoobrazovaniya Fennoskandinavskogo shchita (Karel'skii region) [Centers of endogenous magmatic activity and ore formation of the Fennoscandian Shield (Karelian region)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. 357 p.

Sviridenko L. P. Ladozhskaya vulkano-tektonicheskaya struktura (geologiya, vulkanoplutonizm, tektonika) [Ladoga volcanic-tectonic structure (geology, volcano-plutonism, and tectonics)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2019. 98 p.

Sviridenko L. P., Svetov A. P. Valaamskii sill gabbro-doleritov i geodinamika kotloviny Ladozhskogo ozera [Valaam sill of gabbro-dolerite and geodynamics of the Lake Ladoga basin]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2008. 123 p.

Tsvelev N. N. Naturalizatsiya adventivnykh i kul'tiviruemykh vidov sosudistykh rastenii v Severo-Zapadnoi Rossii [Naturalization of alien and cultivated plants in North-Western Russia]. *Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktika: Mater. ros.-amerikan. simp. po invazionnym*

vidam (Borok Yaroslavskoi obl., 27–31 avg. 2001 g.) [Invasion of alien species in Holarctic: Proc. Russian-American symp.]. Borok, 2003. P. 125–132.

Vinogradova Yu. K. Invazionnaya biologiya: predmet, gipotezy, zadachi, metody [Invasive biology: subject, hypotheses, tasks, and methods]. *Probl. eksperimental'noi bot. (Kuprevichskie chteniya. X)*. [Probl. Experimental Bot. (The Kuprevich Readings. X)]. Minsk: Tekhnologiya, 2015. P. 5–79.

Vinogradova Yu. K., Abramova L. M., Akatova T. V., Anenkhonov O. A., Ankipovich E. S., Antipova E. M., Antonova L. A., Afanas'ev V. E., Bagrikova N. A., Baranova O. G., Borisova E. A., Borisova M. A., Bochkina V. D., Bulanyi Yu. I., Verkhozina A. V., Vladimirov D. R., Grigor'evskaya A. Ya., Efremov A. N., Zyкова E. Yu., Kravchenko A. V., Krylov A. V., Kupriyanov A. N., Lavrinenko Yu. V., Laktionov A. P., Lysenko D. S., Maiorov S. R., Men'shakova M. Yu., Meshcheryakova N. O., Mininon I. L., Mikhailova S. I., Morozova O. V., Notov A. A., Panasenkov N. N., Pliikina N. V., Puzyrev A. N., Rakov N. S., Reshetnikova N. M., Ryabovol S. V., Sagalaev V. A., Silaeva T. B., Silant'eva M. M., Starodubtseva E. A., Stepanov N. V., Strel'nikova T. O., Terekhina T. A., Tremasova N. A., Tret'yakova A. S., Khorun L. V., Chernova O. D., Shaulo D. N., Ebel' A. L. "Chernaya sotnya" invazionnykh rastenii Rossii ["The Black Hundred" invasive plants of Russia]. *Inf. byull. Soveta Bot. sadov stran SNG pri Mezhdunarod. assotsiatsii akad. nauk* [Inf. Bull. Botanical Gardens of the CIS countries under the Int. Association of Acad. of Sci.]. 2015. Iss. 4(27). P. 85–89.

Vinogradova Yu. K., Maiorov S. R., Khorun L. V. Chernaya kniga flory Srednei Rossii [The Black Data Book of flora of Central Russia]. Moscow: GEOS, 2010. 512 p.

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 i dinamika) [Ecosystems of landscapes in the west middle taiga (structure and dynamics)]. Petrozavodsk: Kareliya, 1990. 284 p.

Al-Shehbaz I. A. A synopsis of the genus *Noccaea* (*Coluteocarpeae*, *Brassicaceae*). *Harvard Pap. Bot.* 2014. Vol. 19, no. 1. P. 25–51. doi: 10.3100/hpib.v19iss1.2014.n3

Baker A. J. M. Metal tolerance. *New. Phytol.* 1987. Vol. 106, suppl. P. 93–111.

Brown S. L., Chaney R. L., Angle J. S., Baker A. J. M. Zinc and cadmium uptake by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* grown in nutrient solution. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1995. Vol. 59, no. 5. P. 125–133. doi: 10.2136/sssaj1995.03615995005900010020x

Cosio C., Martinoia E., Keller C. Hyperaccumulation of cadmium and zinc in *Thlaspi caerulescens* and *Arabidopsis halleri* at the leaf cellular level. *Plant Physiol.* 2004. Vol. 134, no. 2. P. 716–725. doi: 10.1104/pp.103.031948

Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. Chichester: Wiley-Blackwell Publ. Ltd., 2011. 456 p. doi: 10.1002/9781444329988

Hällström K. H. *Thlaspi alpestren* esiintymisestä Sortavalassa. *Medd. Soc. Fauna Flora Fennica*. 1917. Vol. 43. 178 p. (in Finnish)

Huuskonen A. J. *Thlaspi alpestre* L. Pälkjärvellä ja Tohmajärvellä. *Luonnon Ystävä*. 1934. No. 38. 215 p. (in Finnish)

Huuskonen A. J. Lisätietoja Suistamon ja Soanlahden kuntien kasvistosta. *Luonnon Ystävä*. 1939. No. 43. 217–220 p. (in Finnish)

Huuskonen A. J. Lisätietoja Pälkjärven pitäjän kasvistosta. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. "Vanamo"*. 1945. Vol. 21, no. 2. II + 25 p. (in Finnish)

Hylander N. *Thlaspi alpestre* L. i Sverige. *Svensk Bot. Tidskr.* 1943. Vol. 37, no. 4. 376–402 p. (in Norwegian)

Impact of biological invasions on ecosystem services. Berlin: Springer, 2017. 354 p.

Ingrouille M. J., Smirnoff N. *Thlaspi caerulescens* J. & C. Presl. (*T. alpestre* L.) in Britain. *New Phytol.* 1986. Vol. 102, no. 1. P. 219–233. doi: 10.1111/j.1469-8137.1986.tb00812.x

Invasion biology: hypotheses and evidence. Wallingford: CABI, 2018. 188 p.

Koch M., Mummenhoff K., Hurka H. Systematics and evolutionary history of heavy metal tolerant *Thlaspi caerulescens* in Western Europe: evidence from genetic studies based on isozyme analysis. *Biochem. Syst. Ecol.* 1998. Vol. 26. P. 823–838. doi: 10.1016/S0305-1978(98)00057-X

Lampinen R., Lahti T. Kasviatlas 2017. Helsingin Yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Levinneisyyskartat osoitteessa, Helsinki, 2019. URL: <http://www.luomus.fi/kasviatlas> (accessed: 20.02.2019). (in Finnish)

Linkola K. Kasveista, jotka viime vuosikymmeninä ovat maassamme suuresti levinneet. *Luonnon Ystävä*. 1918. Vol. 22, no. 1–3. P. 1–21. (in Finnish)

Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. II.

Spezieller Teil. *Acta Soc. Fauna Fl. Fenn.* 1921. Vol. 45, no. 2. 491 p. (in German)

Meyer F. K. *Conspectus der "Thlaspi"* – Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. *Feddes Report.* 1973. Vol. 84, no. 5–6. P. 449–469. doi: 10.1002/fedr.19730840503 (in German)

Mossberg B., Stenberg L. Den nya Nordiska floran. Tangen, 2003. 928 p. (in Swedish)

Noccaea caerulescens (J. Presl & C. Presl) F. K. Mey. In *GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy*. 2019. doi: 10.15468/39omei

Plant invasions in protected areas: patterns, problems and challenges. Dordrecht; Heidelberg; New York; London: Springer, 2013. 656 p.

Preston C. D., Pearman D. A., Hall A. R. Archaeophytes in Britain. *Bot. J. Linn. Soc.* 2004. Vol. 145, iss. 3. P. 257–294. doi: 10.1111/j.1095-8339.2004.00284.x

Räsänen V. Kurkijoen ja sen naapuripitäjien putkilokasvisto. *Kuopion Luonnon Ystäväin Yhdistyksen julkaisu*. 1944. Sarja B. Vol. 2, no. 2. 117 p. (in Finnish)

Rejmánek M., Richardson D. M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities. In: *E. Van der Maarel, J. Franklin* (eds.). *Vegetation ecol.* Oxford: Wiley-Blackwell, 2013. P. 387–424. doi: 10.1002/9781118452592.ch13

Vinogradova Yu. K., Pergl Y., Essl F., Hejda M., Kleunen M. van, REGIONAL CONTRIBUTORS, Pyšek P. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. *Biol. Invas.* 2018. Vol. 20, no. 8. P. 1931–1943. doi: 10.1007/s10530-018-1686-3

Vuorela I., Saaristo M., Lempiäinen T. Stone Age to recent land-use history at Pegrema, northern Lake Onega, Russian Karelia. *Veget. Hist. Archaeobot.* 2001. Vol. 10. P. 121–138.

Received April 17, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кравченко Алексей Васильевич
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН

старший научный сотрудник
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: alex.kravchen@mail.ru
тел.: (8142) 768160

Бахмет Ольга Николаевна
главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: obahmet@mail.ru
тел.: +79114094036

CONTRIBUTORS:

Kravchenko, Alexey
Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: alex.kravchen@mail.ru
tel.: (8142) 768160

Bakhmet, Olga
Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: obahmet@mail.ru
tel.: +79114094036

Тарасенко Виктор Владимирович

старший научный сотрудник
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ialex33@yandex.ru

Тимофеева Вера Владимировна

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: timofeevavera2010@yandex.ru

Tarasenko, Viktor

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ialex33@yandex.ru

Timofeeva, Vera

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: timofeevavera2010@yandex.ru

УДК 574.58:556.55 (470.13)

СООБЩЕСТВА ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СТАРЕЙШЕГО ВОДОХРАНИЛИЩА РЕСПУБЛИКИ КОМИ

О. Н. Кононова, М. А. Батурина

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, Россия

Изучены состав и структура зоопланктона и зообентоса старейшего малого водохранилища Республики Коми, непрерывно существующего с 1758 г. В период исследований с 2007 по 2017 г. в нем было установлено 85 видов и форм планктонных животных и 21 таксономическая группа донных беспозвоночных. Благодаря стабильному уровенному режиму и небольшой степени зарастания водными макрофитами в водоеме функционировали устойчивые планктонные и бентосные сообщества, отличающиеся постоянством видового состава и количественного развития. Снижение уровня воды способствовало увеличению степени трофности его вод, росту таксономического обилия и количественных показателей зоопланктона и зообентоса, перестройке лидирующих групп в сообществах, сокращению состава доминантных комплексов. Форсированное повышение уровня воды по окончании восстановительных работ сооружений Кажимского гидроузла привело к затоплению обширной береговой территории, что изменило экологическое состояние водоема. В сообществах водных беспозвоночных наблюдалось уменьшение количественных показателей развития, снижение числа таксонов и видового разнообразия, изменение в доминантных комплексах.

Ключевые слова: зоопланктон; зообентос; антропогенное влияние; уровень воды; малые водохранилища.

O. N. Kononova, M. A. Baturina. COMMUNITIES OF AQUATIC INVERTEBRATES IN THE OLDEST STORAGE RESERVOIR IN THE KOMI REPUBLIC

The species composition and structure of zooplankton and zoobenthos were studied in the Komi Republic's oldest small storage reservoir, which has operated continuously since 1758. Over the period from 2007 to 2017, 85 species and forms of zooplankton and 21 taxonomic groups of benthic invertebrates were identified. At the initial stage of the research, as the water level in the reservoir was stable and the growth of aquatic macrophytes was minor, the reservoir's planktic and benthic communities was stable in the species composition and quantities. Lowering of the water level promoted the reservoir's water trophicity, triggered a rise in the taxonomic abundance and quantities of zooplankton and zoobenthos, a change of the communities' leading groups, and a reduction in the composition of the dominant complexes. When the water level was boosted up after the restoration of the Kazhinsky hydroelectric installations was over, a vast shore area was flooded, modifying the reservoir's ecological status. Changes in aquatic invertebrate communities included a decrease in the quantitative indicators of development, a reduction in the number of taxa and species diversity, alteration of the dominant complexes.

Keywords: zooplankton; zoobenthos; human impact; water level; small storage reservoirs.

Введение

С древнейших времен человечество изменяло окружающий ландшафт под свои нужды, в том числе преобразовывая речные долины и озерные чаши в водохранилища, используемые для орошения сельскохозяйственных земель и водоснабжения [Авакян и др., 1987]. С ростом промышленности появилась необходимость в формировании водохранилищ для обеспечения энергией заводов и электростанций, а также для сезонного регулирования речных стоков. Со временем поддержание многих из них в рабочем состоянии стало экономически невыгодно, вследствие чего подавляющее большинство созданных в XVIII–XIX вв. водохранилищ прекратили свое существование: были спущены или из-за ветшания и разрушения конструкций плотин постепенно обмелели и превратились в заболоченные, зарастающие водоемы.

В Республике Коми еще в первой половине XX века функционировало примерно 18 малых водохранилищ [Биологическое..., 2012]. К настоящему времени их осталось три, и только одно из них, Кажимское, в связи с исторической значимостью и продолжительной непрерывной историей существования, внесено в «Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми» [2014] как водный памятник природы. Это старейшее водохранилище республики образовано зарегулированием р. Кажим (притока р. Вычегды второго порядка) и введено в эксплуатацию в 1758 г. для обеспечения водоснабжения чугунолитейного производства, которое действовало до 1942 г. Кажимскую плотину несколько раз реконструировали: в конце 1950-х гг. – в связи с возведением приплотинной ГЭС мощностью 300 кВт и в конце 1990-х гг. – в связи с обветшанием конструкций водосброса; тогда же было принято решение о выведении ГЭС из эксплуатации. Капитальный ремонт сооружений Кажимского гидроузла проведен в 2011–2012 гг. Водоем в настоящее время используется в рекреационных целях и для водоснабжения прилегающего к нему поселка [Особо охраняемые..., 2011].

Благодаря особенностям морфологии и гидрологии в малых водохранилищах создаются условия, близкие к естественным, что способствует развитию в них высокопродуктивных сообществ [Буторин, Успенский, 1984; Батурина и др., 2017; Копопова, Fefilova, 2018; Кононова и др., 2019], играющих большую роль в поддержании и восполнении биологических ресурсов более крупных водоемов. Кроме того, образуя

дополнительные ниши, они служат резервациями для многих редких видов, и это вносит свой вклад в увеличение биоразнообразия региона, в котором они расположены. Вместе с тем небольшие размеры малых водохранилищ делают их более уязвимыми для воздействия негативных факторов как природного, так и антропогенного происхождения [Dulic et al., 2014]. Однако зачастую вследствие незначительных размеров и небольшого хозяйственного значения исследованием и сохранением их биологического разнообразия пренебрегают [Moreira et al., 2016], а оценку экологического состояния проводят лишь для решения конкретных задач [Малая..., 1989].

Возраст искусственных водоемов играет ключевую роль, определяя видовое богатство, разнообразие населяющих его сообществ и более сложные внутрисистемные связи [Андроникова, 1996; Alfonso et al., 2010]. Благодаря масштабному строительству крупных гидротехнических сооружений в 1950–80-е годы [Измайлова, 2018] и, как следствие, ежегодному наблюдению за становлением и функционированием этих экосистем к настоящему времени накоплен большой объем данных о составе биоты и происходящих в них процессах [Куйбышевское..., 1983; Гольд и др., 1996; Лазарева, 2010 и др.]. Однако из-за существенных различий по гидрологическим и морфологическим параметрам выявленные закономерности не всегда можно экстраполировать на малые водохранилища. Кроме того, в отличие от крупных [Биологические..., 1984; Rogozin, 2013], сведений о биоте возрастных малых водохранилищ крайне мало [Куликова, Рябинкин, 2015], что и определило цель нашей работы: на примере Кажимского водохранилища показать состав и структуру сообществ водных беспозвоночных животных, выявить их реакцию на негативное антропогенное воздействие.

Материалы и методы

Кажимское водохранилище расположено в подзоне средней тайги (N60.361°, E51.621°). Это проточно-руслевой водоем долинного типа. По размерным характеристикам ($S = 1,45 \text{ км}^2$) его можно отнести к категории «малых» [Авакян и др., 1987]. Максимальные глубины (до 8,8 м) отмечены у плотины и вдоль старого речного русла, на остальной акватории глубина не превышала 2–3 м. Преобладают песчаные и илистые грунты. Вода отличается низкой минерализацией (до 100 мг/дм³), прозрачность варьирует от 0,5 до 0,8 м. По соотношению главных ионов водоем относится

к гидрокарбонатно-кальциевому типу. Активная реакция среды слабощелочная [Батурина и др., 2017]. Температура поверхностного слоя воды в период исследований составила: в 2007–2008 и 2013 гг. – 22,3–24,7 °С, в 2014 г. – 18,7–19,9 °С и в 2017 г. – 19,0–20,8 °С. Степень зарастания водохранилища 10–12 % [Батурина и др., 2017]. С 2007 по 2015 г. на водоеме функционировало холодноводное садковое хозяйство по разведению форели и карпа, площадь которого не превышала 1 % площади водохранилища.

На период исследований 2007–2008 гг. уровень воды в водохранилище был ниже нормального подпорного уровня из-за аварийного состояния плотины. В 2011–2012 гг. на время ремонта плотины водоем был спущен до минимально возможного уровня. В августе 2013 г. Кажимское водохранилище вновь наполнили до нормального подпорного уровня, что привело к значительному подтоплению берегов, частичному заболачиванию водосборной территории и впоследствии к ухудшению экологического состояния водоема: увеличению цветности воды, минерализации, концентрации взвешенных веществ, значений БПК₅ и ХПК, а также концентрации основных биогенных элементов (общий азот и фосфор), марганца и железа [Батурина и др., 2017].

Исследования на водоеме были проведены в августе 2007–2008 гг., июле 2013 г. (до поднятия уровня воды), августе 2014 (только зоопланктон) и 2017 гг. Пробы ежегодно отбирали по гидробиологическим разрезам, от верхней, «речной» части до приплотинной. В литорали собирали интегральные пробы, включающие максимально возможное количество биотопов. Зоопланктон: на глубоководных участках – сетью Джеди, в прибрежье – посредством фильтрации 50–100 л воды через планктонную сеть Апштейна с размером ячеек 80 мкм, с последующей фиксацией 4% формалином. Зообентос: на мягких грунтах – дночерпателем Петерсена (с площадью захвата 1/40 м²), на небольших глубинах и на плотных грунтах – гидробиологическим скребком (длина лезвия – 0,3 м, протягивание скребка – 1 м). Грунт промывали через капроновое сито с размером ячеек 230 мкм. Пробы фиксировали 4% формалином. Камеральную обработку образцов с последующим микроскопированием осуществляли в лабораторных условиях по: [Методика..., 1975]. Индивидуальный вес организмов зоопланктона рассчитывали по формулам Балушкиной – Винберга и Ejsmont – Karabin [Кононова, Фефилова, 2018]. В работе анализировали усредненные результаты по численности и биомассе

зоопланктона и зообентоса, полученные для каждого периода исследований. Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе, за нижнюю границу доминирования принимали обилие или биомассу – 5 % от суммарных значений. Для оценки видового богатства сообществ зоопланктона использовали индекс Маргалефа (dMg) [Песенко, 1982]. Трофический статус водоема оценивали по биомассе зообентоса в соответствии с классификацией С. П. Китаева [2007] и индексу видового разнообразия Шеннона – Уивера, рассчитанного по биомассе зоопланктона (H_B , бит/г) [Андроникова, 1996]. Для оценки качества воды использовали отношение общей численности олигохет к общей численности донных организмов (N_{olig}/N_{tot}), выраженное в процентах [Организация..., 1992]. Достоверность различий численности и биомассы зоопланктона и зообентоса между выборками проб определяли при помощи U-критерия Манна – Уитни [Лакин, 1990], который рассчитывали с использованием Statistica 6.0 для Windows.

Результаты и обсуждение

Продолжительная история существования водоема определила богатый видовой состав населяющего его зоопланктона. С 2007 по 2017 г. было найдено 85 видов и форм планктонных животных, в том числе 45 – коловраток (Rotifera), 32 – ветвистоусых раков (Cladocera) и 8 – веслоногих раков (Copepoda). В составе планктонной фауны отмечены и редкие для региона виды, среди которых *Rhynchotalona falcata* (Sars) и *Macrochaetus subquadratus* Perty обитают только в Кажимском водохранилище [Kononova, Fefilova, 2018]. В 2017 г., в сравнении с исследованиями, проведенными ранее [Kononova, Fefilova, 2018], в планктоне были обнаружены шесть новых для водохранилища видов коловраток: *Trichocerca (D.) similis* (Wierzejski), *Ascomorpha ecaudis* Perty, *Synchaeta tremula* (Müller), *Ploesoma lenticulare* Herrick, *Asplanchna priodonta* Gosse и *Platyias quadricornis* (Ehrenberg) и один вид ветвистоусых раков – *Ilyocryptus sordidus* (Lievin). Все они являются обычными представителями планктонных сообществ водоемов исследуемой территории.

Среди донных беспозвоночных отмечена 21 таксономическая группа. По всей акватории водоема встречались личинки хирономид (Chironomidae) и малощетинковые черви (Oligochaeta), низшие ракообразные (Copepoda, Cladocera) и моллюски (Mollusca), преимущественно в прибрежной зоне – личинки поденок (Ephemeroptera).

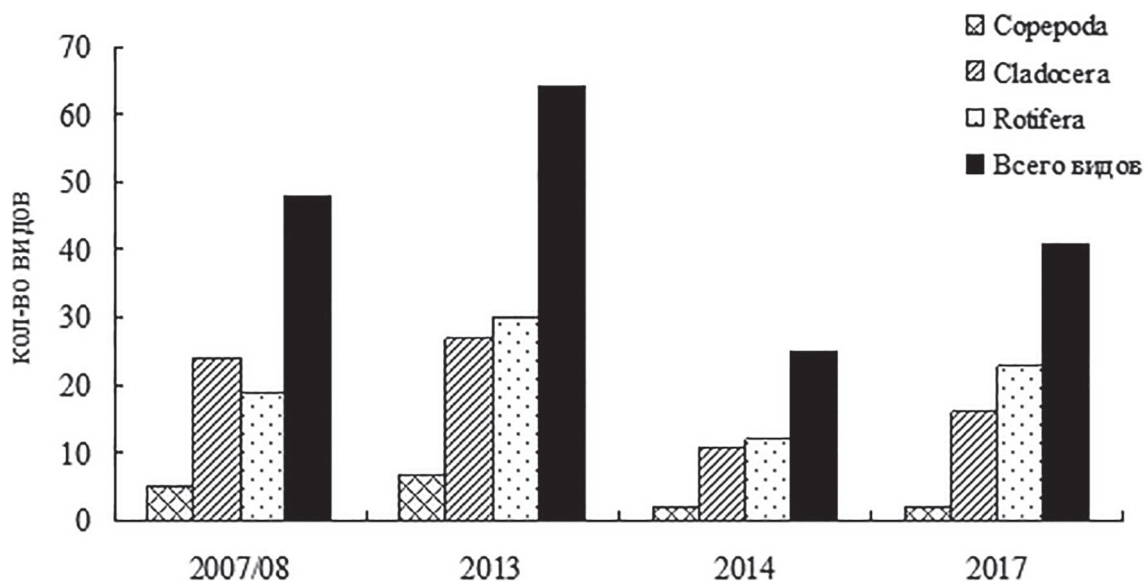


Рис. 1. Распределение числа видов в группах зоопланктона Кажимского водохранилища в период исследований

Fig. 1. Distribution of species number in groups of zooplankton of the Kazhim reservoir during the research period

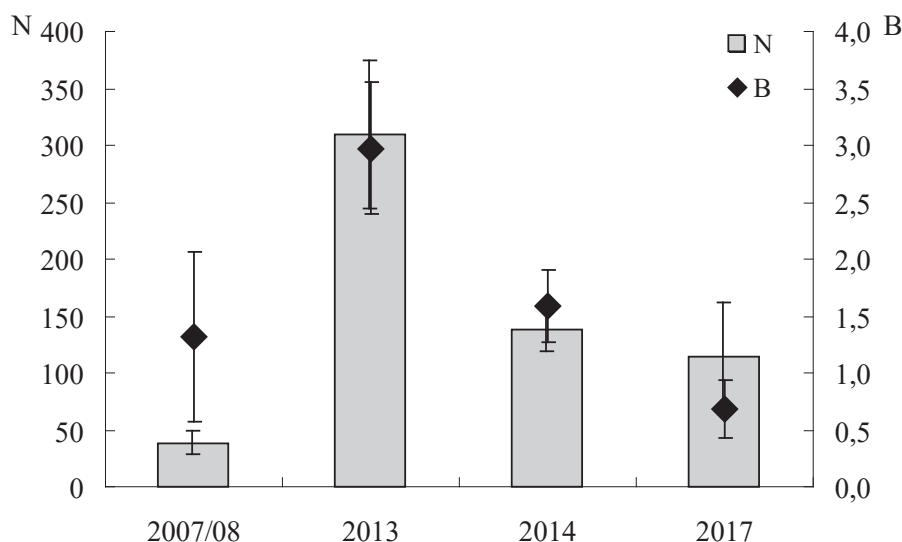


Рис. 2. Динамика численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в Кажимском водохранилище в период исследований.

Здесь и на рис. 3: вертикальные линии на графиках – стандартная ошибка

Fig. 2. Dynamics of abundance (N, thousand ind./m³) and biomass (B, g/m³) of zooplankton in the Kazhim reservoir during the research period.

Here and in Fig. 3: vertical lines on the graphs – standard error

В первые годы наших исследований (2007–2008 гг.) в зоопланктоне найдено 48 видов и форм. Преобладали среди них ветвистоусые раки, около 50 % которых составляли представители сем. Chydoridae (13 видов) и коловратки: сем. Synchaetidae (4 вида), Trichocercidae и Euchlanidae (по 3 вида) (рис. 1). Количественное развитие зоопланктона было не-

высоким (рис. 2). Доминировали в планктоне ветвистоусые раки (61 % численности и 88 % биомассы зоопланктона), в основном за счет мелких форм (табл. 1). Крупные виды клadoцер были малочисленны, но вносили свой вклад в формирование биомассы (табл. 1).

В составе зообентоса в этот период отмечено 16 групп донных беспозвоночных, из кото-

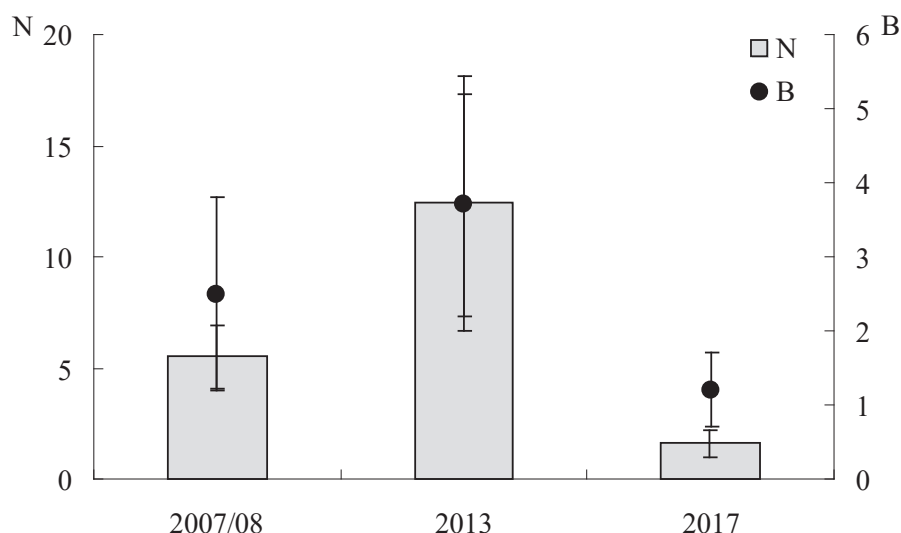


Рис. 3. Динамика численности (N, тыс. экз./м²) и биомассы (B, г/м²) бентоса в Кажимском водохранилище в период исследований

Fig. 3. Dynamics of abundance (N, thousand ind./m²) and biomass (B, g/m²) of benthos in the Kazhim reservoir during the research period

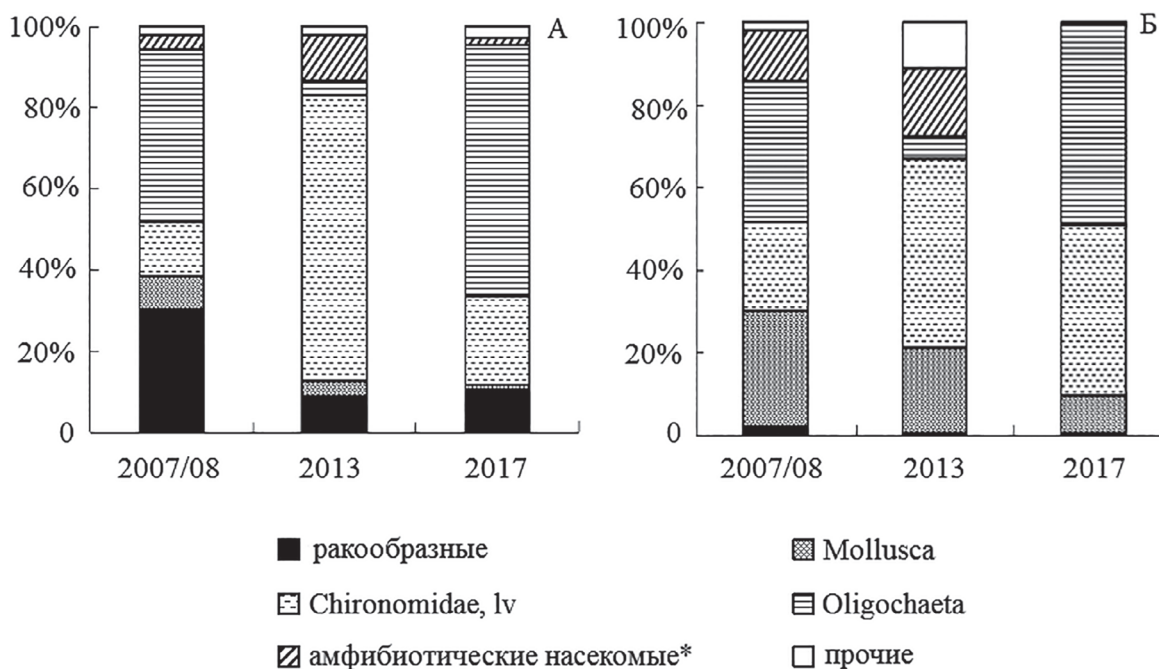


Рис. 4. Вклад (%) групп донных организмов в общую численность (А) и биомассу (Б) бентоса Кажимского водохранилища.

* – без учета личинок Chironomidae

Fig. 4. Share (%) of groups of benthic organisms in the total abundance (A) and biomass (B) of benthos of the Kazhim reservoir.

* – excluding Chironomidae larvae

рых более 37 % таксонов относились к амфибиотическим насекомым. Количественные показатели развития зообентоса были невысоки (рис. 3): основную долю численности и биомассы составляли Chironomidae (lv) и Oligochaeta, и наряду с ними примерно 30 % численности

приходилось на долю бентосных микроракообразных, преимущественно Cladocera (рис. 4).

После снижения уровня воды в 2011–2013 гг. в водохранилище наблюдали рост видового богатства планктонных организмов (табл. 2), в основном за счет коловраток и ветвистоусых

Таблица 2. Динамика структурных показателей зоопланктона в Кажимском водохранилище в период исследований

Table 2. Dynamics of structural indices of zooplankton in the Kazhim reservoir during the research period

Показатель Index	2007–2008 гг.	2013 г.	2014 г.	2017 г.
Mg	1,7 ± 0,2	2,0 ± 0,2	1,3 ± 0,5	1,3 ± 0,1
H _B	2,0 ± 0,3	1,5 ± 0,2	1,1 ± 0,3	1,7 ± 0,2

раков (рис. 1). Произошло увеличение числа видов не только литоральных форм зоопланктона (за счет представителей родов *Eucyclops*, *Picripleuroxus*, *Alona*, *Graptoleberis*, *Lindia*, *Aspelta*, *Lecane*, *Macrochaetus* и ряда др.), но и эвпланктонных, среди которых отмечены *Limnoscida frontosa* Sars, *Daphnia cucullata* G. O. Sars, *Polyarthra luminosa*, *Asplanchna henrietta*, *Keratella quadrata* (Müller), *K. cochlearis* (Gosse), *K. serrulata curvicornis* Rylov, *Hexarthra mira* (Hudson) и др. В то же время из планктона выпали 10 видов, включая крупных *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) и *Daphnia longispina* O. F. Müller.

Как и в планктоне, в составе зообентоса в этот период наблюдали наибольшее (21) число таксонов. Только в 2013 г. в пробах встречались Hydrozoa, Tardigrada, Odonata, Megaloptera, Hemiptera, Collembola. Помимо олигохет, моллюсков и личинок хирономид значительную долю в общей структуре зообентоса составляли еще 12 групп, в том числе личинки амфибиотических насекомых, заметную роль среди которых играли таксоны, характерные для прибрежной зоны водоемов и зарослей макрофитов.

Увеличение таксономического богатства, вероятно, обусловлено морфологическими и гидрологическими особенностями Кажимского водохранилища, в котором значительная часть акватории по своим параметрам (глубине, зарастанию водными макрофитами и др.) соответствует литоральной зоне крупных глубоководных водохранилищ. И если в последних в результате изменений уровня режима обычно происходит резкое осушение обширной площади литорали и, как следствие, гибель сообществ, ее населяющих [Авакян, Ривьер, 2000; Зарубина, Ермолаева, 2014], то в малых водоемах эти процессы происходят более плавно за счет широкой мелководной зоны, а вновь образованные в результате снижения уровня воды ниши успешно заселяются видами, попадающими в водоем с водосборной территории.

В этот период наблюдали и значительный, в сравнении с 2007–2008 гг., рост обилия – в 8

раз (при $p < 0,005$) и биомассы – в 2 раза (при $p < 0,034$) зоопланктона (рис. 2). В планктонных сообществах наряду с ветвистоусыми раками, образующими 41 % численности и 49 % биомассы всего зоопланктона, увеличилась роль коловраток (54 и 47 % соответственно). При этом состав доминантных комплексов сократился, при увеличении роли в них индикатора эвтрофных условий *Bosmina (B.) longirostris* (табл. 1) и выпадении из числа доминант фитофильных видов, что, возможно, связано с сокращением площади литорали, заросшей макрофитами (табл. 1). Происходящие в планктоне изменения, а также увеличение количественных показателей зообентоса (рис. 3) косвенно свидетельствовали о росте трофности вод водохранилища. На повышение трофического статуса водоема указывали и снижение значения индекса видового разнообразия (H_B) (табл. 2): от мезо-эвтрофного в 2007–2008 гг. к эвтрофному в 2013 г., и показатели биомассы зообентоса – от α- до β-мезотрофного.

После завершения реконструкции плотины в августе 2013 г. водохранилище было вновь наполнено до нормального уровня. При этом невыполнение необходимых в таких случаях работ по расчистке береговой линии привело к негативным последствиям. В результате деградации затопленных почв, переработки берегов, разложения растительности, поступления болотных вод и большого количества взвешенных веществ произошли изменения в химическом составе вод водохранилища; скопление на поверхности песчано-илистых грунтов мощного слоя детрита, кроме того, вследствие массовой гибели низших раков произошло образование «кладоцевого» ила. Оторванные от затопленных торфяников участки образовали плавающие острова. Повышение трофности вод водохранилища способствовало интенсивному развитию водорослей, достигших стадии цветения уже к 2014 г., из-за чего вода по всей акватории окрасилась в зеленый цвет [Батурина и др., 2017]. В зоопланктоне к 2014 г. произошло снижение всех показателей развития (рис. 1 и 2). Из видового состава выпали придонные обитатели мелководий: веслоногие раки родов *Eucyclops* и *Ectocyclops*, коловратки сем. Lecanidae и около половины представителей сем. Chydoridae среди ветвистоусых раков и др. Исчезли такие редкие для региона виды, как *Limnoscida frontosa*, *Ophryoxus gracilis* Sars, *Rhynchotalona falcata* и *Macrochaetus subquadratus*. В планктоне как по численности (88 %), так и по биомассе (60 %) стали превалировать коловратки, а веслоногие раки сократили свою численность и биомассу в 109 и 85 раз соот-

ветственно (при $p < 0,028$). Произошли изменения и в комплексе ведущих видов (табл. 1). В состав доминант вошли мелкие эвпланктонные коловратки, индикаторы эвтрофных условий. Возросла значимость *Asplanchna henrietta*, популяции которого способны достигать значительных величин в водоемах с высоким уровнем трофности [Лазарева и др., 2007; Gladyshev et al., 2010]. Об ухудшении условий среды свидетельствовало и максимально низкое в 2014 г. значение индекса информационного разнообразия, характеризующее водоем как эвтрофный (табл. 2).

В 2017 г., спустя четыре года после окончания ремонтных работ, в зоопланктоне водохранилища наблюдались увеличение таксономического состава (рис. 1) и рост видового разнообразия (табл. 2), хотя распределение плотности видов еще оставалось на прежнем уровне (табл. 2), что было обусловлено низкими показателями количественного развития планктонных организмов (рис. 2). Как в численности (47 и 31 %), так и в биомассе (62 и 35 %) зоопланктона вновь возросла роль ветвистоусых и веслоногих раков. Большую часть доминантного комплекса составляли *Bosmina (B.) longirostris* и ювенильные формы *Cyclopoidea* (табл. 1), что свидетельствовало о продолжающихся на акватории водохранилища процессах эвтрофирования.

В донных сообществах к 2017 г. в два раза снизилось (до 10) число таксономических групп. В составе бентоса не были обнаружены *Coleoptera*, *Haracticoida*, *Hydracarina*, *Hydrozoa*, *Tardigrada*, *Odonata*, *Megaloptera*, *Hemiptera*, *Collembola*. Значительно сократились его численность и биомасса (рис. 4). Произошли изменения в структуре бентических сообществ: малощетинковые черви стали более многочисленными (рис. 4), фауна их приобрела преимущественно тубифицидный характер на фоне угнетения п/сем. *Naidinae*, преобладавших в бентосе в 2013 г. В общей биомассе ведущие позиции заняли олигохеты и личинки хирономид, при том, что доля прочих групп и в численности, и в биомассе стала незначительной (не более 5 %). Вследствие обеднения донных сообществ по показателям биомассы бентоса согласно «шкале трофности» [Китаев, 2007] Казимское водохранилище перешло в класс «ультра-олиготрофный водоем». Оценка качества вод водохранилища, проведенная на основании соотношения крупных таксонов («олигохетный» индекс), согласно классификации Росгидромета, показала наличие загрязнения в водоеме: соотношение N_{ol}/N_{total} увеличилось в 1,5 раза и составило более 60 % по сравнению с предыдущими периодами наблюдений.

Заключение

Водохранилища – искусственно созданные природно-техногенные системы. Условия обитания водных организмов в них находятся в тесной зависимости не только от природных факторов, но и от хозяйственной деятельности человека, особенно от характера регулирования уровня режима. В малых водохранилищах, в силу особенности их гидрологии и морфологии по сравнению с крупными, значительные колебания уровня воды могут приводить к существенным изменениям. Показано, что снижение уровня воды в водохранилище способствовало росту уровня трофности его вод, что привело к увеличению количественных показателей зоопланктона и зообентоса, перестройке лидирующих групп в сообществах, сокращению состава доминантных комплексов. Последовавшее за этим периодом повышение уровня воды с подтоплением обширной береговой территории практически одномоментно «вернуло» водоем к начальной стадии формирования биоты. В зоопланктоне произошло сокращение видового состава, снижение видового разнообразия, численности и биомассы. Лидирующие позиции заняли мелкоразмерные организмы, индикаторы эвтрофных условий. В бентических сообществах отмечено снижение количественных показателей развития, уменьшение числа таксонов с доминированием единичных групп.

Казимское водохранилище – это уникальный искусственно созданный водоем, непрерывная история существования которого насчитывает уже более 250 лет. Благодаря длительному периоду функционирования и стабильному режиму уровня воды в нем сформировались устойчивые высокопродуктивные биоценозы, представленные в том числе редкими для фауны региона видами водных беспозвоночных. Из-за отсутствия рационального природопользования к настоящему времени на его акватории произошли необратимые изменения, приведшие к деградации как планктонных, так и бентосных сообществ, что повлияло и на биоразнообразие региона в целом. Мы считаем, что такие природные объекты нуждаются в охране и бережном к ним отношении, для чего необходимо выработать целый комплекс мер, ограждающих их от негативного антропогенного влияния.

Авторы выражают благодарность А. Б. Захарову и Р. Р. Рафикову за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ АААА-А17-117112850235-2) при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН (№ 18-4-4-37).

Литература

- Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Шарапов В. А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Авакян А. Б., Ривьер И. К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 389–399.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Батурина М. А., Кононова О. Н., Фефилова Е. Б., Тетерюк Б. Ю., Патова Е. Н., Стенина А. С., Стерлягова И. Н. Современное состояние биоты малых водохранилищ Республики Коми // Журн. СФУ. Биология. 2017. Т. 10, № 4. С. 422–445.
- Биологические ресурсы водохранилищ / Под ред. Н. В. Буторина, А. Г. Поддубного. М.: Наука, 1984. 278 с.
- Биологическое обоснование использования водных объектов Республики Коми для организации товарного рыбоводства. Практические рекомендации / Под ред. А. Б. Захарова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2012. 44 с.
- Буторин Н. В., Успенский С. М. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы гидросферы и их использование / Под ред. Н. В. Буторина, А. Г. Поддубного. М.: Наука, 1984. С. 23–41.
- Гольд З. Г., Дубовская О. П., Лужбин О. В. Состояние экосистемы глубоководного Красноярского водохранилища (1992–1994 гг.). Красноярск: КрасГУ, 1996. 39 с.
- Зарубина Е. Ю., Ермолаева Н. И. Сезонная динамика макрофитов и зоопланктона литоральной зоны Новосибирского водохранилища в 2013 г. // Журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 11. С. 216–220.
- Измайлова А. В. Водные ресурсы водоемов Российской Федерации и тенденции их изменения, обусловленные антропогенными факторами // Вопросы географии. 2018. № 145. С. 347–359.
- Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Под ред. С. В. Дегтевой, В. И. Пономарева. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2014. 428 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 394 с.
- Кононова О. Н., Тетерюк Б. Ю., Батурина М. А., Фефилова Е. Б. Особенности распределения организмов зоопланктона в зарастающем малом водохранилище // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 1(37). С. 16–25. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-16-25
- Кононова О. Н., Фефилова Е. Б. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 152 с.
- Куйбышевское водохранилище / Под ред. А. В. Монакова. Л.: Наука, 1983. 213 с.
- Куликова Т. П., Рябинкин А. В. Современное состояние фауны ряда разнотипных озер Карелии (исследования 2008–2011 годов) // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 9. С. 25–43. doi: 10.17076/lim32
- Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 183 с.
- Лазарева В. И., Смирнова С. М., Фролова А. Н. Доминантные комплексы ракообразных и колероваток гипертрофного озера Неро (Ярославская область) // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 61–72.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Малая гидроэнергетика / Под ред. Л. П. Михайлова. М.: Энергоатомиздат, 1989. 240 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Организация и проведение режимных наблюдений за загрязнением поверхностных вод суши на сети Роскомгидромета. Методические указания. Охрана природы. Гидросфера. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 67 с.
- Особо охраняемые природные территории Койгородского района Республики Коми. Сыктывкар: ТФИРК, 2011. 10 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Alfonso G., Belmonte G., Marrone F., Naselli-Flores L. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy // Hydrobiol. 2010. Vol. 213. P. 149–164. doi: 10.1007/s10750-010-0350-4
- Dulic Z., Markovic Z., Živić M., Čirić M., Stanković M., Subakov-Simić G., Živić I. The response of phytoplankton, zooplankton and macrozoobenthos communities to change in the water supply from surface to groundwater in aquaculture ponds // Ann. Limnol. – Int. J. Lim. 2014. No. 50(2). P. 131–141. doi: 10.1051/limn/2014005
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Kalachova G. S., Khromecheka E. B. Correlations between fatty acid composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir // Limnologica. 2010. Vol. 40, no. 4. P. 343–357. doi: 10.1016/j.limno.2009.12.004
- Kononova O. N., Fefilova E. B. Planktonic fauna of small reservoirs in the Komi Republic // Inland Water Biol. 2018. Vol. 11, no. 3. P. 245–254. doi: 10.1134/S1995082918030070
- Moreira R. A., Rocha O., Martins dos Santos R., Dias E. S., Moreira F. W. A., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Composition, body-size structure and biomass of zoo-

plankton in a high-elevation temporary pond (Minas Gerais, Brazil) // *Oecologia Australis*. 2016. No. 20(2). P. 81–93. doi: 10.4257/oeco.2016.2002.06

Rogozin A. G. Zooplankton of the Argazi reservoir (Southern Urals, Russia) and its long-term changes

// *Inland Water Biol.* 2013. Vol. 6, no. 2. P. 106–113. doi: 10.1134/S1995082913020077

Поступила в редакцию 14.01.2020

References

Andronikova I. N. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [Structural and functional organization of zooplankton of lake ecosystems of different trophic types]. St. Petersburg: Nauka, 1996. 189 p.

Avakyan A. B., Riv'er I. K. Urovennyi rezhim kak faktor stanovleniya i funktsionirovaniya ekosistem vodokhranilishch [Level regime as a factor in reservoir ecosystem formation and functioning]. *Vodnye resursy* [Water Resources]. 2000. Vol. 27, no. 4. P. 389–399.

Avakyan A. B., Saltankin V. P., Sharapov V. A. Vodokhranilishcha [Water reservoirs]. Moscow: Mysl', 1987. 325 p.

Baturina M. A., Kononova O. N., Fefilova E. B., Teteryuk B. Yu., Patova E. N., Stenina A. S., Sterlyagova I. N. Sovremennoe sostoyanie bioty malyykh vodokhranilishch Respubliki Komi [Present state of biota of small Komi Republic reservoirs]. *Zhurn. SFU. Biol.* [J. of Siberian Federal Univ. Biol.]. 2017. Vol. 10, no. 4. P. 422–445.

Biologicheskoe resursy vodokhranilishch [Biological resources of reservoirs]. Moscow: Nauka, 1984. 278 p.

Biologicheskoe obosnovanie ispol'zovaniya vodnykh ob'ektov Respubliki Komi dlya organizatsii tovarnogo rybovodstva. Prakticheskie rekomendatsii [Biological rationale for the use of water bodies of the Komi Republic for the organization of commercial fish farming. Practical recommendations]. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2012. 44 p.

Butorin N. V., Uspenskii S. M. Znachenie melkovodii v biologicheskoi produktivnosti vodokhranilishch [The importance of shallow water in the biological productivity of reservoirs]. *Biol. resursy gidrosfery i ikh ispol'zovanie* [Biol. resources of the hydrosphere and their use]. Moscow: Nauka, 1984. P. 23–41.

Gol'd Z. G., Dubovskaya O. P., Luzhbin O. V. So-stoyanie ekosistemy glubokovodnogo Krasnoyarskogo vodokhranilishcha (1992–1994 gg.) [The ecosystem status of the deepwater Krasnoyarsk Reservoir (1992–1994)]. Krasnoyarsk: KrasGU, 1996. 39 p.

Izmailova A. V. Vodnye resursy vodoemov Rossiiskoi Federatsii i tendentsii ikh izmeneniya, obuslovlennye antropogennymi faktorami [Resources of water bodies of the Russian Federation and tendencies in their changes, caused by anthropogenic factors]. *Voprosy geografii* [Geography Iss.]. 2018. No. 145. P. 347–359.

Kadastr osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi [Cadastre of specially protected natural territories of the Komi Republic]. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2014. 428 p.

Kitaev S. P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 394 p.

Kononova O. N., Teteryuk B. Yu., Baturina M. A., Fefilova E. B. Osobennosti raspredeleniya organizmov

zooplanktona v zarastayushchem malom vodokhranilishche [Features of zooplankton organisms distribution in an overgrowing small reservoir]. *Izv. Komi NTs UrO RAN* [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2019. No. 1(37). P. 16–25. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-16-25

Kononova O. N., Fefilova E. B. Metodicheskoe rukovodstvo po opredeleniyu razmerno-vesovykh kharakteristik organizmov zooplanktona Evropeiskogo Severa Rossii [Methodological manual for determining dimensional and weight characteristics of zooplankton organisms of the European North of Russia]. Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2018. 152 p.

Kuibyshevskoe vodokhranilishche [Kuibyshev Reservoir]. Leningrad: Nauka, 1983. 213 p.

Kulikova T. P., Ryabinkin A. V. Sovremennoe sostoyanie fauny ryada raznotipnykh ozer Karelii (issledovaniya 2008–2011 godov) [Current status of the fauna in lakes of different types in Karelia (based on 2008–2011 surveys)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 9. P. 25–43. doi: 10.17076/lim32

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

Lazareva V. I. Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Structure and dynamics of zooplankton of the Rybinsk Reservoir]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2010. 183 p.

Lazareva V. I., Smirnova S. M., Frolova A. N. Dominantnye komplekсы rakoobraznykh i kolovratok giperτροφного озера Nero (Yaroslavskaya oblast') [Dominant complexes of crustaceans and rotifers of hypertrophic Lake Nero (Yaroslavl Region)]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2007. No. 1. P. 61–72.

Malaya gidroenergetika [Small hydropower]. Moscow: Energoatomizdat, 1989. 240 p.

Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methodology for studying biogeocenoses of inland waters]. Moscow: Nauka, 1975. 240 p.

Organizatsiya i provedenie rezhimnykh nablyudenii za zagryazneniem poverkhnostnykh vod sushi na seti Roskomgidrometa. Metodicheskie ukazaniya. Okhrana prirody. Gidrosfera [Organization and conduct of monitoring observation of land surface water pollution on the Roskomhydromet network. Methodical instructions. Nature protection. Hydrosphere]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 67 p.

Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Koygorodskogo raiona Respubliki Komi [Specially protected natural areas of the Koygorodsky District of the Komi Republic]. Syktyvkar: TFIRK, 2011. 10 p.

Pesenko Yu. A. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka, 1982. 288 p.

Zarubina E. Yu., Ermolaeva N. I. Sezonnaya dinamika makrofitov i zooplanktona litoral'noi zony Novosibir-

skogo vodokhranilishcha v 2013 g. [Seasonal dynamics of macrophytes and zooplankton in the littoral zone of the Novosibirsk Reservoir in 2013]. *Zhurn. priklad. i fundamental'nykh issled.* [Int. J. Appl. Fund. Res.]. 2014. No. 11. P. 216–220.

Alfonso G., Belmonte G., Marrone F., Nasil-Flores L. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy. *Hydrobiol.* 2010. Vol. 213. P. 149–164. doi: 10.1007/s10750-010-0350-4

Dulic Z., Markovic Z., Živić M., Ćirić M., Stanković M., Subakov-Simić G., Živić I. The response of phytoplankton, zooplankton and macrozoobenthos communities to change in the water supply from surface to groundwater in aquaculture ponds. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 2014. No. 50(2). P. 131–141. doi: 10.1051/limn/2014005

Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Kalachova G. S., Khromecheka E. B. Correlations between fatty acid

composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir. *Limnologica.* 2010. Vol. 40, no. 4. P. 343–357. doi: 10.1016/j.limno.2009.12.004

Kononova O. N., Fefilova E. B. Planktonic fauna of small reservoirs in the Komi Republic. *Inland Water Biol.* 2018. Vol. 11, no. 3. P. 245–254. doi: 10.1134/S1995082918030070

Moreira R. A., Rocha O., Martins dos Santos R., Dias E. S., Moreira F. W. A., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Composition, body-size structure and biomass of zooplankton in a high-elevation temporary pond (Minas Gerais, Brazil). *Oecologia Australis.* 2016. No. 20(2). P. 81–93. doi: 10.4257/oeco.2016.2002.06

Rogozin A. G. Zooplankton of the Argazi reservoir (Southern Urals, Russia) and its long-term changes. *Inland Water Biol.* 2013. Vol. 6, no. 2. P. 106–113. doi: 10.1134/S1995082913020077

Received January 14, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кононова Ольга Николаевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: kon@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 311410

Батурина Мария Александровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: baturina@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Kononova, Olga

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: kon@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 311410

Baturina, Maria

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: baturina@ib.komisc.ru

РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

**Сандимиров С. С., Кудрявцева Л. П., Дау-
вальтер В. А., Денисов Д. Б., Косова А. Л.,
Черепанов А. А., Вандыш О. И., Валько-
ва С. А., Терентьев П. М., Королева И. М.,
Зубова Е. М., Кашулин Н. А. Методы эколо-
гических исследований водоемов Арктики.
Мурманск: Изд-во МГТУ, 2019. 180 с.**

Мурманская область – наиболее промыш-
ленно развитый регион Арктической зоны Рос-
сийской Федерации. Сохранение и усиление
темпов и масштабов освоения природных ре-
сурсов региона уже в ближайшие десятилетия
приведет к закономерному увеличению техно-
генной нагрузки на внутренние водоемы, осла-
блению их ресурсного потенциала наряду с со-
путствующим усилением социально-экономи-
ческой напряженности. Поддержание качества
вод на необходимом уровне – приоритетная
стратегическая задача обеспечения экологи-
ческой безопасности Мурманской области. Эта
проблема также усугубляется на фоне резко
меняющихся климатических условий, наибо-
лее ярко выраженных именно в Арктике. Таким
образом, требуется адекватная оценка и раз-
работка мероприятий по снижению негативных
последствий влияния деятельности человека
на природные объекты.

Сотрудники лаборатории водных экосис-
тем Института проблем промышленной эко-
логии Севера Кольского научного центра РАН
(ИППЭС КНЦ РАН) более тридцати лет прово-
дят комплексные экологические исследова-
ния пресноводных экосистем различного типа
на территории Мурманской области и сопредельных районов. Важным результатом иссле-
дований является современное представление
об экологическом состоянии водоемов и водо-
токов региона, об основных загрязнителях и их
источниках. В настоящее время изучение прес-
новодных ресурсов направлено на обобщение
наблюдаемых экологических последствий воз-
действия крупных промышленных предприятий



с учетом планируемых проектов по разработке
новых месторождений минерального сырья.
Одним из шагов в этом направлении стала вы-
шедшая в конце 2019 года в издательстве Мур-
манского государственного технического уни-
верситета монография «Методы экологических
исследований водоемов Арктики». Ее авторы,
сотрудники лаборатории водных экосистем
ИППЭС КНЦ РАН, собрали под одной обложкой
основные, современные и классические, ме-
тоды экологических исследований внутренних
водоемов Арктической зоны.

При знакомстве с книгой обращает на себя
внимание продуманность и четкость изложения

материала. В первой главе приведены методические рекомендации по проведению гидрохимических и гидрологических работ. Главы 2 и 3 содержат рекомендации по отбору донных отложений озер, представлены новые подходы к пробоподготовке отложений к диатомовому анализу, позволяющие получать материал створок высокой чистоты. Большая часть монографии посвящена методам отбора и исследования биологических проб фито- и зооплankтона, бентоса, ихтиофауны, адаптированных к условиям высоких широт (главы 4–6). Приведен исчерпывающий перечень необходимого оборудования, приборов и материалов для экспедиционных работ и камеральной обработки отобранных образцов.

Помимо методической части на протяжении всей книги авторы постоянно обращаются к оригинальным результатам, полученным в ходе исследований крупнейшего водоема Мурманской области озера Имандра, системы реки Паз и некоторых других. Например, подробно описаны подходы к комплексной оценке качества вод указанных водных объектов

по различным абиотическим и биотическим показателям, проанализированы проблемы современной биоиндикации качества водной среды в условиях северных широт. Следует также отметить, что издание хорошо проиллюстрировано, особенно это касается разделов по исследованию донных отложений озер и ихтиофауны водных объектов. К сожалению, отсутствует глава о макрофитах, хотя это важный компонент водных экосистем.

В заключение хочется отметить, что авторы создали нужную, полезную и красивую книгу. По сути, данная монография – это методическое пособие для проведения комплексных исследований водных экосистем, которое будет крайне полезно студентам биологического и экологического направлений, а также специалистам – гидрологам, гидрохимикам, геохимикам, гидробиологам, экологам и геоэкологам.

Электронный вариант книги доступен на сайте ИППЭС КНЦ РАН (http://inep.ksc.ru/documents/Methody_ekologicheskikh_2019.pdf).

Е. А. Боровичев, З. И. Слуковский

УТРАТЫ

АЛЕКСЕЙ ЕЛПИДИФОРОВИЧ ВЕСЕЛОВ (1961–2020)

3 мая 2020 г. ушел из жизни профессор, доктор биологических наук Алексей Елпидифорович Веселов – известный в России и за рубежом ихтиолог.

А. Е. Веселов родился в 1961 г. в Москве. В 1985 г. окончил биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета по специальности «биолог-зоолог». В Институте биологии КарНЦ РАН работал с 1984 г. В период с 1987 по 1993 гг. обучался в аспирантуре Московского государственного университета. В 2006 году ВАК РФ присудила ему ученую степень доктора биологических наук, в 2010 г. – ученое звание профессора по специальности «ихтиология».

Научные интересы А. Е. Веселова были связаны с экологическими, этологическими и физиологическими механизмами поведения в онтогенезе у молоди лососевых и других реофильных видов рыб, филогеографией и путями формирования послеледникового расселения лососевых видов рыб, изучением экологических особенностей популяций в реках Европейского Севера России. В качестве современных инструментов он широко использовал экосистемный подход и моделирование, популяционно-генетический анализ, постановку оригинальных натуральных и лабораторных экспериментов, а также подводные наблюдения.

Под руководством А. Е. Веселова на высоком научном уровне проведена инвентаризация и систематизация рек Карелии, Архангельской области и Кольского полуострова как среды обитания и воспроизводства лососевых рыб. Создана и зарегистрирована в госреестре



база данных по лососевым нерестовым рекам. Дополнительно получены данные о комплексных экологических и гидрологических составляющих компонентах, существенных для воспроизводства лососевых видов рыб. По результатам работ проведена расширенная оценка состояния запасов этих рыб в реках Восточной Фенноскандии. К его основным научным достижениям относится установление причинно-следственных связей локомоторных и ориентационных компонентов реореакции и силы тяги с формированием сложных форм поведения

и закономерностей плотностей распределения, проявляющихся в онтогенезе реофильных видов рыб. А. Е. Веселовым разработана концепция формирования микростадий и кочевого поведения лососевых видов рыб, установлены закономерности сезонной и суточной миграции смолтов в реках Восточной Фенноскандии и влияющие на этот процесс физические, климатические и гидрологические факторы.

А. Е. Веселовым в соавторстве с коллегами из ИПЭЭ РАН разработана полноцикловая и сокращенная инновационная технология восстановления стад лососевых рыб (дальневосточных и европейских) с использованием искусственных гнезд-инкубаторов. Технология применяется в реках с низкой численностью производителей лососевых видов рыб или с утраченными естественными популяциями. В результате сформулирован новый методологический подход к восстановлению и рекультивации нарушенных нерестово-выростных участков лососевых рыб.

За продолжительный период научной работы А. Е. Веселов был научным руководителем и ответственным исполнителем большого числа госбюджетных и договорных НИР и международных проектов. Его исследования постоянно поддерживались грантами различных научных фондов (РФФИ и РФНФ), федеральных программ ФЦНТП и ФЦП, ведомственных про-

У него был очень сложный характер. Но он был чрезвычайно талантлив, а его трудоспособность просто поражала. Алексей Веселов значительную часть своей жизни, без малого 30 лет, отдал изучению жемчужины рек Кольского полуострова – семги. Не было ни одного года, чтобы он со своими сотрудниками не приезжал в экспедиции на Кольский полуостров, где проводил большую часть полевого сезона. Он руководил первой экспедицией, изучавшей состояние воспроизводства семги в реках полуострова Рыбачий, о которых были известны только их названия на карте. Он стоял у истоков создания Варзугского научного центра, ученым секретарем которого был вплоть до 2010 г. Река Варзуга занимала особое место в его научной деятельности. Это была любовь на всю жизнь. Он знал о семге из этой реки практически все. Эта река стала плацдармом для исследований по генетике, биохимии, гидробиологии, промысловой ихтиологии, паразитологии. Он первым забил тревогу, когда в результате перелова численность семги в этой реке стала

грамм фундаментальных исследований Президиума РАН и ОБН РАН.

Основные итоги научных исследований А. Е. Веселова обобщены в многочисленных книгах, сборниках и брошюрах (около 250 научных публикаций, в том числе 12 монографий), им получено 12 патентов на изобретения и полезные модели по гнездам-инкубаторам.

А. Е. Веселов также осуществлял подготовку кадров высшей квалификации. Под его руководством защищено 8 кандидатских диссертаций. Являлся членом редакционных коллегий научных журналов «Труды КарНЦ РАН» и «Принципы экологии».

За вклад в развитие фундаментальных и прикладных исследований, реализацию инновационных проектов, патентно-лицензионную работу, подготовку кадров высшей квалификации и многолетний добросовестный труд награжден почетными грамотами РАН и Президиума КарНЦ РАН, благодарственными письмами Главы Республики Карелия.

Научные направления, разработанные А. Е. Веселовым, получают дальнейшее развитие в работах его учеников и соратников. Всем, знавшим Алексея Елпидифоровича, будет не хватать общения с ним, его советов. Добрую память о нем надолго сохранят коллеги, его ученики и последователи.

Н. В. Ильмаст, О. П. Стерлигова

катастрофически снижаться. Он внес немалый вклад в разработку мер по ее спасению, и в настоящее время результаты этих мер очевидны.

Но не только семга была объектом его интересов. Алексей Веселов стоял у истоков возобновления исследований по горбуше, которые были прерваны в начале 1980-х годов. И монография, изданная по результатам этих исследований, уже почти 20 лет является единственной в своем роде полной сводкой по истории вселения и натурализации этой дальневосточной рыбы в водоемы Севера России. До сих пор она служит настольной книгой для ученых России, Норвегии, Финляндии, занимающихся изучением горбуши.

Алексей Веселов был не только блестящим ученым. Он был и воспитателем научных кадров. Своими успехами в науке ему обязаны многие сотрудники лаборатории биоресурсов внутренних водоемов Полярного научно-исследовательского института (ныне Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО»), кото-

рые защитили кандидатские диссертации под его руководством. Он был одним из первых сотрудников КарНЦ РАН, кто тесно взаимодействовал с рыбохозяйственной наукой и внес заметный вклад в ее развитие. Весь

жизненный путь Алексея Веселова – это пример беззаветного служения отечественной науке.

А. В. Зубченко, д. б. н., ПИНРО

Алексей Веселов занимал центральную роль в международном исследовательском проекте «Изучение послеледниковой колонизации лососевыми видами рыб Северной Европы». Это сотрудничество зародилось в 1998 году, когда Крейг Приммер, будучи молодым постдоком, посетил Алексея в Карельском научном центре РАН в Петрозаводске, и официально началось в 1999-м, со встречи в Санкт-Петербурге. Алексей Веселов, Сергей Титов, Крейг Приммер и Яакко Лумме наметили план по изучению и проверке гипотезы Р. В. Казакова, который первым предположил и подкрепил данными, что по крайней мере часть северных популяций семги (*Salmo salar*) происходит из восточного рефугиума где-то в Приуралье, а не из послеледниковой Атлантики, как привыкли считать. Сравнение лососевых популяций Баренцева и Белого морей, а также изучение популяций Ладожского и Онежского озер позволили расширить теорию и предположить, что лосось всего бассейна Балтийского моря, включая крупные озера Онега, Ладога, Саймаа в Финляндии и Венерн в Швеции, произошел из ледниковых озер, ранее существовавших на территории современной Российской Федерации. Наиболее значимым открытием стало то, что этот особый балтийский лосось существенно отличается от атлантического и беломорского, в особенности по переносимости паразитического плоского червя *Gyrodactylus salaris*. Данный паразит безвреден для балтийской семги, но смертелен для атлантической, например в Норвегии, и семги Белого моря, как в р. Кереть.

Современные биологические исследования часто носят высокотехнологичный характер, как, например, работа с ДНК в лаборатории. Однако ничто не может заменить полевые исследования и сбор данных, и в них упорство Алексея было поразительным, как и его знания о биологии лососевых рыб. Каждое лето, начиная с 1999 года, Алексей планировал и проводил одну или две дальние экспедиции. Благодаря ему мы познакомились с щедрой поддержкой и гостеприимством ныне покойного С. М. Калюжина, работавшего в кооперативе «Всходы коммунизма» в с. Варзуга Кольского полуострова. Постоянными участниками этих экспедиций были А. Г. Потуткин и ныне покойный Д. А. Степанов. Зачастую в экспедициях участвовал также Яакко Лумме, вместе со студентами-биологами. В этих путешествиях у лососевых рек многие из них получили первую практику полевых исследований и первый опыт жизни среди природы. А материалы, собранные в ходе этих экспедиций, используются по сей день.

Для постоянных участников проекта летние экспедиции и многочисленные симпозиумы и встречи в Петрозаводске сочетались также с замечательным отдыхом. Нам очень не хватает Алексея, истинного друга и наставника.

Финские коллеги Яакко Лумме, Крейг Приммер, Марек Зиетара, Юсси Куусела, Вилле Аукез, Паула Лескинен, Анни Тонтери, Хейкки Рююнянен, Михаил Озеров, Микко Коскинен, Юха-Пекка Вяяхя, Ксения Зуева

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. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отрецензированы 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 представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

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**); двуязычные таблицы (на русском и английском языках); рисунки; подписи к рисункам на русском и английском языках.

Сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (с указанием почтового индекса) на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты 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 библиографического 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 при первичной подаче материала в редакцию вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в формате TIFF (*.TIF) или JPG. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием 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, элек-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

тронного 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 брюхоного 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. Библиографические описания русскоязычных работ даются 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 ее. 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

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(а) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

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

References:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsiya 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.

References:

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.

References:

Sheftel' B. I. Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhvidovykh 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. Hidrogeokhimicheskie 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.

References:

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.

References:

Grebenshchikov Ya. P. K nebol'shому 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).

References:

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.

References:

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. 5, 2020
“ECOLOGICAL STUDIES”

TABLE OF CONTENTS

V. A. Kovaleva, S. V. Deneva, E. M. Lapteva. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF VIRGIN AND POST-AGROGENIC TUNDRA SOILS (EXAMPLE OF THE ARCTIC ZONE OF THE KOMI REPUBLIC)	5
V. V. Belkin, F. V. Fyodorov, A. N. Lyapunov. SUMMER POPULATION OF BATS IN PROTECTED AREAS AND THEIR SURROUNDINGS IN THE EAST OF FENNOSCANDIA	17
S. S. Ogurtsov, Yu. S. Zheltukhina. DWARF SHRUB BERRIES IN THE DIET OF THE BROWN BEAR (<i>URSUS ARCTOS</i>) IN SOUTHERN TAIGA: EXAMPLE OF THE CENTRAL FOREST STRICT NATURE RESERVE	29
A. V. Borovskoy, A. P. Novoselov. FOOD RELATIONS BETWEEN WHITEFISH SPECIES IN THE LOWER COURSE OF THE USA RIVER IN THE AUTUMN PERIOD	44
A. N. Gromtsev, V. A. Karpin, N. V. Petrov, A. V. Tuyunen, Yu. N. Tkachenko, M. S. Levina. FORESTS ON THE NORTHERN SHORE OF LAKE LADOGA: LANDSCAPE CHARACTERISTICS AND CHANGES CAUSED BY HUMAN IMPACT	59
N. A. Dyakova. ACCUMULATION OF HEAVY METALS AND ARSENIC IN FLOWERS OF THE SMALL-LEAVED LIME GROWING IN AGRICULTURAL AND URBAN ECOSYSTEMS OF THE VORONEZH REGION	70
A. V. Kravchenko, O. N. Bakhmet, V. V. Tarasenko, V. V. Timofeeva. DISPERSAL TRENDS OF THE INVASIVE SPECIES ALPINE PENNY-CRESS (<i>NOCCA EA CAERULESCENS</i> , BRASSICACEAE) IN KARELIA, NW RUSSIA	80
O. N. Kononova, M. A. Baturina. COMMUNITIES OF AQUATIC INVERTEBRATES IN THE OLDEST STORAGE RESERVOIR IN THE KOMI REPUBLIC	93
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	104
BEREAVEMENTS	
Aleksei E. Veselov (1961–2020)	106
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	109

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 5, 2020

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 26.05.2020. Дата выхода 30.05.2020. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,6. Усл. печ. л. 13,5.
Тираж 100 экз. Заказ 606. 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