

Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ПЕТРОЗАВОДСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 2 (155). Март, 2016

Биологические науки

Главный редактор

А. В. Воронин, доктор технических наук, профессор

Зам. главного редактора

С. Г. Веригин, доктор исторических наук, профессор

Э. В. Ивантер, доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН

В. С. Сюнёв, доктор технических наук, профессор

Ответственный секретарь журнала

Н. В. Ровенко, кандидат филологических наук

Перепечатка материалов, опубликованных
в журнале, без разрешения редакции запрещена.

Статьи журнала рецензируются

Адрес редакции журнала
185910, Республика Карелия,

г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33.

Тел. (8142) 76-97-11

E-mail: uchzap@mail.ru

uchzap.petsu.ru

Редакционный совет

В. Н. БОЛЬШАКОВ

доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Екатеринбург)

И. П. ДУДАНОВ

доктор медицинских наук,
профессор, член-корреспондент РАН
(Петрозаводск)

В. Н. ЗАХАРОВ

доктор филологических наук,
профессор (Москва)

Ю. ИНОУЭ

профессор (Токио, Япония)

А. С. ИСАЕВ

доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Москва)

М. ВОХОЗКА

доктор экономических наук
(Чешские Будейовицы, Чешская Республика)

В. М. ЛЕВИН

доктор физико-математических наук,
профессор (Мехико, Мексика)

Т. П. ЛЁННГРЕН

доктор философии (Тромсё, Норвегия)

В. И. МАЕВСКИЙ

доктор экономических наук, профессор,
академик РАН (Москва)

Н. Н. МЕЛЬНИКОВ

доктор технических наук,
профессор, академик РАН (Апатиты)

И. И. МУЛЛОНЕН

доктор филологических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. П. ОРФИНСКИЙ

доктор архитектуры, профессор,
действительный член Российской академии архитектуры
и строительных наук (Петрозаводск)

П. ПЕЛКОНЕН

доктор технических наук,
профессор (Йоэнсуу, Финляндия)

И. В. РОМАНОВСКИЙ

доктор физико-математических наук,
профессор (Санкт-Петербург)

Е. С. СЕНЯВСКАЯ

доктор исторических наук, профессор (Москва)

К. СКВАРСКА

доктор философии (Прага, Чешская Республика)

А. Ф. ТИТОВ

доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск)

Р. М. ЮСУПОВ

доктор технических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Санкт-Петербург)

Редакционная коллегия

А. Е. БОЛГОВ

доктор сельскохозяйственных наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Г. БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор
(Екатеринбург)

В. В. ВАПИРОВ

доктор химических наук, профессор
(Петрозаводск)

Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор
(Мурманск)

Т. О. ВОЛКОВА

доктор биологических наук (Петрозаводск)

Е. Ф. МАРКОВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор
(Петрозаводск)

С. П. МАСЛОВА

доктор биологических наук (Сыктывкар)

А. Ю. МЕЙГАЛ

доктор медицинских наук, профессор
(Петрозаводск)

Н. Н. НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск)

Е. И. РАТЬКОВА

кандидат технических наук,
ответственный секретарь серии
(Петрозаводск)

А. А. РОГОВ

доктор технических наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Б. СТЕФАНОВИЧ

доктор физико-математических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. В. ЩИПЦОВ

доктор геолого-минералогических наук,
профессор (Петрозаводск)

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal
PROCEEDINGS
OF PETROZAVODSK
STATE UNIVERSITY
(following up 1947–1975)

№ 2 (155). March, 2016

Biological Sciences

Chief Editor

Anatoly V. Voronin, Doctor of Technical Sciences, Professor

Chief Deputy Editor

Sergey G. Verigin, Doctor of Historical Sciences, Professor

Ernest V. Ivanter, Doctor of Biological Sciences, Professor,
The RAS Corresponding Member

Vladimir S. Syunnev, Doctor of Technical Sciences, Professor

Executive Secretary

Nadezhda V. Rovenko, Candidate of Philological Sciences

All rights reserved. No part of this journal may be used
or reproduced in any manner whatsoever without written permission.
The articles are reviewed

The Editor's Office Address
185910, Lenin Avenue, 33. Tel. +7 (8142) 769711
Petrozavodsk, Republic of Karelia
E-mail: uchzap@mail.ru
uchzap.petsu.ru

Editorial Council

V. BOL'SHAKOV

Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Ekaterinburg)

I. DUDANOV

Doctor of Medical Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

V. ZAKHAROV

Doctor of Philological Sciences, Professor (Moscow)

Y. INOUE

Professor (Tokyo, Japan)

A. ISAYEV

Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Moscow)

M. VOCHOZKA

Doctor of Economic Sciences
(Ceske Budejovice, Czech Republic)

V. LEVIN

Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Mexico, Mexico)

T. LÖNNNGREN

Doctor of Philosophy (Tromsø, Norway)

V. MAEVSKIY

Doctor of Economic Sciences, Professor (Moscow)

N. MEL'NIKOV

Doctor of Technical Sciences,
Professor, the RAS Member (Apatity)

I. MULLONEN

Doctor of Philological Sciences, Professor (Petrozavodsk)

V. ORPHINSKIY

Doctor of Architecture, Professor,
Full Member of Russian Academy of Architectural Sciences
(Petrozavodsk)

P. PELKONEN

Doctor of Technical Sciences,
Professor (Joensuu, Finland)

I. ROMANOVSKIY

Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (St. Petersburg)

E. SENYAVSKAYA

Doctor of Historical Sciences,
Professor (Moscow)

K. SKWARSKA

Doctor of Philosophy
(Praha, Czech Republic)

A. TITOV

Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

R. YUSUPOV

Doctor of Technical Sciences, Professor, the RAS
Corresponding Member (St. Petersburg)

Editorial Board

A. BOLGOV

Doctor of Agricultural Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

G. BORISOVA

Doctor of Geographical Sciences, Professor
(Ekaterinburg)

V. VAPIROV

Doctor of Chemistry, Professor
(Petrozavodsk)

N. VASILEVSKAYA

Doctor of Biological Sciences, Professor
(Murmansk)

T. VOLKOVA

Doctor of Biological Sciences (Petrozavodsk)

E. MARKOVSKAYA

Doctor of Biological Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

S. MASLOVA

Doctor of Biological Sciences (Syktyvkar)

A. MEYGAL

Doctor of Medical Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

N. NEMOVA

Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member (Petrozavodsk)

E. RAT'KOVA

Candidate of Technical Sciences,
Series Executive Secretary
(Petrozavodsk)

A. ROGOV

Doctor of Technical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

G. STEFANOVICH

Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

V. SHCHIPTSOV

Doctor of Geological-Mineralogical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

<i>Болгов А. Е., Комлык И. П., Калинин П. И.</i>	
Статистико-биометрические параметры со- става и свойств молока коров айрширской породы в условиях промышленной технологии	7
<i>Гуляева Е. Н., Морозова К. В., Марковская Е. Ф., Николаева Н. Н., Запевалова Д. С.</i>	
Анатомо-морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря	13
<i>Легун А. Г., Шустов Ю. А., Тыркин И. А., Ефремов С. А.</i>	
Питание смолотов атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.) заводского происхождения в реке Кереть (бассейн Белого моря)	20
<i>Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А.</i>	
Растительный покров солоноватых прилив- ных устьев малых рек юго-востока Двинско- го залива Белого моря	25
<i>Перевалова Е. А., Мерзленко М. Д., Глазунов Ю. Б.</i>	
Динамика роста сосны в культурах разной густоты	38
<i>Сидорчук Н. В., Рожнов В. В., Маслов М. В.</i>	
Суточная активность азиатского барсука (<i>Meles leucurus amurensis</i> Schrenck 1859) на поселениях в Уссурийском заповеднике	42
<i>Сонина А. В., Михайлина П. А.</i>	
Жизненные стратегии лишайников в прибрежных литофитных синузиях	49
<i>Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С.</i>	
Окунь <i>Perca fluviatilis</i> (Percidae) разнотип- ных водоемов Карелии	57
<i>Дзюбук И. М., Клюкина Е. А.</i>	
Оценка многолетней динамики видового состава рыбного населения малых озер Ка- релии с помощью методов математической статистики	63

Истомина Н. Б., Лихачева О. В.

Видовой состав лишайников на разно- возрастных деревьях <i>Tilia cordata</i> L. в парковых сообществах (Псковская область)	70
--	----

Харитонов А. Н.

Изучение десiccации в естественных условиях для оценки роста растений	78
--	----

*Чуракова Е. Ю., Сидорова О. В., Амосова И. Б.,
Паринова Т. А.*

Флора островов приморской части дельты р. Северной Двины	86
---	----

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Андреев В. П., Соболев П. С.

Сравнение нуклеофильности π-донорных лигандов при взаимодействии с кисло- тами Бренстеда – Лоури и цинк-тетра- фенилпорфином в аprotонных растворителях	98
---	----

*Мисюн Ф. А., Ватиров В. В., Поромова И. Ю.,
Гаврилюк И. О.*

Микрохирургический комплекс Мисюна для воспроизведения металлоза роговицы глаза. П. Устройства для проведения микрохирур- гических операций и микрофотовидеофик- сации	105
--	-----

Комкова О. П., Образцова А. М., Сидорова Н. А.

Антилизоцимная активность <i>Escherichia coli</i> , выделенной на разных этапах естественной циркуляции вида	110
---	-----

Резюме

Лепешева И. А.

Рец. на кн.: Болгов, Анатолий Ефремович. Айрширы в XXI веке	114
--	-----

Юбилей

К 70-летию Е. Ф. Марковской	117
---------------------------------------	-----

Contents

Журнал «Ученые записки Петрозаводского государственного университета» включен в новый Перечень ведущих рецензируемых журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук, с 01.12.2015 года по отрасли «Биологические науки», специальности: «Общая биология» и «Физико-химическая биология»

Журнал включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ) с 2008 года

Журнал включен в Реферативный журнал и Базы данных ВИНИТИ РАН

Сведения о журнале публикуются в международной справочной системе по периодическим и продолжающимся изданиям «Ulrich's Periodicals Directory»

Сведения о журнале и его архиве передаются в ОАО «Агентство „Книга-Сервис“» и размещаются на базовом интернет-ресурсе www.rucont.ru

Журнал и его архив размещаются в «Университетской библиотеке онлайн» по адресу <http://biblioclub.ru>

Сведения о журнале и его архиве передаются в открытую научную электронную библиотеку «CYBERLENINKA» и размещаются по адресу: cyberleninka.ru

**Требования к оформлению статей см.:
<http://uchzap.petrsu.ru/files/reg.pdf>**

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик О. Л. Добрынина. Верстка С. П. Иванова

Дата выхода в свет 31.03.2016. Формат 60×90^{1/8}. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 125 экз.). Изд. № 30

Индекс 66093. Цена свободная.

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-37987
от 2 ноября 2009 г. выд. Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Отпечатано в типографии Издательства Петрозаводского государственного университета

Адрес редакции, издателя и типографии:
185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

АНАТОЛИЙ ЕФРЕМОВИЧ БОЛГОВ

доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой зоотехнии, рыбоводства и товароведения агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

bolg@petrsu.ru

ИРИНА ПЕТРОВНА КОМЛЫК

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехнии, рыбоводства и товароведения агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

irinakoml@rambler.ru

ПАВЕЛ ИВАНОВИЧ КАЛИНИН

главный зоотехник, ОАО «Мегрега» (Петрозаводск, Российская Федерация)

bolg@petrsu.ru

СТАТИСТИКО-БИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ СОСТАВА И СВОЙСТВ МОЛОКА КОРОВ АЙРШИРСКОЙ ПОРОДЫ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОЙ ТЕХНОЛОГИИ*

Повышение качества и безопасности молочного сырья, молока и молочных продуктов имеет важное производственное, экономическое, селекционное и социальное значение. Целью работы было изучить изменчивость, распределение и взаимосвязь показателей качества молока коров в условиях индустриального производства в процессе ежемесячного мониторинга. Установлено, что исследованные показатели обладают биометрическими и селекционными параметрами, необходимыми для контроля состава и свойств молока при его реализации и проведении селекции в стаде. Дан анализ изменчивости содержания в молоке жира, белка, сухого вещества (СВ), сухого обезжиренного молочного остатка (СОМО), лактозы, мочевины, температуры замерзания и количества соматических клеток у коров с удоем более 7300 кг молока при беспривязном и беспастбищном содержании. Низкой изменчивостью обладают СВ (6,7 %), СОМО (4,7 %) и лактоза (5,8 %), повышенной – содержание жира (15,7 %), белка (10,3 %), мочевины (19,6 %) и очень высокой – количество соматических клеток (315,3 %). Расчеты и сравнение величин средней арифметической (\bar{X}), медианы (Me), моды (Mo), коэффициентов асимметрии (As) и эксцесса (Ex) показали, что распределение коров по содержанию в молоке СОМО фактически полностью согласуется с нормальной кривой. Распределение по содержанию жира и белка отличается малой величиной моды, положительными коэффициентами асимметрии и эксцесса и фактически отклоняется от нулевой гипотезы. Полностью не подчиняется нормальному закону распределение коров по количеству соматических клеток в молоке из-за больших различий в величине средней арифметической (292 тыс.), медианы (57 тыс.) и моды (25 тыс.), очень высоких положительных коэффициентов асимметрии и эксцесса. Рекомендуется использовать показатель содержания мочевины в молоке как индикатор состояния здоровья коров, добиваться снижения количества соматических клеток до 200 тыс./ см^3 и менее.

Ключевые слова: айрширская порода, состав молока, соматические клетки, изменчивость и взаимосвязь показателей молока

ВВЕДЕНИЕ

Оптимизация показателей качества молока при высокой продуктивности коров (7000 кг молока и более), индустриализации процессов их обслуживания, необходимость повышения «технологичности» молока является актуальной проблемой [1], [5], [7], [8]. Обеспечение рентабельной работы молочных комплексов также во многом зависит от качества производимого молочного сырья. Все это обуславливает необходимость систематического мониторинга качества молока как для повышения эффективности производства, так и в селекционных целях. Однако существующие

системы контроля и структура показателей нуждаются в дальнейших исследованиях для поиска путей более эффективного их использования в практической работе специалистов.

В молочном скотоводстве проводится систематическая работа, целью которой являются повышение продуктивности животных и улучшение состава молока.

Научный интерес представляет изучение изменчивости и взаимосвязи комплекса признаков молочной продуктивности. Такие показатели химического состава молока, как содержание жира, белка, используются в селекционной ра-

боте, другие (точка замерзания) оцениваются только в сборном молоке, являясь критериями его натуральности. Наличие продуктов белкового обмена веществ в молоке (мочевина и др.) исследуют обычно выборочно для контроля сбалансированности рационов молочных животных. Количество соматических клеток в молоке является показателем здоровья стада. По экономическим соображениям на сельхозпредприятиях используют косвенные методы диагностики мастита лактирующих коров, а на перерабатывающих предприятиях исследуют только сборное молоко. Все указанные показатели в комплексе характеризуют органолептические, биологические, химические, физические и технологические свойства молока [2], [4], [9], [11]. Их индивидуальный учет при селекции и эксплуатации животных важен.

Цель исследования – изучить изменчивость и взаимосвязь показателей молока коров в условиях индустриального производства в процессе ежемесячного мониторинга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа проведена в стаде айрширской породы на племенном заводе «Мегрега» (Республика Карелия). Животные содержатся на молочном комплексе без привязи и без пастища, доение – в доильном зале DeLaval на установке типа «ЕвроПараллель» на 32 коровы, с автоматизированной раздачей кормов. Средний удой коров за лактацию был равен 7305 кг молока с 3,97 % жира и 3,28 % белка (бонитировка за 2014 год). Анализ проведен по результатам контрольных доек 992 коров в апреле 2015 года. Молоко исследовали в лаборатории ООО «НПЦ “Селекция”» методом лазерной инфракрасной спектрометрии. Были учтены следующие показатели химического состава: массовая доля жира (МДЖ), белка (МДБ), лактозы (МДЛ), мочевины, содержание сухого вещества (СВ) и сухого обезжиренного молочного остатка (СОМО). Определены также точка

замерзания и количество соматических клеток (КСК).

Проведена биометрическая обработка данных с помощью программы Excel. Рассчитаны распределение, средние значения признаков ($\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$), мода (Мо), медиана (Ме), а также среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент изменчивости (Сv), корреляция ($r \pm m_r$), коэффициенты асимметрии (As) и эксцесса (Ex).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам нашего исследования установлена типичная величина содержания в молоке сухого вещества (12,59 %) и СОМО (8,61 %) (табл. 1). По литературным данным [2], среднее содержание СВ составляет 12,5 % при колебаниях признака от 10,0 до 16,5 %, СОМО – 8,7 % (от 6,6 до 10,3 %).

Следует отметить, что в данном высокопродуктивном стаде содержание жира в молоке недостаточно высокое (4,02 %) и не достигает стандарта породы.

Содержание белка в молоке достаточно высокое (3,30 %).

Лактоза важна при кормлении детей, однако ее присутствие в рационах взрослых часто нежелательно из-за ее непереносимости. Содержание лактозы имеет технологическое значение, так как она незаменима при производстве кисломолочных продуктов. При среднем содержании лактозы в молоке исследуемых животных 4,72 % изменчивость была низкой и составила 5,8 %, что объяснимо: на величину этого показателя генетические и патологические факторы оказывают незначительное влияние.

Мочевина относится к небелковым азотистым веществам и является продуктом белкового обмена веществ. Нормальное содержание мочевины в молоке 15–30 мг % [3], [4]. И низкий, и высокий уровень мочевины нежелателен. В молоке айрширских коров на племзаводе «Мегрега» при среднем содержании мочевины (30,36 мг %),

Изменчивость показателей суточной пробы молока

Показатели	n	lim	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$	σ	Cv, %
Суточный удой, кг	397	3–46	$22,9 \pm 0,4$	7,6	33,1
Сухое вещество, %	992	10,41–16,49	$12,59 \pm 0,03$	0,84	6,7
в т. ч. СОМО, %	992	7,27–10,07	$8,61 \pm 0,01$	0,40	4,7
МДЖ, %	992	2,32–7,61	$4,02 \pm 0,02$	0,63	15,7
МДБ, %	992	2,33–4,89	$3,30 \pm 0,01$	0,34	10,3
МДЛ, %	992	3,12–5,22	$4,72 \pm 0,01$	0,27	5,8
Мочевина, мг %	992	4,90–51,50	$30,36 \pm 0,19$	5,96	19,6
Точка замерзания, °С	992	от –0,435 до –0,550	$-0,5073 \pm 0,0003$	0,0104	2,05
КСК, тыс./см ³	988	2–9999	292 ± 29	920	315,3

Таблица 1

соответствующем норме, колебания составили от 4,90 до 51,50 мг%. Высокий верхний уровень связан, на наш взгляд, с нарушением белкового обмена веществ в организме коров из-за несбалансированности рациона и высокого содержания концентрированных кормов, что может привести к кетозам, нарушению воспроизведения и раннему выбытию из стада коров, часто наиболее продуктивных.

К соматическим клеткам относятся эпителиальные клетки молочной железы, клетки крови и др. КСК является одним из показателей благополучия стада в отношении воспалительных процессов в вымени. В норме КСК не должно превышать 100–200 тыс./см³. Например, в Финляндии КСК в молоке коров айрширской породы в среднем равно 164 тыс./см³, голштинской – 187 тыс./см³. В Великобритании у коров семи молочных пород в целом по стране этот показатель варьирует от 149 до 192 тыс./см³ [14]. При реализации на перерабатывающие предприятия России в молоке высокого качества КСК не должно превышать 400 тыс./см³. Не подлежит реализации молоко с КСК более 1 млн/см³. Существуют различные методы определения КСК, однако в основном они применяются именно для сборного молока. На племзаводе «Мегрега» среднее содержание соматических клеток было на уровне 292 тыс./см³, что соответствует высшему сорту при сдаче молока на перерабатывающие предприятия. При этом КСК в индивидуальных пробах молока варьирует от 2 тыс. до 9,99 млн/см³. Как указывалось ранее, очень высокое содержание КСК свидетельствует о восприимчивости коров к маститу. Низкое КСК не всегда желательно, поскольку в сборном молоке может свидетельствовать о фальсификации. Причины снижения содержания соматических клеток в молоке коров, особенно в отношении индивидуальных проб, недостаточно изучены.

При анализе величин коэффициентов изменчивости показателей молока установлено, что низкая изменчивость характерна для сухого вещества, СОМО и лактозы – 6,7%; 4,7%; 5,8% соответственно. Повышенная изменчивость зафиксирована по содержанию жира, белка и мочевины – 15,7%; 10,3%; 19,6% соответственно. Средняя изменчивость содержания жира в молоке коров наиболее распространенных пород в РФ – от 5 до 14%, белка – от 2,5 до 9,3% [12], [13]. Очень высокой изменчивостью характеризуется КСК – 315,3%. Это является отражением больших различий в восприимчивости разных коров к воспалительным процессам в вымени.

Для оценки характера распределения коров по показателям молока были построены гистограммы. При проверке гипотезы нормальности распределения исходили из того, что оно подчиняется нормальному закону, если средняя арифметическая (\bar{X}), медиана (Me) и мода (Mo) признака одинаковы или близки по величине [6]. Были определены также коэффициенты асимметрии (As) и эксцесса (Ex). Распределение оценивали как соответствующее нормальному закону при величине t_{As} и $t_{Ex} < 3,0$.

Расчеты показали, что почти полностью согласуется с нормальной кривой распределение коров по содержанию в молоке СОМО ($\bar{X} = 8,61$; $Me = 8,62$; $Mo = 8,69\%$). В основном соответствует нормальному распределение коров по содержанию в молоке мочевины (30,36; 30,35; 29,50 мг%, рис. 1) и по температуре замерзания (-0,507; -0,507; -0,509 °C, рис. 2). Кривые по этим признакам можно охарактеризовать как симметричные ($t_{As} < 3$) островершинные ($Ex = +0,84$; $t_{Ex} = 5,4$ и $Ex = +2,97$; $t_{Ex} = 19,1$ соответственно). Что касается основных компонентов сухого вещества молока, то распределение коров по содерж-

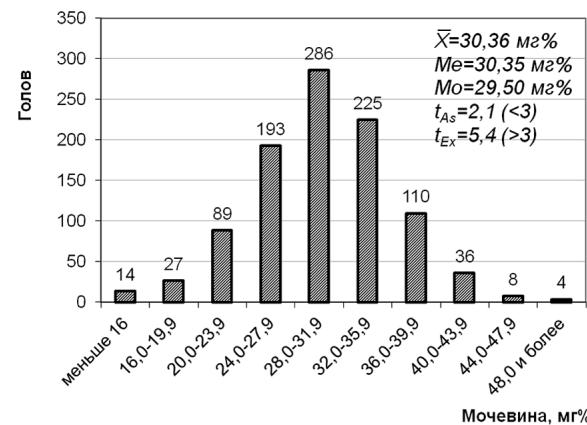


Рис. 1. Распределение коров по массовой доле мочевины в молоке

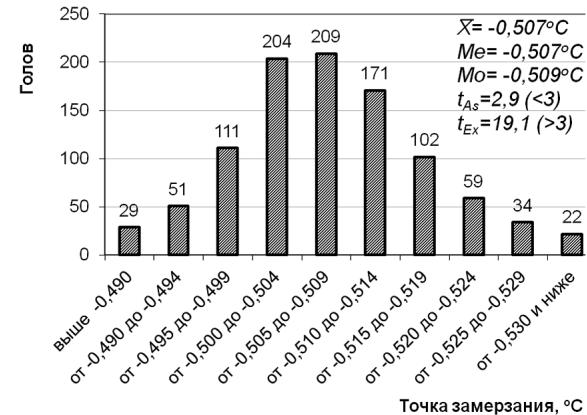


Рис. 2. Распределение коров по точке замерзания молока

жанию жира (4,02; 3,93; 3,58 %) и белка (3,30; 3,25; 3,08 %) отличается малой величиной моды, положительными коэффициентами асимметрии (+0,86 и +0,75 соответственно, $t_{As} > 3$) и эксцесса (+1,70 и +0,99 соответственно, $t_{Ex} > 3$) и фактически отклоняется от нулевой гипотезы. Данная особенность объясняется, на наш взгляд, высокой отрицательной корреляцией удоя с содержанием жира и белка в молоке, которая обусловливает проявление положительной асимметрии.

Полностью не подчиняется нормальному закону распределение коров по количеству соматических клеток в молоке (рис. 3). Установлены большие различия в величинах средней арифметической (292 тыс.), медианы (57 тыс.) и моды (25 тыс.). Асимметрия положительная ($As = +6,31$; $t_{As} = 81,2$), кривая островершинная ($Ex = +45,33$; $t_{Ex} = 291,6$). В данном случае асимметрия и эксцесс проявляются вследствие, как мы считаем, еще более сильных систематически действующих на признак факторов – выявления и лечения больных маститом коров, что приводит к снижению КСК и существенному искажению картины нормального распределения.

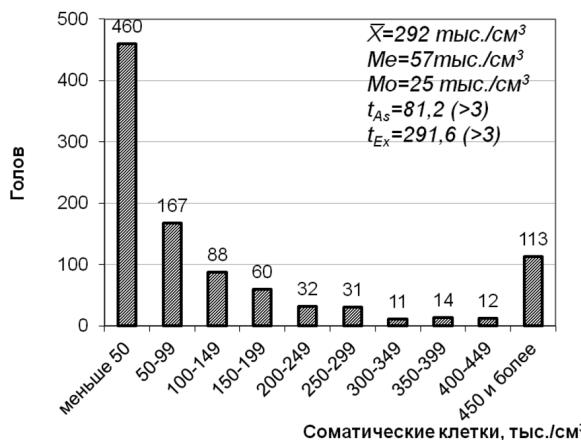


Рис. 3. Распределение коров по КСК в молоке

В табл. 2 представлены вычисленные коэффициенты корреляции между исследованными признаками. Выявлена высокая отрицательная связь величины суточного удоя с уровнем в молоке сухих веществ, СОМО, жира и белка (г от -0,416 до -0,640) и слабая отрицательная корреляция с КСК (-0,120), что согласуется с литературными данными [10]. Точка замерзания молока в высокой степени коррелирует с суточным удоем (+0,569), а на уровень мочевины величина удоя не влияет (+0,073). Количество лактозы в молоке в определенной степени зависит от величины удоя (+0,357) и СОМО (+0,412), но находится в обратной корреляции с содержанием белка (-0,312) и жира (-0,175). Количество мочевины в молоке антагонистически взаимодействует в невысокой степени с сухим веществом (-0,099), СОМО (-0,178), уровнем белка (-0,254).

Точка замерзания молока отрицательно коррелирует с главными компонентами сухих веществ (г от -0,275 до -0,562), за исключением лактозы, повышение уровня которой обусловливает рост температуры замерзания молока (+0,357). Точка замерзания молока фактически не зависит от количества в нем мочевины (-0,010). Количество соматических клеток из всех исследованных компонентов молока больше всего влияет на уровень лактозы, находясь с ним в обратной связи (-0,295). Снижение КСК предрасполагает к более высоким показателям СОМО и мочевины, но намного слабее (-0,072 и -0,079).

С другой стороны, некоторое повышение КСК происходит, очевидно, на фоне роста содержания в молоке жира (+0,074) и белка (+0,140). Увеличение КСК в молоке может в небольшой степени обусловить снижение точки замерзания (-0,126). В исследовании В. А. Другаковой [5] установлено, что с ростом КСК снижается жирность, увеличивается белковость, снижается содержание лактозы, повышается точка замерзания.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между показателями молока в суточном удое

Коррелируемые показатели	СВ, %	СОМО, %	МДЖ, %	МДБ, %	МДЛ, %	Мочевина, мг%	Точка замерзания, °C	КСК, тыс./см ³
Суточный удой, кг	-0,568***	-0,416***	-0,552***	-0,640***	+0,357***	0,073	+0,569***	-0,120*
СВ, %	x	+0,764***	+0,910***	+0,736***	+0,067*	-0,099**	-0,477***	0,017
СОМО, %	x	x	+0,430***	+0,732***	+0,412***	-0,178***	-0,275***	-0,072*
МДЖ, %	x	x	x	+0,566***	-0,175***	-0,009	-0,498***	+0,074*
МДБ, %	x	x	x	x	-0,312**	-0,254***	-0,562***	+0,140***
МДЛ, %	x	x	x	x	x	+0,104**	+0,357***	-0,295***
Мочевина, мг%	x	x	x	x	x	x	-0,01	-0,079*
Точка замерзания, °C	x	x	x	x	x	x	x	-0,126***

Примечание. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследованные показатели качества молока в суточном удое коров в условиях молочного комплекса характеризуются объективностью, обладают биологическими и селекционными параметрами, необходимыми для контроля состава и свойств молока при его реализации и

проводении селекции в стаде. Целесообразно рассматривать и использовать показатель содержания мочевины в молоке как индикатор состояния обмена веществ в организме коров и их здоровья. Необходимо усовершенствовать систему обслуживания животных с целью снижения количества соматических клеток в молоке до 200 тыс./см³ и менее.

* Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев О. Д. Молочная продуктивность, химический состав и технологические свойства молока коров красно-пестрой породы – дочерей голштинских быков голландской селекции: Автoref. дисс. ... канд. с.-х. наук. Саранск, 2012. 20 с.
2. Барabanщиков Н. В., Шувариков А. С. Молочное дело. М.: Изд-во МСХА, 2000. 348 с.
3. Букаров Н. Г., Кисель Е. Е., Белякова А. Н. Оценка состояния обмена веществ дойных коров по составу молока // Молочное и мясное скотоводство. 2015. № 4. С. 16–18.
4. Гробатова К. К. Биохимия молока и молочных продуктов. СПб.: ГИОРД, 2003. 320 с.
5. Другакова В. А. Организационно-технологические приемы управления качеством молока в молочном скотоводстве: Автoref. дисс. ... канд. с.-х. наук. Горки, 2013. 22 с.
6. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
7. Мухаметгалиев Н. Н. Использование генетической и параптической изменчивости белкового состава молока коров для улучшения технологических свойств сырья и повышения качества молочных продуктов: Автoref. дисс. ... д-ра биол. наук. Казань, 2006. 47 с.
8. Сычева О. В. Научно-практическое обоснование основных факторов, формирующих качество молока-сырья в современном производстве: Автoref. дис. ... д-ра с.-х. наук. Казань, 2006. 47 с.
9. Хаертдинов Р. А., Гаталлин А. М. Селекция на повышение белковости и улучшение технологических свойств молока. Казань: Матбуат йорты, 2000. 132 с.
10. Чекмeneva Н. Ю. Уровень соматических клеток в молоке коров айрширской породы // Сборник научных трудов ВНИИГРЖ. СПб., 2011. С. 82–86.
11. Шидловская В. П. Органолептические свойства молока и молочных продуктов: Справочник. М.: КолосС, 2004. 360 с.
12. Эйснер Ф. Ф. Использование селекционных признаков в скотоводстве. Киев: Урожай, 1976. 136 с.
13. Эрнст Л. К. Генетические основы и методы разведения крупного рогатого скота. М.: Россельхозиздат, 1977. С. 130–170.
14. CDI, Breed Performance Statistics, 2011. Available at: <http://www.brownswiss.org/forms/CDI%20stats%202011.pdf> (accessed 20.11.2015).

Bolgov A. E., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Komlyk I. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Kalinin P. I., OAO "Megrega" (Petrozavodsk, Russian Federation)

STATISTICAL AND BIOMETRIC PARAMETERS OF MILK COMPOSITION AND PROPERTIES OF AYRSHIRE BREED COWS IN CONDITIONS OF INDUSTRIAL TECHNOLOGY

Improvement of quality and safety of raw milk, milk and dairy products has important production, economic, selection and social value. The purpose of this work was to study variability, distribution and relationship of milk quality indexes in the conditions of industrial production in the course of monthly monitoring. It is established that the studied indexes exhibit the biometric and selection parameters necessary to control milk structure and properties and to carry out selection in herd. The analysis shows variability of fat, protein, solids, nonfat milk solids, lactose, urea content in milk, temperature of freezing and quantity of somatic cells for cows with milk yield of more than 7300 kg kept in yard housing and with zero grazing. Low variability is characteristic for milk solids (6,7 %), nonfat milk solids (4,7 %) and lactoses (5,8 %), raised one – for fat (15,7 %), protein (10,3 %), urea (19,6 %) content and very high one – for quantity of somatic cells (315,3 %). Calculations and comparison of sizes of arithmetic average (X), medians (Me), modes (Mo), skewness (As) and kurtosis (Ex) showed that distribution of cows according to nonfat milk solids actually completely coordinates with a normal curve. Distribution according to the content of fat and protein differs in the small size of mode, with positive skewness and kurtosis and actually deviates from zero hypothesis. Distribution of cows by quantity of somatic cells in milk does follow the normal law of distribution because of large distinctions in values of the arithmetic average (292 thousand), medians (57 thousand), mode (25 thousand), with very high positive coefficients of skewness and kurtosis. It is recommended to use milk urea content index as a cow's health indicator, to achieve decrease of somatic cells quantity up to 200 thousand/cm³ and less.

Key words: Ayrshire breed, composition of milk, somatic cells, variability and relationship of indicators of milk

REFERENCES

1. A n d r e e v O. D. *Molochnaya produktivnost', khimicheskiy sostav i tekhnologicheskie svoystva moloka korov krasno-pestroy porody – dochery golshtinskikh bykov gollandskoy selektsii: Avtoref. diss. ... kand. s.-kh. nauk* [Milk productivity, chemical composition and technological properties of red-and white breed cows – daughters of holstein bulls of dutch selection: PhD. agricultural sci. diss.]. Saransk, 2012. 20 p.
2. B a r a b a n s h c h i k o v N. V., S h u v a r i k o v A. S. *Molochnoe delo* [Dairy science]. Moscow, 2000. 348 p.
3. B u k a r o v N. G., K i s e l' E. E., B e l y a k o v a A. N. Assessment of metabolism in dairy cows by milk composition [Otsenka sostoyaniya obmena veshchestv doynykh korov po sostavu moloka]. *Molochnoe i myasnoe skotovodstvo*. 2015. № 4. P. 16–18.
4. G o r b a t o v a K. K. *Biokhimiya moloka i molochnykh produktov* [Biochemistry of milk and dairy products]. St. Petersburg, GIORD Publ., 2003. 320 p.
5. D r u g a k o v a V. A. *Organizatsionno-tehnologicheskie priemy upravleniya kachestvom moloka v molochnom skotovodstve: Avtoref. diss. ... kand. s.-kh. nauk* [Organizational and technological methods of milk quality management in dairy cattle breeding: PhD. agricultural sci. diss.]. Gorki, 2013. 22 p.
6. L a k i n G. F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, 1990. 352 p.
7. M u k h a m e t g a l i e v N. N. *Ispol'zovanie geneticheskoy i paratipicheskoy izmenchivosti belkovogo sostava moloka korov dlya uluchsheniya tekhnologicheskikh svoystv syr'ya i povysheniya kachestva molochnykh produktov: Avtoref. diss. ... d-ra biol. nauk* [Using the genetic and paratypic variability of protein composition of milk to improve the technological properties of raw milk and improve the quality of dairy products: PhD. biol. sci.]. Kazan', 2006. 47 p.
8. S y c h e v a O. V. *Nauchno-prakticheskoe obosnovanie osnovnykh faktorov, formiruyushchikh kachestvo moloka-syr'ya v sovremenном proizvodstve: Avtoref. diss. ... d-ra s.-kh. nauk* [Scientific and practical substantiation of the main factors shaping the quality of raw milk in modern production: PhD. agricultural sci. diss.]. Kazan', 2006. 47 p.
9. K h a e r t d i n o v R. A., G a t a u l l i n A. M. *Selektsiya na povyshenie belkovosti i uluchshenie tekhnologicheskikh svoystv moloka* [Breeding to increase the protein content and improve the technological properties of milk]. Kazan', 2000. 132 p.
10. C h e k m e n e v a N. Yu. Level of somatic cells in milk of ayrshire breed cows [Uroven' somaticeskikh kletok v moloke korov ayrshirskoy porody]. *Sbornik nauchnykh trudov VNIIGRZH*. St. Petersburg, 2011. P. 82–86.
11. S h i d l o v s k a y a V. P. *Organolepticheskie svoystva moloka i molochnykh produktov* [Organoleptic properties of milk and dairy products]. Moscow, 2004. 360 p.
12. E y s n e r F. F. *Ispol'zovanie selektsionnykh priznakov v skotovodstve* [Using of selection indicators in the cattle breeding]. Kiev, 1976. 136 p.
13. E r n s t L. K. *Geneticheskie osnovy i metody razvedeniya krupnogo rogatogo skota* [Genetic basis and methods of cattle breeding]. Moscow, 1977. P. 130–170.
14. CDI, Breed Performance Statistics, 2011. Available at: <http://www.brownswiss.org/forms/CDI%20stats%202011.pdf>. (accessed 20.11.2015).

Поступила в редакцию 24.12.2015

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА ГУЛЯЕВА

аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
gln7408@gmail.com

КИРА ВЛАДИМИРОВНА МОРОЗОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
mkv25@bk.ru

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
volev10@mail.ru

НАДЕЖДА НИКОЛАЕВНА НИКОЛАЕВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nnnikol@krc.karelia.ru

ДИАНА СЕРГЕЕВНА ЗАПЕВАЛОВА

старший биолог лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
dszapovalova@mail.ru

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ ДОМИНАНТНЫХ ВИДОВ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ*

Приводится анатомо-морфологическая характеристика листьев некоторых видов галофитов (*Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. и *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC). Эти виды широко представлены в растительных сообществах прибрежных территорий арктических морей. Исследование проводилось в течение двух полевых сезонов (2013–2014 годы) в Мурманской области, в окрестностях поселка Дальние Зеленцы, на приливно-отливной зоне побережья Баренцева моря. Представлены данные по площади листьев, анатомические характеристики тканей листовых пластинок и их количественные показатели. Для оценки пластичности видов использован коэффициент вариации (CV). В ходе проведенных исследований было показано, что изученные виды, произрастающая в условиях приморских экотопов, имеют не только признаки, связанные с засолением, но и разнообразные анатомические приспособления, обеспечивающие их устойчивость к периодическому заливанию, смене температуры, светового режима, газовой среды, механическому воздействию на побережье Баренцева моря.

Ключевые слова: *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC, анатомическая структура листа, пластичность, прибрежная зона, Баренцево море

Приливная зона голарктических морей характеризуется гетерогенностью и формированием большого разнообразия локальных условий для биоты [6], а обитающие на ней растения входят в азональный флористический комплекс [11] и имеют ряд приспособлений к нестабильным условиям среды в суточной сезонной динамике (периодичность заливания, смена освещенности, температуры, засоления и других факторов). Известно, что в этих условиях может обитать ограниченное число видов. Парциальная приморская флора побережий Баренцева моря включает 49

таксонов в ранге видов и подвидов, относящихся к 23 семействам и 35 родам, что составляет 10 % от общей флоры всего баренцевоморского побережья Кольского полуострова [6]. Флора побережий всей Российской Арктики включает 113 видов сосудистых растений (12 % от всей флоры Арктики), относящихся к 62 родам и 31 семейству [11].

Изучение анатомической структуры является признанным методом выявления адаптационных возможностей растений к различным экологическим условиям [7]. Особую роль играет анатоми-

ческая структура листьев, в которых осуществляются жизненно важные функции. Адаптация растений к экологическим условиям проявляется в образовании разных типов строения мезофилла листа [4]. Кроме того, факторы среды влияют на количественные показатели ассимиляционной ткани. Изменения количества, размеров и формы клеток этой ткани представляют собой конкретные пути создания оптимальной структуры мезофилла листа в зависимости от экологических условий [7].

Основные работы в этом направлении проводятся на прибрежных территориях более южных морей [2], [4], [10], [17], которые отличаются видовым составом. В настоящее время работы, посвященные структурно-функциональным особенностям растений голарктических морей, единичны. Известны работы по изучению анатомии листьев приморских галофитов Европы [14] и Дальнего Востока [1], [3], в которых нет данных по приморским галофитам северных морей. В Карелии исследованы анатомо-морфологические особенности листьев галофитов *Tripolium vulgare* Ness [8], *Triglochin maritima* L. [9]. Однако в целом проблема структурных адаптаций видов приморской флоры голарктических морей, особенно на территории России, остается слабо изученной. Особое внимание заслуживают доминантные виды приливно-отливной зоны, которые занимают широкий спектр экотопов на этой территории, в том числе *Triglochin maritima* L. и *Plantago maritima* L., а также виды, которые занимают ограниченный спектр локальных условий, – *Cochlearia arctica* Schlecht et DC.

Цель исследования – выявить анатомо-морфологические особенности листьев доминантных видов галофитов: подорожника морского (*Plantago maritima* L.), триостренника приморского (*Triglochin maritima* L.) и ложечницы арктической (*Cochlearia arctica* Schlecht. et DC), которые являются приспособлениями к условиям приливно-отливной зоны побережья Баренцева моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были выбраны виды, широко распространенные на побережье Баренцева моря, – *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. и *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC.

Исследование проводилось в течение двух полевых сезонов в 2013–2014 годах в Мурманской области, в окрестностях поселка Дальние Зеленцы на побережье Баренцева моря (69°05'N, 36°02'E) (губа Ярнышная). Для этого района исследования характерен субарктический климат с прохладным коротким летом и мягкими зимами. Средняя месячная температура января

–10 °C, июля 9–10 °C, безморозный период длится 100–120 дней, годовое количество осадков 500–700 мм. Интенсивность фотосинтетически активной радиации варьирует от 280–370 Вт/m² в солнечные дни до 80–140 Вт/m² в пасмурные дни в летний период [5]. На исследуемой территории в кутовой части губы Ярнышная была заложена модельная трансекта длиной 100 м и шириной 10 м от коренного берега, сложенного каменными валунами до линии уреза малой воды в отлив.

На трансекте были заложены две пробные площади (ПП1 и ПП2) размером 5 × 5 м, отличающиеся продолжительностью времени залиивания в полный прилив.

ПП1 заложена в зоне супралиторали в 5 м от обрывистого абразионного берега. Почва – песчаный грунт с примесью галечно-гравийного и крупнообломочного материала, имеются скальные выходы и ручей, впадающий в море. ПП1 обычно не заливается, изредка покрывается водой при нагонных ветрах, сильных штормовых ветрах, во время самых высоких сизигийных приливов. На ПП1 общее покрытие видов около 80 %, доминируют *Plantago maritima* (20 %), *P. subpolaris* (40 %), *Carex salina* (70 %), *Puccinellia maritima* (30 %), содоминируют *Potentilla egedei* (5 %), *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare* (3 %), в верхней части трансекты встречаются *Festuca rubra* (20 %), *Cochlearia arctica* (5 %). Листья *C. arctica* на этой ПП были взяты для анализа.

ПП2 расположена на литорали, общее проективное покрытие видов 40 %, доминантными видами являются виды родов *Plantago* L. и *Triglochin* maritima. Почва песчано-галечно-илистая. Высота водного столба над субстратом до 90 см. Время нахождения видов под водой в полный прилив 2–3 часа. На этой ПП для анализа были взяты листья видов *Plantago maritima* и *Triglochin maritima*.

Для анализа использовались растения в фазе цветения, для каждого вида было отобрано 10 здоровых, хорошо развитых и хорошо освещенных растений и с каждого взято по 3 листа со средней части стебля для фиксации в 70 % этаноле. Площадь листьев подорожника и ложечницы измеряли в 30-кратной повторности по формуле:

$$S = a * b,$$

где a – ширина листа, b – длина листа.

Площадь листьев триостренника определяли по площади конуса в 30-кратной повторности:

$$S = \pi * r * l,$$

где r – 1/2 толщины на поперечном срезе в средней части листа, l – длина листа.

Анатомическую структуру листьев изучали на поперечных срезах при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) с увеличением 40х и 100х. Постоянные препараты готовили по стандартной методике [13], окрашивание препарата проводили сафрином. Для измерений использовали окуляр-микрометр WF10X/22 мм. Повторность измерений 100-кратная. Фотографирование препаратов выполнено с помощью документ-камеры AVerVision F30 (AVer, Тайвань). Фотографии сделаны Е. Н. Гуляевой.

Изучение морфометрических параметров мезоструктуры листа проводилось по методике А. Т. Мокроносова, Р. А. Борзенковой [7]. Подсчет устьиц проводили в поле зрения микроскопа, а затем пересчитывали на 1 мм^2 листовой поверхности. Площадь устьица вычисляли по формуле площади сферы:

$$S_{\text{у}} = \pi * D * L/4,$$

где D – длина устьица, L – ширина устьица.

Для статистической обработки данных использовали программу Microsoft Excel. Диапазон пластиности видов определяли с помощью коэффициента вариации (CV), который рассчитывали по формуле:

$$V = \sigma/M * 100 \%,$$

где σ – среднее квадратичное отклонение, M – средняя арифметическая.

Уровни варьирования приняты по Cornelissen [16]: CV > 20 % – высокий, CV = 11–20 % – средний, CV < 10 % – низкий.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Plantago maritima L. (сем. *Plantaginaceae*) – эвглофит, евразиатский гипоарктический вид, доминирующий при зарастании маршевых осушек по всему побережью Баренцева моря. Предпочитает осушки, защищенные от волновой эрозии [6].

Листья подорожника морского собраны в прикорневую розетку, мясистые, узколанцетные, цельные или по краю редкозубчатые. Площадь листьев составляет $847,8 \pm 46,8 \text{ мм}^2$ с коэффициентом вариации в среднем 30 %, толщина – $740,0 \pm 1,6 \text{ мкм}$ (CV 2 %). Мезофилл листа изопалисадный, слабо дифференцирован на палисадный и губчатый мезофилл (рис. 1А), что согласуется с данными литературы [18]. В центре листа располагаются многочисленные клетки, составляющие бесцветную водозапасающую ткань, содержащую слизь и воду [15].

Эпидерма однослойная с анизоцитными, диацитными, аномоцитными устьицами, расположенными на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа. Устьица мелкие, овальные, ха-

тично расположенные, окружены 3–5 клетками эпидермы (рис. 1Б, В). Определено, что количество устьиц на адаксиальной стороне в среднем достигает $205 \pm 4 \text{ шт./мм}^2$ с низким значением CV (10 %). На абаксиальной стороне значение этого показателя уменьшается в 1,5 раза и составляет $138 \pm 3 \text{ шт./мм}^2$ с CV 22 % (см. таблицу). Площадь устьиц, наоборот, на абаксиальной стороне ($789,0 \pm 9,4 \text{ мкм}^2$) листьев больше, чем на адаксиальной ($607,6 \pm 6,2 \text{ мкм}^2$) стороне. Коэффициент вариации изменяется от 17 до 22 %. Длина клеток верхней эпидермы $31,9 \pm 2,1 \text{ мкм}$ (CV 13 %), ширина $49,8 \pm 1,8 \text{ мкм}$ (CV 18 %). Размеры клеток нижней эпидермы: длина клеток $33,9 \pm 1,7 \text{ (CV 22 %)}$, ширина клеток меньше по сравнению с верхней эпидермой $39,2 \pm 2,3 \text{ мкм}$ (CV 28 %).

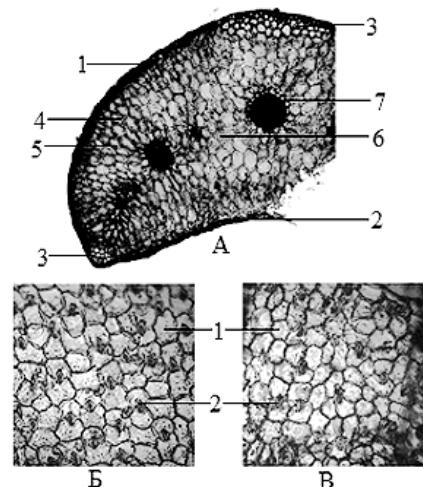


Рис. 1. Анатомическая структура листьев *Plantago maritima* L.:

А – поперечный срез листа: 1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – колленхима, 4 – палисадный мезофилл, 5 – губчатый мезофилл, 6 – водозапасающая паренхима, 7 – проводящий пучок (увеличение 4×); эпидерма верхней (Б) и нижней (В) стороны листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10×)

Длина и ширина клеток палисадного мезофилла достигают $62,4 \pm 3,3$ и $32,2 \pm 0,9 \text{ мкм}$ соответственно, CV 16–24 %. Длина клеток губчатого мезофилла $30,1 \pm 1,5 \text{ мкм}$ (CV 18 %), ширина $28,7 \pm 2,8 \text{ мкм}$ (CV 22 %). Количество хлоропластов в палисадном мезофилле 42 ± 6 шт., в губчатом мезофилле – 38 ± 5 шт., CV изменяется от 9 до 13 %.

Triglochin maritima L. (сем. *Juncaginaceae*) – эвглофит, boreальный евразиатский вид, являющийся пионером зарастания илистых маршевых осушек побережья Баренцева моря, где с большим обилием доминирует вместе с *Plantago maritima* [6].

Листья триостренника морского прикорневые, мясистые, узколинейные, желобчатые, с параллельным жилкованием, покрыты слоем кутикулы

Анатомо-морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря (окрестности пос. Дальние Зеленцы)

Показатели	<i>Plantago maritima</i> L.		<i>Triglochin maritima</i> L.		<i>Cochlearia arctica</i> Schlecht et DC	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Площадь листьев, мм^2	847,8 ± 46,8	30	650,7 ± 65,3	55	381,7 ± 9,7	14
Толщина листьев, мкм	740,0 ± 1,6	2	591,3 ± 3,3	6	801,0 ± 2,3	2
Длина клеток эпидермы (мкм)	Верхняя эпидерма	31,9 ± 2,1	13	19,6 ± 0,6	17	151,1 ± 3,1
	Нижняя эпидерма	33,9 ± 1,7	22			112,5 ± 3,1
Ширина клеток эпидермы (мкм)	Верхняя эпидерма	49,8 ± 1,8	18	18,3 ± 0,4	16	74,1 ± 1,9
	Нижняя эпидерма	39,2 ± 2,3	28			47,1 ± 1,6
Количество устьиц в 1 мм^2 (шт.)	Верхняя эпидерма	205 ± 4	10	69 ± 4	25	единично
	Нижняя эпидерма	138 ± 3	22			273 ± 5
Площадь устьиц (мкм ²)	Верхняя эпидерма	607,6 ± 6,2	22	1107,6 ± 13,7	12	—
	Нижняя эпидерма	789,0 ± 9,4	17			664,2 ± 14,1
Длина клеток мезофилла (мкм)	Палисадный	62,4 ± 3,3	16	55,0 ± 1,5	10	119,8 ± 2,6
	Губчатый	30,1 ± 1,5	18	31,4 ± 2,3	18	75,5 ± 2,4
Ширина клеток мезофилла (мкм)	Палисадный	32,2 ± 0,9	24	18,4 ± 2,9	16	63,0 ± 2,1
	Губчатый	28,7 ± 2,8	22	29,7 ± 2,1	18	75,0 ± 1,8
Количество хлоропластов в клетках мезофилла (шт.)	Палисадный	42 ± 6	9	42 ± 2	7	53 ± 4
	Губчатый	38 ± 5	13	39 ± 4	15	37 ± 3

лы. По данным исследования, площадь листьев $650,7 \pm 65,3 \text{ мм}^2$, коэффициент вариации 55 % (см. таблицу). Толщина листьев составляет $591,3 \pm 3,3$ мкм с коэффициентом вариации 6 %.

Эпидерма однослойная, состоит из мелких, изодиаметрических клеток с толстыми стенками (рис. 2Б). Длина клеток составляет $19,6 \pm 0,6$ мкм (CV 17 %), ширина – $18,3 \pm 0,4$ мкм (CV 16 %). Устьица паразитные, расположены параллельными рядами на относительно равном расстоянии друг от друга. Количество устьиц в среднем насчитывает 69 ± 4 шт. на 1 мм^2 (CV 25 %), площадь устьиц – $1107,6 \pm 13,7 \text{ мм}^2$ (CV 12 %).

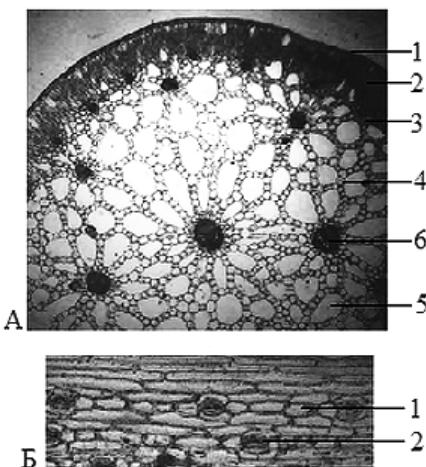


Рис. 2. Анатомическая структура листьев *Triglochin maritima* L.:

А – поперечный срез листа: 1 – эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – аэренхима, 5 – межклетник, 6 – проводящий пучок (увеличение 40x); Б – эпидерма листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10x)

Мезофилл имеет центрическое строение (рис. 2А). Палисадный мезофилл из 2 (реже 3) слоев, что подтверждается данными литературы [17]. В центре листовой пластинки образуется аэренхима с крупными межклетниками с большим числом (до 25 шт.) закрытых проводящих пучков, окруженных клетками склеренхимы в проекции центрального проводящего пучка. Клетки палисадного мезофилла имеют длину $55,0 \pm 1,5$ мкм, ширину $18,4 \pm 2,9$ мкм. Коэффициент варьирования этих показателей анатомической структуры листа составляет 10 и 16 % соответственно. Длина и ширина клеток губчатого мезофилла $31,4 \pm 2,3$ (CV 18 %) и $29,7 \pm 2,1$ мкм (CV 18 %). Количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла 42 ± 6 шт., в клетках губчатого мезофилла 39 ± 4 шт. CV 7–15 %.

Cochlearia arctica Schlecht et DC (сем. *Brassicaceae*) – эвгaloфит, циркумполярный арктический вид. Предпочитает нейтральные или щелочные солончаковые почвы первичных маршей и штормовые выбросы водорослей на побережье Баренцева моря [6]. Листья собраны в прикорневую розетку, длинночерешковые, яйцевидные или сердцевидные. Площадь листьев составляет $381,7 \pm 9,7 \text{ мм}^2$ с коэффициентом варьирования 14 %, толщина листа – $801,0 \pm 2,3$ мкм (CV 2 %). Мезофилл листа дорсовентральный (рис. 3А) с 2–3 слоями клеток палисадной паренхимы и 4–6 слоями рыхло расположенных клеток губчатой паренхимы.

Эпидерма однослойная с анизоситным или аномоцитным типами устьиц. Устьичный аппарат окружен 2–4 клетками, практически не отли-

чающимися от клеток эпидермы. Устьица овальные и расположены хаотично [12]. Установлено, что количество устьиц на абаксиальной стороне 273 ± 5 шт. на 1 mm^2 , коэффициент варьирования 19 % (см таблицу). Площадь устьиц у этого вида составляет $664,2 \pm 14,1 \text{ мкм}^2$ с коэффициентом варьирования 20 %. На абаксиальной стороне листа устьица встречаются единично.

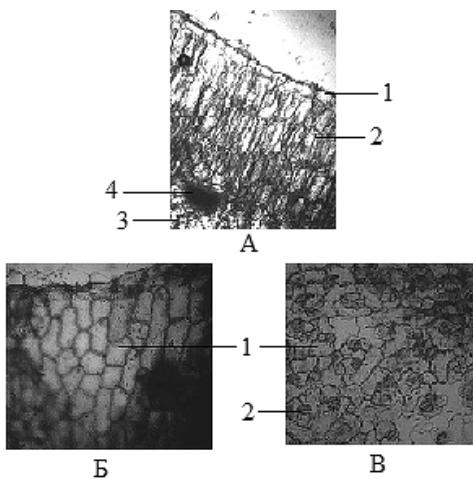


Рис. 3. Анатомическая структура листьев *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC.:

А – фрагмент поперечного среза листа: 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – проводящий пучок (увеличение 4×); эпидерма верхней (Б) и нижней (В) стороны листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10×).

Клетки верхней эпидермы округлые (рис. 3Б), крупнее клеток нижней эпидермы в 1,5–2 раза (длина $151,1 \pm 3,1 \text{ мкм}$ и ширина $74,1 \pm 1,9 \text{ мкм}$, CV 20 и 27 % соответственно). Стенки клеток нижней эпидермы округло-извилистые (рис. 3В). Длина клеток $112,5 \pm 3,1 \text{ мкм}$ (CV 27 %), ширина $47,1 \pm 1,6 \text{ мкм}$ (CV 36 %). Размеры эпидермальных клеток на нижней стороне листьев имеют более высокий коэффициент варьирования.

Клетки палисадного мезофилла следующих размеров: длина – $119,8 \pm 2,6 \text{ мкм}$, ширина – $63,0 \pm 2,1 \text{ мкм}$. Коэффициент варьирования этих показателей анатомической структуры листа составляет 11 и 17 % соответственно. Длина и ширина клеток губчатого мезофилла $75,5 \pm 2,4$ (CV 7 %) и $75,0 \pm 1,8 \text{ мкм}$ (CV 8 %). Количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла 53 ± 4 шт., в клетках губчатого мезофилла 37 ± 3 шт. Коэффициент варьирования 7–8 %.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показывает анализ, все три вида на уровне мезоструктуры листьев не имеют специфических структурных особенностей, связанных с их свойством галофильности. И если *Cochlearia arctica* имеет характеристики листа типичного

наземного мезофитного растения, то два других вида обладают более широким эколого-ценотическим оптимумом существования на приливно-отливной зоне (в условиях супралиторали и литорали). Однако пути их адаптации к схожим условиям приливно-отливной зоны различаются. Так, структурные особенности *Plantago maritima* прежде всего связаны с регуляцией водного режима, что характерно для видов-суккулентов (водозапасающая ткань, плотное расположение мезофилла, кутикула). Для триостренника характерно наличие аэренихимы в листьях. Эта ткань поддерживает газообмен, функционирует как опорная система и обеспечивает плавучесть листьев при затоплении водой. В то же время в периоды отлива триостренник морской находится в условиях сильного освещения и, следовательно, интенсивного испарения. Для регуляции водного режима этот вид имеет ряд приспособлений (сочные листья округлой формы, эпидерма покрыта хорошо выраженным слоем кутикулы, клетки эпидермы мелкие с прямыми стенками, устьица немногочисленные, но характеризуются крупными размерами).

Кроме того, у видов формируются и общие адаптивные признаки. Все три вида имеют характерную для этой группы мясистость, или суккулентность, листьев. Эти мясистые листья отличаются тем, что на большой объем у них приходится малая поверхность. В связи с этим растение обеспечивает себе сравнительно высокую интенсивность транспирации при небольшом общем поступлении воды в свое тело [2]. Такое ограничение воды важно, потому что растение спасается от слишком быстрого проникновения в свои ткани хлоридов и сульфатов, присутствующих в избытке в засоленной почве. В. Я. Нагалевский [10] отмечает, что мясистость листьев дает возможность сохранять высокую интенсивность транспирации, нужную для защиты от перегревания на солнце, и предохранять себя от чрезмерного повышения концентрации солей внутри организма. Суккулентность также позволяет растениям со слабо развитыми механическими тканями подниматься в верхние слои воды при затоплении, где условия для фотосинтеза более благоприятные [17]. Для всех трех видов характерно и наличие кутикулярного слоя. Эта структура важна для галофитов, произрастающих в условиях приливно-отливной зоны, так как сообщества на данной территории разрежены и находятся на начальных этапах формирования, поэтому растения не защищены от прямых солнечных лучей и кутикула защищает растения от перегрева и уменьшает транспирацию.

Таким образом, анализ данных показал, что у *Cochlearia arctica*, *Triglochin maritima*, *Plantago maritima* сформировались разные пути адаптации анатомо-морфологической структуры листьев к контрастным условиям произрастания на побережье Баренцева моря. Листья этих видов сочетают черты различных экологических групп растений. Как отмечает В. Я. Нагалевский [10], ксероморфизм у галофитов возникает из-за недостатка влаги, избытка солей и инсолиации. Это сочетание факторов отмечается на литорали, и организация подорожника и триостренника с элементами ксероморфизма способствует перенесению засухи во время отлива. Галофильность поддерживается свойствами протоплазмы и высоким осмотическим давлением, которое поддерживается за счет депонирования избытка солей [2], что определяет возможность существования всех видов на засоленных приморских почвах. Большинство показателей анатомо-морфологической структуры листьев *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Cochlearia arctica* имеют высокий и средний уровни коэффициента вариации, которые входят в диапазон (17–36 %), установленный для видов наземных растений разных

биомов, произрастающих в широком спектре экотопов [16]. Наиболее высокой пластичностью характеризуется *Triglochin maritima*, который широко распространен в приморских сообществах как на литорали, так и на супралиторали. Вид *Plantago maritima* более широко представлен в растительных сообществах на литорали, но встречается и на супралиторали. В наиболее узком спектре экотопов в отличие от двух вышеуказанных видов отмечена *Cochlearia arctica*, которая обитает исключительно на супралиторали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные виды, произрастаая в условиях приморских экотопов, имеют не только свойства, связанные с засолением (все три вида), но и разнообразные анатомические приспособления, обеспечивающие устойчивость к нестабильным климатическим условиям на побережье Баренцева моря. В большей степени это свойственно растениям, произрастающим на литорали, – подорожнику морскому и триостреннику морскому, в отличии от ложечной травы, растущей в зоне супралиторали.

* Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурковская Е. В. Мезоструктура листа сосудистых растений супралиторали Японского моря // Вестник Красноярского государственного университета. 2008. № 2. С. 107–111.
- Вальтер Т. Растительность земного шара. Эколо-физиологическая характеристика. М., 1960. С. 7–102.
- Воронкова Н. М., Бурковская Е. В., Бездедева Т. А., Бурнудукова О. Л. Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. 2008. № 1. С. 3–9.
- Гамалей Ю. В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. № 10. С. 1302–1313.
- Кузнецова Л. Л., Шошина Е. В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. 308 с.
- Марковская Е. Ф., Малавенда С. В., Рыжик И. В., Сергиенко Л. А., Сонина А. В. Водоросли, сосудистые растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (аннотированные списки видов). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 69 с.
- Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119–133.
- Морозова К. В., Гуляева Е. Н., Марковская Е. Ф. Анатомо-морфологическая характеристика астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) на побережье Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 8 (145). С. 21–25.
- Морозова К. В., Анисимова Д. И. Анатомо-морфологическая характеристика листьев триостренника морского (*Triglochin maritima* L.) в приморских сообществах на Поморском берегу Белого моря (Карелия) // Проблемы современной науки и образования: Научно-методический журнал. 2015. № 7 (37). С. 40–44.
- Нагалевский В. Я. Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2001. 246 с.
- Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
- Струсовская О. Г. Определение веществ полифенольной структуры в некоторых растениях Соловецкого архипелага // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2012. Т. 135. Вып. 19. № 6. С. 128–131.
- Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
- Вегсю R., Făgăraş M., Broască L. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (*Asteraceae*) to saline environments // Annals of RSCB. 2012. Vol. XVII. № 1. P. 271–277.
- Breckle J. W. Walter's Vegetation of the Earth. Springer Verlag // Nordic Journal of Botany. Berlin, 2002. P. 52–74.
- Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
- Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: an integrative anatomical study. Switzerland, 2014. 548 p.
- Fisher D. D., Jochen Schenk H., Thorsch J. A., Ferren Jr. W. R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C3 and C4 species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America // American Journal of Botany. 1997. № 84. P. 1198–1210.

Gulyaeva E. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Morozova K. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Nikolaeva N. N., Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Zapevalova D. S., Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF LEAVES OF DOMINANT SPECIES ON THE BARENTS SEA COAST

Anatomical and morphological features of leaves of some types of halophytes (*Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. and *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC) are presented in the article. These species are widespread in a variety of plant communities in the littoral and supralittoral of the Arctic seas. The research was conducted during two field seasons (2013–2014) in Murmansk region in the vicinity of Dalnie Zelentsy village in the intertidal zone of the Yarnyshnaya bay of the Barents Sea. The article presents the data on leaf area, anatomical features of limb tissue and their quantitative indicators. To evaluate ductility of the species the coefficient of variation (CV) was used. In the course of the research it was shown that the studied types, growing in the conditions of seaside ecotops have not only the properties caused by salinization, but also various anatomic adaptations providing resistance to periodic floods, changes of temperature and light conditions, gas environment, mechanical impact on the coast of the Barents Sea.

Key words: *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC, anatomic structure of leaf, adaptation, coastal zone, Barents Sea

REFERENCES

1. Burkova E. V. Leaf mesostructure of vascular plants in the supralittoral of the Sea of Japan [Mezostruktura lista sosudistykh rasteniy supralitorali Yaponskogo morya]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo universiteta* [Journal of KrasGAU]. 2008. № 2. P. 107–111.
2. Val'ter T. *Rastitel'nost' zemnogo shara. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika* [Vegetation of the globe. Ecology and physiology characteristics]. Moscow, 1960. P. 7–102.
3. Voronkova N. M., Burkova E. V., Bezdeleva T. A., Burundukova O. L. Morphological and biological features of plants in connection to adaptation to the conditions of coastlines [Morfologicheskie i biologicheskie osobennosti rasteniy v svyazi s adaptatsiyey k usloviyam morskikh poberezhii]. *Ekologiya* [Ecology]. 2008. № 1. P. 3–9.
4. Gamalet Yu. V. Krants-anatomy variation in plants of the Gobi and Kara Kum Deserts [Variatsiya krants-anatomii u rasteniy pustyn' Gobi i Karakumy]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1985. Vol. 70. № 10. P. 1302–1313.
5. Kuznetsov L. L., Shoshina E. V. *Fitotsenozy Barentseva morya (fiziologicheskie i strukturnye kharakteristiki)* [Phytocenoses of the Barents Sea (physiological and structural characteristics)]. Apatity, KNTs RAN Publ., 2003. 308 p.
6. Markovskaya E. F., Malavenda S. V., Ryzhik I. V., Sergienko L. A., Sonina A. V. *Vodorosli, sosudistye rasteniya i lishayniki Murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya (annotirovannye spiski vidov)* [Algae, lichens and vascular plants of the Murmansk coast of the Barents Sea (annotated lists of species)]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2013. 69 p.
7. Mokronosov A. T., Borzenkova R. A. Method of quantifying the structure of the functional activity of photosynthetic tissues and organs [Metodika kolichestvennoy otsevki struktury funktsional'noy aktivnosti fotosinteziruyushchikh tkanei i organov]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* [Tr. of applied botany, genetics and breeding]. 1978. Vol. 61. Issue 3. P. 119–133.
8. Morozova K. V., Gulyaeva E. N., Markovskaya E. F. Anatomical and morphological characteristics of the aster (*Aster tripolium* L.) on the coast of the White Sea [Anatomo-morfologicheskaya kharakteristika astry solonchakovoy (*Aster tripolium* L.) na poberezh'ye Belogo morya]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 8 (145). P. 21–25.
9. Morozova K. V., Anisimova D. I. Anatomical and morphological characteristics of leaves of *Triglochin maritima* L. in coastal communities in the Pomeranian shore of the White Sea (Karelia) [Anatomo-morfologicheskaya kharakteristika list'ev triostrennika morskogo (*Triglochin maritima* L.) v primorskikh soobshchestvakh na Pomorskom beregu Belogo morya (Kareliya)]. *Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya. Nauchno-metodicheskiy zhurnal* [Problems of modern science and education. Scientific-methodical journal]. 2015. № 7 (37). P. 40–44.
10. Nagalevskiy V. Ya. *Galofity Severnogo Kavkaza* [Halophytes of North Caucasus]. Krasnodar, KubSU Publ., 2001. 246 p.
11. Sergienko L. A. *Flora i rastitel'nost' poberezhii Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Flora and vegetation of coasts of the Russian Arctic and adjacent territories]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2008. 225 p.
12. Strusovskaya O. G. Definition of substances of polyphenolic structure in some plants of the Solovetsky Islands [Opredelenie veshchestv polifenol'noy struktury v nekotorykh rasteniyakh Solovetskogo arkiipelaga]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Scientific sheets of the Belgorod state university]. 2012. Vol. 135. Issue 19. № 6. P. 128–131.
13. Furst G. G. *Metody anatomo-gistokhimicheskogo issledovaniya rastitel'nykh tkanei* [Methods of anatomical-histochemical research of plant tissues]. Moscow, Nauka Publ., 1979. 155 p.
14. Beraru R., Făgăraş M., Broască L. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (Asteraceae) to saline environments // Annals of RSCB. 2012. Vol. XVII. № 1. P. 271–277.
15. Breckle J. W. Walter's Vegetation of the Earth. Springer Verlag // Nordic Journal of Botany. Berlin, 2002. P. 52–74.
16. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
17. Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: an integrative anatomical study. Switzerland, 2014. 548 p.
18. Fisher D. D., Jochen Schenk H., Thorsch J. A., Ferren Jr. W. R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C3 and C4 species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America // American Journal of Botany. 1997. № 84. P. 1198–1210.

АННА ГРИГОРЬЕВНА ЛЕГУН

аспирант кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
osdel@rambler.ru

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШУСТОВ

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
shustov@petrsu.ru

ИГОРЬ АЛЕКСАНДРОВИЧ ТЫРКИН

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории гидробиологии, Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
igor7895@yandex.ru

СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ЕФРЕМОВ

аспирант кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
onegobereg@bk.ru

ПИТАНИЕ СМОЛТОВ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) ЗАВОДСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В РЕКЕ КЕРЕТЬ (БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

Исследования питания смолтов атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Кереть, выращенных не в традиционных заводских условиях (пластиковые бассейны), а в садках, установленных на р. Выг, показали, что рыбы во время миграции по реке начинают активно потреблять беспозвоночных (*Gammarus*, личинки *Trichoptera*, *Simuliidae* и *Heleidae*; куколки *Chironomidae*) – в пределах 6–7,5 % по весу и 26–29 % по частоте, а также молодь сига. В результате индексы наполнения желудков у смолтов, выращенных в садках, составляет 89 %, что выше, чем у молоди из бассейнов – 57 %, а процент пустых желудков наоборот – в два раза меньше. Полученные результаты свидетельствуют о том, что смолты, выращенные в заводских бассейнах и садках, после выпуска в р. Кереть успешно адаптируются к речным условиям. С целью расширения масштабов искусственного воспроизводства атлантического лосося, наряду с выращиванием молоди в бассейнах, можно применять делевые садки, установленные в естественных водоемах.

Ключевые слова: пресноводный лосось, *Salmo salar*, смолты, питание, заводское воспроизводство

Известно, что в настоящее время многие популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) находятся в депрессивном состоянии, в связи с чем одним из действенных способов сохранения лосося является его искусственное воспроизводство [10]. При этом рыбоводы используют традиционную биотехнику – отлов производителей, выдерживание в садках, забор половых продуктов, инкубация икры на рыбоводных заводах, выращивание молоди в пластиковых бассейнах в течение нескольких лет, до стадии смолта, после следует выпуск молоди в дочерние реки [6]. Этот способ надежно себя зарекомендовал, и многие рыбоводные заводы на Северо-Западе России только таким способом поддерживают численность популяций атлантического лосося. Так, например, шуйская популяция онежского лосося более чем на 60 % поддерживается за счет заводского воспроизводства [14]; заводское про-

изводство семги на р. Умба (Кольский полуостров) также достаточно эффективно [5].

К сожалению, многие отечественные рыбоводные заводы построены еще в прошлом веке, по устаревшей на данный момент технологии и часто ограничены выростными площадями для выращивания молоди атлантического лосося. Если у рыбоводов нет проблем с инкубацией икры и размещением мальков лосося, то крупная молодь – пестрятки, смолты – требуют не только больших расходов на искусственные гранулированные корма, но и наличия больших выростных площадей для размещения необходимого количества бассейнов. Такая ситуация возникла на Выгском рыбоводном заводе (Беломорский район) в Республике Карелия.

Одним из вариантов решения дефицита площадей для воспроизводства является подращивание пестряток атлантического лосося до стадии

смолта в делевых садках. Во многих европейских странах, как и в России, развито рыбоводство по выращиванию лососевых рыб в садках (в первую очередь – радужной форели), размещенных как в пресноводных, так и морских водоемах. Например, в Норвегии продукция аквакультуры составляет около 800 тыс. тонн [13]. В Мурманской области действуют 7 хозяйств аквакультуры, которые в 2012 году поставили на рынок 16,9 тыс. тонн семги и форели, а к 2018 году планируется увеличить до 70 тыс. тонн [3]. Однако сведения о том, насколько успешно будет проходить адаптация к естественным условиям «садковых» смолтов после их выпуска в лососевые реки, отсутствуют.

Ранее выполненные исследования питания диких смолтов атлантического лосося в реках Северо-Запада России показали, что рыбы во время миграции по реке активно потребляют амфибиотических, воздушных и наземных насекомых, а также рыб [1], [4], [8], [9], [15]. Аналогично заводские пестрятки лосося после их выпуска в реки после определенного срока адаптации начинают активно питаться донными беспозвоночными и имаго насекомых [16]. Таким образом, можно ожидать, что после выпуска в лососевые реки садковые смолты начнут активно питаться, и это будет четким критерием успешной адаптации рыб к естественным условиям.

Цель статьи – исследовать питание смолтов атлантического лосося, выращенных в бассейнах и садках во время их весенней миграции по реке Кереть.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 2005 года по заданию Карелрыбвода часть заводских пестряток атлантического лосося стали подращивать на садковом хозяйстве Карельского союза рыболовецких колхозов (КРКС) в делевых садках, установленных на р. Выг в Маткожненском водохранилище в заливе Кильбо (система ББК, Беломорский район) в 5 км от Выгского рыбоводного завода (Беломорский район). Если на рыбоводном заводе пестряток лосося выдерживали в пластиковых бассейнах глубиной менее одного метра и размерами 2×2 метра с плотностью посадки в пределах 2 тыс. экз., то делевые садки были намного крупнее: диаметр – 11 м, глубина – 4 м, плотности посадки составляли для сеголеток весом 5 г – 470 экз./м²; двухлеток – 300 экз./м². Как в бассейнах, так и в садках рыб кормили гранулированным кормом, однако в делевых садках с ячейй в 10 мм пестрятки лосося могли уже иметь и добавочный корм в виде мелких рыб, заплывающих в садки, или воздушных насекомых, летающих у поверхности воды.

В июне 2007 года, после двухгодичного выращивания молоди атлантического лосося в садковых условиях в р. Кереть (Лоухский район), примерно в 40 км от устья, автомашиной было перевезено и выпущено около 70 тыс. смолтов, выращенных в садках; одновременно примерно в эти же сроки выпускалась молодь и с Выгского рыбоводного завода, выращенная в бассейнах.

В р. Кереть, в верховье Морского порога (ниже оз. Заборное), ведущим ихтиологом Карелрыбвода В. Ф. Бугаевым 22 июня 2007 года была установлена мальковая ловушка (мережа с ячейй 6 мм, крыльями длиной по 15 м) для отлова смолтов лосося и молоди беломорского проходного сига. Мережу ежедневно два раза в сутки проверяли и просчитывали количество пойманных рыб, а часть их была взята на анализ с целью изучения питания. Рыб измеряли и взвешивали, желудки фиксировали 4 % раствором формалина. Дальнейшая камеральная обработка фиксированных материалов была проведена только в 2015 году с использованием современных методов анализа питания рыб [11], [12]. Определяли состав пищевого комка, рассчитывали общий индекс наполнения желудков (%₀₀₀), оценивали долю по массе (Р), частоту встречаемости (F) отдельных групп кормовых организмов (водная и воздушная фракции, рыба), а также рассчитывали комплексный индекс относительной значимости (IR) и отмечали процент пустых желудков. Для отличия происхождения смолтов у молоди, выращенной в бассейнах, перед выпуском ампутировали живорой плавник.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что смолты, выращенные как в бассейнах, так и в садках, успешно адаптировались к речным условиям. Во-первых, рыбы не сразу были вынесены сильным течением из реки, а постепенно мигрировали в течение достаточно длительного срока. Мережа была установлена в 2007 году, с 24 июня по 5 июля. В процессе ската смолты заходили небольшими партиями (до 50 экз.). Такое поведение – это не пассивный одновременный снос течением, а постепенная миграция смолтов, которая характерна для диких смолтов атлантического лосося [2], [7].

Второй критерий успешной адаптации рыб к речным условиям – это активное питание смолтов (выращенных как в бассейнах, так и в садках) в процессе их миграции по р. Кереть (таблица). Около половины пищевого комка рыб составляли воздушные и наземные насекомые (воздушная фракция), а также покатники сига (*Coregonus lavaretus* L.) размером около 3–4 см,

мигрирующие в эти сроки из реки. Значительно меньшую долю в рационе смолтов лосося составляли донные беспозвоночные (*Gammarus*, личинки *Trichoptera*, *Simuliidae* и *Heleidae*, куколки *Chironomidae*) – в пределах 6–7,5 % по весу и 26–29 % по частоте, а их индекс относительной значимости не превышал 3–4 %.

Состав пищевого комка смолтов атлантического лосося в реке Кереть (бассейн Белого моря), выращенных в заводских и садковых условиях

Показатели пищевого комка желудка	Смолты атлантического лосося, выращенные					
	в бассейнах Выгского рыбоводного завода			в садках КРКС на р. Выг		
Фракция	P	F	IR	P	F	IR
Водная	6	26	3	7	29	4
Воздушная	46	62	53	48	68	56
Рыба	48	50	44	45	52	40
Инд. напол. %	57 0–300		89 0–333			
Пустые жел., %	12		6			
Длина рыб М (lim), см	16,4 (15,0–18,0)		12,4 (11,0–13,6)			
Масса рыб М (lim), г	35,7 (23,5–44,0)		16,9 (13,5–22,5)			
N, экз.	34		31			

По-видимому, присутствие в пище смолтов атлантического лосося покатников сигов – это характерная особенность именно р. Кереть, где существует большая популяция сига. В других лососевых реках, где имеется другая аборигенная ихтиофауна, питание смолтов лосося носит иной характер. Так, например, в р. Оркла (Норвегия) смолты атлантического лосося и кумжи практически не потребляли рыбу; последняя в желудках у молоди лососевых рыб по частоте встречаемости составляла не более 1,9 %, а по весу – 1,4 % [19]. Отсутствовали рыбы и в питании диких смолтов в р. Варзуга [15].

Смолты, выращенные как в бассейнах, так и в садках, во время миграции по р. Кереть имели достаточно высокие средние индексы наполнения желудков – в пределах 57–89 %. Ранее Ю. В. Костылев и Л. П. Криулин [8], исследуя в период ската питание покатной и непокатной молоди семги в р. Кереть, приводят примерно такой же индекс наполнения – 76,2 %. В. М. Задорина [4] установила для покатников семги р. Поной в летний период средние индексы наполнения желудочно-кишечного тракта в пределах 56,5–78,1 %. В реке Аренъя (приток р. Варзуга) смолты имели средние индексы наполнения 23–49 %. [15]. На основании сравнения пищевых показателей смолтов р. Кереть можно утверждать, что смолты из садков питаются даже луч-

ше, чем выращенные в бассейнах. Так, например, процент пустых желудков у смолтов из садков практически в два раза ниже, чем у рыб из бассейнов, а средний индекс наполнения выше на 56 % (см. таблицу).

Визуальные наблюдения В. Ф. Бугаева за молодью, выращенной в бассейнах и садках, перед выпуском ее в р. Кереть показали следующее: молодь семги, которая выдерживалась в садках, имеет меньшие линейные размеры по сравнению с рыбами, которые выращивались в бассейнах (см. таблицу), а по своим физическим характеристикам значительно превосходит последних. Молодь из садков выглядит более жизнеспособной, так как очень подвижна и физически сильнее. Молодь лосося из бассейнов, несмотря на более крупные размеры, менее подвижна и более утомляема. Вероятно, в больших и глубоких садках, в отличие от мелких и небольших бассейнов, у рыб имеется достаточно пространства для активного плавания и соответственно повышения своего физического состояния. Так, например, наши эксперименты по физической тренировке заводских пестряток атлантического лосося перед выпуском их в лососевые реки показали, что «тренированные» рыбы намного лучше адаптируются к речным условиям [17], [18]. Следовательно, молодь, выращенная в садках, имеет хорошее физическое состояние и развитые плавательные способности, в отличие от молоди, выращенной в бассейнах, что способствует более активному питанию первых в реке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что покатники, выращенные как в бассейнах на рыбоводном заводе, так и в садках, успешно адаптировались к речным условиям. Покатная миграция смолтов семги, выращенной в бассейнах и садках, не имеет заметных отличий. Молодь скатывается небольшими группами до 50 экз. в течение нескольких недель, что характерно для молоди естественного происхождения. Исследованные желудки смолтов, выращенных в бассейнах на рыбоводных заводах и в садках, выявили характерный состав кормовых объектов: *Gammarus*, личинки *Trichoptera*, *Simuliidae*, *Heleidae*, куколки *Chironomidae*, а также молодь сига, как особенность данной реки. В среднем наполненность желудков рыб, выращенных в бассейнах на рыбоводных заводах, – 57 %, а садках несколько больше – 89 %. Пищевые показатели свидетельствуют о лучшем питании молоди лосося, выращенной в садках, что сказывается положительным образом на адаптированности к речным условиям. Индексы наполнения желуд-

ков сравнимы с работами, выполненными ранее. По весовым и линейным показателям молодь, выращенная в бассейнах на рыбоводных заводах, превосходит выращенную в садках, но по физическим характеристикам значительно уступает последней.

Таким образом, наряду с традиционным выращиванием молоди семги в бассейнах на рыбовод-

ных заводах можно использовать делевые садки, установленные в естественном водоеме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за участие в полевых работах и сборе материалов по питанию рыб ведущему ихтиологу Карелрыбвода В. Ф. Бугаеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Валетов В. А. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). Петрозаводск: Изд-во КГПУ, 1999. 91 с.
2. Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
3. Государственная программа Мурманской области «Развитие рыбохозяйственного комплекса» от 21.05.2014 № 257-ПП [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://rybolovstvo.gov-murman.ru/documents/programs/>(дата обращения 05.01.2016).
4. Задорина В. М. Сравнительная характеристика питания пестряток и покатников семги // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тезисы докл. Мурманск, 1974. С. 92–93.
5. Зубченко А. В., Калюжин С. М., Алексеев М. Ю., Красовский В. В., Балашов В. В., Аликов Л. В. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия, 2007. 163 с.
6. Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 144 с.
7. Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2003. 264 с.
8. Костылев Ю. В., Криулин Л. П. О семге р. Кереть // Материалы научной конференции биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972. С. 266–267.
9. Мартынов В. Г. Семга уральских притоков Печоры (экология, морфология, воспроизводство). Л.: Наука, 1983. 127 с.
10. Павлов Д. С., Калюжин С. М., Веселов А. Е., Зиланов В. К., Зюганов В. В., Шустов Ю. А., Балашов В. В., Аликов Л. В. Программа научных и практических действий по сохранению, восстановлению и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося в реках Кольского полуострова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 81 с.
11. Попова О. А., Решетников Ю. А. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
12. Решетников Ю. С., Попова О. А. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 112–129.
13. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. Рим: ФАО, 2010. 225 с.
14. Тыркин И. А. Воспроизводство пресноводного лосося (*Salmo salar* L.) в озерно-речных экосистемах бассейна Онежского озера: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 26 с.
15. Шустов Ю. А., Белякова Е. Н. Сравнительное изучение пестряток и смолт атлантического лосося *Salmo salar* L. в бассейне субарктической реки Варзуга // Экология. 2012. № 6. С. 442–445.
16. Шустов Ю. А., Щуров И. Л., Смирнов Ю. А. О сроках адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4. С. 758–761.
17. Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Особенности адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям. I. Возможность тренировки молоди в заводских условиях // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 2. С. 317–320.
18. Щуров И. Л., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А. Особенности адаптации заводской молоди семги *Salmo salar* L. к речным условиям. II. Поведение и питание тренированной заводской молоди семги в реке // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 5. С. 871–874.
19. Garnas E., Hvidsten N. A. The food of Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway // Fauna norv. 1985. Ser. A6. P. 24–28.

Legun A. G., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Shustov Yu. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Tyrkin I. A., Northern Water Problems Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Efremov S. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

DIET OF HATCHERY ATLANTIC SALMON SMOLTS (*SMOLTO SALAR* L.) IN THE KERET RIVER (THE WHITE SEA BASIN)

The diets of Atlantic salmon smolts which were raised in cages located in the natural conditions in comparison to smolts from hatchery plastic basins were examined after their release in the Keret River. The research revealed that during migration period

fish consume invertebrates (*Gammarus*, larvae of Trichoptera, Simuliidae and Heleidae; pupae of Chironomidae) and whitefish juveniles. Invertebrates represented 26–29 % of the diet and contributed 6–7,5 % of the diet by weight. Stomach filling indices of cage-raised smolts were higher compared to fish from hatchery plastic basins and reached 89 % and 57 % correspondingly. It was also shown that about 6 % of the smolts raised in natural conditions and 12 % of the smolts from the hatchery plastic basins had empty stomachs. The results suggest that both smolts from cages and hatchery plastic basins after their release to the Keret River adapted successfully to the new conditions. Thus, the cages culture fishery can be used along with traditional methods of hatchery to amplify the artificial reproduction.

Key words: freshwater salmon, *salmo* *salar*, smolts, diet, hatchery fish

REFERENCES

1. V a l e t o v V. A. *Losos' Ladozhskogo ozera (biologiya, vosproizvodstvo)* [Salmon of lake Ladoga (biology, reproduction)]. Petrozavodsk, KGPU Publ., 1999. 91 p.
2. V e s e l o v A. E., K a l y u z h i n S. M. *Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya* [Ecology, behavior and distribution of Atlantic salmon's parrs]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2001. 160 p.
3. *Gosudarstvennaya programma Murmanskoy oblasti "Razvitiye rybokhozyaystvennogo kompleksa" ot 05.21.2014 № 257-PP* [The state program of the Murmansk region "The Development of the Fisheries Industry" 05.21.2014 № 257-PP]. Available at: <http://rybolovstvo.gov-murman.ru/documents/programs/> (accessed 05.01.2016).
4. Z a d o r i n a V. M. The comparative characteristic of the nutrition of parrs and downstream migrants of Salmon [Sravnitel'naya kharakteristika pitaniya pstryatok i pokatnikov semgi]. *Biologiya promyslovykh ryb i bespozvonochnykh na rannikh stadiyakh razvitiya* [Biology of commercial fishes and invertebrates at the early stages of development]. Murmansk, 1974. P. 92–93.
5. Z u b c h e n k o A. V., K a l y u z h i n S. M., A l e k s e e v M. Yu., K r a s o v s k i y V. V., B a l a s h o v V. V., A l i k o v L. V. *Osobennosti vosproizvodstva atlanticheskogo lososya (Salmo salar L.) v reke Umba (Kol'skiy poluostrov)* [Features of reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo* *salar* L.) in the river Umba (Kola Peninsula)]. Petrozavodsk, Skandinaviya Publ., 2007. 163 p.
6. K a z a k o v R. V. *Biologicheskie osnovy razvedeniya atlanticheskogo lososya* [Biological bases of cultivation of Atlantic salmon]. Moscow, Legkaya i pishchevaya promyshlennost' Publ., 1982. 144 p.
7. K a l y u z h i n S. M. *Atlanticheskiy losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii* [Atlantic salmon of the White Sea: Problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk, PetroPress Publ., 2003. 264 p.
8. K o s t y e v Yu. V., K r i u l i n L. P. About salmon of the river Keret [O semge reki Keret']. *Materialy nauchnoy konferentsii biologov Karelii, posvyashchenny 50-letiyu obrazovaniya SSSR* [Materials of Conf., Karelia biologists dedicated to the 50th anniversary of the USSR]. Petrozavodsk, 1972. P. 266–267.
9. M a r t y n o v V. G. *Semga ural'skikh pritokov Pechory (ekologiya, morfologiya, vosproizvodstvo)* [The salmon of Ural tributaries of the Pechora (ecology, morphology, reproduction)]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 127 p.
10. P a v l o v D. S., K a l y u z h i n S. M., V e s e l o v A. E., Z i l a n o v V. K., Z y u g a n o v V. V., S h u s t o v Yu. A., B a l a s h o v V. V., A l i k o v L. V. *Programma nauchnykh i prakticheskikh deystviy po sokhraneniyu, vosstanovleniyu i ratsional'noy ekspluatatsii zapasov atlanticheskogo lososya v rekakh Kol'skogo poluostrova* [The program of scientific and practical activities for the conservation, restoration and rational exploitation of stocks of Atlantic salmon in the rivers of the Kola Peninsula]. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2007. 81 p.
11. P o p o v a O. A., R e s h e t n i k o v Yu. A. On complex indices in investigation of fish feeding // *Journal of ichthyology*. 2011. Vol. 51. № 8. P. 686–691.
12. R e s h e t n i k o v Yu. S., P o p o v a O. A. About methodologies of ichthyologic research and the accuracy of the results [O metodikakh polevykh ikhtiologicheskikh issledovaniy i tochnosti poluchennykh rezul'tatov]. *Trudy VNIRO* [Proceedings of VNIRO]. 2015. Vol. 156. P. 112–129.
13. The State of World Fisheries and Aquaculture. Rome: FAO, 2010. 225 p.
14. T y r k i n I. A. *Vosproizvodstvo presnovodnogo lososya (Salmo salar L.) v ozerno-rechnykh ekosistemakh basseyna Onezhskogo ozera: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Reproduction of freshwater salmon (*Salmo* *salar* L.) in lake and river ecosystems of Onego Lake basin: Abstract of Ph. D. thesis]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2012. 26 p.
15. S h u s t o v Yu. A., B e l y a k o v a E. N. Comparative study on the feeding of parrs and smolts of the Atlantic salmon (*Salmo* *salar* L.) in the subarctic Varzuga river basin. *Russian journal of ecology*. 2012. Vol. 43. № 6. P. 462–465.
16. S h u s t o v Yu. A., S h c h u r o v I. L., S m i r n o v Yu. A. About the terms of hatchery adaptation of salmon *Salmo* *salar* L. to river conditions [O srokakh adaptatsii zavodskoy molodi semgi *Salmo* *salar* L. k rechnym usloviyam]. *Voprosy ikhtiolodii* [Journal of ichthyology]. 1980. Vol. 20. № 4. P. 758–761.
17. S h c h u r o v I. L., S m i r n o v Yu. A., S h u s t o v Yu. A. The features of hatchery salmon *Salmo* *salar* L. adaptation to river conditions I. The possibility of young salmons training in the hatchery [Osobennosti adaptatsii zavodskoy molodi semgi *Salmo* *salar* L. k rechnym usloviyam. I. Vozmozhnost' trenirovki molodi v zavodskikh usloviyakh]. *Voprosy ikhtiolodii* [Journal of ichthyology]. 1986. Vol. 26. № 2. P. 317–320.
18. S h c h u r o v I. L., S m i r n o v Yu. A., S h u s t o v Yu. A. The features of hatchery salmon *Salmo* *salar* L. adaptation to river conditions. II. The behavior and nutrition of trained hatchery salmon in the rive [Osobennosti adaptatsii zavodskoy molodi semgi *Salmo* *salar* L. k rechnym usloviyam. II. Povedenie i pitanie trenirovannoy zavodskoy molodi semgi v reke]. *Voprosy ikhtiolodii* [Journal of ichthyology]. 1986. Vol. 26. № 5. P. 871–874.
19. G a r n a s E., H v i d s t e n N. A. The food of Atlantic salmon *Salmo* *salar* L. and brown trout *Salmo* *trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway // *Fauna norv.* 1985. Ser. A6. P. 24–28.

ДМИТРИЙ СЕРГЕЕВИЧ МОСЕЕВ

старший научный сотрудник, Научно-исследовательский центр «Викинг» (Архангельск, Российская Федерация), соискатель кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

viking029@yandex.ru

ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО

доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

saltmarsh@mail.ru

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СОЛОНОВАТЫХ ПРИЛИВНЫХ УСТЬЕВ МАЛЫХ РЕК ЮГО-ВОСТОКА ДВИНСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ*

Представлены результаты исследований приморских растительных сообществ приливных эстуариев рек Большая Ница, Кадь, Кuya, Мудьюга бассейна Белого моря. Большинство приморских растительных сообществ не часто встречаются в данных типах местообитаний, определенное число видов имеет довольно узкий эколого-ценотический оптимум и распространение. Классификация растительных сообществ была разработана с использованием доминантного подхода. Различные гидрологические характеристики: амплитуда приливов, соленость воды, pH, а также видовой состав и структура растительных сообществ изученных эстуариев – включены в анализ. Описана зависимость видового состава и распределения приморских растительных сообществ по отношению к солености воды. В эстуариях и устьях всех изученных рек выделены три зоны по условиям засоления при низком уровне приливных вод. Даны характеристики структуры приморских фитоценозов для изученных рек в зависимости от определенных абиотических характеристик.

Ключевые слова: Белое море, приливное устье, соленость, галофитная растительность, классификация

ВВЕДЕНИЕ

Приморские экосистемы побережья Белого моря в настоящее время являются важным объектом научных исследований. Однако вопрос о влиянии солености, приливо-отливных явлений, гидрохимических показателей на формирование водных и околоводных растительных сообществ в дельтах и эстуариях рек, впадающих в юго-восточную часть Двинского залива Белого моря и, в особенности, в его лагунообразный залив Сухое Море, остается открытым.

Берега устьев рек Белого моря располагаются в буферных зонах – песчаные и илистые осушки ваттов и маршей, периодически заливаемых во время прилива [1], [20], [22]. По определению О. К. Леонтьева и соавт., «марш – часть осушной зоны, покрытая влаголюбивой субаэральной травянистой растительностью, хорошо переносящей избыток солей; полностью затапливается только при сизигийных приливах» [9].

История изучения приморской растительности побережья Белого моря подробно освещена в работах А. А. Корчагина [7], М. Л. Раменской [17], И. П. Бреслиной [3], Л. А. Сергиенко [23], Н. В. Ба-

биной [2], А. Н. Сорокина, В. Б. Голуба [25], Н. Е. Королевой и соавт. [6].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В летний период 2012–2013 годов в рамках комплексной экспедиции Научно-исследовательского центра «Викинг» и Архангельского центра ВОО «Русское географическое общество» проводились геоботанические и гидрологические исследования в устьях рек Кuya, Кадь, Мудьюга, Большая Ница, впадающих в юго-восточную часть Двинского залива Белого моря, а также в лагунообразный залив Сухое Море, обособленный косами и барами от основной акватории моря (рис. 1).

Объектом наших исследований являлся растительный покров приморской полосы, находящейся под влиянием соленых вод прилива, в устьях указанных рек.

Показатели гидрометрических характеристик устьевых зон рек представлены в табл. 1.

В приливных устьях исследуемых рек, различающихся по рельефу, механическому составу почвогрунтов, условиям и времени заливания водами прилива, выделены следующие экотопы:

Таблица 1

Гидрометрические характеристики исследуемых водотоков

Название	Длина*, км	Площадь водосбора*, км ²	Тип устьево- вой зоны	Тип берега	Координаты створа впадения в море	Место впадения
Большая Ница	15	–	Эстуарий	Аккумулятивный	N 65°02'37,2'' E 40°11'26,9''	Северо-восток залива Сухое Море
Кадь	96	341	Дельта	Аккумулятивный	N 64°58'21,8'' E 40° 18'49,6''	Восточный берег залива Сухое Море
Куя	108	538	Эстуарий	Абрационно-акку- мулятивный	N 65°04'47,5'' E 40°05'45,9''	Основная акватория юго-вос- точка Двинского залива
Мудьюга	82	871	Дельта	Аккумулятивный	N 64°56'37,2'' E 40°20'35,2''	Узость со стороны восточного берега залива Сухое Море

Примечание. * – гидрометрические данные приведены из [16].

песчаные пляжи, склоны коренных берегов рек, илистые осушки у подножия склонов коренных берегов, комплекс приморских маршей, отличающихся положением над уровнем моря и длительностью воздействия вод прилива. На маршах мы различаем три зоны по степени заливания: низкая – часть берега, подвергаемого ежедневному заливанию; средняя – между уровнями среднего и сизигийного приливов, полностью заливается 2 раза в месяц; высокая – выше уровня сизигийного прилива, затапливается в результате нагонов. В дальнейшем все типы экотопов использовались при описании растительных сообществ.

В руслах приливных устьев рек, подвергаемых осолонению, от створа впадения рек в море и вверх по руслу, выделено 3 зоны с характерными суточными приливными колебаниями уровня воды в меженный период: 1) эстуарии и морские края дельт с постоянно соленой водой у замыкающего створа с преобладанием илистых и песчаных донных отложений; 2) периодически осолоняемые на приливах и опресняемые на отливах участки русел до границы проникновения фронта соленых вод с илистыми донными отложениями; 3) неосолоняемые при средней величине прилива верхние (речные) участки русел устья. Здесь возможно проникновение соленых вод на сизигийных приливах.

Для побережий морей и осолоняемых морскими водами устьев рек характерна растительность, формирующаяся под влиянием соленых вод приливов, сгонно-нагонных явлений. Растительный покров образован как галофильными видами, так и видами, толерантными к засолению [3].

Для подразделения галофитов на группы по отношению к засолению мы принимаем классификацию М. Барбура [26]: облигатные виды с оптимальным ростом при высокой и средней степени засоленности почв, факультативные виды – произрастающие при средней и низкой степени засоленности, толерантные виды – имеющие оптимальный рост при низкой солености почв.

Виды растений, произрастающих в экотопах песчаных пляжей, нами относятся к экологической группе псаммофитона (псаммогалофиты).

Приморские растительные сообщества изучались маршрутно-рекогносцировочным методом с закладыванием пробных площадей размерами 2 × 2 или 5 × 5 м, привязанных к географической координатной сетке с помощью GPS-навигатора Garmin до максимальной точки распространения соленых вод прилива по устью водотоков (см. рис. 1). Пробные площади закладывались по створам от русла реки к коренному берегу и от замыкающих створов вверх по руслам устьев, в пределах зоны осолонения. В фитоценозах всех устьев рек было заложено 70 пробных площадей. Описание растительного покрова растительных сообществ проводили по общепринятой методике [5].

Классификация растительного покрова приморской полосы проведена на основе эколого-фитоценотического подхода, при установлении объема ассоциации применяли общепринятые при эколого-фитоценотическом подходе критерии – ярусная структура, набор доминантов и субдоминантов, постоянство видов [9], [15]. Названия синтаксонов даны в соответствии с «Проектом Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры» [14]. Названия видов сосудистых растений приведены по сводке «Конспект флоры Карелии» [8].

Полусуточные наблюдения уровня (высоты) приливов проводили с помощью мерной рейки с привязкой к условному нулю поста, для измерения солености использовался портативный кондуктометр *IDS Meter* фирмы *HACH*, величина pH измерялась pH-метром *Checker HI 98103* фирмы *HANNA instruments*.

Измерения уровня воды, солености и величины pH в устьях рек проводились в течение полусуточ (в течение одного приливо-отливного цикла) на одной станции (в одной точке) с дискретностью 1–2 часа. Соленость также измеряли на всем протяжении зоны осолонения приливного устья в различные фазы прилива.

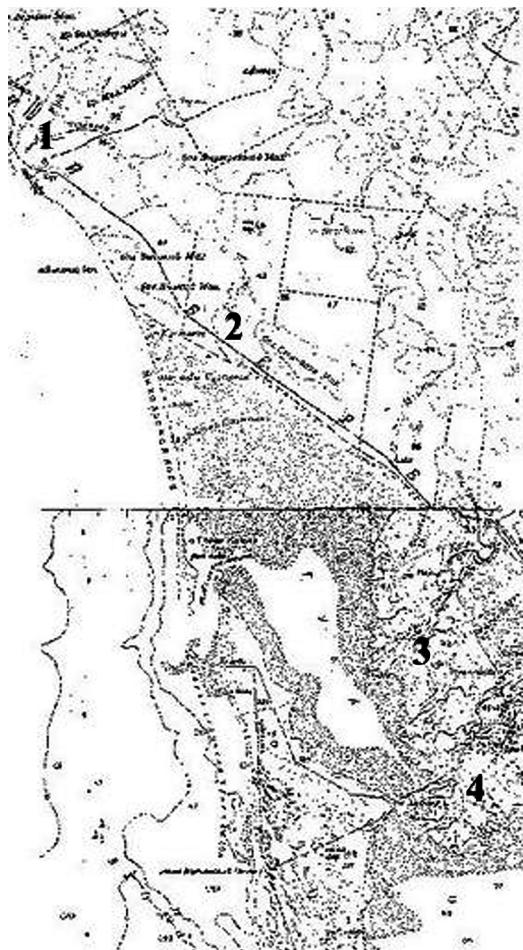


Рис. 1. Карта-схема точек экспедиционных исследований на юго-востоке Двинского залива Белого моря: 1 – эстуарий реки Кuya, 2 – эстуарий реки Большая Ница, 3 – дельта реки Кадь, 4 – дельта реки Мудьюга

РЕЗУЛЬТАТЫ

Приморские растительные сообщества приливных устьев рек Кuya, Кадь, Мудьюга и Большая Ница Двинского залива Белого моря представлены 13 ассоциациями, различающимися по доминирующему видам и особенностям флористического состава, отнесенными к 7 формациям и 1 типу растительности. Приводим продромус приморской растительности и краткую характеристику выделенных синтаксонов.

Тип травянистой растительности

Формация *Phragmiteta australis*

Ассоциация 1. *Phragmitetum australis bolboschoenetosum maritimi*

Ассоциация 2. *Phragmitetum australis petasitosum radiatus*

Ассоциация 3. *Phragmitetum australis sciprosum lacustris*

Ассоциация 4. *Phragmitetum australis alopecurossum arundinaceae*

Ассоциация 5. *Phragmitetum australis sciprosum tabernaemontanae*

Ассоциация 6. *Bolboschoenetum maritimae*

Формация *Leymeta arenarius*

Ассоциация 7. *Leymetum arenarius honckenysum diffusae*

Формация *Zostereta marinae*

Ассоциация 8. *Zosteretum marinae*

Формация *Ruppieta maritimae*

Ассоциация 9. *Ruppietum maritimae potamogetonosum pectinati*

Формация *Agrostideta stoloniferae*

Ассоциация 10. *Agrostidetum stoloniferae*

Формация *Cariceta acutae*

Ассоциация 11. *Caricetum acutae angelicosum archangelicae*

Ассоциация 12. *Caricetum acutae*

Формация *Cariceta subspathaceaee*

Ассоциация 13. *Caricetum subspathaceaee triglochinosum maritimae*

Тип травянистой растительности

Формация *Phragmiteta australis*

Наиболее характерная формация – в устьях исследованных рек занимает обширные площади на первичных маршах низкого и среднего уровня шириной до 5 км. По берегам залива Сухое Море сообщества, относящиеся к этой формации, формируются на понижениях мезорельфа с наличием на них микроводотоков. Характеризуется бедностью видового состава и значительным общим проективным покрытием (до 100 %) травянистого яруса, сформированного в основном *Phragmites australis*. В состав сообществ формации, заливаемых солеными водами приливов, могут входить галофиты: *Bolboschenus maritimus*, *Juncus atrofusca*, *Triglochin maritima*, *Stellaria humifusa*, *Potentilla egedei*.

Ассоциация 1. *Phragmitetum australis bolboschoenetosum maritimi*

Состав и структура. Сообщества ассоциации отмечены в устье реки Кuya, в условиях заливания водами приливов. В структуре растительного покрова наблюдается микропоясность. На участках марша, расположенных ближе к неосушаемому руслу устья, в верхнем ярусе доминирует *Bolboschenus maritimus* (высота не более 0,5 м) с покрытием до 50 %, в нижнем ярусе отмечен *Juncus atrofusca* с покрытием до 10 %. Ближе к коренному берегу, на участках марша, слабо заливаемых водами приливов, в верхнем ярусе преобладает *Phragmites australis* (покрытие до 70 %), образующий микропояс, ближе к коренному берегу устья.

Экология. Сообщества ассоциации характерны для маршевого участка в устье реки Кuya, в

1,0 км от замыкающего створа реки со стороны правого берега. Общая ширина зоны осушки достигает 50 м, протяженность маршевого сообщества до 200 м. Краевые зоны маршса близ уреза воды в полную воду приливного цикла подвергаются ежедневному заливанию водами приливов, высота столба воды над почвой до 0,5 м. Соленость в малую воду на створе достигает 5,2 %.

Ассоциация 2. *Phragmitetum australis petasitostum radiatus*

Состав и структура. Как и для предыдущей ассоциации, в сообществах данной ассоциации отмечается поясность в распределении доминирующих видов. Ближе к коренному берегу на илистом субстрате в поясе, заливаемом приливом до 10–20 см, доминирует *Phragmites australis* с покрытием до 40 %. Ближе к руслу, в поясе, заливаемом приливными водами со столбом воды высотой до 30 см, доминирует *Petasites radiatus* с покрытием до 60 %.

Экология. Сообщества ассоциации занимают глинисто-каменистые осушки плесов, расположенных в 3,0 км от створа впадения реки Кuya в море. Соленость в малую воду достигает 1 %.

Ассоциация 3. *Phragmitetum australis sciprosum lacustris*

Половодные макрофиты солоноватоводных и пресных водотоков.

Состав и структура. Преобладает *Phragmites australis* (обилие до 50 %). Субдоминанты *Sciprus lacustris* и *Sparganium erectum*, имеющие проективное покрытие не более 30 %.

Экология. Сообщества ассоциации занимают обширный плес на реке Кuya, с илистыми донными отложениями, на расстоянии 3,4 км от створа впадения реки в море. Плес ограничивается перекатом (сужением), площадь поперечного сечения водотока резко уменьшается. Проникновение соленых вод приливов возможно, в основном, при наложении штормовых нагонов на сизигийные приливы. Последнее, по-видимому, мало сказывается на сообществах, представленных воздушно-водными макрофитами, характерными для пресных водотоков. Развитие макрофитов в условиях эпизодического осолонения указывает на устойчивость этих видов растений к кратковременному повышению солености вод.

Ассоциация 4. *Phragmitetum australis alopecuropus arundinaceae*

Состав и структура. Сообщества данной ассоциации широко распространены на восточном побережье Сухого Моря. Характеризуются бедностью видового состава – чистые заросли *Phragmites australis* с покрытием до 90–100 %. В сообществе выражены 2 яруса. В верхнем ярусе

высота тростника составляет 1,4–1,6 м – в устье реки Большая Ница и 1,6–1,8 м – в устье реки Кадь. Сообщества распространяются на 1 км вверх по руслу устья Большой Ницы и по всей дельте реки Кадь, рукава которой достигают длины более 5 км. Максимальное развитие сообществ отмечается в воронке эстуария Большой Ницы и дельте Кади, по мере продвижения по руслам рек заросли тростника сильно сужаются по берегам, развиваются только вдоль уреза воды и далее ограничиваются замыкающим перекатом распространения солоноватых вод прилива. Субдоминантами являются факультативные галофиты: *Alopecurus arundinaceus* (покрытие 10 %), имеющий сильно вытянутые междуузлия и стебли высотой до 1,0 м, и *Juncus atrofusca* (покрытие до 30 %). С незначительным обилием в составе сообществ ассоциации отмечены облигатные галофиты: *Carex subspathacea*, *Triglochin maritima*, *Stellaria humifusa*, *Carex salina*. Выше по водотоку от воронки эстуария, около коренного берега на узкой полосе осушки в составе сообщества отмечен *Crepis nigrescens* (покрытие 3 %). В устье реки Кадь, у береговой линии, с *Ph. australis* соподчиняется *Sciprus tabernaemontani*. Вдоль уреза воды, в зоне илистой осушки марта реки Кадь, в составе сообщества отмечена *Eleocharis acicularis*, образующая второй ярус, под ярусом тростника. Сообщества ассоциации, в основном, подвергаются заливанию в период сизигийных приливов, нагонов, а также во время весенних паводков.

Экология. Сообщества ассоциации распространены на маршах восточного побережья залива Сухое Море, от осушки нижнего уровня до среднего уровня заливания приливом. Сообщества встречаются на юг от устья реки Большая Ница до реки Кадь, возможно, формируются в устье реки Мудьюга и тянутся далее к югу, к дельте р. Северная Двина. В центре марта накапливаются торфянистые отложения, около уреза воды в устьях рек и у берегов Сухого Моря происходит накопление илисто-торфянистых донных отложений – низкие участки марта в прилив заливаются солоноватыми водами (8–9 %).

Ассоциация 5. *Phragmitetum australis sciprosum tabernaemontanae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации распространены на выходе из дельт рек Кадь и Мудьюга в залив Сухое Море. Преобладает *Sciprus tabernaemontani* (покрытие до 50 %), образующий заросли, содоминирует *Phragmites australis* (покрытие 5–10 %), который внедряется в заросли *Sciprus tabernaemontani* со стороны марта из дельт. Но в дельте реки Мудьюги вдоль береговой линии *Phragmites australis* становится

ся доминирующим видом и на участках, заливаемых в прилив, образует сплошные заросли с покрытием до 80–100 %. *S. tabernaemontani* распространяется вверх по рукавам дельт перечисленных рек, до зоны периодического проникновения соленых вод прилива. В устье р. Мудьюга, около уреза воды, в образовании сообществ участвует *Turpha latifolia*. На севере России, в частности в Архангельской области, *Turpha latifolia* распространяется в основном по антропогенно нарушенным местообитаниям, у выпусколов сточных вод, либо образует сообщества в искусственных водоемах (прудах, в том числе прудах, отстойниках сточных вод) и водотоках (сточных и дренажных канавах и каналах) [13], [16]. Возможно, что распространение этого вида растений в устье р. Мудьюга вызвано переносом семян из близкорасположенной дельты р. Северная Двина в залив Сухое Море, где вид часто встречается на антропогенно нарушенных местообитаниях. В составе ассоциации в воде отмечается *Myriophyllum spicatum* (покрытие 5 %).

Экология. Сообщества ассоциации занимают илистые отложения неосушаемых на отливе подводных баров, на выходе из дельт рек Кадь и Мудьюга в узость залива Сухое Море. По рукавам дельт рек сообщества ассоциации распространяются в русло устья на глубину до 1,0 м. Также они произрастают выше, на осушках, где сообщества подвергаются ежедневному заливанию водами приливов, быстро заболачиваются, для них характерен илисто-торфянистый почвенный горизонт. На приливах величина солености достигает 5–8 %. В узости Сухого Моря вода полностью не опресняется.

Ассоциация 6. *Bolboschoenetum maritima*

Состав и структура. Сообщества ассоциации монодоминантны, сформированы *Bolboschenus maritimus* (покрытие 60 %). Сообщество *Bolboschenus maritimus* расположено обособленно от монодоминантных сообществ *Phragmites australis*, отмеченных на илистых маршах у подножья коренных берегов.

Экология. Ассоциация имеет сходные абиотические условия с ассоциациями, где доминирует *Phragmites australis*, по типу грунта и условиям заливания. Занимает илистую осушку воронки эстуария реки Большая Ница протяженностью более 100 м. В прилив осушка заливается солоноватыми водами (до 10 %), высота столба воды над почвой достигает 0,5 м.

Формация *Leymeta arenarius*

Ассоциация 7. *Leymetum arenarius honcken-yosum diffusae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации характерны для эстуария реки Кужа и распространены вдоль побережья Двинского залива, южнее эстуария реки. Сообщества ассоциации разрежены, общее покрытие видов до 40 %. Преобладают облигатный галофит *Honckenya diffusa* (покрытие до 30 %) и *Leymus arenarius* (покрытие до 20 %), являющийся факультативным галофитом. В сообществах также встречаются *Festuca rubra* и *Sonchus humilis* с покрытием не более 10 %.

Экология. Сообщества ассоциации в основном отмечены в 50 м от береговой линии Двинского залива, вне зоны постоянного воздействия прибоя. Растения образуют группировки, в основном, выше полосы периодического заливания морскими приливами. На некоторых участках сообщества распространяются узкими полосами вдоль коренного берега, близко к руслу эстуария, где подвергаются заливанию водами сизигийных приливов. Занимают песчаные пляжи и береговые валы у замыкающего створа впадения реки Кужа в акваторию Двинского залива Белого моря. На замыкающем створе соленость воды достигает 10–20 %, и при сизигийных приливах и штормовых нагонах возможно затопление сообществ эстуарными водами с такой же соленостью.

Формация *Zostereta marinae*

Ассоциация 8. *Zosteretum marinae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации монодоминантны. Доминирующий вид *Zostera marina* (покрытие 10 %) произрастает на илисто-песчаном грунте эстуария реки Кужа и илистых грунтах реки Большая Ница, где отмечена также зеленая водоросль *Urospora sp.*

Экология. Сообщества зостеры распространены в руслах устьев рек до 0,5 км вверх, на глубине 0,5–1,0 м. Величина солености воды в них в прилив достигает 11 % и не понижается ниже 1 % на отливе в межень. Сообщества ранее не были отмечены для эстуариев рек Зимнегого берега Белого моря и для берегов восточного побережья Двинского залива. В устье рек Кужа и Большая Ница *Z. marina* проникает из акватории юго-востока Двинского залива. В период значительных весенних паводков в эстуариях рек залива Сухое Море в результате опреснения не исключается сильная деградация сообществ зостеры.

Формация *Ruppieta maritima*

Ассоциация 9. *Ruppietum maritima potamogotonosum pectinati*

Состав и структура. Сообщества ассоциации моно- или олигодоминантны и являются

довольно редкими водными сообществами для устьев рек юго-востока Двинского залива Белого моря. В сообществах отмечена *Ruppia maritima* (покрытие до 10 %), реже встречается *Potamogeton pectinatus* (покрытие 2–5 %).

Экология. Сообщества ассоциации занимают илистые участки русла реки Кuya, осушаемые в сизигийный отлив, на расстоянии 0,5 км от замыкающего створа реки, обособленно от сообществ зостеры. В фазу средней величины приливов в малую воду приливного цикла сообщества не осушаются. Максимальная соленость воды до 7 %.

Формация *Agrostideta stoloniferae*

Ассоциация 10. *Agrostidetum stoloniferae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации полидоминантны, одноярусны. В пределах осушки у границы с коренным берегом отмечаются заросли из *Agrostis stolonifera* (покрытие до 30 %). В образовании сообщества участвует *Puccinellia phryganoides* (покрытие 20 %), на отдельных участках около уреза воды встречается *Juncus nodulosus* (покрытие до 10–20 %).

Экология. Сообщества ассоциации довольно редко встречаются на узких полосах илистых приливо-отливных осушек шириной 1–2 м, располагающихся рядом с коренным берегом на расстоянии 1,5–2 км от замыкающего створа, за пределами маршевого участка реки, где уже прослеживается речная долина и фактически заканчивается эстуарий реки. Соленость на малой воде приливного цикла колеблется в пределах 3,20–3,70 %.

Формация *Cariceta acutae*

Ассоциация 11. *Caricetum acutae angelicosum archangelicae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации полидоминантны, многоярусны. На берегах микрозаливов реки Кuya в сообществах ассоциации преобладает *Carex acuta* высотой 0,4 м (покрытие до 60 %). Ближе к коренному берегу, в основном обособленно от *Carex acuta*, в сообществах отмечается *Angelica archangelica* (покрытие 30 %) высотой до 1,3 м. По краевым зонам сообщества встречается факультативный галофит *Cenolophium denudatum* (покрытие 10 %).

Экология. Сообщества ассоциации занимают непротяженный участок левого берега речной долины в 2,0 км от замыкающего створа в зоне эпизодического осолонения вод устья реки. Подвергается затоплению в сизигийные приливы.

Ассоциация 12. *Caricetum acutae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации полидоминантны, многоярусны, отмечены

для устьев всех рек. В растительном покрове доминирует *Carex acuta* (покрытие 60 %). С небольшим обилием отмечаются такие толерантные к солености виды, как *Phalaroides arundinacea*, *Caltha palustris*, *Carex aquatilis* (покрытие для каждого вида 5–7 %).

Экология. Сообщества ассоциации занимают илистые берега речных русел в 2,5–3,5 км от замыкающего створа. Такие берега слабо подвержены ежедневному воздействию приливов. Соленость, как правило, не превышает 1 %.

Формация *Cariceta subspathacea*

Сообщества данной формации наиболее широко представлены на территории приморской полосы Двинского залива Белого моря. Занимают большие площади на ваттовых отмелях, берегах первичных маршей и характерны для галофитных сырых луговин первичных и вторичных маршей.

Ассоциация 13. *Caricetum subspathacea triglochinosum maritimae*

Состав и структура. Сообщества ассоциации полидоминантны, двухъярусны. Проективное покрытие *Carex subspathacea* 80–85 %, с незначительным обилием к ней присоединяются *Triglochin maritima* (покрытие 10–30 %), *Hippuris tetraphylla* (покрытие 5–10 %), которая большей частью находится в воде.

Экология. Сообщества данной ассоциации распространены небольшими площадями на илистых осушках в эстуарии реки Кuya. Сообщества ассоциации занимают илистые участки в дельте реки в зоне постоянного осолонения вод. Подвергаются ежедневному затоплению в приливы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Растительные сообщества на побережье юго-востока Двинского залива занимают в основном 2 типа берегового рельефа – комплекс приморских маршей, отличающихся положением над уровнем моря и длительностью воздействия вод прилива, в устьях рек, впадающих в залив Сухое Море, и песчаные пляжи основной акватории побережья Двинского залива.

Песчаные пляжи на юго-востоке Двинского залива, в том числе и у морского края эстуария реки Кuya, в основном, характерны для берегов, открытых волноприбойному воздействию, когда величина сизигийного прилива (A) меньше высоты штормовых волн (h), что согласуется с выводами В. П. Зенковича [4]. Марши, формирующиеся только под воздействием приливо-отливных явлений, отмечаются исключительно в устьях рек либо в закрытых для волноприбойного воз-

действия заливах. Но в устье реки Куй комплекс приморских маршей формируется с лагунной (внутренней) стороны береговых валов пляжей, где практически отсутствует мощное волноприбойное воздействие.

Мелководный залив Сухое Море изолирован от основной акватории Двинского залива песчаными барами и косами, что ослабляет действие волн на берега и способствует формированию маршей в лагунных понижениях побережья коренного берега под воздействием приливных явлений.

На формирование и развитие приморских растительных сообществ в значительной степени оказывают влияние гидрологические и гидрохимические особенности слабозасоленных устьев рек (соленость воды, водородный показатель pH).

В реке Куй морские солоноватые воды в летнюю межень распространяются вверх по устью на 3–4 км. На рис. 4 представлен профиль солености, зафиксированный для малой воды приливного цикла 9 августа 2014 года. На отливе в вершину устья поступают слабокислые воды с водосбора реки, на приливе величина pH увеличивается до нейтральной. На границе с Двинским заливом эстuarные воды приобретают слабощелочные свойства.

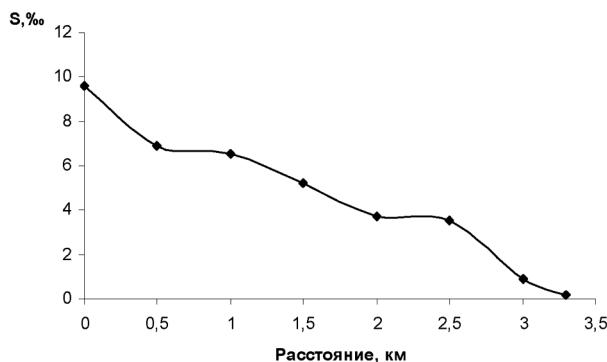


Рис. 2. Изменение солености воды в устье реки Куй в малую воду приливного цикла. S, % – соленость воды

В реке **Большая Ница** абиотические условия устья отличаются от близлежащей реки Куй и сильно зависят от водного объекта, принимающего водоток (мелководный залив Сухое Море), и заболоченной водосборной площади реки, что сказывается на составе и структуре растительного покрова. Соленые воды прилива амплитудой до 0,8 м поднимаются в устье реки вверх по водотоку на расстояние до 1,0 км и ограничиваются замыкающим перекатом реки. Соленость приливных вод изменяется здесь на полной воде приливного цикла в пределах от 9 % на створе впадения водотока в залив Сухое Море до 0,2 % на расстоянии 1,5 км от створа. В период малой

воды приливного цикла величина солености около 7 %. Малые глубины и узость русла реки способствуют резкому уменьшению величины солености в фазу отлива до 0,2 % на расстоянии 0,5 км от створа впадения реки в залив.

Сильные изменения фиксируются и в величине pH. На отливе с заболоченной водосборной площади в устье Большой Ницы поступают кислые болотные воды, и величина pH уменьшается на минимальной воде до 5,0. На приливе с поступлением соленых вод величина pH поднимается до нейтральных значений (7,0). Низкие значения pH воды ограничивают развитие растительного покрова в основном русле реки. Приморские галофитные сообщества характерны для воронки эстуария, с постоянно солеными водами в меженный период, препятствующими значительному понижению pH (табл. 2).

Река Кадь – одна из немногих малых рек, образующих дельту при впадении в Белое море. Во время прилива солоноватые воды Сухого Моря в летнюю межень проникают вверх по водотоку на 3–4 км. Однако соленость эстuarных вод здесь ниже, чем в устье Куй. В вершине дельты на полной воде приливного цикла в период наблюдений величина солености может составлять около 7 %, на малой воде приливного цикла соленость понижается до величины пресных вод – 0,2 %. У морского края дельт рек Кадь и Мудьюга наблюдается наименьшая величина солености в Сухом Море [12], что согласуется с нашими данными. Во время прилива в устья рек с акватории Сухого Моря поступают нейтральные в отношении величины pH воды, во время отлива с заболоченного водосбора в акваторию залива поступают более кислые гумусовые воды (см. табл. 2).

В реке **Мудьюга** солоноватые воды с приливом распространяются на 3 км от замыкающего створа, приблизительно до населенного пункта д. Горка, и доходят до вершины дельты. На выходе из дельты в Сухое Море соленость воды в фазу полной воды, по данным однократных измерений калориметром, составляет 8 %. Ввиду близости расположения дельты реки Мудьюга к дельте реки Кадь структура растительного покрова в дельтах рек Кадь и Мудьюга отличается незначительно.

Развитие сообществ, пространственная структура, видовой состав высших растений зависят от степени заливания, диапазона распространения солоноватых морских вод приливов по устьям рек, механического состава донных отложений, водородного показателя pH (табл. 3). Распространение соленых вод приливов в устьях рек зависит, прежде всего, от средней величины приливов

в море, скорости течения и уклона реки. В нашем случае средняя амплитуда приливов в юго-восточной части Двинского залива, куда впадают все реки, относящиеся к равнинному типу, 1,0 м. Точных измерений уклонов этих рек не проводилось, но, если рассматривать продольный профиль водотоков, их уклон составляет 0,33–0,70 %. На гидрологический режим залива Сухое Море и устьев впадающих в него рек существенное влияние оказывает впадающая в южную часть Двинского залива большая река Северная Двина. Воды Северной Двины распределяют воды залива, выносят значительное количество взвешенных наносов, осаждаемых в приливы на берегах, и влияют на гидрохимический состав вод залива в отлив, вынося значительное количество биогенов.

Растительные ассоциации распространяются на побережье в четкой взаимосвязи с формами рельефа и типом субстрата. Для песчаных пляжей морского края эстуария *реки Куй* характерно развитие ассоциации *Leymetum arenarius honckenysum diffusae*. В составе сообществ ассоциации преобладают устойчивые к ветровому и волноприбойному воздействию и засыпанию песками галофильные виды растений – *Honckenya diffusa*, *Leymus arenarius*, *Lathyrus aleuticus*.

Песчаные пляжи в эстуарии Куй по направлению к эстуарию сменяются узкими илистыми

осушками, которые занимают сообщества ассоциации *Caricetum subspathacea triglochinosum maritima*. В русле эстуария на илисто-песчаных субстратах развиваются сообщества ассоциации *Ruppia maritima potamogetonosum pectinati* и *Zosteretum marinae* при солености от 8 до 10 % в фазу полной воды приливного цикла. На илистых первичных маршах низкого уровня со стороны правого берега реки, ограниченного песчано-галечным береговым валом, у морского края эстуария реки Куй отмечаются сообщества ассоциации *Phragmitetum australis bolboschoenosum maritima*, развивающиеся при солености воды от 6 до 7 %. На удалении 2 км от береговой линии с левого берега эстуария встречаются сообщества формации *Agrostideta stoloniferae*, развивающиеся на узких илистых осушках при солености 2–5 %, в фазу полной воды приливо-отливного цикла. Выше по водотоку, в зоне эпизодического осолонения, куда соленые воды проникают лишь на сизигийных приливах и штормовых нагонах, встречаются сообщества ассоциаций *Phragmitetum australis petasitosum radiatis*, *Phragmitetum australis sciprosatum lacustris*, *Caricetum acutae anglicosum*.

На илистых отложениях восточного побережья залива *Сухое Море*, в зоне постоянного осолонения на выходе из дельт рек Кади и Му-

Таблица 2

Статистическая характеристика распределения солености и величины pH на различных створах устьев рек губы Сухое Море

Статистические показатели	Измерения в устье Большой Ницы на 19.08.2012 ¹						Измерения в устье Кади на 08.09.2013 ²		
	0 км		0,5 км		1,0 км		0 км	2,5 км	5,0 км
	S, %	pH	S, %	pH	S, %	pH	S, %	S, %	S, %
Среднее значение	7,90	7,3	1,90	6,48	0,082	6,0	5,26	1,14	0,12
Стандартное отклонение	–	–	1,41	0,24	–	–	–	1,70	–
Медиана	–	–	1,68	6,53	–	–	–	0,25	–
Максимальное значение	8,98	7,43	5,44	6,79	0,086	6,11	7,11	4,60	0,13
Минимальное значение	6,83	7,1	0,41	5,8	0,079	5,8	3,41	0,14	0,11
Количество наблюдений	2	2	13	13	2	2	2	13	2

Примечание. ¹ – на створах 0 км и 1,0 км наблюдения производились только в полную и малую воду приливного цикла.

² – на створах 0 км и 5,0 км наблюдения производились только в полную и малую воду приливного цикла.

Таблица 3

Гидрологические характеристики устьев рек на створе полусуточных наблюдений морских приливов

Название реки	Величина прилива, м	Донные отложения морского края устья	Длина осолоняемого участка*, км	Диапазон изменения солености, по приливному устью, км/ %
Большая Ница	1,0	Ил + глина + валуны	1,0	9,0–0,2 на 1 км
Кадь	0,8	Илистый песок	3,0	8,0–0,2 на 3,0 км
Куй	1,0	Песок с примесью ила	3,5	12,0–0,2 на 3,5 км
Мудьюга	0,8	Ил + глина	3,0	7,0–0,2 на 3,0 км

Примечание. * – длина осолоняемого участка указана при средней величине прилива в летнюю меженю.

дьоги распространяются сообщества ассоциации *Phragmitetum australis sciprosum tabernaemontanae*. На морском крае эстуария реки Большая Ница получают развитие сообщества ассоциации *Bolboschoenetum maritimae*, а в воде *Zosteretum marinae*, что характерно и для эстуария реки Кuya. Илисто-торфянистые субстраты первичных маршей, зоны периодического осолонения в основном занимают сообщества ассоциации *Phragmitetum australis alopecurossum arundinaceae*, распространяющиеся от низкого до среднего уровня марша при солености от 5 до 9 %. В зоне эпизодического осолонения, на илистых осушках распространены группировки *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, на песчаных субстратах – группировки *Petasites spurius*.

В распределении приморских растительных сообществ устьев рек залива Сухое море Белого моря по широтному градиенту отмечаются следующие особенности. В северной, осушаемой части залива преобладают морские воды с соленостью до 10–15 %, а в распределяемом дельтами рек Кадь и Мудьюга узком проливе соленость воды не превышает 8 %. Так, в эстуарии реки Большая Ница, на севере залива, при солености до 9 % в сообществах ассоциации *Phragmitetum australis alopecurossum arundinaceae*, кроме *Bolboschoenus maritimus*, встречаются *Juncus atrofusca*, *Triglochin maritima*, *Stellaria humifusa*. Последние виды не обнаружены в сообществах с преобладанием *Phragmites australis*, в устьях рек Кадь и Мудьюга, что можно объяснить поступлением большого количества пресной воды с водосборов в устья рек в период весенних паводков.

Распространение сообществ ассоциации *Zosteretum marinae* на изученной территории имеет свои особенности. Этот вид встречается на севере залива Сухое Море, куда он проникает в устье р. Большая Ница, отмечен он также в сообществах в устье реки Кuya. По нашим данным, зостера не встречается в устьях рек Кадь и Мудьюга, сообщества с *Z. marinae* не отмечены в устье реки Северная Двина с солоноватыми водами, в южной части залива Сухое Море и в узкой части этого залива.

Видовой состав водных и околоводных сообществ зависит от варьирования минерализации (солености) воды вверх по руслам устьевых водотоков. Это отражается в наличии четко выраженной закономерности: по приливным устьям рек с уменьшением солености в растительном покрове уменьшается число галофитных видов и их проективное покрытие, происходит смена галофитных сообществ на сообщества с преобладанием эвритопных видов, произрастающих в условиях

пресных водотоков, но выносящих слабое кратковременное осолонение вод (табл. 4).

Таким образом, облигатные галофиты преобладают в структуре растительных сообществ, приуроченных к приливной зоне с постоянно солоноватой водой в меженный период. Растения этой группы развиваются на илистых и илисто-торфянистых осушках первичных маршей при заливании водами приливов соленостью от 10 до 6 % в фазу полной воды приливного цикла. В этой группе на юго-востоке Двинского залива можно выделить следующие виды: *Carex subspathacea*, *Carex salina*, *Triglochin maritima*, *Bolboschoenus maritimus*, *Atriplex nudicaulis*, *Plantago maritima*, *Stellaria humifusa*, *Potentilla egedei*, *Zostera marina*, *Puccinellia phryganoides*, *Ruppia maritima*. На песчаных береговых валах песчано-галечных пляжей доминирует облигатный псаммогалофит *Honckenya diffusa*.

Приморские сообщества с преобладанием в растительном покрове факультативных галофитов распространены на илисто-торфянистых субстратах вторичных маршей, в черте зоны периодического засоления, при заливании водами приливов соленостью от 5 до 1 %, в фазу полной воды приливного цикла. В этой группе при таком диапазоне солености с большим обилием в сообществах характерны *Juncus atrofusca* и *Scirpus tabernemontani*. На илисто-глинистых осушках зоны периодического осолонения при солености менее 5 % в полную воду приливного цикла содоминируют *Eleocharis acicularis* и *Agrostis stolonifera*. На песках береговых валов с незначительным покрытием встречаются *Leymus arenarius*, *Lathyrus aleuticus*, *Sonchus humilis*.

Сообщества с преобладанием в растительном покрове толерантных к солености воды видов отмечаются на разнообразных типах почвогрунтов в устьях и дельтах всех изученных рек. Виды этих сообществ способны развиваться при слабом засолении почвы и воды, но они наиболее характерны для гликофильных сообществ. На илисто-песчаных осушках, заливаемых водами приливов, при диапазоне солености от 0,2 до 1 % в фазу полной воды приливного цикла в сообществах устьев малых рек юго-востока Двинского залива отмечаются *Agrostis tenella*, *Angelica archangelica*, *Petasites radiatus*, *Petasites spurius*, *Carex acuta*, *Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria*. На илистых донных грунтах реки Кuya при эпизодическом осолонении встречаются *Carex acuta*, *Carex aquatilis*, *Scirpus lacustris*, *Caltha palustris*, *Sparganium erectum*, *Equisetum fluviatile*. Значительное место в формировании сообществ занима-

Таблица 4

Группа	S = 10–6 ‰ (зона постоянно солоноватой воды)	S = 10–6 ‰ (зона постоянно солоноватой воды)	S = 5–1 ‰ (зона периодического осолонения вод устья)	S = 1–0,2 ‰ (зона слабого периодического осолонения)	S ≥ 0,2 ‰ (возможно эпизодическое осолонение)
	Субстраты				
Группа	Песчаные валы пляжей (L – 0–0,4 км)	Илистые субстраты и илисто-торфянистые осушки первичных маршей (L – 0,4–1,5 км)	Илисто-глинистые субстраты и илисто-торфянистые осушки первичных маршей (L – 1,5–2,5 км)	Илисто-песчаные осушки неосолоняемых русел рек (L – 2,5–3,0 км)	Донный илистый аллювий плесов неосолоняемой зоны (L – 3,0–3,5 км)
Облигатные галофиты	<i>Honckenya diffusa</i>	<i>Carex subspathacea</i> <i>Carex salina</i> <i>Triglochin maritima</i> <i>Bolboschoenus maritimus</i> <i>Atriplex nudicaulis</i> <i>Plantago maritima</i> <i>Stellaria humifusa</i> <i>Potentilla egedei</i> <i>Zostera marina</i>	<i>Puccinellia phryganoides</i>	–	–
Факультативные галофиты	<i>Leymus arenarius</i> <i>Lathyrus aleuticus</i> <i>Sonchus humilis</i>	<i>Juncus atrofuscus</i> <i>Scirpus tabernemontani</i> <i>Ruppia maritima</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Eleocharis acicularis</i> <i>Alopecurus arundinaceus</i>	<i>Cenolophium denudatum</i>	<i>Crepis nigrescens</i>
Толерантные виды	<i>Festuca rubra</i>	<i>Phragmites australis</i> <i>Festuca rubra</i> <i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Phragmites australis</i> <i>Vicia crassa</i> <i>Potamogeton pectinatus</i> <i>Juncus nodulosus</i> <i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Typha latifolia</i>	<i>Phragmites australis</i> <i>Agrostis tenella</i> <i>Angelica archangelica</i> <i>Petasites radiatus</i> <i>Petasites spurius</i> <i>Carex acuta</i> <i>Caltha palustris</i> <i>Filipendula ulmaria</i> <i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Phragmites australis</i> <i>Phalaroides arundinacea</i> <i>Carex acuta</i> <i>Carex aquatilis</i> <i>Scirpus lacustris</i> <i>Caltha palustris</i> <i>Sparganium erectum</i> <i>Equisetum fluviatile</i>

Примечание. S – соленость воды, ‰. L – приближенное расстояние от береговой линии моря, указанное для всех устьев рек.

ют толерантные виды на илисто-торфянистых осушках первичных маршей, где при диапазоне солености от 1 до 5 ‰ развиваются *Vicia crassa*, *Potamogeton pectinatus*, *Juncus nodulosus*, *Myriophyllum spicatum*, *Typha latifolia*.

Сообщества с доминированием и содоминированием *Phragmites australis* характерны как для приморских местообитаний на морских краях эстуариев и дельт малых рек, так и для зоны эпизодического осолонения. Эти сообщества отмечены для комплекса приморских маршей, отличающегося положением над уровнем моря и длительностью воздействия вод прилива – первичные марши низкого и среднего уровня по всему восточному побережью залива Сухое Море, вплоть до морского края дельты реки Северная Двина. На восточном берегу Сухого Моря и соответственно в дельте р. Кадь на осушках происходит повышенное накопление взвешенного материала в прибрежной зоне, что является более характерным для эстuarных зон Белого моря. Воды прилива и приносимые ими взвеси содержат много

биогенов, что сказывается на росте и развитии тростника и способствует формированию фитоценозов с доминированием *Phragmites australis*.

Облигатные галофиты по проективному покрытию преобладают в приморских растительных сообществах при диапазоне солености 6–10 ‰, в устьях рек Кяя и Большая Ница. Экологический оптимум факультативных галофитов по отношению к солености воды довольно широкий. Эти виды обитают при диапазоне солености воды от 1 до 10 ‰, но доминируют в приморских сообществах при солености около 5 ‰. Большинство толерантных видов растений преобладают при солености воды, не превышающей 1 ‰ (рис. 3). Из этой группы лишь *Phragmites australis* способен обитать как при солености воды до 10 ‰, так и в пресных водах (0,2 ‰). Однако, произрастают при повышенной солености воды более 10 ‰, средневозрастные генеративные растения *Ph. australis* не достигают максимального развития в данных типах местообитаний, на что указывает образование низкорослой формы растений *Ph.*

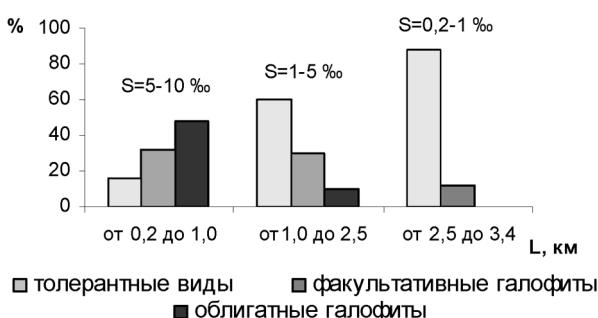


Рис. 3. Качественное соотношение групп приморских видов растений с разным диапазоном солености приливных вод на юго-востоке Двинского залива

australis на среднезасоленных илистых осушках у замыкающего створа р. Кuya (ближе к береговой линии). Его экологический оптимум, вероятно, при ежедневном заливании водами прилива ограничивается соленостью воды до 8 ‰.

Распространение галофитов вверх по руслам приливных устьев рек зависит от гидрологических, гидрохимических и комплекса геоморфологических особенностей самих водотоков (диапазон проникновения вверх по течению соленых вод прилива, величина морских приливов, уклон рек, скорость течения, рельеф речного дна и морфогенетический тип берегов) [12], [19], [20]. Все устья и дельты рек являются равнинными и имеют небольшие средние скорости течения – 0,2–0,3 м/с. В устье реки Большая Ница, в 1 км выше береговой линии Сухого Моря, скорость течения увеличивается до 0,8 м/с, а солоноватые воды приливов поднимаются на расстояние не более 1 км от береговой линии, что связано с наличием замыкающего переката на этом створе и увеличением скорости течения. Сообщества с доминированием облигатных галофитов развиваются лишь в черте воронки эстуария при ее выходе в залив Сухое море.

В устье реки Кuya солоноватые воды прилива распространяются вверх по эстуарию на 3 км от береговой линии Двинского залива, облигатные

галофиты встречаются в черте морского края эстуария, факультативные галофиты отмечаются на расстоянии более 3 км от морского края эстуария. Такие особенности распространения сообщества с облигатными и факультативными видами характерны и для устья реки Кадь.

Для устья реки Большая Ница отмечено влияние уровня водородного показателя pH на состав и структуру растительного покрова. За пределами распространения фронта соленых вод приливов, при низком минимальном суточном значении (pH = 5,8) сообщества с облигатными и факультативными приморскими видами отсутствуют, при этом представлены сообщества с толерантными и пресноводными видами (*Phragmites australis*, *Carex acuta*).

ВЫВОДЫ

1. Флористический состав водных и околоводных ассоциаций зависит от варьирования минерализации (солености) воды вверх по руслу устьевого водотока. Это отражается в наличии четко выраженной закономерности: по приливным устьям рек в растительном покрове с уменьшением солености уменьшается число видов галофитов и их обилие, происходит смена на сообщества с преобладанием эвритопных видов, произрастающих в условиях пресных водотоков, но выносящих слабое кратковременное осолонение.

2. Приморские сообщества на побережье юго-востока Двинского залива в зоне влияния морских приливов характеризуются бедным видовым составом, при выраженнем доминировании на приморских илистых и торфяно-илистых маршах факультативных видов – *Phragmites australis*, *Bolboschenus maritimus*, на песчано-галечных валах, косах и барах – облигатного псаммогалофита *Hornckenya diffusa*.

3. На юго-востоке Двинского залива отмечены новые точки в распространении *Zostera marina* (эстуарии рек Кuya, Большая Ница, север залива Сухое Море).

* Исследование проведено в рамках выполнения Государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики / Под ред. В. А. Спирионова, М. В. Гаврило, Е. Д. Красновой, Н. Г. Николаевой. М.: Наука: WWF России, 2011. 64 с.
- Бабина Н. В. Галофитная растительность западного побережья Белого моря // Растительность России. СПб., 2002. № 3. С. 3–21.
- Бреслина И. П. Орнигиофильная флора островов Кандалакшского залива Белого моря // Экология. 1979. № 2. С. 88–101.
- Зенкович В. П. Основы учения о развитии морских берегов. М., 1962. 710 с.
- Ипатов В. С. Методы описания фитоценоза. СПб., 2000. 180 с.
- Королева Н. Е., Чиненко С. В., Сортлан Э. Б. Сообщества маршей, пляжей и приморского пойменного эфемеретума Мурманского, Терского и востока Кандалакшского берега (Мурманской области) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2011. № 9. С. 26–62.

7. Корчагин А. А. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота) // *Acta Inst. Botanici Acad. Sci. URSS.* 1935. Ser. III. Fasc. 2. С. 223–322.
8. Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск, 2007. 374 с.
9. Леонтьев О. К., Никифоров Л. Г., Сафьянов Г. А. Геоморфология морских берегов. М.: Изд-во МГУ, 1975. 336 с.
10. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности. М., 2001. 264 с.
11. Мисевич И. В. Гидрологическая характеристика северной части Сухого Моря (Двинский залив Белого моря) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Сб. материалов XII Междунар. конф. Петрозаводск, 2013. С. 205–207.
12. Мисевич И. В. Некоторые особенности осолонения рек юго-востока Баренцева моря // Труды XI Съезда Русского географического общества. СПб., 2000. С. 13–17.
13. Моеев Д. С. Фитоценозы малых техногенных и естественных водотоков окрестностей г. Сыктывкара // Экологические проблемы промышленных городов. Ч. 1. Саратов, 2013. С. 240–244.
14. Нешаталев В. Ю. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
15. Нешаталев В. Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК, 2009. 537 с.
16. Разумовская А. В., Кучеров И. Б., Путина Л. В. Сосудистые растения национального парка «Кенозерский» (Аннотированный список видов). Северодвинск, 2012. 162 с.
17. Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.
18. Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / Под ред. И. М. Жила. Л.: Гидромет. изд-во, 1965. 612 с.
19. Савенков А. В., Покровский О. С., Кожин М. Н. Трансформация стока растворенных веществ в устьевых областях малых водотоков южного побережья Кольского полуострова // Океанология. 2011. № 51 (5). С. 837–848.
20. Селиванов А. О. Особенности развития береговых зон приливных морских заливов в связи с созданием в них пресноводных водохранилищ: Автoref. дисс. ... канд. геогр. наук. М.: Изд-во МГУ, 1984. 27 с.
21. Сергиенко В. Г. Флора полуострова Канин. М.: Наука, 1986. 147 с.
22. Сергиенко В. Г. Конспект флоры Канино-Мезенского региона. М.; СПб.: Изд-во КМК, 2013. 195 с.
23. Сергиенко Л. А. Очерк флоры приморской полосы Белого моря // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1512–1521.
24. Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
25. Сорокин А. Н., Голуб В. Б. Растительные сообщества союза *Matricarion maritimi* all. nov. на берегах северных морей европейской России // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2007. № 2. С. 3–16.
26. Barbour M. G. Is any Angiosperm an obligate halophyte? // Amer. Mid. Nat. 1970. Vol. 84(1). P. 103–120.

Moseev D. S., Research Center “Viking” (Arkhangelsk, Russian Federation), Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sergienko L. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

VEGETATION OF BRACKISH TIDAL ESTUARIES OF THE SMALL RIVERS IN THE SOUTH-EAST OF THE DVINA BAY

The article presents the results of investigations of wetland plant communities of tidal estuaries of the Large Nitsa, Kad, Kuya, Mudyuga rivers in the White Sea basin. Many of the plant communities are rare in these habitats; moreover several species have very specific ecology and distribution. The classification of vegetative associations has been developed using the dominant approach. Different hydrological characteristics: tidal magnitude, salinity, pH as well as species composition and structure of plant communities of the studied estuaries were considered. A regularity of species composition distribution of plant communities in relation to water salinity is described. Under the conditions of salinization in low-water period three definite zones in the river mouths and their hydrological characteristics were selected. Different phytocoenosis structures have been described for each river according to its defined characteristics.

Key words: White Sea, salinity, classification, vegetation halophytes

REFERENCES

1. *Atlas biologicheskogo raznoobraziya morey i poberezhiy Rossiyskoy Arktiki* [Atlas of biological diversity of the seas and coasts of the Russian Arctic] / V. A. Spiridonov, M. V. Gavrilov, E. D. Krasnova, N. G. Nikolaeva. Moscow, Nauka, WWF Russia Publ., 2011. 64 p.
2. Бабина Н. В. Vegetation the halophytes of the western coast of the White Sea [Galofitnaya rastitel'nost' zapadnogo poberezh'ya Belogo morya]. *Rastitel'nost' Rossii*. St. Petersburg, 2002. № 3. P. 3–21.
3. Бреслина И. П. Originalna flora of the Islands of the Kandalaksha Bay of the White sea [Ornigofil'naya flora ostrovov Kandalakshskogo zaliva Belogo morya]. *Ecologiya* [Ecology]. 1979. № 2. P. 88–101.
4. Зенкович В. П. *Osnovy ucheniya o razvitiu morskikh beregov* [Basic knowledge about the development of the sea coast]. Moscow, 1962. 710 p.
5. Ипатов В. С. *Metody opisaniya fitotsenoza* [Methods description of the phytocenosis]. St. Petersburg, 2000. 180 p.
6. Королева Н. Е., Чинеко С. В., Сортиланда Е. Б. Community marches, beaches and seaside floodplain ephemeralum Murmansk, Terskiy and the East coast of Kandalaksha (Murmansk region) [Soobshchestva marshey, plyazhey i primorskogo poymennogo efemeretuma Murmanskogo, Terskogo i vostoka Kandalakshskogo berega (Murmanskoy oblasti)]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy*. 2011. № 9. P. 26–62.

7. Korchagin A. A. Vegetation of marine alluvium of the Mezen Bay and Czech lips (meadows and meadow marshes [Rastitel'nost' morskikh aliyuviev Mezenskogo zaliva i Cheshskoy guby (luga i lugovye bolota)]. *Acta. Inst. Botanici Acad. Sci. URSS.* 1935. Ser. III. Fasc. 2. P. 223–322.
8. Kravchenko A. V. *Konspekt flory Karelii* [Synopsis of the Flora of Karelia]. Petrozavodsk, 2007. 374 p.
9. Leont'ev O. K., Nikiforov L. G., Safyanov G. A. *Geomorfologiya morskikh beregov* [Geomorphology of sea coast]. Moscow, Moscow State University Publ., 1975. 336 p.
10. Mirkin B. M., Naumova L. G., Solometz A. I. *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti* [The modern science of vegetation]. Moscow, 2001. 264 p.
11. Miskevich I. V. Hydrological characteristics of the Northern part of the Dry Sea (Dvina Bay of the White sea) [Gidrologicheskaya kharakteristika severnoy chasti Sukhogo Morya (Dvinskii zaliv Belogo morya)]. *Problemy izucheniya, ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany prirodykh resursov Belogo morya: Sbornik materialov.* Petrozavodsk, 2013. P. 205–207.
12. Miskevich I. V. Some features of the salinity of the rivers of the southeastern Barents sea [Nekotorye osobennosti osonneniya rek yugo-vostoka Barentseva morya]. *Trudy XI S'ezda Russkogo geograficheskogo obshchestva.* St. Petersburg, 2000. P. 13–17.
13. Moseev D. S. The phytocoenoses of small man-made and natural watercourses of the surrounding area of Syktyvkar. [Fitotsenozy malykh tekhnogennykh i estestvennykh vodotokov okrestnostey g. Syktyvkaza]. *Ecologicheskie problemy promyshlennyykh gorodov.* Saratov, 2013. P. 240–244.
14. Neshtaev V. Yu. The draft of Russian Code of phytocenological item [Proekt Vserossiyskogo Kodeksa fitotsenoticheskoy nomenklatury]. *Rastitel'nost' Rossii.* 2001. № 1. P. 62–70.
15. Neshtaeva V. Yu. *Rastitelnost' poluostrova Kamchatka* [The vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow, KMK Publ., 2009. 537 p.
16. Razumovskaya A. V., Kucherenko I. B., Puchnina L. V. *Sosudistye rasteniya natsional'nogo parka "Kenozerskiy"* [Vascular plants of the national Park "Kenozerskiy"]. Severodvinsk, 2012. 162 p.
17. Ramenskaya M. L. *Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii* [Analysis of flora of the Murmansk region and Karelia]. Leningrad, 1983. 216 p.
18. Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. *Gyrologicheskaya izuchenost'.* Vol. 3. *Severnyy kray* [Surface water resources of the USSR. Hydrogeological knowledge. Vol. 3. Northern territory]. Leningrad, Gidromet. izd-vo Publ., 1965. 612 c.
19. Savenko A. V., Pokrovskiy O. S., Kozhin M. N. Transformation of runoff of dissolved substances in the estuarine areas of small watercourses of the southern coast of the Kola Peninsula [Transformatsiya stoka rastvorennykh veshchestv v ust'evykh oblastyakh malykh vodotokov yuzhnogo poberezh'ya Kol'skogo poluostrova]. *Okeanologiya.* 2011. № 51 (5). P. 837–848.
20. Selivanov A. O. *Osobennosti razvitiya beregovykh zon prilivnykh morskikh zalivov v svyazi s sozdaniem v nich presnovodnykh vodokhranilishch: Avtoref. diss. ... kand. geogr. nauk* [Features of the development of coastal zones tidal bays in connection with the establishment of freshwater reservoirs]. Moscow, Izd-vo MGU, 1984. 27 p.
21. Sergienko V. G. *Flora poluostrova Kanin* [Flora of the Kanin Peninsula]. Moscow, Nauka Publ., 1986. 147 p.
22. Sergienko V. G. *Konkretnye flory Kanino-Mezenskogo regiona* [Specific flora Canino-Mezen region]. Moscow, St. Petersburg, KMK Publ., 2013. 195 p.
23. Sergienko L. A. Sketch of the flora of the coastline of the White sea [Ocherk flory primorskoy polosy Belogo morya]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1983. Vol. 68. № 11. P. 1512–1521.
24. Sergienko L. A. *Flora i rastitel'nost' poberezhii Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Flora and vegetation of coasts of the Russian Arctic and adjacent territories]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2008. 225 p.
25. Sokolov I. A., Golub V. B. Plant communities Union Matricarion maritimi all. nov. On the shores of the Northern seas of European Russia [Rastitel'nye soobshchestva soyuza Matricarion maritimi all. nov. na beregakh severnykh morey evropeyskoy Rossii]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy.* 2007. № 2. P. 3–16.
26. Barbour M. G. Is any Angiosperm an obligate halophyte? // Amer. Mid. Nat. 1970. Vol. 84(1). P. 103–120.

Поступила в редакцию 12.02.2016

ЕВГЕНИЯ АЛЕКСАНДРОВНА ПЕРЕВАЛОВА
аспирант лаборатории лесоводства и биологической производительности, Институт лесоведения РАН (Московская область, Российская Федерация)
perevalva.evgenija@rambler.ru

МИХАИЛ ДМИТРИЕВИЧ МЕРЗЛЕНКО
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Институт лесоведения РАН (Московская область, Российская Федерация)
md.merzlenko@mail.ru

ЮРИЙ БОРИСОВИЧ ГЛАЗУНОВ
кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией лесоводства и биологической производительности, Институт лесоведения РАН (Московская область, Российская Федерация)
glazunov@ilan.ras.ru

ДИНАМИКА РОСТА СОСНЫ В КУЛЬТУРАХ РАЗНОЙ ГУСТОТЫ

Приведены результаты многолетних исследований роста и состояния сосны обыкновенной в экспериментальных лесных культурах с разной густотой посадки Серебряноборского опытного лесничества Института лесоведения РАН. Культуры созданы в 1948 году, к моменту проведения последнего исследования их возраст составил 68 лет. Тип условий местопроизрастания – свежая простая субборь (B_2). С использованием опубликованных данных и данных наших наблюдений был выполнен на основе аппроксимаций анализ динамики роста сосны по высоте, диаметру, ходу накопления стволового запаса и возрастной динамике численности деревьев. По мере увеличения возраста лучший рост и производительность перемещаются от наиболее густых культур к культурам с пониженной густотой посадки. На основе проведенных исследований рекомендуется оптимальная густота посадки в пределах 2–8 тыс. шт. сеянцев на 1 га. С увеличением возраста насаждений рост сосны будет в большей степени зависеть уже от густоты стояния, а не от густоты первоначальной посадки.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, *Pinus sylvestris* L., густота посадки, лесные культуры, густота древостоя, рост и состояние древостоя

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос густоты лесных культур имеет важное значение не только для лесокультурной практики, но и лесохозяйственной, а также для биологической науки в целом. Исследования влияния густоты на рост и производительность древостояов осуществляются в динамике времени на специально созданных экспериментальных объектах. Впервые опытные культуры сосны разной густоты посадки были заложены на территории лесной дачи Петровской землевладельческой и лесной академии под Москвой [8]. Это были посадки профессора М. К. Турского квадратного размещения с числом сеянцев на 1 га 2360, 4450 и 9390 экз., созданные в 1879 году. Затем в 1901 году профессор Н. С. Нестеров осуществил опыт с густотой посадки сосны 2230, 2640, 4398, 5990, 8790, 11150, 19770 и 22870 экз. на 1 га. К настоящему времени эти посадки не сохранились, но общее заключение было в том, что лучшая густота – это посадка с редкой густотой [8].

Наиболее широко создание опытных культур сосны разной густоты посадки во многих регио-

нах страны было развернуто в советское время, в XX веке. К числу наиболее старых и сохранившихся посадок следует отнести опытные культуры разной густоты Серебряноборского опытного лесничества.

ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА

Исследовался рост и состояние сосны (*Pinus sylvestris* L.) в экспериментальных лесных культурах Серебряноборского опытного лесничества Института лесоведения РАН. Расположен данный объект к западу от г. Москвы. Тип условий местопроизрастания – свежая простая субборь (B_2). Лесокультурная площадь, отведенная под опытные культуры, до посадки находилась под сельскохозяйственным пользованием.

Посадка сосны выполнена весной 1948 года по сплошь обработанной почве с использованием сеянцев однолетнего возраста. Были приняты следующие варианты густоты и размещения: 2 тыс./га – [2,24 × 2,24 м]; 4 тыс./га – [1,58 × 1,58 м]; 8 тыс./га – [1,11 × 1,11 м]; 16 тыс./га – [0,79 × 0,79 м]; 32 тыс./га – [0,56 × 0,56 м]. Вся динамика последующего роста сосны зависела от стартовых усло-

вий густоты и изменялась с возрастом. Крайние значения густоты посадки различались в 16 раз.

При таксировании данного экспериментального объекта по вариантам густоты посадки изменилась длина окружности ствола на высоте 1,3 м, по которой рассчитывался диаметр; определялась категория санитарного состояния [2]. У 30–32 деревьев на каждом участке измерялись высоты, по полученным данным рассчитывались зависимости высоты от диаметра деревьев. Запасы древесины рассчитывались умножением средней высоты на сумму площадей сечения и на видовое число, определявшееся по формуле А. Кулешиса и Й. Кянстовичуса [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Используя литературные источники [1], [6], [7] и данные наших наблюдений, на основе аппроксимаций был выполнен анализ динамики роста сосны по высоте, диаметру, а также по ходу накопления стволового запаса и по динамике численности деревьев (рис. 1–4).

По высоте (см. рис. 1) рост сосны на протяжении первых двух классов возраста имел незначительные различия; они стали проявляться после прохождения культурами фазы жердняка.

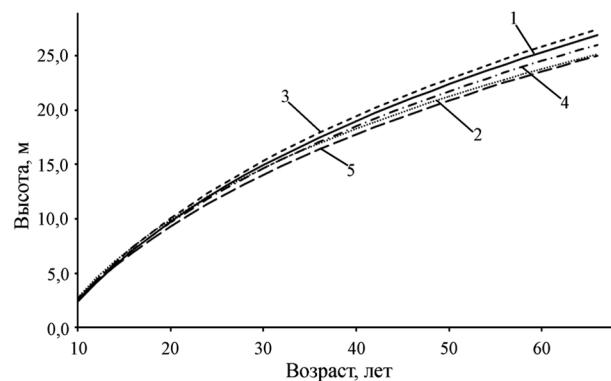


Рис. 1. Динамика роста сосны по высоте в культурах с густотой посадки: 1 – 2 тыс. экз./га; 2 – 4 тыс. экз./га; 3 – 8 тыс. экз./га; 4 – 16 тыс. экз./га; 5 – 32 тыс. экз./га

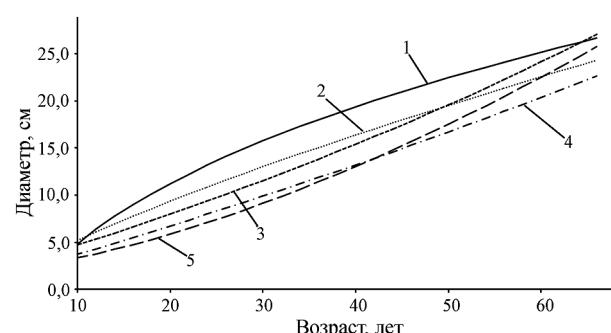


Рис. 2. Динамика роста сосны по диаметру в культурах различной густоты. Условные обозначения, как на рис. 1

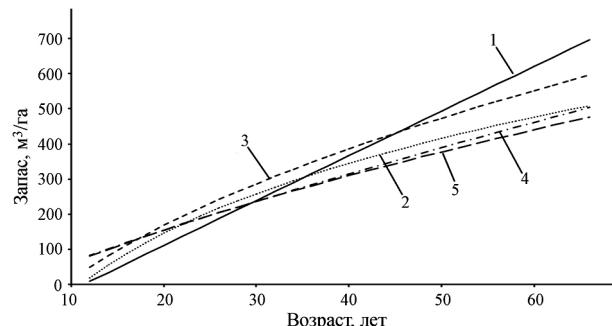


Рис. 3. Динамика накопления запасов в культурах различной густоты. Условные обозначения, как на рис. 1

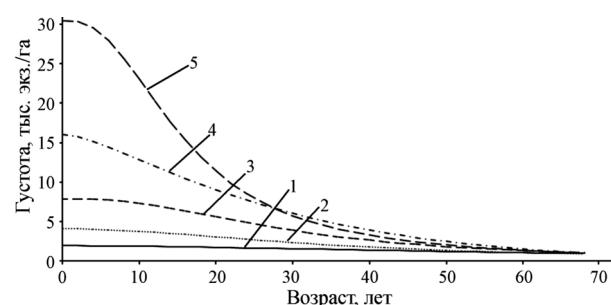


Рис. 4. Динамика изреживания сосны в культурах различной густоты. Условные обозначения, как на рис. 1

В возрасте 65 лет наибольшей высотой (27,3 м) обладали культуры с первоначальной густотой посадки 8 тыс. сеянцев на 1 га.

Диаметр лесных культур в отличие от высоты является более чутким показателем состояния искусственного дендроценоза [3]. Анализируя рост по диаметру (см. рис. 2), можно сказать, что самые существенные различия были в возрасте 25–45 лет. Наибольшими показателями на всем протяжении жизни опытных культур обладали искусственные древостои с густотой посадки 2 тыс. сеянцев на 1 га. К 65 годам наметилась тенденция к сближению величин средних диаметров. Лидерами по величине среднего диаметра в этом возрасте стали культуры с густотами 2 и 8 тыс. шт./га – соответственно 26,5 и 26,6 см.

По динамике накопления стволового запаса (см. рис. 3) мы видим на протяжении наблюдаемого возрастного диапазона их четкую перегруппировку. Так, в первом классе возраста преимущество было у очень густых культур, но уже к 40 годам оно перешло к культурам с густотой посадки 8, 4 и 2 тыс. шт./га. Наибольший разрыв в величинах стволового запаса образовался к 65 годам. Максимальная величина запаса (686 м³/га) зафиксирована на секции с густотой посадки 2 тыс. шт./га, наименьшая величина (475 м³/га) на секции с густотой посадки 32 тыс. шт./га.



Рис. 5. Лесные культуры с густотой посадки 2 тыс. шт./га (а) и 32 тыс. шт./га (б)

Несмотря на то, что в данных опытных посадках А. Д. Вакуровым проводились лесоводственные уходы по удалению деревьев, поврежденных снеголомом, а затем и корневой губкой [4], динамика изреживания сосны (см. рис. 4) имеет общие закономерности с динамикой естественного изреживания сосны в опытных культурах М. К. Турского в лесной даче ТСХА, где рубки промежуточного пользования отсутствовали [3]. К 68 годам фактически произошло выравнивание густоты стояния (рис. 4, 5). Наименьший отпад был в культурах с густотой посадки 2 и 4 тыс. шт./га. Самый высокий отпад наблюдался у культур с густотой 32 и 16 тыс. шт./га, что свидетельствует о бесперспективности использования такой густоты посадки сосны в производственных условиях.

Состояние древостоев объективно можно оценивать, учитывая категории состояния деревьев. Процентное соотношение категорий состояния лесных культур сосны обыкновенной разной густоты отображено на рис. 6. Максимальный процент наличия здоровых деревьев, не имеющих признаков ослабления, характерен в культурах сосны с густотой посадки 8 тыс./га (83,9 %). В этом же искусственном насаждении полностью отсутствуют усыхающие и сухостойные деревья. Худшее состояние отмечено в культурах с первоначальной густотой посадки 4 и 32 тыс./га, в них

на здоровые деревья приходится 69,5 и 62,9 %, а на сухостойные – 10,9 и 8,3 %. Такое состояние культур с густотой посадки 4 тыс./га мы склонны объяснять расположением данного участка в небольшой западине, где весной наблюдается верховодка. Если сравнивать опытные культуры по средневзвешенному значению категорий состояния, то наибольшее значение (2,0) приходится на культуры с густотой посадки 4 тыс./га, наименьшее (1,2) наблюдается в культурах с густотой

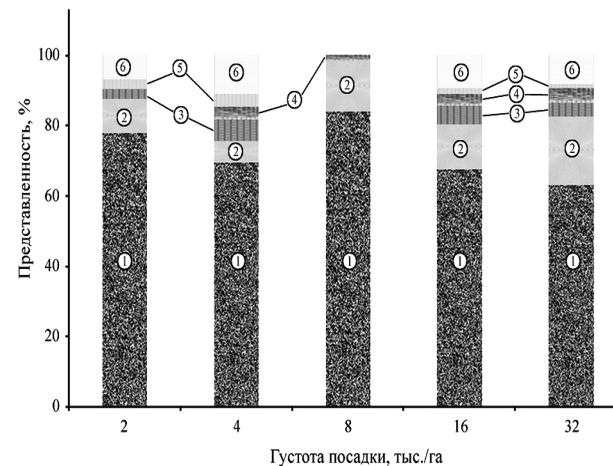


Рис. 6. Представленность деревьев различных категорий состояния в 68-летних культурах сосны разной густоты посадки: 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – свежий сухостой; 6 – старый сухостой

тотой посадки 8 тыс./га. Таким образом, в культурах с густотой посадки 8 тыс./га состояние деревьев было наилучшим. Хорошее современное состояние имеют и культуры с густотой посадки 2 тыс. экз./га. Относительно плохое состояние культур с густотой посадки 4 тыс./га, вероятнее всего, объясняется внешним фактором, а именно неблагоприятными локальными условиями произрастания на данном участке.

ВЫВОДЫ

Оценивая динамику роста сосны и современное состояние опытных культур, для условий свежей простой субори (B2) можно рекомендовать густоту посадки в пределах 2–8 тыс. шт. сеянцев на 1 га. В связи с выравниванием густоты состояния дальнейший рост сосны будет в большей степени зависеть от густоты состояния, а не от густоты первоначальной посадки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вакуров А. Д. Тридцатилетний опыт выращивания сосновых культур разной густоты под Москвой // Лесоведение. 1979. № 6. С. 81–85.
2. Загреев В. В., Сухих В. И., Швиденко А. З. и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
3. Кобельков М. Е., Чуканов М. А., Хотин Д. В. Категории состояния основных лесообразующих пород Московской области. М.: Центр защиты леса Московской обл., 2000. 40 с.
4. Мерзленко М. Д., Бабич Н. А. Теория и практика искусственного лесовосстановления. Архангельск: САФУ, 2011. 239 с.
5. Мерзленко М. Д., Глазунов Ю. Б. Рост и состояние культур сосны разной густоты в Серебряноборском опытном лесничестве // Лесной журнал. 2014. № 6. С. 32–40.
6. Пинчук А. М. Влияние различной густоты посадки на рост сосны обыкновенной // Труды Института леса и древесины СО АН СССР. 1961. Т. 50. С. 43–48.
7. Пинчук А. М., Ломов В. Д. Влияние густоты сосновых молодняков на анатомические показатели древесины и накопление органической массы // Научные труды МЛТИ. 1973. Вып. 49. С. 38–42.
8. Тимофеев В. П. Природа и наследия Лесной опытной дачи ТСХА за 100 лет. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 168 с.

Perevalova E. A., Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (Moscow region, Russia)

Merzlenko M. D., Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (Moscow region, Russia)

Glazunov Yu. B., Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (Moscow region, Russia)

DYNAMICS OF PINE GROWTH IN STANDS OF DIFFERENT DENSITY

The results of long-term studies of growth and conditions of Scots pine in the experimental forest stands with different planting density in experimental forest district “Serebryanoborskoe” of Institute of Forest Science. Stands planted in 1948 reached the age of 68 years by the time of the latest study. The type of site conditions is fresh subor (Pinetum compositum). Approximation analysis of pine growth dynamics in height, tree diameter, trunk stock accumulation and age-class composition dynamics has been conducted using published data and the results of our own observations. With ageing the best growth rate and productivity shifted from extremely dense stands to cultures with low plant density. The optimum planting density in the range of 2–8 thousand seedlings per 1 ha is recommended on the basis of these studies. With increasing age, the growth of pine plantations will depend more on the degree of a plant stand and not on the initial planting density.

Key words: Scotch pine, *Pinus sylvestris* L., planting density forest cultures, density, growth and condition of forest stands

REFERENCES

1. Vakurov A. D. Thirty years' experience of growing pine plantations of different density nearby Moscow [Tridtsatiletniy opyt vyrashchivaniya sosnovykh kul'tur raznoy gustoty pod Moskovoy]. *Lesovedenie*. 1979. № 6. P. 81–85.
2. Zagreev V. V., Sukhikh V. I., Shvidenko A. Z. i dr. *Obshchesoyuznye normativy dlya taksatsii lesov* [All-Union standards for forest inventory]. Moscow, Kolos Publ., 1992. 495 p.
3. Kobel'kov M. E., Chukanova M. A., Khotin D. V. *Kategorii sostoyaniya osnovnykh lesobrazuyushchikh porod Moskovskoy oblasti* [Status Categories of main forest-forming species of Moscow region]. Moscow, Tsentr zashchity lesa Moskovskoy obl. Publ., 2000. 40 p.
4. Merzlenko M. D., Babich N. A. *Teoriya i praktika iskusstvennogo lesovosstanovleniya* [Theory and practice of artificial reforestation]. Arhangelsk, SAFU Publ., 2011. 239 p.
5. Merzlenko M. D., Glazunov Yu. B. Growth and condition of pine crops of different density in experimental forestry Serebryanyi [Rost i sostoyanie kul'tur sosny raznoy gustoty v Serebryanoborskem optytnom lesnichestve]. *Lesnoy zhurnal*. 2014. № 6. P. 32–40.
6. Pinchuk A. M. The effect of different planting density on the growth of Scots pine [Vliyanie razlichnoy gustoty posadki na rost sosny obyknovennoy]. *Trudy Instituta lesa i drevesiny SO AN SSSR*. 1961. Vol. 50. P. 43–48.
7. Pinchuk A. M., Lomov V. D. Influence of the thickness of the pine underbrush on anatomic indicators of the wood and the accumulation of organic matter [Vliyanie gustoty sosnovykh molodnyakov na anatomicheskie pokazateli drevesiny i nakoplenie organicheskoy massy]. *Nauchnye trudy MLTI*. 1973. Issue 49. P. 38–42.
8. Timofeev V. P. *Priroda i nasazhdeniya Lesnoy optytnoy dachi TSKHA za 100 let* [The nature and plantations of forest experimental cottages Timiryazev agricultural Academy for 100 years]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1965. 168 p.

НАТАЛЬЯ ВАЛЕРЬЕВНА СИДОРЧУК

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва, Российская Федерация)
barsykova_n@mail.ru

ВЯЧЕСЛАВ ВЛАДИМИРОВИЧ РОЖНОВ

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, директор, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Москва, Российская Федерация)
rozhnov.v@gmail.com

МИХАИЛ ВЕНИАМИНОВИЧ МАСЛОВ

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Государственный природный заповедник «Уссурийский» им. В. Л. Комарова ДВО РАН (Уссурийск, Российская Федерация)

nirron_mvt@mail.ru

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS AMURENSIS* SCHRENCK 1859) НА ПОСЕЛЕНИЯХ В УССУРИЙСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Суточная активность азиатского барсука на поселениях в Уссурийском заповеднике изучалась с помощью фотоловушек. Показано, что, вопреки классическим представлениям о сумеречно-ночном характере активности вида, барсук в Уссурийском заповеднике может появляться на поверхности и в светлое время суток. Только половина всех регистраций животных приходится на ночь. Среди возможных причин подобного характера активности рассматриваются особенности климата, а также низкая степень антропогенной нагрузки района исследований. Суточная активность животных подвержена сезонным изменениям. Результаты исследования имеют практическое применение при организации учета численности азиатского барсука.

Ключевые слова: *Meles leucurus amurensis*, суточная активность, фотоловушка, Уссурийский заповедник

ВВЕДЕНИЕ

Систематика р. *Meles* недавно была кардинально пересмотрена. А. В. Абрамов и А. Ю. Пузыченко [2] на основании анализа краинометрических признаков предложили разделить ранее монотипичный р. *Meles* на три вида: *Meles meles* (L., 1758) – европейский барсук, *Meles leucurus* (Hodgson, 1847) – азиатский барсук, *Meles anakuma* (Temminik, 1844) – японский барсук. При описанных морфологических отличиях остается практически неизвестным степень экологической дифференциации выделенных видов, так как сравнительных исследований в этой области практически не проводилось. Одной из причин отсутствия сравнительных работ является слабая изученность экологии азиатского барсука.

Среди трех видов наиболее подробно изучена биология и экология европейского барсука, особенно в странах Европы. Интерес зарубежных исследователей к этому виду обусловлен разными причинами как общетеоретического, фундаментального характера, так и прикладного. Вследствие значительной изменчивости социальной и пространственной организации популяций этого вида в разных частях ареала, отсутствия

очевидных причин формирования группового образа жизни барсук стал одним из модельных объектов при изучении поведенческой экологии хищных млекопитающих, возникновения и эволюции у них социальности [24], [25], [29]. Пристальное внимание к европейскому барсуку со стороны европейских исследователей обусловило детальное изучение всех аспектов экологии вида, в том числе суточной активности. Наиболее подробно суточная активность изучена у европейского барсука в западной части ареала, в тех популяциях, где проводилось наблюдение за животными с помощью радиослежения или многочисленные наблюдения на поселениях [18], [19], [21], [22], [23], [26], [28], [30].

Для азиатского барсука подобных наблюдений гораздо меньше. Некоторые сведения содержатся в работах В. В. Шибанова [17], П. К. Горшкова [4], Д. К. Сабдиновой [10] и А. В. Соловьева [16]. Однако наблюдения за животными, приведенные в данных работах, очень малочисленны. В силу трудоемкости эти исследования носят несистематический характер. С помощью визуальных наблюдений тяжело собрать обширный материал по суточной активности барсуков на поселениях, достаточный для описания и сезонных изменений.

Целью данной работы является изучение суточной активности азиатского барсука на поселениях в Уссурийском заповеднике, ее суточной и сезонной динамики с помощью нового метода регистрации животных – использования фотоловушек.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения суточной активности барсука использовали фотоловушки (модель Reconyx RapidFire RC60), которые были установлены на поселениях. Более подробно способы установки фотоловушек и их характеристики приведены нами ранее [14], [15]. Поселения обследовали один раз в 14–20 дней, при необходимости перемещали ловушки по поселению.

В Уссурийском заповеднике в 2010–2011 годах наблюдения проводили на 12 постоянных поселениях в период с 20 февраля по 30 ноября. На каждом поселении установлено по одной фотоловушке. Всего отработано 5278 фотоловушко-суток, получено более 60000 фотографий азиатского барсука, выделены 3793 регистрации. За одну регистрацию принимали один фотоснимок, на котором можно было точно определить видовую принадлежность животного. В случае получения серии снимков (нескольких последовательных кадров через небольшие промежутки времени в несколько минут) при продолжительной активности барсука всю серию принимали за одну регистрацию, а время этой регистрации определяли по данным «средней» по времени фотографии [15].

Для дальнейшего анализа связи суточной активности барсука у входов поселений с условиями освещенности мы перевели время каждой регистрации с декретного на местное среднее солнечное время [8]. Подобную трансформацию необходимо сделать, так как протяженность часовогого пояса достаточно большая и разница между солнечным и поясным временем в отдельных точках может быть значительной.

Далее подсчитывали количество регистраций в разное время суток (утро, день, вечер и ночь). Продолжительность выделенных периодов варьирует в течение года, соответственно, условия освещенности также сильно различаются на протяжении периода наших наблюдений. Для расчета продолжительности дня и ночи использовали данные о местном солнечном времени восхода и заката. Условия освещенности в конкретной точке зависят не только от продолжительности дня, но также от наличия облачности, характера растительности (лес, опушка и т. д.). Поэтому для упрощения расчетов длительность утренних и вечерних сумерек мы определяли в процентах

от продолжительности дня. Так как для нашего исследования такие общепринятые понятия, как гражданские и навигационные сумерки, оказались неподходящими, мы определили продолжительность сумерек как среднее значение между длительностью гражданских и навигационных сумерек. Для широты Уссурийского заповедника длительность сумерек составила 10 % от продолжительности дня.

Для анализа межгодовых и сезонных различий суточной активности барсука на поселениях мы использовали тест χ^2 [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мы не обнаружили межгодовых различий в характере суточной активности азиатского барсука в Уссурийском заповеднике ($\chi^2 = 6,4$, $df = 3$, $p = 0,07$), поэтому для дальнейшего анализа данные 2010 и 2011 годов объединили. Установлено, что в Уссурийском заповеднике барсук может появляться на поверхности в любое время суток (рис. 1). Однако наибольшее количество регистраций приходится на ночное время (52 % всех регистраций). Днем животные отмечены на поселениях реже (всего 26 % регистраций). Количество регистраций в утренние и вечерние сумерки практически одинаково (11 и 10 % соответственно). Следует отметить, что нередко животные покидают убежища днем и могут уходить на поиски пищи. Например, барсук неоднократно фиксировался фотоловушками, расположеннымными вдоль внутренних грунтовых дорог Уссурийского заповедника, то есть на значительном удалении от известных поселений. Таким образом, активность барсука на поселении в течение суток распределена неравномерно. Можно выделить два пика активности в течение суток. Наиболее часто животных регистрировали у входов поселений с 4 до 6 ч., что, по-видимому, соответствует времени возвращения животных с кормежки. С 6 ч. число регистраций уменьшается, минимум их отмечен в дневные часы, с 8 до 18 ч. С 18 ч. барсук попадает в поле зрения фотокамер чаще и число регистраций постепенно увеличивается до максимального в период с 18 до 22 ч. Вечерний пик активности барсука на поселениях менее выражен, чем утренний: по-видимому, это обусловлено тем, что время выхода животных на кормежку в заповеднике значительно варьирует. С 22 до 4 ч. наблюдается второй минимум регистраций, возможно, в это время большинство животных находятся в поисках корма вдали от поселений. Наличие регистраций животных на поселениях в сумеречное и ночное время позволяет предположить, что в Уссурийском заповеднике во время

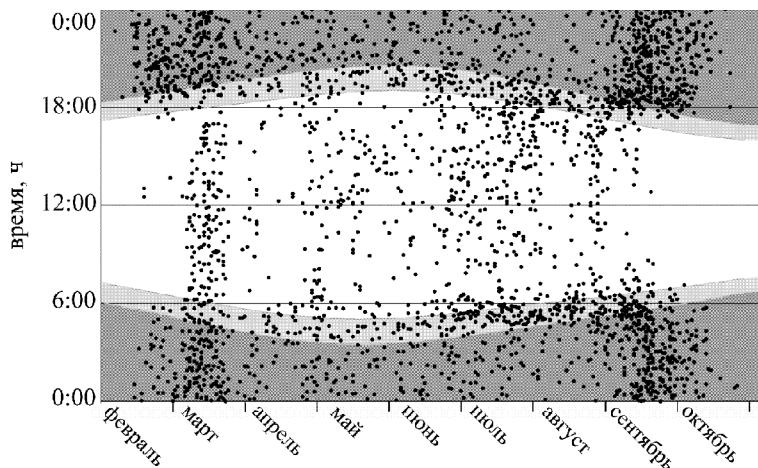


Рис. 1. Суточная активность барсука у входов поселений в Уссурийском заповеднике (темно-серым цветом отмечены ночные часы, светло-серым – сумерки)

поиска корма барсук может возвращаться к поселению или посещать временные убежища.

Суточная активность барсука в Уссурийском заповеднике изменяется в течение года (рис. 2).

Весной животные чаще попадали в поле зрения фотокамер ночью (57 % регистраций). Такое поведение более характерно для ранней весны (март) и, вероятно, связано с наличием снежного покрова, когда животным тяжелее передвигать-

ся и они не уходят далеко от поселений. Уже в начале апреля животные все чаще появляются у входов днем. Летом азиатский барсук чаще появляется днем (45 % регистраций), а осенью – ночью (52 % регистраций). Отмеченные различия в распределении активности азиатского барсука у входов поселений в разные сезоны года получили статистическое подтверждение ($\chi^2 = 541,9$, $df = 6$, $p = 0,001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее подробно суточная активность и факторы, ее определяющие, изучены у европейского барсука в западной части ареала, в тех популяциях, где проводилось наблюдение за животными с помощью радиослежения или видеонаблюдения на поселениях. В этих популяциях для животного, как правило, характерна сумеречно-ночная активность: барсук появляется на поверхности поселения обычно незадолго до захода солнца или сразу после него и возвращается перед восходом [18], [19], [21], [22], [23], [26], [28], [30]. Однако в некоторых популяциях отмечены случаи и дневных выходов на поверхность [1], [3], [4], [5], [6], [11], [15], [16], [20], [27]. Например, в Дарвинском заповеднике 44 % всех регистраций европейского барсука фотоловушками на поселениях приходилось на дневные часы [15]. Для азиатского барсука подобных наблюдений гораздо меньше [4], [10], [13], [16], [17]. Однако все исследователи отмечают, что азиатский барсук, так же как и европейский, может появляться как на поселении, так и на удалении от него в разное время суток. Результаты нашего исследования также подтверждают эти наблюдения: азиатский барсук в Уссурийском заповеднике может появляться на поверхности поселений в разное время суток и даже уходить от убежищ на значитель-

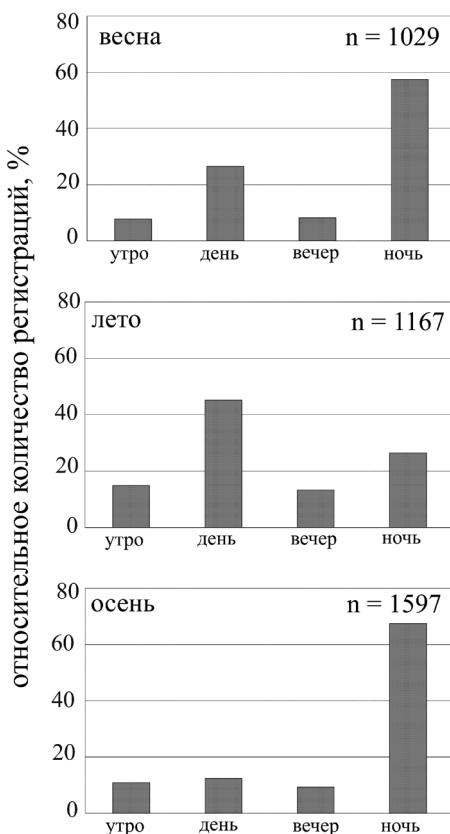


Рис. 2. Суточная активность барсука у входов поселений в Уссурийском заповеднике на протяжении разных сезонов года

ное расстояние в светлое время суток. Следует отметить, что результаты наших наблюдений за азиатским барсуком в Уссурийском заповеднике схожи с таковыми для европейского барсука в Дарвинском заповеднике [15].

Как правило, среди факторов, определяющих суточную активность европейского барсука, обычно рассматривают погодные условия [18], [21], [26], а также воздействие на него человека и хищников [22], [28]. На большей части Европы численность волка и рыси – основных врагов барсука – невысока, а в некоторых странах эти хищники почти полностью уничтожены. Этот факт заставляет некоторых исследователей [28] сомневаться в зависимости характера суточной активности барсука от присутствия этих видов хищных млекопитающих.

В Уссурийском заповеднике хищники часто интересуются поселениями азиатского барсука [12]. За весь период наблюдений в 2010 и 2011 годах на поселениях барсука зарегистрированы 41 визит медведей (33 – гималайского медведя, 3 – бурого, в 5 случаях вид не определен) и 2 визита рыси. Медведи посещают поселения азиатского барсука в заповеднике на протяжении всего периода активности барсука и фиксируются фотоловушками в любое время суток. Возможно, что это оказывает влияние на характер суточной активности азиатского барсука на поселениях – животные чаще появляются перед камерами в ночное время. Однако, несмотря на внимание со стороны хищников, на некоторых поселениях в Уссурийском заповеднике барсук позволяет себе долго отдыхать около входов и даже спать на поверхности. Подобного поведения мы никогда не фиксировали для европейского барсука в Дарвинском заповеднике, где визиты хищников (рысь и волк) гораздо более редкое явление. Необходимо отметить, что для получения более обоснованных выводов о влиянии хищников на суточную активность барсука необходимы сведения об активности животных не только на поселениях, но и в пределах всего участка обитания.

В некоторых популяциях европейского барсука ночная активность животных не связана с условиями освещенности, а обусловлена особенностями климата. Так, в Португалии дневная температура воздуха может достигать 40 °C, соответственно, ночная активность барсука – результат выбора им наиболее оптимальной температуры [28]. Вероятно, это может быть справедливо и для европейского барсука в Краснодарском крае, где летние температуры также достаточно высоки [11]. В рассматриваемой нами

популяции азиатского барсука климат гораздо более прохладный, что, вероятно, способствует дневной активности животных на поверхности.

Результаты наших исследований показывают, что характер суточной активности азиатского барсука на поселениях в Уссурийском заповеднике меняется на протяжении года. Подобные изменения описаны и для европейского барсука в разных популяциях, при этом в разные сезоны решающее значение для характера суточной активности животных могут иметь разные (не только погодные) факторы. Например, П. К. Горшков [4] отмечает, что на территории Татарстана весной барсук часто выходит на кормежку днем. Вероятно, это связано с необходимостью восстановления животного после зимнего сна, во время которого барсук сильно теряет в весе [4], [6]. Случаи дневной активности барсука обычны в весеннеое время и в Испании (национальный парк Доньяна), где барсук не залегает на зимний сон [27]. Испанские зоологи отмечают также и значительные индивидуальные различия в ритме суточной активности: некоторые животные часто активны днем, тогда как другие практически никогда не показываются на поверхности в светлое время суток. На Северо-Западе России [6], в Вятско-Камском междуречье [16] осенью барсука часто можно встретить на удалении от поселения в светлое время суток, что авторы связывают с большей потребностью животного в это время года в пище для накопления жировых запасов.

Вероятно, суточная активность азиатского барсука у поселений в изучаемой нами популяции может быть обусловлена влиянием разных факторов в разные периоды года. Так, в конце зимы – начале весны барсук часто появляется в поле зрения фотоловушек ночью, что может быть связано с наличием снежного покрова, когда животным тяжелее передвигаться и они не уходят далеко от поселений. Уже в начале апреля они все чаще появляются у входов днем. В это время барсуки начинают активно чистить поселения, иногда обновлять подстилку и часто посвящают этому светлое время суток, что приводит к росту дневных регистраций активности. Большое количество дневных фотoreгистраций в конце весны и летом можно объяснить возросшей активностью барсука на поверхности поселения, что обусловлено разными причинами в различные периоды. Например, в конце апреля – начале мая у азиатского барсука в Уссурийском заповеднике период спаривания, и большинство садок зафиксировано фотоловушками именно в дневные часы [9]. Летом особенно много дневных регистраций

барсука на поселениях с выводками, так как щенки практически не покидают окрестностей поселения до середины июля.

Тот факт, что осенью азиатский барсук в Уссурийском заповеднике реже регистрируется на поселении днем, вероятно, связан с подготовкой животных к зимнему сну. Например, некоторые исследователи [4], [6] отмечают, что в это время европейский барсук активно кормится, накапливая жировые запасы, нередко ищет корм и днем, достаточно далеко отходя от убежищ, и соответственно не фиксируется фотоловушками на поселении. Возможно также, что при накоплении жировых запасов животные просто становятся менее подвижными, стараются не уходить далеко от убежищ. Увеличение доли ночных регистраций в это время связано также с подготовкой поселений к зимнему сну – чисткой ходов и гнездовых камер, заготовкой подстилки. Например, в Уссурийском заповеднике подобное поведение азиатского барсука чаще отмечалось именно осенью (57 % всех зарегистрированных в течение года случаев чистки убежищ и заготовки подстилки) и в большинстве случаев в ночные часы (78 % всех осенних регистраций). Подобные изменения суточной активности в осенний период отмечены нами для европейского барсука и в Дарвинском заповеднике [11].

Еще один важный фактор, оказывающий влияние на суточную активность европейского барсука, – беспокойство со стороны человека. Так, при сравнении времени выхода животных из поселений в двух районах Англии Ф. Тьюттенс с соавторами [30] отметили, что в популяции, подвергавшейся в прошлом воздействию со стороны человека, животные появляются на поверхности позже. Е. Нил [26] также приводит пример подобной зависимости, отмечая, что в местнос-

ти, на протяжении длительного времени редко посещаемой человеком, европейского барсука можно встретить у входов поселения даже днем. Я. Госжински с соавторами [22] считают, что ночная активность европейского барсука в центральной Польше обусловлена именно беспокойством со стороны человека, тогда как на охраняемой территории Беловежского национального парка (восточная Польша) случаи дневной активности барсука нередки.

Подобные различия в суточной активности европейского барсука на поселениях мы отметили при сравнении наблюдений в Дарвинском заповеднике и охотничьем хозяйстве «Красный лес» [11]. В условиях заповедного режима животные часто появлялись на поверхности днем, а в охотхозяйстве, часто посещаемом людьми, барсук в большинстве случаев выходил из убежища в сумерках или ночью. Отсутствие беспокойства со стороны человека может оказывать существенное влияние на формирование суточной активности и в изучаемой нами популяции азиатского барсука.

Полученные нами результаты могут иметь и практическое применение. Например, для расчета плотности популяции азиатского барсука в заповеднике необходимо знать несколько показателей. В том числе необходимо определить среднее количество животных, обитающих в одном поселении. Как правило, этот материал получают при визуальных наблюдениях на жилых поселениях барсука. Результаты наших исследований в Уссурийском заповеднике показывают, что барсук часто выходит на поверхность днем. Таким образом, в популяциях с низкой антропогенной нагрузкой и/или с умеренным климатом можно проводить наблюдения у поселений и в дневные часы [16].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абеленцев В. И. К экологии и хозяйственному значению барсука на Украине // Экология и история позвоночных фауны Украины. Киев: Наукова думка, 1966. С. 73–89.
2. Абрамов А. В., Пузаченко А. Ю. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (*Mustelidae: Meles*) // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 5. С. 641–655.
3. Гептнер В. Г., Нагумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Баников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2 (часть первая). М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
4. Горшков П. К. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Табигать, 1997. 176 с.
5. Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
6. Данилов П. И., Туманов И. Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
7. Лакин Г. Ф. Биометрия. Издание четвертое. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
8. Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. Издание второе. М.: Советская наука, 1953. 520 с.
9. Рожнов В., Сидорчук Н. В., Ерофеева М. Н., Маслов М. В. Репродуктивное поведение азиатского барсука (*Meles leucurus amurensis*) в Уссурийском заповеднике // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 6. С. 778–785.
10. Сабдинова Д. К. Экология барсука (*Meles meles* L.) Ишимской лесостепи Казахстана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Омск, 2005. 16 с.
11. Сидорчук Н. В., Волченко А. Е., Рожнов В. В. Суточная активность европейского барсука (*Meles meles Linnaeus, 1758*) (*Mustelidae, Mammalia*) на поселениях в разных популяциях европейской части России // Поволжский экологический журнал. 2014. № 4 (в печати).

12. Сидорчук Н. В., Маслов М. В., Рожнов В. В. Поселения азиатского барсука *Meles leucurus amurensis* Schrenck 1859 как элементы биологического сигнального поля других видов млекопитающих // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 188–198.
13. Сидорчук Н. В., Маслов М. В., Рожнов В. В. Суточная активность азиатского барсука *Meles leucurus amurensis* на поселениях в Уссурийском заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН): Тезисы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 436.
14. Сидорчук Н. В., Рожнов В. В. Дистанционные методы изучения барсуков: некоторые особенности использования фотоловушек // Дистанционные методы исследования в зоологии: Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 87.
15. Сидорчук Н. В., Рожнов В. В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 122 с.
16. Соловьев В. А. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Балашиха, 2008. 23 с.
17. Шибанов В. В. Барсук (*Meles meles* L.), корсак (*Vulpes corsac* L.) и лисица (*Vulpes vulpes* L.) Барабинско-Кулундинской низменности (экология, этология, биоценотическое и практическое значение): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 21 с.
18. Cresswell W. J., Harris S. The effect of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment // Journal of Zoology. 1988. Vol. 216. P. 187–194.
19. Do Linh San E., Ferrari N., Weber J.-M. Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains // European Journal of Wildlife Research. 2007. Vol. 53. P. 265–275.
20. Fedriani J. M., Palomares F., Delibes M. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores // Oecologia. 1999. Vol. 121. P. 138–148.
21. Fowler P. A., Racey P. A. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N // Journal of Zoology. 1988. Vol. 214. P. 635–651.
22. Gosciczyński J., Juszko S., Pacia A., Skoczyńska J. Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland // Mammalian Biology. 2005. Vol. 70. P. 1–11.
23. Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieża Primal Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations // Journal of Biogeography. 2003. Vol. 30. P. 463–472.
24. Kruck H. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles* L. // Behavioral ecology and sociobiology. 1978. Vol. 4. P. 75–89.
25. Macdonald D. W., Newmann C., Dean J., Buesching C. D., Johnson P. J. The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a highdensity area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis // Oikos. 2004. Vol. 106. P. 295–307.
26. Neal E. The badger. London: Collins, 1948. 155 p.
27. Rodríguez A., Martín R., Delibes M. Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles* // Acta Theriologica. 1996. Vol. 41. P. 59–72.
28. Rosalino L. M., Macdonald D. W., Santos-Reis M. Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland // Mammalia. 2005. Vol. 69. P. 395–408.
29. Stopka P., Johnson D. D. P. Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioural research // Lynx. 2000. Vol. 31. P. 125–131.
30. Tuyttens F. A. M., Stapley N., Steward P. D., Macdonald D. W. Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution // Acta Theriologica. 2001. Vol. 46. P. 79–86.

Sidorchuk N. V., A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution (Moscow, Russian Federation)

Rozhnov V. V., A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution (Moscow, Russian Federation)

Maslov M. V., V. L. Komarov Ussuriisk State Reserve (Ussuriisk, Russian Federation)

DAILY ACTIVITY OF ASIAN BADGER (*MELES LEUCURUS AMURENSIS* SCHRENCK 1859) SETTLEMENTS IN USSURIISKY RESERVE

The article is devoted to the analysis of daily activities of the Asian badger settlements located on the territory of Ussuriisk Reserve. The camera traps were used to monitor 12 animal settlements in 2010 and 2011. The conducted studies have shown that, contrary to the classical ideas about twilight-night activity of the species, the badgers settled in Ussuriisk Reserve may appear on the surface during daylight hours. Only half of all registrations of animals accounted for the night. Possible reasons for this daily activity are climate and low degree of anthropogenic load on the studied area. The daily activity of the animals varies by season. The reasons for seasonal alterations include the changing lifestyle of animals throughout the year. The results of the study have practical applications in the organization of the census of Asian badger.

Key words: *Meles leucurus amurensis*, daily activity, camera trap, Ussuriisk Reserve

REFERENCES

1. Abelents V. I. Ecology and economic value of badger in Ukraine [K ekologii i khozyaystvennomu znacheniyu barsuka na Ukraine]. *Ekologiya i istoriya pozvonochnykh fauny Ukrayny* [Ecology and history of fauna of vertebrates in Ukraine]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1966. P. 73–89.
2. Abramov A. V., Puzachenko A. Yu. Geographical variability of skull and taxonomy of Eurasian badgers (Mustelidae: *Meles*) [Geograficheskaya izmenchivost' cherepa i sistematika palearkticheskikh barsukov (Mustelidae: *Meles*)]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2006. Vol. 85. № 5. P. 641–655.

3. Geptner V. G., Naumov N. P., Yurgenson P. B., Sludskiy A. A., Chirkova A. F., Bannikov A. G. *Mlekopitayushchie Sovetskogo Soyuza* [Mammals of the Soviet Union]. Vol. 2 (part 1). Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1967. 1004 p.
4. Gorskoy P. K. *Barsuk v biotsenozakh Respubliki Tatarstan* [Badger in the ecosystems of the Tatarstan Republic]. Kazan, Tabigat Publ., 1997. 176 p.
5. Danilov P. I. *Okhotnich'i zveri Karelii: ekologiya, resursy, upravlenie, okhrana* [Hunting animals Karelia: the environment, resources, management, protection]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 340 p.
6. Danilov P. I., Tumanov I. L. *Kun'i Severo-Zapada SSSR* [Mustelids of north-west of USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 256 p.
7. Lakin G. F. *Biometriya* [Biometry]. Fourth edition. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1990. 350 p.
8. Novikov G. A. *Polevye issledovaniya po ekologii nazemnykh pozvonochnykh* [Field studies on the ecology of terrestrial vertebrates]. Second edition. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1953. 520 p.
9. Rozhnov V. V., Sidorchuk N. V., Erofeeva M. N., Maslov M. V. Reproductive behaviour of the Asian badger (*Meles leucurus amurensis*) at the Ussuriiskiy Reserve [Reproduktivnoe povedenie aziatskogo barsuka (*Meles leucurus amurensis*) v Ussuriyskom zapovednike]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2014. Vol. 93. № 6. P. 778–785.
10. Sabdinova D. K. *Ekologiya barsuka (Meles meles L.) Ishimskoy lesostepi Kazakhstana: Avtoref. diss. ... kand. boil. nauk* [Ecology of European badger (*Meles meles L.*) in Ishim steppe of Kazakhstan: Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Omsk, 2005. 16 p.
11. Sidorchuk N. V., Volchenko A. E., Rozhnov V. V. Daily activity of the European badger (*Meles meles Linnaeus, 1758*) (Mustelidae, Mammalia) at settlements in several populations of European Russia [Sutochnaya aktivnost' evropeyskogo barsuka (*Meles meles Linnaeus, 1758*) (Mustelidae, Mammalia) na poseleniyakh v raznykh populyatsiyakh evropeyskoy chasti Rossii]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* [Povolzhskiy Journal of Ecologij]. 2014. № 4 (in press).
12. Sidorchuk N. V., Maslov M. V., Rozhnov V. V. Asian badger *Meles leucurus amurensis* Schrenck 1859 setts as elements of biological signal field of another mammals [Poseleniya aziatskogo barsuka *Meles leucurus amurensis* Schrenck 1859 kak elementy biologicheskogo signal'nogo polya drugikh vidov mlekopitayushchikh]. *Biologicheskoe signal'noe pole mlekopitayushchikh* [Biological signal field of mammals]. Moscow, KMK Publ., 2013. P. 188–198.
13. Sidorchuk N. V., Maslov M. V., Rozhnov V. V. Daily activity of the asian badger *Meles leucurus amurensis* on setts at the Ussuriiskiy reserve [Sutochnaya aktivnost' aziatskogo barsuka *Meles leucurus amurensis* na poseleniyakh v Ussuriyskom zapovednike]. *Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy. Mezhdunarodnoe soveshchanie: Tezisy konferentsii* [Theriofauna of Russia and adjacent territories. International meeting: Proc. of the conference]. Moscow, 2011. P. 436.
14. Sidorchuk N. V., Rozhnov V. V. Remote methods of studying badgers, some features of using camera traps [Distantionnye metody izucheniya barsukov: nekotorye osobennosti ispol'zovaniya fotolovushhek]. *Distantionnye metody issledovaniya v zoologii: Materialy nauchnoy konferentsii* [Remote methods of reserches in zoology: Proc. of science conference]. Moscow, 2011. P. 87.
15. Sidorchuk N. V., Rozhnov V. V. *Europeyskiy barsuk v Darvinskem zapovednike. Traditsionnye i novye metody v izuchenii ekologii i povedeniya nornykh khishchnikov* [European badger in the Darwin reserve. Traditional and new methods in studying of ecology and behavior of denning predators]. Moscow, KMK Publ., 2010. 122 p.
16. Solov'ev V. A. *Biologiya i khozyaystvennoe znachenie barsukov Vyatko-Kamskogo mezhdurech'ya* [Biology and economic value of badgers in Vyatka-Kama interfluve: Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Balashicha, 2008. 23 p.
17. Shibanov V. V. *Barsuk (Meles meles L.), corsak (Vulpes corsac L.) i lisitsa (Vulpes vulpes L.) Barabinsko-Kulundinskoy nizmennosti (ekologiya, etologiya, biotsenoticheskoe i prakticheskoe znachenie)*: Avtoref. diss. ... kand. boil. nauk [Badger (*Meles meles L.*), corsac (*Vulpes corsac L.*) and red fox (*Vulpes vulpes L.*) Barabinsk-Kulunda lowlands (ecology, ethology, biocenosis and practical value). Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Novosibirsk, 1989. 21 p.
18. Cresswell W. J., Harris S. The effect of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment // *Journal of Zoology*. 1988. Vol. 216. P. 187–194.
19. Do Linh San E., Ferrari N., Weber J.-M. Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains // *European Journal of Wildlife Research*. 2007. Vol. 53. P. 265–275.
20. Fedriani J. M., Palomares F., Delibes M. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores // *Oecologia*. 1999. Vol. 121. P. 138–148.
21. Fowler P. A., Racey P. A. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N // *Journal of Zoology*. 1988. Vol. 214. P. 635–651.
22. Gosczyński J., Juszko S., Pacia A., Skoczyńska J. Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland // *Mammalian Biology*. 2005. Vol. 70. P. 1–11.
23. Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations // *Journal of Biogeography*. 2003. Vol. 30. P. 463–472.
24. Kruck H. Foraging and spatial organization of the European badger, *Meles meles L.* // *Behavioral ecology and sociobiology*. 1978. Vol. 4. P. 75–89.
25. McDonald D. W., Newman C., Dean J., Buesching C. D., Johnson P. J. The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a highdensity area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis // *Oikos*. 2004. Vol. 106. P. 295–307.
26. Neal E. *The badger*. London: Collins, 1948. 155 p.
27. Rodríguez A., Martín R., Delibes M. Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles* // *Acta Theriologica*. 1996. Vol. 41. P. 59–72.
28. Rosalino L. M., McDonald D. W., Santos-Reis M. Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland // *Mammalia*. 2005. Vol. 69. P. 395–408.
29. Stopka P., Johnson D. D. P. Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioural research // *Lynx*. 2000. Vol. 31. P. 125–131.
30. Tuylens F. A. M., Stapley N., Steward P. D., McDonald D. W. Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution // *Acta Theriologica*. 2001. Vol. 46. P. 79–86.

АНЖЕЛЛА ВАЛЕРЬЕВНА СОНИНА

доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

angella_sonina@mail.com

ПОЛИНА АРКАДЬЕВНА МИХАЙЛИНА

магистр эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

angella_sonina@mail.com

ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИБРЕЖНЫХ ЛИТОФИТНЫХ СИНУЗИЯХ*

Работа выполнена на трех видах эпилитных лишайников: *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux и *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. – в литофитных синузиях в пределах супралиторали побережья реки Суны (ГПЗ «Кивач», Кондопожский р-н, Республика Карелия). На основании анализа конкурентных отношений между лишайниками в синузиях, изучения скорости роста слоевищ, с учетом морфологических, экологических и биохимических особенностей установлены типы жизненных стратегий для изученных видов. *Lecanora muralis* проявляет себя как эксплерент, вид с R-стратегией, *Bellemerea alpina* – конкурент, вид с C-стратегией, для *Lecidea lapicida* характерен переходный тип – CS-стратегия.

Ключевые слова: эпилитные лишайники, конкуренция, жизненные стратегии, супралитораль

ВВЕДЕНИЕ

Конкуренция между организмами является одним из важных факторов, определяющих структуру и состав сообществ [14]. Под конкуренцией понимается негативное воздействие одного организма на другой за счет захвата или контролирования доступа к ресурсу, который ограниченно содержится в среде [17]. Роль конкурентных отношений более детально изучена между высшими растениями в растительных сообществах, на основании этих исследований выделены три типа стратегий поведения растений в сообществах: стресс-толерантная (патиенты, растения с S-стратегией, выносливы к неблагоприятным условиям), конкурентная (виоленты, C-стратегия, конкурентно мощные растения) и рудеральная (эксплеренты, R-стратегия, быстро реагируют на нарушения в фитоценозе) [8], [15].

В отношении лишайников таких исследований значительно меньше, но в последнее время ученые обращают внимание на то, что в сходных условиях среды, на однотипных субстратах формируются разные по структуре лишайниковые группировки, что связано, по их мнению, с конкуренцией [9], [13], [16]. Последствием конкуренции лишайников разных видов за пространство, свет, фотобионт является механическое давление друг на друга, приводящее к нарастанию одного слоевища на другое, подрыву одного слоевища другим, химическому воздействию. Случается,

что у накипных, реже листоватых, лишайников слоевища одного и того же вида при встрече сливаются без заметного ущерба друг для друга. Встреча слоевищ разных видов обычно приводит к заметной борьбе и даже гибели одного из конкурентов [3]. При выпадении слоевищ лишайников, плотно связанных с субстратом, происходит и дезагрегация структуры субстрата, что приводит к появлению новых свойств в среде и возможности включения новых видов. Конкурентные отношения между видами, таким образом, ведут к изменению структуры субстрата и сменам лишайниковых синузий. Взаимоотношения между эпигейными и эпилитными лишайниками изучал в условиях Полярного Урала Ю. Л. Мартин [7], им разработана классификация типов взаимоотношений между лишайниками в синузиях. Конкурентные отношения между особями оказывают влияние на скорость роста слоевищ, о чем свидетельствуют опыты Р. А. Армстронга [12], [14], проводимые на видах *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. и *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. И это, по мнению автора, определяет мозаику в эпилитных лишайниковых синузиях. Наиболее интересным и малоизученным является вопрос определения жизненных стратегий лишайников. Первая попытка определить экологические стратегии лишайников была сделана Дж. Граймом [15] и затем доработана Р. Роджерсом [20], в ее основу были положены следующие признаки: форма роста, экологическая группа по отноше-

нию к субстрату, способ размножения и разнообразие лишайниковых веществ.

Целью данного исследования является определение жизненных стратегий у эпилитных накипных лишайников в условиях прибрежных экосистем на основании анализа конкуренции видов в сложных многовидовых лишайниковых группировках.

МЕСТО И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнялась в процессе изучения особенностей роста эпилитных лишайников на прибрежных скалах реки Суна на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Кондопожский р-н, Республика Карелия) в течение 2007–2014 годов. Для изучения типов взаимоотношений накипных видов лишайников в условиях побережий были использованы постоянные мониторинговые площадки (три круговые площадки радиусом до 1,5 м) [8] на фрагментах прибрежных выходов базальтов [5]. Исследование выполнено на модельных видах: *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., *Bellemerea alpina* (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux и *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. [8]. Тип конкурентных отношений оценивали по шкале, предложенной Ю. Л. Мартинным [7], которая включает 10 градаций. Из них агрессивными считаются такие отношения между компонентами в лишайниковых синузиях, когда 1 – одно слоевище нарастает на другое, 2 – одно слоевище частично покрывает другое, 3 – слоевище одного вида растет на другом, 4 – слоевище одного вида растет внутри слоевища другого, 5 – в месте соприкосновения слоевищ образуется валик совместного давления. Все другие взаимоотношения между лишайниками: 6 – слоевища соседних особей не соприкасаются, 7 – слоевища соседних особей соприкасаются без формирования валика, 8 – слоевища разных видов растут смешанно, 9 – слоевище одного вида растет под слоевищем другого, 10 – слоевища разных видов растут плотно прижато (для листоватых жизненных форм) – рассматривались как индифферентные.

Для количественного выражения межвидовых отношений эпилитных лишайников был использован коэффициент агрессивности [7]. Его смысл в том, что сравнивают наблюдаемое количество агрессивных отношений с максимально возможным количеством отношений при независимом распределении партнеров в пространстве. Коэффициент агрессивности имеет следующее выражение: $Ka = 1 - 2\sum^n X_{in}(\sum Y_{in})^{-1}$, где Ka – коэффициент агрессивности; X – количество агрессивных отношений данного вида; Y – количество всех возможных отношений данного вида ко всем ис-

следуемым видам. Коэффициент агрессивности может иметь значения от -1 до $+1$. Виды, имеющие значение $-1 < Ka < -0,5$, считаются сильными конкурентами; при $-0,5 < Ka < +0,5$ – средними конкурентами; при $+0,5 < Ka < +1$ – слабыми конкурентами. Таким образом, анализировалось порядка 120 слоевищ лишайников.

Названия исследованных таксонов даны в соответствии со «Списком лихенофлоры России» [10]. Образцы исследованных видов хранятся в коллекции лишайников гербария Петрозаводского государственного университета (PZV).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые виды лишайников являются содоминантами в составе многовидовых синузий с доминированием *Rhizocarpon geminatum* Körb., которые в пределах зоны супралиторали формируют лишайниковый покров со 100 % покрытием.

Lecanora muralis (Schreb.) (леканора настенная) имеет тонкое диморфное слоевище в виде округлых, плотно прижатых к субстрату розеток, в центре ареолированное, а по краю мелко лопастное. На слоевище формируются многочисленные апотеции, образуются конидии, вегетативных пропагул (соредиев, изидиев) нет. Фотобионт, главным образом, одноклеточные зеленые водоросли рода *Trebouxia*. Синтезируется большой спектр вторичных метаболитов: атранориновая, муроловая, нефростериновая, усниновая кислоты, зеорин – вещества, образующиеся микобионтом. Леканора настенная предпочитает богатые азотистыми соединениями местообитания, встречается на скальном субстрате, на коре форофитов. Для этого вида отмечена толерантность к атмосферному загрязнению [2], [19].

Bellemerea alpina (Sommerf.) Clauzade & Cl. Roux (беллемеря альпийская) имеет довольно толстое ареолированное слоевище с уплощенными неправильной формы ареолами и погруженными в них апотециями и пикнидиями. Специальных органов вегетативного размножения нет. Фотобионт – одноклеточные зеленые хлорококкоидные водоросли. Из лишайниковых веществ в слоевище обнаружена только норстикторовая кислота. Вид является облигатным эпилитом, предпочитает кислые кварцодержащие породы и широко распространен в Северном полушарии [19].

Lecidea lapicida (Ach.) Ach. (лецидея каменистая) характеризуется трещиновато-ареолированным слоевищем с хорошо развитым черным подслоевищем. На слоевище формируются многочисленные апотеции и пикнидии. Пропагулы вегетативного размножения не образуются. Фотобионтом выступают зеленые одноклеточные

водоросли, чаще всего из рода *Trebouxia*. В слоевище лецидеи каменистой обнаружены ароматические соединения – орцинол и его производные. Вид – облигатный эпилит, предпочитает силикатные породы, богатые соединениями железа. Широко распространен в Северном и Южном полушариях [2], [19].

На исследуемой территории слоевища *Lecanora muralis* образуют как моновидовые пятна, так и входят в состав сложных многовидовых синузий, при этом проявляют разные типы взаимоотношений. Так, установлено, что отдельные слоевища в моновидовых группировках проявляют нейтральные отношения, краевые лопасти растут смешанно, без видимых разрушений или подрывов слоевища (рис. 1). При этом зона контакта двух соседних слоевищ имеет вид практически прямой линии (то есть, контактируя, слоевища не перерастают друг друга). Слоевища начинают разрастаться в свободные стороны. Для вида характерно довольно быстрое старение слоевища, что выражается в выпадении центральной части и образовании в структуре лишайникового сообщества «окон» (см. рис. 1), которые являются удобным новым пространством для заселения лишайниками [14], [19]. «Окна», как правило, заселяются этим же видом, так как леканора настенная формирует плодовые тела и пикнидии, продуцируя большое число аскоспор и конидий, с помощью которых размножается микобионт. Споры, попадая в образовавшиеся пустоты (свободные пространства) внутри слоевищ, формируют первичное слоевище грибного бионта, который с легкостью может включать в симбиоз клетки водорослей из разрушающегося слоевища и формировать новую особь лишайника.

При контакте слоевищ этого вида со слоевищами представителей рода *Aspicilia* sp. отмечается агрессивное отношение со стороны леканоры (см. рис. 1, слоевище 3). Это проявляется в нарастании лопастей леканоры на ареолированное слоевище аспицилии. Краевая часть слоевища леканоры настенной остается целостной, без видимых нарушений, площадь слоевища аспицилии сокращается. Обращает на себя внимание тот факт, что в зоне контакта двух видов замедляется рост и слоевища леканоры, что отражено в изменении радиального очертания слоевищ. Однако при контакте слоевищ леканоры настенной с накипными видами рода беллемерея (*Bellemerea alpina*) и лецидея (*Lecidea lapicida*) леканора оказывается в угнетенном состоянии: ее слоевища изменяют очертания в сторону сокращения площади контура, в зоне контакта очевидны разру-

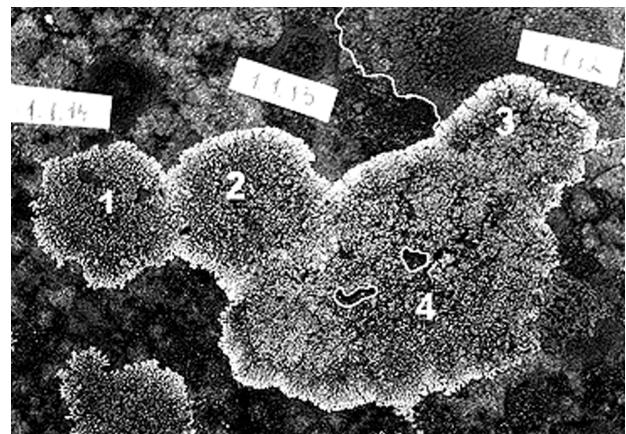


Рис. 1. Моновидовое пятно, образованное разновозрастными слоевищами (1, 2, 3, 4) вида *Lecanora muralis*. Белый контур внутри слоевищ леканоры настенной – «окна» при разрушении центральной части слоевища; белый контур вне слоевищ леканоры настенной – слоевище лишайника рода *Aspicilia*

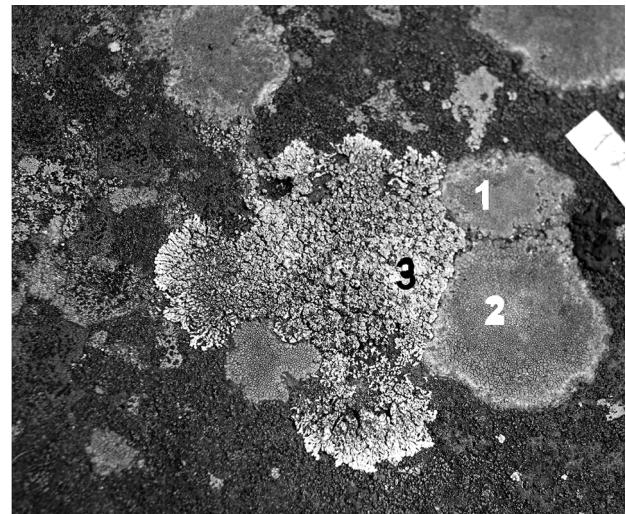


Рис. 2. Слоевища лишайников *Lecanora muralis* (3) и *Bellemerea alpina* (1, 2)

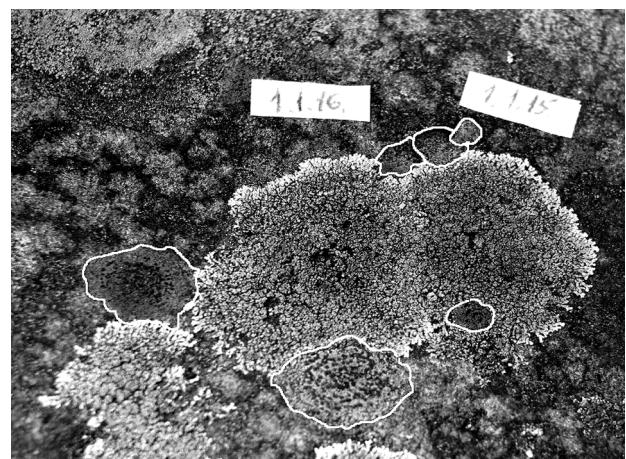


Рис. 3. Слоевища лишайников *Lecanora muralis* (1.1.15, 1.1.16) и *Lecidea lapicida* (белые контуры слоевищ)

шения лопастной части слоевища, как это видно на рис. 2, 3.

Беллемерея альпийская имеет довольно толстое ареолированное слоевище, лецидея каменистая характеризуется трещиновато-ареолированным слоевищем с хорошо развитым подслоевищем. В месте контакта этих видов со слоевищами леканоры настенной формируется четко очерченная линия, изогнутая в сторону леканоры, что свидетельствует об угнетении последнего вида.

Таким образом, на исследуемых прибрежных скалах в синузиях эпилитных лишайников *Lecanora muralis* проявляет агрессию по отношению к накипным видам рода *Aspicilia*. Однако сама оказывается в угнетенном состоянии, произрастая совместно с видами *Bellemerea alpina* и *Lecidea lapicida*.

На исследуемой территории *Bellemerea alpina* (беллемерея альпийская), как и обсуждаемый выше вид *Lecanora muralis*, образует моновидовые пятна или включается в сложные синузии, по-разному сживааясь со слоевищами разных видов лишайников.

На рис. 4 отчетливо видно, что слоевища *Bellemerea alpina* со всех сторон окружены слоевищами *Rhizocarpon geminatum*, имеющего менее плотную структуру: ареолы ризокарпона располагаются обособленно на черном подслоевище. В результате контакта слоевищ двух разных видов беллемерея занимает лидирующую позицию на исследуемом скальном фрагменте побережья и притесняет *Rhizocarpon geminatum*. Беллемерея разрастается и увеличивает свои размеры в направлении контакта со слоевищем ризокарпона.

Слоевища ризокарпона, окружающие беллемерею альпийскую, не проявляют конкурентной активности и при контакте со слоевищем беллемерии альпийской «отступают», о чем свидетельствует разрушение краевой части слоевища ризокарпона (см. рис. 4).

В моновидовых пятнах, образованных слоевищами беллемерии альпийской, внутривидовые отношения складываются таким образом, что при взаимодействии нескольких особей одна из них может перерастать другую, что заметно проявляется в контуре контакта. Однако при взаимодействии особи могут вести себя и равнозначно, тогда перерастания одного из них не происходит и линия контакта имеет вид прямой (рис. 5). Во всех случаях в местах соприкосновения слоевищ друг с другом образуется валик от совместного давления, что, по мнению Ю. Л. Мартина [7], указывает на агрессивные отношения между ними. При контакте слоевищ 1 и 2 в местах их сопри-

косновения образуется плотный валик. А между слоевищами 2 и 3 образуется пустая «канавка», не занятая лишайником. В некоторых местах «канавка» смыкается и образует валик (плотный, тактильно ощущимый). Вероятно, расположенные рядом слоевища, не имеющие контакта друг с другом, в процессе своего роста постепенно смыкаются, образуя одно пятно, состоящее из нескольких особей, различить которые можно только по плотным валикам на нем.

Более сложные отношения в лишайниковых синузиях складываются между разными видами, как, например, при контакте слоевищ вида беллемерия альпийская с накипными же слоевищами леканоры настенной. Слоевища *Bellemerea alpina* перерастают слоевища леканоры (рис. 6). При этом площадь слоевищ леканоры настенной сокращается, за счет разрушения краевых лопастей в зоне контакта слоевищ двух видов.

Таким образом, на исследуемых прибрежных скалах в эпилитном лишайниковом покрове беллемерия альпийская проявляет агрессивные отношения к накипному диморфному виду рода леканора настенная и видам рода ризокарпон.

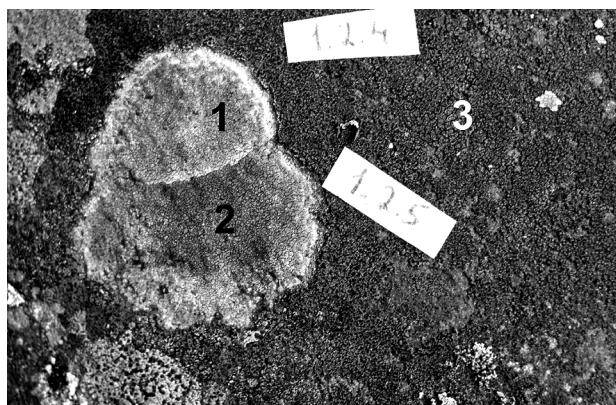


Рис. 4. Слоевища лишайников *Bellemerea alpina* (1, 2) и *Rhizocarpon geminatum* (пятно слоевищ – 3)

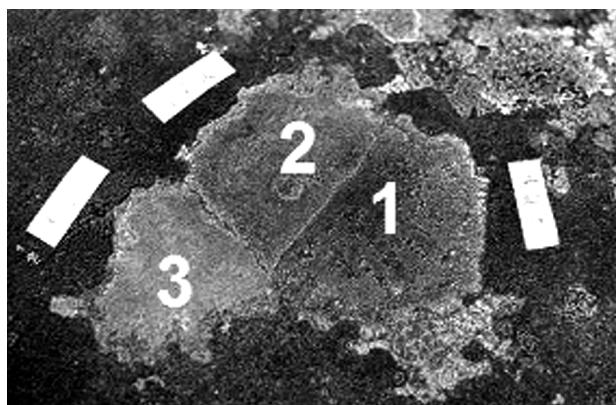


Рис. 5. Слоевища лишайника *Bellemerea alpina* (1, 2, 3) в моновидовом сообществе

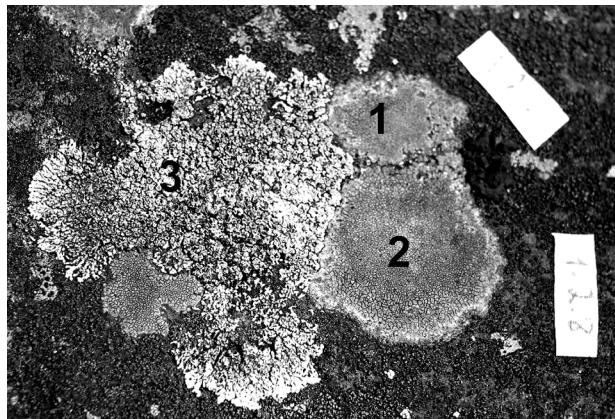


Рис. 6. Слоевища лишайников *Bellemerea alpina* (1, 2) и *Lelanora muralis* (3)

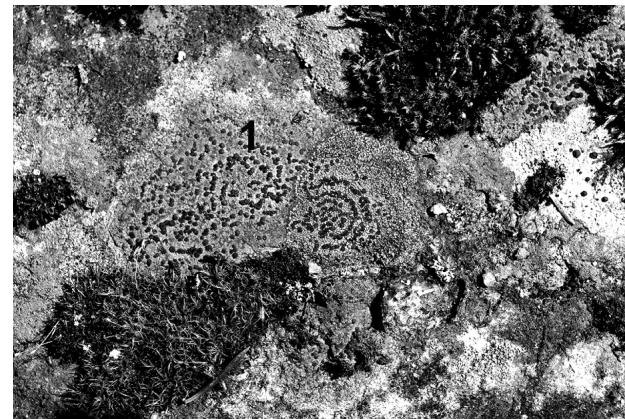


Рис. 7. Взаимоотношения слоевищ лишайника *Lecidea lapicida* (1)

При совместном произрастании особей одного вида в моновидовых группировках отмечаются конкурентные отношения, которые не позволяют формировать сплошного пятна, как это может происходить у некоторых накипных эпилитов, например у прибрежного вида гидропунктарии мавританской [6]. Конкуренция проявляется в образовании хорошо заметной зоны контакта.

Внутривидовые взаимодействия слоевищ вида *Lecidea lapicida* в условиях прибрежных скал приводят к образованию моновидовых пятен, внутри которых между особями складываются нейтральные отношения. В местах взаимодействий слоевищ границы плохо различимы, практически стерты (рис. 7).

Межвидовые отношения могут носить агрессивный характер. Так, в месте контакта слоевищ лецидеи каменистой и леканоры настенной формируется четко очерченная линия, изогнутая в сторону леканоры, что свидетельствует об угнетении со стороны лецидеи каменистой (рис. 8).

При взаимодействии слоевищ *Lecidea lapicida* и *Rhizocarpon geminatum* проявляется агрессивное отношение со стороны лецидеи – и, как результат, уменьшение площади слоевища ризокарпона (рис. 9).

В то же время при контакте с видами рода *Aspicilia* слоевища лецидеи каменистой ведут себя по-разному. Так, в синузии с видом *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (аспицилия серая) лецидея каменистая уступает, аспицилия серая перерастает в сторону слоевища лецидеи каменистой, сокращая ее площадь. В этом случае аспицилия проявляет себя как более сильный конкурент (рис. 10).

Иначе складываются взаимоотношения между видами *A. caesiocinerea* и *L. lapicida* (рис. 11). Слоевище лецидеи нарастает на слоевище аспицилии. Площадь слоевища аспицилии сокращается.

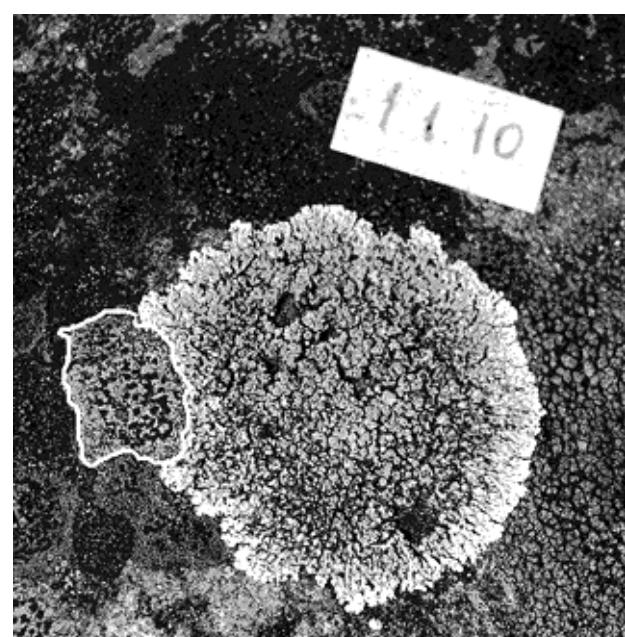


Рис. 8. Слоевища *Lecidea lapicida* (белый контур) и *Lecanora muralis* (1.1.10)

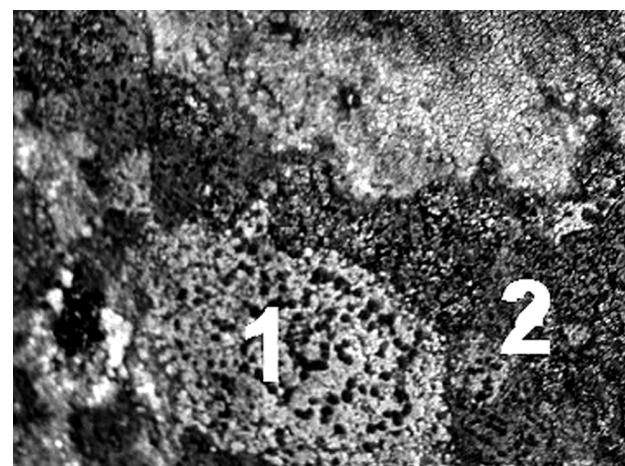


Рис. 9. Слоевища *Lecidea lapicida* (1) и *Rhizocarpon geminatum* (2)

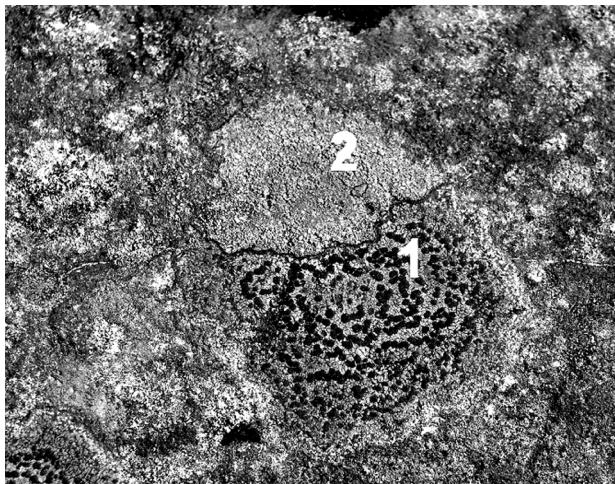


Рис. 10. Взаимоотношения слоевищ лишайников *Lecidea lapicida* (1) и *Aspicilia cinerea* (2)

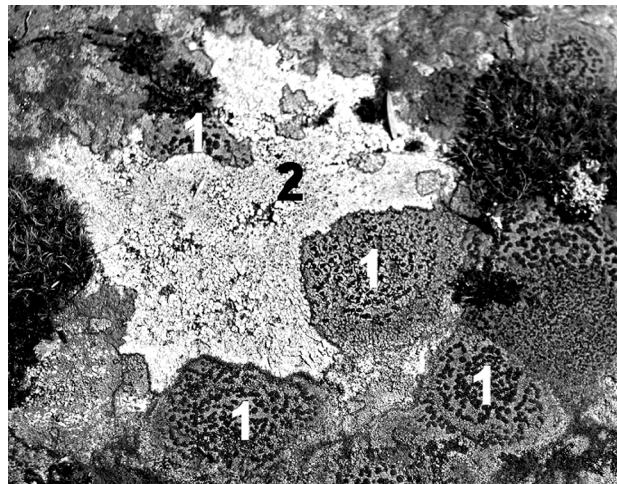


Рис. 11. Взаимоотношения слоевищ лишайников *Lecidea lapicida* (1) и *Aspicilia caesiocinerea* (2)

Рассматривая межвидовые отношения по значениям коэффициента агрессивности, рассчитанного для каждого из исследованных видов в данных условиях среды, лишайники можно выстроить в следующий ряд от слабого конкурента к сильному: *Lecanora muralis* ($K_a = 0$) – *Lecidea lapicida* ($K_a = -0,5$) – *Bellemerea alpina* ($K_a = -0,8$). Эти три вида проявляют способность к конкуренции среди накипных лишайников, обитателей прибрежных скал.

Оценка скорости роста (по значениям прироста слоевищ), выполненная на этих же слоевищах в течение 8 лет, показала, что наиболее быстро растущей является леканора настенная: диаметр слоевища прирастает в среднем на 1 см в год ($d = 1,0 \pm 0,2$ см при $n = 17$). Прирост слоевищ у лецидеи каменистой – 0,8 см в год ($d = 0,8 \pm 0,4$ см при $n = 13$), а у беллемереи альпийской – 0,3 см в среднем за год ($d = 0,3 \pm 0,007$ см при $n = 15$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на прибрежных скалах в условиях супралиторали между накипными видами лишайников складываются разные типы взаимоотношений. В отличие от растительных сообществ, когда внутривидовые отношения между растениями считаются более жесткими в силу сходных экологических требований к среде обитания [4], для эпилитных лишайников прибрежных территорий таких однозначных закономерностей не было выявлено. Нами отмечены конкурентные или нейтральные отношения между слоевищами внутри моновидовых сообществ у вида *Bellemerea alpina*, нейтральные отношения между слоевищами *Lecanora muralis* и не выявлено конкурентных отношений между слоеви-

щами вида *Lecidea lapicida*. Слоевища лецидеи сформировали при слиянии моновидовое пятно без видимых границ между особями. Формирование моновидовых пятен у лишайников отмечается для разных видов и представителей разных жизненных форм, что расценивается некоторыми авторами как реакция на экстремальные условия среды, например обитание на камнях, корке деревьев [14]. Все лишайники изначально проявляют признаки стресс-устойчивых организмов, так как они осваивают экстремальные местообитания, порой не пригодные для других фототрофов. В таких условиях вероятность выжить и оставить потомство возрастает с увеличением численности и скорости роста популяции [1]. Для лишайников, одними из первых осваивающих новые местообитания, такая возможность реализуется при совокупном существовании особей в моновидовых сообществах.

Межвидовые отношения у наблюдавших видов лишайников характеризуются как конкурентные, а поскольку лишайники – долгоживущие и медленнорастущие организмы, то изменения, которые происходят в окружающей среде, отражаются ими с некоторым опозданием. Можно предположить, что наличие моновидовых пятен в структуре литофитного лишайникового покрова супралиторали – признаки начальных стадий в освоении скального субстрата.

С включением в сообщество новых видов лишайников плотность лишайникового населения возрастает, проявляется конкуренция между видами. В этом случае успешность видов будет связана с высокой конкурентоспособностью за счет повышения вероятности выживания каждого продуцируемого потомка (или диаспоры для

размножения) и развития более совершенных механизмов защиты особей от негативного влияния конкурента [1]. Для лишайников эта возможность достигается увеличением скорости роста слоевища и синтезом специфических веществ.

Так, анализ конкурентных отношений, показателей роста слоевищ, морфотипов, особенностей размножения, экологии и наличия вторичных метаболитов позволил в данном исследовании определить экологические стратегии трех видов лишайников в литофитном лишайниковом покрове супралиторали побережья реки Суна. *Lecanora muralis* является факультативным эпилитом, который наряду с каменистыми субстратами осваивает и кору некоторых форофитов, предпочитая богатые азотистыми соединениями местообитания [19]. Кроме того, вещества, синтезируемые этим лишайником: атранориновая, муроловая, нефростериновая, усниновая кислоты и зеорин, кроме защитной функции от внешних факторов абиотической среды (высокий уровень инсолиации на открытых участках побережья, перепад температур в связи с обитанием на скалах и пр.), выполняют функцию ингибирования развития микроорганизмов, а возможно, и некоторых видов лишайников [14]. Довольно быстрый и стабильный рост [9], а также формирование внутри

слоевищ «окон» обеспечивают этому виду возможность присутствовать в лишайниковом покрове длительное время даже при слабой конкурентной способности [14]. В дополнение к этому, сведения в литературе о толерантности данного вида к аэрополлютантам, то есть способность к нормальной жизнедеятельности в условиях нарушения среды, дают основание рассматривать данный вид как эксплерент с R-стратегией.

Высокая конкурентная способность видов *Bellemera alpina* и *Lecidea lapicida* при суммировании всех наблюдаемых отношений в литофитных синузиях на побережье, наряду с особенностями морфотипов (ареолированное, плотно срастающееся с субстратом слоевище), образование большого количества плодовых тел с аскоспорами и пикнидий с конидиями, а также наличием в слоевищах ароматических лишайниковых кислот характеризует их как виоленты, виды с С-стратегией, конкурентоспособные виды. А наличие в эпилитном лишайниковом покрове моновидовых пятен, образованных особями лецидии каменистой, с нейтральными отношениями внутри этих структур, позволяет говорить о нем и как о стресс-устойчивом виде. *Lecidea lapicida*, таким образом, имеет переходный (вторичный) тип стратегии, по Дж. Грайму [15], как CS тип.

* Исследование выполнено в рамках проекта № 6.724.2014/К Государственного задания Минобрнауки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
2. Дембецкий В. М., Толстиков Г. А. Органические метаболиты лишайников. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2005. 135 с.
3. Жизнь растений / Под ред. М. М. Голлербаха. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 425–426.
4. Ипатов В. С., Кирюкова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.
5. Куликова В. В., Куликов В. С. Геологическое строение докембрийского фундамента территории заповедника «Кивач» // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск: ИГ КарНЦ РАН, 2008. Вып. 11. С. 103–119.
6. Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шляревич Г. А., Сонина А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. Природный комплекс побережий Белого моря: Учеб. пособие. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. 85 с.
7. Мартин Ю. Л. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 22 с.
8. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозиздат, 1938. 620 с.
9. Сонина А. В., Михайлина П. А., Сачук Н. В. Изучение прироста талломов лишайников в условиях прибрежных скал реки Суна на территории заповедника «Кивач» // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2013. Вып. 6. С. 19–23.
10. Список лихенофлоры России / Сост. Г. П. Урбанович. СПб.: Наука, 2010. 200 с.
11. Armstrong R. A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspects // New Phytologist. 1977. № 78. P. 473–478.
12. Armstrong R. A. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (Lichens) // New Phytologist. 1982. № 90. P. 67–72.
13. Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum* // Environmental and Experimental Botany. 2002. № 48. P. 187–194.
14. Armstrong R. A., Welch A. R. Competition in lichen communities // Symbiosis. 2007. № 43. P. 1–12.
15. Grime J. P. The role of seed dormancy in vegetation dynamics // Annals of Applied Biology. 1988. Vol. 98. P. 555–558.
16. John E. A. Fine scale patterning of species distributions in a saxicolous lichen community at Jonas Rockslide, Canadian Rocky Mountains // Holarctic ecology. 1990. № 13. P. 187–194.
17. Keddy P. A. Competition. Population and community. Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 1–59.
18. Pentecost A. Aspects of competition in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1980. № 12. P. 135–144.
19. Purvis O. W., Coppins B. J., Hawkesworth D. L., James P. W., Moore D. M. Lichen Flora of Great Britain and Irelands / Natural History Museum. London, 1992. 710 p.
20. Rogers R. W. Ecological strategies of lichens // Lichenologist. 1990. Vol. 22. № 2. P. 149–162.

Sonina A. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Mikhaylova P. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

VITAL STRATEGIES OF LICHENS IN LITTORAL SAXICOLOUS LICHEN COMMUNITIES

Saxicolous communities were studied within a supralittoral zone of the shore of the river Suna (Nature Reserve “Kivach”, Kon-dopoga district, Republic of Karelia). Based on the results of analysis of competitive relations between species in the lichen communities, as well as studying of growth rate of thalli, including their morphological, ecological and biochemical features, the vital strategies of 3 lichens have been established. *Lecanora muralis* Schreb. Rabenh. proves to be a ruderal species with R-strategy, *Bellemerea alpina* Sommerf. Clauzade & Cl. Roux is a competitive species with S-strategy and *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. is characterized by a transitional type of CS-strategy.

Key words: epilithic lichens, competition, vital strategy, supralittoral zone

REFERENCES

1. Bigon M., Harper D. zh., Townsend K. *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva* [Ecology. Individuals, populations and communities]. Moscow, 1989. Vol. 1. 667 p.
2. Dembitskiy V. M., Tolstikov G. A. *Organicheskie metabolity lishaynikov* [Organic metabolites of lichens]. Novosibirsk, Izd-vo SO RAN, filial “Geo” Publ., 2005. 135 p.
3. Zhizn’ rasteniy [The life of plants] / By ed. M. M. Gollerbach. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1977. Vol. 3. P. 425–426.
4. Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Fitotsenologiya* [Phytocoenology]. St. Petersburg, 1997. 316 p.
5. Kulikova V. V., Kulikov V. S. Geological structure of the Precambrian basement of the “Kivach” reserve area [Geologicheskoe stroenie dokembriyskogo fundamenta territorii zapovednika “Kivach”]. *Geologiya i poleznye iskopaemye Karelii*. Petrozavodsk, IG KarNTs RAN Publ., 2008. Issue 11. P. 103–119.
6. Markovskaya E. F., Sergienko L. A., Shklyarevich G. A., Sonina A. V., Starodubtseva A. A., Smol’kova O. V. *Prirodnyy kompleks poberezhiy Belogo morya: Uchebnoe posobie* [Natural complex of the White Sea coast]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2010. 85 p.
7. Martin Yu. L. *Formirovaniye lishaynikovykh sinuziy na morenakh lednikov Polyarnogo Urala: Diss. ... kand. biol. nauk* [Formation of lichen communities on moraines of the Polar Ural Mountains glaciers. Dr. biol. sci. diss.]. Sverdlovsk, 1967. 22 p.
8. Ramenskiy L. G. *Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovaniye zemel’* [Introduction to complex soil and geobotanical research of lands]. Moscow, 1938. 620 p.
9. Sonina A. V., Mikhaylova P. A., Savchuk N. V. The analysis of increments of lichen thalli on the coastal cliffs of the river Suna in the reserve “Kivach” [Izuchenie prirosta tallomov lishaynikov v usloviyakh pribrezhnykh skal reki Suna na territorii zapovednika “Kivach”]. *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Kivach”*. Petrozavodsk, 2013. Issue 6. P. 19–23.
10. Spisok lichenoflory Rossii [The list of lichenoflora of Russia] / Compiler G. P. Urbanavichyus. St. Petersburg, 2010. 200 p.
11. Armstrong R. A. The response of lichen growth to transplantation to rock surfaces of different aspects // New Phytologist. 1977. № 78. P. 473–478.
12. Armstrong R. A. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (Lichens) // New Phytologist. 1982. № 90. P. 67–72.
13. Armstrong R. A. The effect of rock surface aspect on growth, size structure, and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum* // Environmental and Experimental Botany. 2002. № 48. P. 187–194.
14. Armstrong R. A., Welch A. R. Competition in lichen communities // Symbiosis. 2007. № 43. P. 1–12.
15. Grime J. P. The role of seed dormancy in vegetation dynamics // Annals of Applied Biology. 1988. Vol. 98. P. 555–558.
16. John E. A. Fine scale patterning of species distributions in a saxicolous lichen community at Jonas Rockslide, Canadian Rocky Mountains // Holarctic ecology. 1990. № 13. P. 187–194.
17. Keddy P. A. Competition. Population and community. Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 1–59.
18. Pentecost A. Aspects of competition in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1980. № 12. P. 135–144.
19. Purvis O. W., Coppins B. J., Hawsworth D. L., James P. W., Moore D. M. Lichen Flora of Great Britain and Irelands / Natural History Museum. London, 1992. 710 p.
20. Rogers R. W. Ecological strategies of lichens // Lichenologist. 1990. Vol. 22. № 2. P. 149–162.

Поступила в редакцию 03.11.2015

ОЛЬГА ПАВЛОВНА СТЕРЛИГОВА

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

o.sterligova@yandex.ru

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

ilmast@karelia.ru

ДЕНИС СЕРГЕЕВИЧ САВОСИН

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

sadenser@list.ru

ОКУНЬ *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIDAE) РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ КАРЕЛИИ*

Представлены результаты исследования биологии окуня *Perca fluviatilis* L. (линейно-весовой рост, питание, плодовитость, нерест) в озерах, расположенных в северной, средней и южной Карелии, различных по площади и трофности. В зависимости от этих показателей выявлены отличия в его линейно-весовом росте. Сравнительный анализ собственных и литературных данных показал, что наиболее высокий темп роста отмечен у особей старше 4 лет при переходе с планктонного и бентосного питания на хищное в крупных и олиготрофных озерах (Онежское и Ладожское). Установлено, что рост окуня в водоемах Карелии определяется кормовой базой и ее доступностью.

Ключевые слова: окунь, *Perca fluviatilis*, популяция, водные экосистемы, рост, плодовитость, питание

ВВЕДЕНИЕ

Республика Карелия имеет хорошо развитую гидрографическую сеть, относящуюся к бассейнам Белого и Балтийского морей. На ее территории находится более 60 тысяч озер. Коэффициент озерности составляет около 18 %. Даже в таких богатых внутренними водоемами странах, как Финляндия, Швеция и Канада, озерность составляет 8–12 % [22]. Все водные системы Карелии можно разделить на водоемы южной, средней и северной Карелии, по трофности – на олиготрофные, мезотрофные и дистрофные и по площади – на большие, средние и малые. Наиболее многочисленна группа малых озер (от 1 до 9 га), насчитывающая около 50 тысяч, от 10 до 99 га – чуть более 7 тысяч и от 100 до 999 га – 1250. Озер с площадью 1000 га и более – всего 155.

Список известных на сегодня круглоротых и рыб, обитающих во внутренних пресноводных водоемах Карелии, насчитывает 47 видов, принадлежащих к 2 классам, 12 отрядам, 16 семействам и 38 родам. Наиболее массовой рыбой почти во всех водоемах Евразии является окунь *Perca fluviatilis* L. В России северная граница проходит по побережью Северного Ледовитого океана от реки Пасвик до Колымы, на юге – до Черного моря, Северного Кавказа и верховий сибирских

рек. Этот вид не отмечен в водоемах на севере Англии, Ирландии, на юге Монголии, в бассейне Амура и на Дальнем Востоке.

В Карелии окунь – один из самых распространенных видов рыб. Он заселил большое количество озер и в некоторых малых водоемах является единственным представителем ихтиофауны. Несмотря на большое количество работ по образу жизни окуня [3], [4], [5], [7], [8], [9], [14], [15], [19], [20], [21], остается неисследованной его биология в различных по площади и трофности озерах, расположенных в северной, средней и южной Карелии.

Цель исследования – провести сравнительный анализ биологических показателей окуня в разных по расположению, площади и трофности водоемах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой работы послужили как собственные сборы авторов, так и литературные данные. Опытный лов рыбы проводился стандартным набором жилковых сетей (длина 30 м, высота 1,5–3,0 м, ячей 14–60 мм). Лабораторная обработка ихтиологического материала с определением возраста осуществлялась по методике И. Ф. Правдина [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В водоемах Карелии окунь характеризуется высокой экологической пластичностью. В некоторых озерах обитают хорошо обособленные одна от другой две группы окуня: прибрежный и глубоководный, или пелагический. Размеры прибрежного окуня в разных озерах варьируют от 10 до 20 см, рост замедленный. Глубоководный окунь достигает больших размеров, 30–45 см, и массы до 1,0–2,0 кг. В лесных ламбах встречается карликовый окунь, еще меньших размеров (6–9 см), чем прибрежная форма [8].

Окунь благодаря неприхотливости к условиям обитания смог заселить значительную часть озер Карелии – от крупнейших (Ладожское (18400 км²) и Онежское (10500 км²)) до самых маленьких лесных ламб. Обитает в олиготрофных, мезотрофных и даже дистрофичных озерах. В некоторых водоемах окунь представлен двумя формами – медленно- и быстрорастущими, различающимися по продолжительности жизни, темпу роста, распределению, поведению и характеру питания [7], [13]. В Урозере (наши данные, 2011 год) медленнорастущие окуны в возрасте

6+ лет имели длину 16 см, массу 70 г, в 7+ – 17 см, массу 243 г, в 8+ соответственно 18 см и 102 г. Быстрорастущие в 6+ лет достигали длины 21 см, массы 180 г, в 7+ – 25 см и 245 г, в 8+ соответственно 26 см и 326 г. В питании мелкой формы окуня в старших возрастных группах преобладали бентосные организмы, у крупной формы доминировала ряпушка, то есть хищное питание, чем и объясняется разница в темпе его роста. Две формы окуня были отмечены в России для Угличского водохранилища [6].

Окунь характеризуется длительным жизненным циклом, некоторые особи достигают возраста 23 лет при длине тела 45 см и массе 2,0 кг. Данные по линейно-весовому росту окуня водоемов Карелии представлены в табл. 1. В уловах чаще всего преобладают особи массой 75–250 г, в возрасте 5–9 лет. По сравнению с другими хищными рыбами окунь растет медленнее, наблюдаются значительные отличия в росте одновозрастных групп, которые могут достигать от 3 см в возрасте 2+ до 15 см – в 10+, в весовых – соответственно 10–300 г (см. табл. 1). На рост окуня большое влияние оказывает температура воды и длина

Таблица 1

Линейно-весовые показатели роста окуня в некоторых водоемах Карелии

Водоем	Возраст, лет												N
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Длина (ad), см													
Онежское ¹	4,4	7,7	11,8	14,4	16,8	20,4	24,0	25,7	28,2	28,8	30,0	32,5	240
Ладожское ²	–	12,0	13,0	14,0	17,0	20,0	23,0	25,0	28,0	29,0	–	–	200
Сямозеро ³	6,1	8,1	12,1	14,2	16,5	20,3	23,0	24,5	26,6	28,3	30,0	33,2	800
Урозеро ³	6,7	–	12,2	14,3	16,3	17,2	19,0	20,0	–	–	–	–	195
Суоярви ³	–	9,5	11,2	13,1	15,1	17,8	20,1	22,4	25,4	26,3	–	31,0	80
Толвоярви ³	–	11,0	12,4	14,4	17,6	19,6	20,0	23,0	24,0	25,0	–	–	150
Кедровозеро ³	–	9,6	12,3	13,4	14,6	15,8	19,0	23,6	24,8	–	–	–	75
Тарасмозеро ³	–	9,3	11,9	13,1	16,5	18,5	24,0	26,0	–	–	–	–	50
Вендюрское ³	–	10,5	11,7	14,0	16,2	17,7	–	–	–	–	–	–	140
Гимольское ³	–	10,0	12,7	14,5	17,1	18,4	20,0	22,0	25,0	26,8	–	–	50
Космозеро ³	–	10,2	11,5	13,1	14,6	16,0	–	20,4	22,7	25,0	–	–	255
Мунозеро ³	–	9,0	11,7	14,8	16,0	18,0	20,1	21,2	–	–	–	–	70
Святозеро ³	–	10,5	12,7	14,0	15,8	18,0	20,0	21,8	–	–	–	–	80
Пертозеро ¹	–	11,2	12,4	14,8	–	18,1	–	23,5	25,8	28,1	30,0	32,3	120
Тулос ³	–	10,0	11,5	13,3	15,0	16,4	18,1	19,7	20,8	22,2	23,4	24,5	195
Каменное ⁴	–	10,6	12,5	14,5	18,6	19,4	21,3	22,1	23,0	25,2	26,0	27,3	980
Кимасозеро ⁴	–	11,4	13,0	15,1	17,2	19,1	20,3	21,0	22,0	22,7	24,0	24,6	990
Койва ³	–	–	13,3	14,0	15,8	18,9	21,0	22,5	24,5	26,5	–	30,0	80
Нюкозеро ⁵	–	8,7	11,2	13,0	15,4	18,9	20,4	21,4	23,5	25,0	26,0	28,0	505
Пяозеро ⁶	–	–	–	14,0	16,6	17,7	19,1	20,0	21,6	22,8	24,1	26,5	100
Паанаярви ⁷	–	–	12,2	14,0	16,0	18,0	–	–	–	25,5	27,0	29,0	100
Тикшозеро ⁵	–	–	–	14,2	15,3	17,3	21,5	23,3	24,0	25,5	26,4	–	500
Керетьозеро ⁸	–	–	12,2	13,0	16,0	19,0	20,2	23,2	25,2	26,5	27,1	28,4	105
Водлозеро ⁹	6,2	9,8	12,2	13,6	15,8	18,5	20,0	22,5	23,7	25,3	26,4	28,0	320

Окончание табл. 1

Водоем	Возраст, лет												N
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Масса, г													
Онежское ¹	6	10	30	50	95	125	200	270	350	450	500	600	240
Ладожское ²	—	17	43	51	94	131	186	310	450	466	—	—	200
Сямозеро ³	6	17	32	52	90	160	215	290	365	420	630	680	800
Урозеро ³	6	—	26	43	67	90	120	142	—	—	—	—	195
Суоярви ³	—	9	17	38	70	100	148	190	260	318	—	534	80
Толвоярви ³	—	19	26	39	52	92	115	183	225	322	—	—	150
Кедрозеро ³	—	12	26	37	46	70	130	—	277	290	—	—	75
Тарасмозеро ³	—	12	23	36	70	111	220	280	—	—	—	—	50
Вендюрское ³	—	17	24	44	60	99	—	—	—	—	—	—	140
Гимольское ³	—	16	29	46	75	107	140	185	260	331	—	—	50
Космозеро ³	—	15	20	32	44	67	—	175	220	—	—	—	255
Мунозеро ³	—	11	27	53	90	100	125	166	—	—	—	—	70
Святозеро ³	—	14	28	40	50	95	120	172	—	—	—	—	80
Пертозеро ¹	—	19	27	48	—	84	—	195	285	357	380	420	120
Тулос ³	—	11	22	35	50	70	100	126	152	200	235	260	195
Каменное ⁴	—	18	30	52	80	110	162	201	205	274	303	344	980
Кимасозеро ⁴	—	19	34	48	81	107	160	175	180	202	231	266	990
Койвас ³	—	—	40	46	75	126	175	220	280	310	—	—	80
Нюкозеро ⁵	—	9	20	33	62	115	140	170	230	300	305	320	505
Пяозеро ⁶	—	—	—	54	75	98	123	143	177	207	260	330	100
Паанаярви ⁷	—	—	30	45	60	90	—	—	260	280	290	100	
Тикшезеро ⁵	—	—	—	40	50	74	145	188	215	245	284	—	500
Керетьозеро ⁸	—	—	28	40	70	114	131	213	270	304	336	390	105
Водлозеро ⁹	3	18	25	40	68	100	148	210	240	280	350	370	320

Примечание. По данным: 1 – [4], 2 – [5], 3 – наши данные, 4 – [9], 5 – [16], 6 – [8], 7 – [11], 8 – [1], 9 – [12].

светового дня [2]. Наиболее интенсивно обменные процессы протекают при температуре воды 10–20 °С. Например, высокая температура воды в вегетационный период 1970-х годов благоприятно отразилась на росте окуня всех возрастных групп в водоемах Карелии [14], [21].

Анализ данных по линейно-весовому росту окуня в озерах северной, средней и южной Карелии показал, что окунь южных водоемов в старших возрастных группах растет быстрее в связи с более высокой температурой воды и богатой кормовой базой, чем в средних и северных (табл. 2). Выявлены отличия в росте окуня в водоемах, разных по площади и, особенно, по трофности. Наиболее высокий линейно-весовой рост отмечен у окуня в больших по площади и олиготрофных озерах – Онежском и Ладожском. Различия особенно заметны у окуня после 4 лет, перешедшего с планктонного и бентосного питания на хищничество (рис. 1, 2).

Нами показано, что рост окуня находится в большой зависимости от питания, спектр которого довольно широк и включает разнообразные группы пищевых организмов (ракообразные, на-

секомые, моллюски, рыбы). Сеголетки окуня во всех водоемах питаются преимущественно планктоном, главным образом потребляют босмин, циклопов, диаптомусов и воздушных мелких насекомых. В возрасте двух лет важную роль играет бентосное питание с преобладанием хирономид и олигохет. В этом возрасте окунь начинает хищничать, поедая икру и молодь разных видов рыб. Основной пищей взрослому окуню служат ряпушка и корюшка, затем следуют окунь, ерш, плотва и уклейка. В единичных случаях добычей окуня становится молодь сига, бычки, мелкий налим и колюшка. Самой доступной пищей окуня в Онежском и Ладожском озерах являются ряпушка и корюшка, поэтому в этих водоемах отмечен наибольший линейно-весовой рост окуня.

Сам окунь служит одним из основных объектов питания всех хищных видов рыб, особенно лосося, кумжи, судака, щуки, налима и крупного окуня [3], [14], [15].

В озерах Карелии половой зрелости мелкий окунь достигает на 2–3-м году жизни при длине 10–11 см, массе 20–25 г, крупный – при

Таблица 2

Водоем	Возраст, лет												N
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Длина (ad), см													
Южная Карелия	6,0	10,0	12,1	14,8	17,1	19,3	22,0	24,0	25,3	27,0	30,0	32,0	2825
Средняя Карелия	—	10,0	12,3	14,0	16,3	18,4	20,2	21,3	22,7	24,3	25,0	27,0	2570
Северная Карелия	—	—	12,2	13,8	16,0	18,0	20,3	22,2	23,1	25,0	25,8	27,3	750
Масса, г													
Южная Карелия	6	16	27	50	84	120	164	230	300	360	500	560	2825
Средняя Карелия	—	16	30	44	70	100	146	178	209	271	275	300	2570
Северная Карелия	—	—	29	42	64	93	133	181	221	254	288	336	750

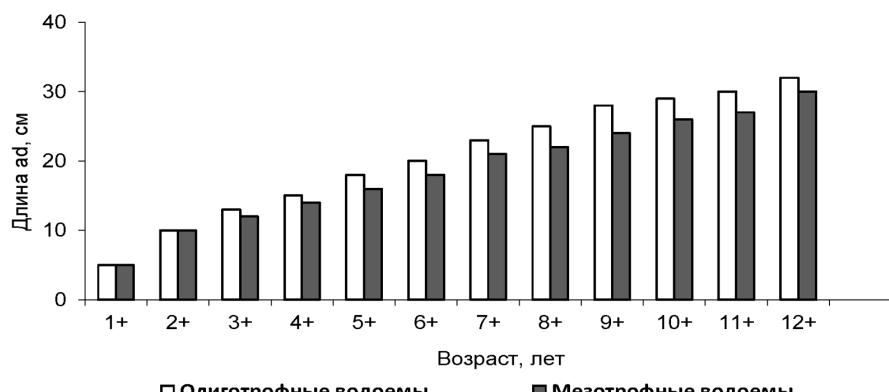


Рис. 1. Линейный рост окуня в олиготрофных и мезотрофных водоемах Карелии

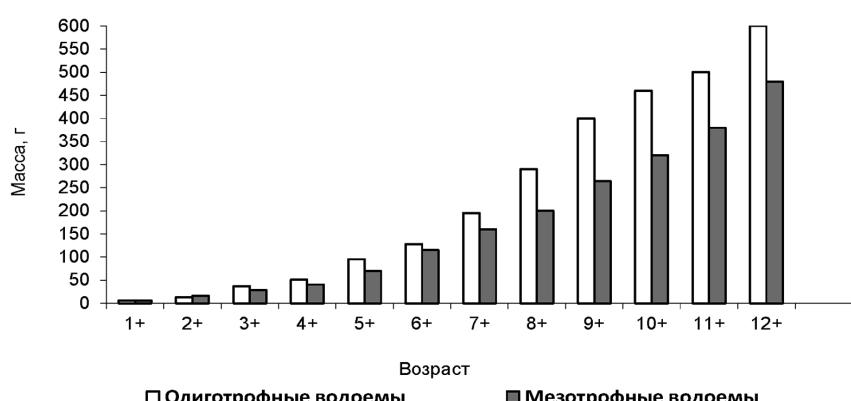


Рис. 2. Весовой рост окуня в олиготрофных и мезотрофных водоемах Карелии

длине 14–18 см и массе 50–100 г в возрасте 4–6 лет. Абсолютная плодовитость находится в прямой зависимости от массы и возраста рыб. Наибольшая плодовитость отмечена у окуня из крупных озер – Ладожского и Онежского (табл. 3).

Нерест окуня во всех водоемах Карелии начинается во второй половине мая и продолжается в июне при температуре воды 12–13 °С. Икра в виде длинных сетчатых лент откладывается на прошлогоднюю растительность. Такой способ откладки икры обеспечивает высокую выживав-

емость икры и личинок. Развитие икры длится около 2 недель.

Окунь при его высокой численности является одним из основных объектов промышленного лова. Например, в Ладожском озере, по статистическим данным, в 2000-х годах добывалось от 300 до 700 т окуня в год, в Сямозере – 6 т крупного и около 50 т мелкого. Значительная часть окуня отлавливается рыбаками-любителями. Является объектом аквакультуры в Финляндии и России. Однако вылов в России не превышает 18–23 т в год [18].

Таблица 3
Плодовитость окуня в разных озерах
Карелии

Водоем	Абсолютная плодовитость, тыс. икр.		Число рыб, экз.
	Колебания	Средняя	
Ладожское оз. ¹	12–146	60	75
Онежское оз. ²	12–86	34	70
Нюкозеро ³	4–39	18	25
Кимасозеро ⁴	4–39	13	40
Каменное ⁴	13–86	32	35
Сямозеро ⁴	6–81	25	235
Пяозеро ⁵	14–67	32	25

Примечание. По данным: 1 – [5], 2 – [4], 3 – [10], 4 – наши данные, 5 – [8].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных результатов показал, что линейно-весовой рост окуня водоемов Карелии зависит от расположения озер, площади и трофности. Наиболее высокий темп роста отмечен у окуня озер южной части Карелии и во всех олиготрофных водоемах. Значительные различия в его росте наблюдаются при переходе с планктонного и бентосного питания на хищничество (после 4 лет). Также установлено, что рост окуня в разных озерах Карелии находится в большой зависимости от кормовой базы и ее доступности (для взрослого окуня это молодь всех видов рыб, а также ряпушка и корюшка).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева К. И. Рыбы Керетозера // Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ. 1946. Т. 2. С. 255–289.
- Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. 188 с.
- Вебер Д. Г., Кожина Е. С., Потапова О. И., Титова В. Ф. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Гос. изд-во Карел. АССР, 1962. Т. 2. С. 82–113.
- Гуляева А. М. Материалы по биологии окуня Онежского озера // Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 150–168.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Макарова Н. П. Различие биологических показателей половозрелых и неполовозрелых самок окуня *Perca fluviatilis* L. Угличского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1975. Т. 15. № 2. С. 365–368.
- Макарова Н. П. Окунь Сямозера // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 206–212.
- Мельянцев В. Г. Рыбы Пяозера // Труды Карело-Финского государственного университета. Т. V. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1954. С. 3–77.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
- Первозванский В. Я., Потапова О. И., Смирнов Ю. А. Ихтиофауна водоемов системы р. Каменной // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1977. С. 135–161.
- Первозванский В. Я., Шустов Ю. А., Кусела К. Окунь *Perca fluviatilis* как объект спортивного рыболовства в озерах парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН «Природа и экосистемы национального парка «Паанаярви». Вып. 3. Петрозаводск, 2003. С. 148–153.
- Петрова Л. П., Кудерский Л. А. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 196 с.
- Покровский В. В. Ихтиомасса и рыболовственное использование озер Карельского перешейка // Известия ГосНИОРХ. Вып. 124. СПб., 1977. С. 24–46.
- Попова О. А. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 106–145.
- Попова О. А., Асман А. В. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. С. 113–124.
- Потапова О. И., Соколова В. А. Тикшозеро и Энгозеро как промысловые угодья // Труды Карело-Финского филиала АН СССР. 1958. Т. 13. С. 3–32.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Промысловые рыбы России. М.: ВНИРО, 1959. 390 с.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмас Н. В., Павловский С. А., Комулинен С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема озера Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыболовственного использования. Петрозаводск, 1977. С. 125–185.
- Филатов Н. Н. Гидродинамика озер. СПб.: Наука, 1991. 200 с.

Sterligova O. P., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Il'mast N. V., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)
Savosin D. S., Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

PERCH *PERCA FLUVIATILIS* (PERCIDAE) IN DIFFERENT TYPES OF KARELIAN WATER BODIES

The study of perch *Perca fluviatilis* L. biology in lakes of different size and trophic status, located in the northern, middle and southern Karelia is presented. Differences in its linear-weight growth depending on these indicators are identified. Comparative analysis of own and literary data showed that the highest growth rate was observed in individuals older than 4 years under the transition from the planktonic and benthic feeding to fish in large and oligotrophic lakes (Lakes Onega and Ladoga). The growth of perch in the water bodies of Karelia is determined by their food supply and its availability.

Key words: perch, *Perca fluviatilis*, population, aquatic ecosystems, growth, fecundity, food

REFERENCES

1. Belyaeva K. I. Fish of Lake Keret [Ryby Keret'ozera]. *Trudy Karelo-Finskogo otdeleniya VNIORKH*. 1946. Vol. 2. P. 255–289.
2. *Biologiya rechnogo okunya* [Perch biology]. Moscow, Nauka Publ., 1993. 188 p.
3. Weber D. G., Kozhina E. S., Potapova O. I., Titova V. F. Materials on the biology of the main commercial fish of Lake Syamozero [Materialy po biologii osnovnykh promyslovykh ryb Syamozer]. *Trudy Syamozerskoy kompleksnoy ekspeletsii*. Petrozavodsk, Gos. izd-vo Karel. ASSR Publ., 1962. Vol. 2. P. 82–113.
4. Gulyaeva A. M. Materials on the biology of perch in Lake Onega [Materialy po biologii okunya Onezhskogo ozera]. *Trudy Karelo-Finskogo otdeleniya VNIORKH*. 1951. Vol. 3. P. 150–168.
5. Dyatlov M. A. *Ryby Ladozhskogo ozera* [Fish of Lake Ladoga]. Petrozavodsk, KarNTS RAN Publ., 2002. 281 p.
6. Makarova N. P. The difference between biological parameters of mature and immature females of perch *Perca fluviatilis* L. in Uglich reservoir [Razlichie biologicheskikh pokazateley polovozrelykh i nepolovozrelykh samok okunya *Perca fluviatilis* L. Uglichskogo vodokhranilishcha]. *Voprosy ikhtiolozii*. 1975. Vol. 15. № 2. P. 365–368.
7. Makarova N. P. Perch of Lake Syamozero [Okun' Syamozer]. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofirovannogo vodoema*. Moscow, Nauka Publ., 1982. P. 206–212.
8. Mel'iantsev V. G. Fish of Lake Pyaozero [Ryby Pyaozera]. *Trudy Karelo-Finskogo gosudarstvennogo universiteta*. Vol. V. Petrozavodsk, Gos. izd-vo Karelo-Finskoy SSR Publ., 1954. P. 3–77.
9. Pervozvanskiy V. Ya. *Ryby vodoemov rayona Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie)* [Fish of water bodies of the area of Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use)]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1986. 216 p.
10. Pervozvanskiy V. Ya., Potapova O. I., Smirnov Yu. A. The ichthyofauna of water bodies of the Kamennaya river system [Ikhtiofauna vodoemov sistemy r. Kamennoy]. *Biologicheskie resursy rayona Kostomukshi, puti osvoeniya i okhrany*. Petrozavodsk, KarNTS RAN Publ., 1977. P. 135–161.
11. Pervozvanskiy V. Ya., Shustov Yu. A., Kuusela K. Perch *Perca fluviatilis* as an object of sport fishing in the lakes of the Park "Paanajarvi" [Okun' *Perca fluviatilis* kak ob'ekt sportivnogo rybolovstva v ozeraakh parka "Paanayarvi"]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN "Priroda i ekosistemy natsional'nogo parka 'Paanayarvi'*. Issue 3. Petrozavodsk, 2003. P. 148–153.
12. Petrova L. P., Kuderskiy L. A. *Vodlozero: priroda, ryby, rybnyy promysel* [Lake Vodlozero: nature, fish, fishing]. Petrozavodsk, KarNTS RAN Publ., 2006. 196 p.
13. Pokrovskiy V. V. Ichthiomass and management of lakes of the Karelian Isthmus [Ikhtiomassa i rybokhozyaystvennoe ispol'zovanie ozer Karel'skogo peresheyka]. *Izvestiya GosNIORKH*. Issue 124. St. Petersburg, 1977. P. 24–46.
14. Popova O. A. Food of predatory fish in Lake Syamozero after invasion of smelt [Pitanie khishchnykh ryb Syamozer posle vseleniya koryushki]. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofirovemogo vodoema*. Moscow, Nauka Publ., 1982. P. 106–145.
15. Popova O. A., Assmann A. V. Food of juvenile perch and ruff in the coastal zone of Lake Syamozero [Pitanie molodi okunya i ersha v pribrezhnoy zone Syamozer]. *Biologiya rechnogo okunya*. Moscow, Nauka Publ., 1993. P. 113–124.
16. Potapova O. I., Sokolova V. A. Lakes Tikshozero and Engozero as the fishing grounds [Tikshozero i Engozero kak promyslovy ugod'ya]. *Trudy Karelo-Finskogo filiala AN SSSR*. 1958. Vol. 13. P. 3–32.
17. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Study Guide of Fish]. Moscow, Pishch. prom-st' Publ., 1966. 376 p.
18. *Promyslovye ryby Rossii* [Commercial fish of Russia]. Moscow, VNIRO Publ., 1959. 390 p.
19. Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Sterligova O. P., Titova V. F., Bushman L. G., Ieshko Ye. P., Makarova N. P., Malakhova R. P., Pomazovskaya I. V., Smirnov Yu. A. *Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofirovemogo vodoema* [Changes in the structure of fish populations of the eutrophic water body]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 248 p.
20. Sterligova O. P., Pavlov V. N., Il'mast N. V., Pavlovskiy S. A., Komulaynen S. F., Kuchko Ya. A. *Ekosistema ozera Syamozer (biologicheskiy rezhim i ispol'zovanie)* [The ecosystem of Lake Syamozero (biological regime and use)]. Petrozavodsk, KarNTS RAN Publ., 2002. 119 p.
21. Titova V. F., Sterligova O. P. Ichthyofauna [Ikhtiofauna]. *Syamozero i perspektivy ego rybokhozyaystvennogo ispol'zovaniya*. Petrozavodsk, 1977. P. 125–185.
22. Filatov N. N. *Gidrodinamika ozer* [Hydrodynamics of lakes]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1991. 200 p.

ИРИНА МИХАЙЛОВНА ДЗЮБУК

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ikrup@petrsu.ru

ЕЛЕНА АЛЕКСАНДРОВНА КЛЮКИНА

кандидат технических наук, доцент кафедры теории вероятностей и анализа данных факультета математики и информационных технологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
elena_k_79@mail.ru

ОЦЕНКА МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ВИДОВОГО СОСТАВА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛЫХ ОЗЕР КАРЕЛИИ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ

Представлен анализ результатов исследований видового состава рыбного населения озер Кончезерской группы (Мунозеро, Пертозеро, Кончезеро, Укшезеро) за многолетний (1920-е – 2010 год) период с использованием современных методов математической статистики. Для каждого из озер установлены две группы временных промежутков, однородных по видовому составу рыбного населения. Для озера Мунозеро первая группа состоит из временных промежутков с 1930-х по 1980-е годы, а вторая – с 2000-х по 2007 год. Для данных по озеру Пертозеро в первую группу входят временные промежутки с 1930-х по 1980-е годы, во вторую – с 1980-х по 2010 год. Для озер Кончезеро и Укшезеро первая группа объединяет исследуемые временные промежутки с 1930-х по 1980-е годы, а вторая – с 1990-х по 2008 год. Выявленные временные промежутки на основе иерархического кластерного анализа объединены в два периода – с 1930-х по 1980-е годы и с 2000-х по 2010 год, в течение которых видовой состав рыбного населения всех исследованных озер был сходным. Наиболее близкими по видовому составу рыб в оба периода являются Пертозеро и Кончезеро. В целом в озерах Кончезерской группы отмечено увеличение количества видов рыб, но за счет малоценных промысловых.

Ключевые слова: видовой состав, рыбное население, озера, Мунозеро, Пертозеро, Кончезеро, Укшезеро, иерархический кластерный анализ

ВВЕДЕНИЕ

Интенсивная антропогенная деятельность на водоемах России с середины прошлого века существенно ускорила изменения в ихтиофауне. Многие исследователи отмечают появление новых видов, сокращение ареалов некоторых видов, исчезновение из водоемов ранее многочисленных видов. Характерно это и для водоемов Карелии [10], [11], [12], [14].

С целью повышения продуктивности водных экосистем и улучшения качественного состава рыбного населения карельских водоемов в 1927 году начались рыбоводные работы и осуществлялись они по двум направлениям: расселение местных, ценных в хозяйственном отношении видов рыб и интродукция новых видов из водоемов других регионов страны. Аборигенными видами были: палия, крупная форма европейской ряпушки, европейский хариус, судак, корюшка и лещ. Из других регионов страны в водоемы Карелии вселяли осетра, стерлядь, радужную форель, форель, белорыбицу, нельму, горбушу,

омуля, пелядь, чира и муксун, сига, угря и карпа (сазана). Однако в настоящее время, несмотря на то, что природные условия в Карелии благоприятны для обитания ценных промысловых видов (лосось, палия, сига и др.), во многих водоемах преобладают окунь, ерш, плотва и уклейка [2].

В связи с этим целью работы было проследить направленность и сходство изменений в видовом составе рыбного населения озер Кончезерской группы (Мунозеро, Пертозеро, Кончезеро, Укшезеро) за многолетний период с помощью методов математической статистики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были Кончезерские озера, относящиеся к бассейну реки Шуи, одному из основных притоков Онежского озера, – Мунозеро, Пертозеро, Кончезеро и Укшезеро (рис. 1). Оценка видового состава рыб (присутствие, отсутствие видов в уловах) озер в разные временные промежутки с 1920-х по 2010 год проводилась на основе литературных материалов [6],

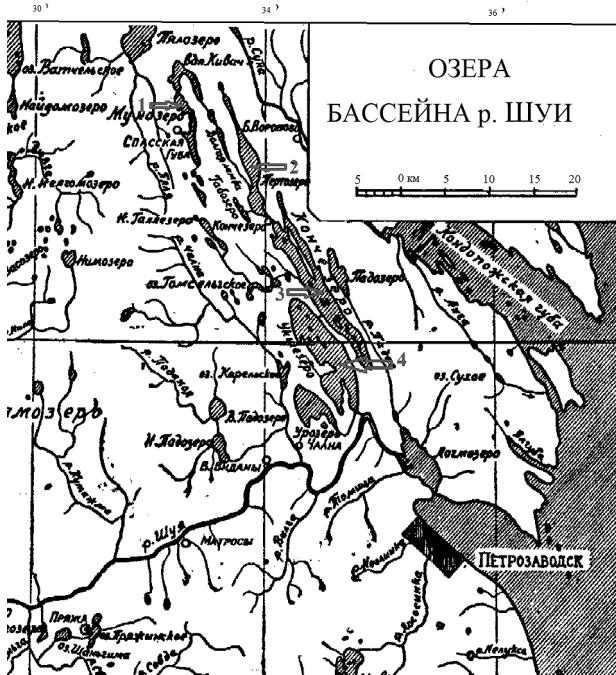


Рис. 1. Озера Кончезерской группы: 1. Мунозеро; 2. Пертозеро; 3. Кончезеро; 4. Укшезеро

[7], [8], [9], [15], [16], собственных уловов в ходе длительного (1999–2010 годы) мониторинга на озерах, уловов рыбаков-любителей и опросных данных рыбаков.

Для оценки сходства видового состава рыб Кончезерских озер в разные временные промежутки был привлечен иерархический кластерный анализ [5]. При этом использовали метод ближайшего соседа (Nearest Neighbor Method), а в качестве меры сходства – Squared Euclidean (квадратичная евклидова мера).

Статистическую обработку данных, построение таблиц и графиков проводили с использованием стандартного программного пакета Excel и компьютерной программы StatGraphics Centurion XV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследований было выявлено, что видовой состав рыбного населения Кончезерских озер в отдельные промежутки времени претерпевал значительные изменения в результате антропогенного вмешательства и саморасселения видов (табл. 1, 2): то появлялись новые виды, то исчезали виды, характерные для данных водоемов.

Так, на озере Мунозеро со второй половины прошлого столетия начались интенсивные работы по рыборазведению. В 1953–1955 годах в озере была размещена икра сунского сига и сига-лудоги, в 1974–1985 годах выпускалась разновозрас-

Таблица 1
Динамика видового состава рыб озер
Мунозеро и Пертозеро

Вид	Озеро Мунозеро					Озеро Пертозеро					
	1930–1940 1941	1950–1960	1970–1980	2000–2005	2007	1920–1940	1950–1960	1960–1970	1970–1980	1980–1990	1990–2000
Лосось озерный	–	–	–	–	–	–	–	–	+a	–	–
Ручьевая форель	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+	+
Палия	–	–	+a	+a	+a	–	–	–	–	–	–
Сиг обык- новенный	–	+a	+a	+a	–	+	+	+	+	+	+
Евро- пейская ряпушка	+	+	+	+	+	–	–	+a	+a	+a	+a
Евро- пейская корюшка	–	–	–	+e	+e	–	+	+	+	+	+
Щука	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Лещ	–	–	–	+a	+a	–	–	–	±	±	±
Плотва	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Елец	–	–	–	–	–	–	–	–	+e	+e	+e
Красно- перка	–	–	–	–	–	–	+e	+e	+e	+e	+e
Уклейка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Усатый голец	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+	+
Налим	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Трехглазая колюшка	–	–	–	–	–	–	–	–	±	+e	+e
Девя- тиглазая колюшка	–	–	–	–	–	+	+	+	±	±	–
Окунь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ерш	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Обыкно- венный подкамен- щик	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Щиповка	–	–	–	–	–	–	+e	+e	+e	+e	+e
Рогатка четырехро- гая	–	–	–	–	+e	–	–	–	–	–	–

Примечание. «+» – встречался; «±» – единичные поимки; «–» – не встречался; «+a» – результат рыболовных работ; «+e» – возможный результат саморасселения.

тная (сеголетки, годовики и двухлетки) палия, выращенная на Кемском рыбоводном заводе. В 1958, 1968–1971 годах в озеро вселяли леща [2]. В 1980-х годах сюда проникла корюшка и получила массовое развитие, но к концу прошлого века уже не было отмечено в уловах ручьевую форели. В настоящее время в Мунозере не встречаются ручьевая форель, сиг и голец усатый. В единичных экземплярах в южной части озера вылавливается лещ [4].

В озере Пертозеро рыбоводно-акклиматационные работы получили большое развитие в 1950–1970-х годах. В 1954 и 1966 годах в озеро

Таблица 2
Видовой состав рыб озер Кончезеро
и Укшезеро

Вид	Озеро Кончезеро				Озеро Укшезеро					
	1930–1940	1950–1960	1970–1980	1990–2000	2000–2008	1930–1940	1950–1960	1970–1980	1990–2000	2000–2008
Лосось озерный	–	–	+e	–	–	+	+	+	+	+
Форель ручьевая	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+
Сиг обыкновен- ный	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Европейская ряпушка	–	–	+a	+a	+a	+	+	+	+	+
Европейский хариус	±	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Пелядь	–	–	–	–	–	–	–	–	+e	+e
Европейская корюшка	–	+e	+e	+e	+e	+	+	+	+	+
Щука	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Лещ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Плотва	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Уклей	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Елец	–	–	+e	+e	+e	–	–	+e	+e	+e
Красноперка	–	+	+	+	–	+e	+e	+e	+e	+e
Язь	–	–	–	–	–	+e	+e	+e	+e	+e
Хариус	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
Усатый голец	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Налим	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Судак	–	–	–	–	–	–	–	–	+e	+e
Окунь	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ерш	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Трехиглая ко- люшка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Девятииглая колюшка	+	–	–	+e	+e	+	+	+	+	+
Обыкновенный подкаменщик	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Щиповка	–	+e	+e	+e	+e	–	+e	+e	+e	+e

Примечание. «+» – встречался; «±» – единичные поимки;
«–» – не встречался; «+a» – результат рыболовных работ;
«+e» – возможный результат саморасселения.

вселялась ряпушка, и пертозерское стадо стало основным в России для проведения акклиматизационных работ не только в Карелии, но и за ее пределами (озера Южного Урала). В начале 1970-х годов была предпринята попытка вселить в Пертозеро лосося. Первые результаты оказались очень хорошими. Однако молодь скатилась через реку Шую в Онежское озеро, и после достижения половозрелости производители лосося не могли возвратиться в Пертозеро из-за существующих преград. В настоящее время в Пертозере лосось не встречается. В целом видовой состав рыбного населения озера пополнился такими видами, как

елец, красноперка, колюшка трехиглая, щиповка, которые, возможно, появились в результате саморасселения.

В озеро Кончезеро в 1955, 1964–1967 годах Кarelгосрыбводом проводилось вселение леша [1], [2]. В 1970-х годах в озере впервые отмечено появление лосося, что закономерно после вселения его в Пертозеро, и ряпушки. Также в озере отмечены появившиеся, возможно, в результате саморасселения корюшка, елец, девятииглая колюшка и щиповка. По результатам наших исследований, в настоящее время в озере не встречаются лосось озерный и форель ручьевая.

С 1930-х годов в Укшезере отмечалось большое количество ценных промысловых видов. Однако в 1935 году в озеро был выпущен ладожский рипус, с 1954 года выпускались личинки байкальского омуля, но положительных результатов это не дало. В 1950-х годах отмечены язь, красноперка и щиповка [3]. Непосредственная связь с рекой Шуей и близость к Онежскому озеру дают возможность периодически мигрировать в Укшезеро пресноводному лососю, озерной форели, шуйскому сигу, судаку и хариусу. Однако лосось, судак, пелядь и крупная ряпушка встречаются крайне редко [13].

Усиление хозяйственной деятельности и процессы загрязнения во второй половине XX века способствовали ускорению эвтрофикации водоемов, что не могло не отразиться на рыбном населении. Так, например, в результате заилиения и загрязнения придонных слоев воды Широкого плеса в озере Пертозеро прекратило существование крупное в прошлом нерестилище сига. Были нарушены условия обитания и размножения щуки. Сокращению численности этих ценных промысловых видов способствовал и усиленный промысел. В озере Кончезеро были полностью нарушены условия воспроизводства сигов, отмечено высокое воздействие промысла на сига, щуку, леща, что также привело к сокращению их численности. Негативное воздействие испытывают ценные промысловые виды (сиг, щука, лещ и др.) других Кончезерских озер. В целом это привело к исчезновению ценных промысловых видов (форель, сиг, хариус) из состава уловов (табл. 1, 2).

Тем не менее в целом многолетняя динамика видового состава рыбного населения показала, что в исследованных озерах происходило увеличение количества видов в период с 1930-х по 1980-е годы. В этот промежуток естественные процессы саморасселения видов рыб дополнились интенсивным антропогенным вмешательством (вселение видов) (особенно в Мунозеро и Пертозеро). В период после 1980-х годов интен-

сивность процессов антропогенного вселения видов уменьшилась (при сохранении уровня саморасселения). В результате этого количество видов рыб в Мунозере оставалось на одном уровне до 2000 года (с последующим сокращением), в Пертозере и Укшезере количество видов увеличивалось незначительно (на 1–2 вида), а в Кончезере – сократилось на 2 вида.

На основе показателя присутствия исследуемых видов рыб в каждом из четырех малых озер провели группировку представленных в исследовании временных промежутков, однородных по составу ихтиофауны, с привлечением иерархического кластерного анализа. Результаты этого анализа представлены на дендрограммах (рис. 2).

Построенные дендрограммы демонстрируют для данных по каждому исследуемому озеру вы-

деление двух кластеров. Так, для озера Мунозера первый кластер сформирован временными промежутками с 1930-х по 1980-е годы, а второй – с 2000-х по 2007 год (рис. 2а). Для данных по озеру Пертозеру в первый кластер входят временные промежутки – с 1920-х по 1980-е годы, во второй – с 1980-х по 2010 год (рис. 2б). Для озер Кончезеро и Укшезера первый кластер объединяет исследуемые временные промежутки с 1930-х по 1980-е годы, а второй – с 1990-х по 2008 год (рис. 2в, 2г).

Таким образом, временные промежутки, в течение которых видовой состав рыбного населения всех исследованных озер был сходным, можно объединить в два периода – с 1930-х по 1980-е годы и с 2000-х по 2010 год. Поэтому мы сравнили данные озера на однородность по видовому составу ихтиофауны на основе показателя

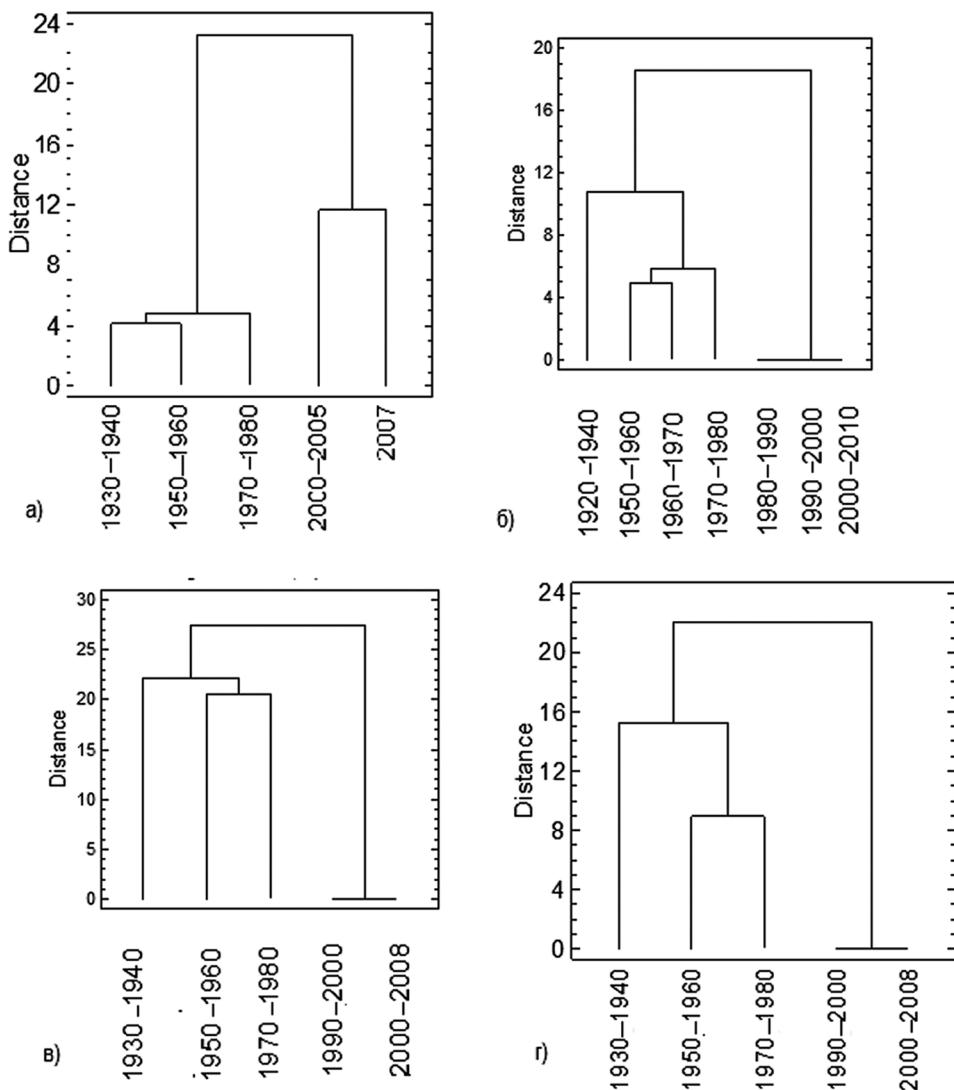


Рис. 2. Дендрограммы на основе показателей встречаемости исследуемых видов рыб в разные временные промежутки для Мунозера, Пертозера, Кончезера, Укшезера (а, б, в, г соответственно)

присутствия в них рыб в эти два периода также с привлечением иерархического кластерного анализа (табл. 3, рис. 3).

Дендрограммы (см. рис. 3) показали, что в целом с 1930-х по 2010 год Пертозеро и Кончезеро являются наиболее близкими по видовому составу рыб, а Укшезеро оказалось к ним ближе, чем Мунозеро. На такое расположение озер по видовому сходству в значительной степени влияют географическое положение водоемов и расположение (близость) относительно Онежского озера с насыщенным составом видов рыб. Известно, что видовое разнообразие биоты увеличивается с севера на юг. Это прослеживается и по результатам локальных исследований рыбного населения Кончезерских озер. Так, количество видов в Мунозере (10–12), северном озере системы Кончезерских озер, значительно меньше, чем в Укшезере (17–23), южном озере системы, а Пертозеро и Кончезеро занимают промежуточное положение (11–19). Также выявлено: чем ближе расположен водоем системы к Онежскому озеру, тем интенсивнее идут естественные процессы расселения рыб. На видовой состав рыб Мунозера наибольшее влияние оказало вселение видов, для Пертозера и Кончезера при сохранении рыболовных работ преобладали процессы саморасселения видов, а для Укшезера – видовой состав рыб пополнялся только в результате процессов саморасселения.

Таблица 3

Видовой состав рыб Кончезерских озер в 1930–1980-е и 2000-е–2010 годы

Вид	Годы							
	1930–1980-е				2000-е–2010			
	Мунозеро	Пертозеро	Кончезеро	Укшезеро	Мунозеро	Пертозеро	Кончезеро	Укшезеро
Лосось озерный	–	+	+	+	–	–	–	+
Форель ручьевая	+	+	+	+	–	+	–	+
Палия	+	–	–	–	+	–	–	–
Сиг обыкновенный	+	+	+	+	+	+	+	+
Европейская ряпушка	+	+	+	+	+	+	+	+
Пелядь	–	–	–	–	–	–	–	+
Европейская корюшка	–	+	+	+	+	+	+	+
Щука	+	+	+	+	+	+	+	+
Лещ	–	–	+	+	+	–	+	+
Плотва	–	+	+	+	+	+	+	+
Елец	–	–	+	+	–	+	+	+
Красноперка	–	+	+	+	–	+	+	+
Уклейка	+	+	+	+	+	+	+	+
Язь	–	–	–	+	–	–	–	+
Усатый голец	+	+	+	+	–	+	+	+
Налим	+	+	+	+	+	+	+	+
Трехглазая колюшка	–	–	+	+	–	+	+	+
Девятиглазая колюшка	–	+	+	+	–	–	+	+
Окунь	+	+	+	+	+	+	+	+
Ерш	+	+	+	+	+	+	+	+
Судак	–	–	–	–	–	–	–	+
Обыкновенный подкаменщик	+	+	+	+	+	+	+	+
Рогатка четырехрогая	+	–	–	–	+	–	–	–
Щиповка	–	+	+	+	–	+	+	+
Европейский хариус	–	–	–	+	–	–	–	–

Примечание. «+» – встречался, «–» – не встречался.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, математико-статистический анализ исследований, проводившихся на озерах Кончезерской группы более 80 лет, показал, что изменения в видовом составе рыб можно разделить на два периода. Первый период интенсивных изменений – с 1930-х по 1980-е годы. В этот период велика была значимость как естественного процесса расселения видов рыб в озерах, так и интенсивной антропогенной деятельности. С одной стороны, рыболовно-акклиматационные работы были направлены на сохранение видов (г. о. ценных промысловых) рыб, увеличение видового состава, с другой – нарастающее развитие промышленности и сельского хозяйства, нерациональный рыбный промысел приводили к ухудшению состояния популяций видов, их исчезновению в этот и следующий периоды из экосистем. Второй период, с 2000-х по 2010 год, характеризуется стагнацией в процессах антропогенного вселения видов при сохранении уровня саморасселения. В озерах Мунозеро и Кончезеро уже отмечено уменьшение состава видов, а в озерах Пертозеро и Укшезеро увеличение количества видов связано только с возможным саморасселением. Хотя в целом за весь период исследований в озерах Кончезерской группы произошло увеличение количества видов рыб, но за счет малоценных промысловых.

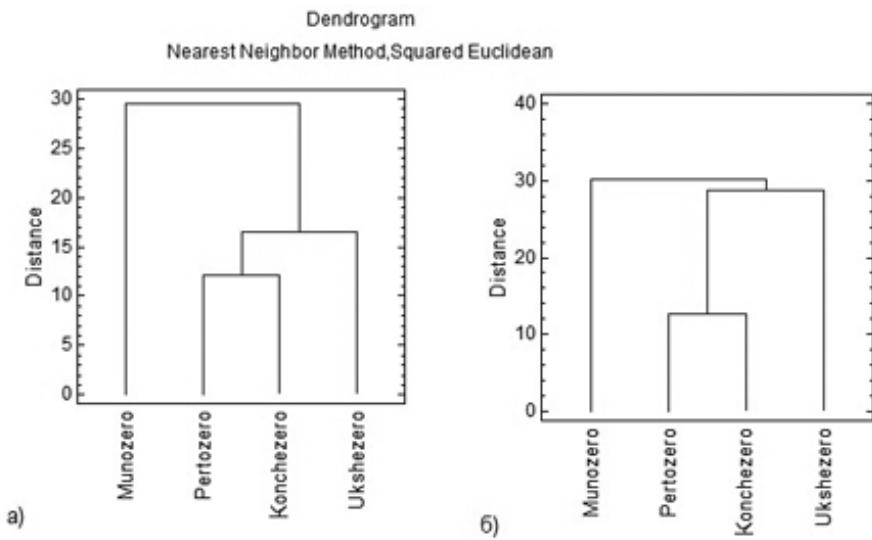


Рис. 3. Дендрограммы схожести озер по показателям встречаемости исследуемых видов рыб в 1930–1980-х (а) и 2000-х–2010 годах (б)

Кластерный анализ также показал, что в оба периода наиболее близкими по видовому составу рыб были озера Пертозеро и Кончезеро, ближе к

ним оказалось Укшезеро, по сравнению с Мунозером, что обусловлено, главным образом, географическим расположением водоемов в системе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Т. Н., Заболоцкий А. А., Макарова Е. Ф., Покровский В. В., Стефановская А. Ф. Озеро Кончезеро // Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: Изд-во Карельской АССР, 1959. С. 252–261.
- Виды – вселенцы // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 85–91.
- Гордеев О. Н., Мельянцев В. Г. Озеро Пертозеро // Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: Изд-во Карельской АССР, 1959. С. 244–252.
- Ильмас Н. В., Кучко Я. А. Результаты вселения леща в озеро Мунозеро (южная Карелия) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 4. С. 13–15.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: Метод. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 84 с.
- Куккирина О. И., Рябухин В. П. Ихтиофауна и питание рыб // Отчет о НИР: Оценка биологической продуктивности Карельских озер Кончезерской группы. Петрозаводск, 1985. 80 с.
- Мельянцев В. Г. Рыбоводство в Карело-Финской ССР // Материалы совещания по проблемам повышения рыбной продукции внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1954. С. 101–114.
- Мельянцев В. Г. Возможности рыбохозяйственного использования Кончезерской группы озер // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск, 1956. Вып. 5. С. 96–102.
- Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1959. 425 с.
- Решетников Ю. С., Лукин А. А. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 6. С. 732–746.
- Рыжков Л. П., Дзюбук И. М. Динамика рыб малых озер Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы XXIX Междунар. конф. (Мурманск, 27–29 марта 2013 г.). Мурманск: ПИНРО, 2013. С. 239–246.
- Рыжков Л. П., Крупень И. М. Динамика качественного состава ихтиофауны в малых озерах Южной Карелии // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: Управление и охрана: Материалы междунар. конф., посвящ. 50-летию Института биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2003. С. 123–129.
- Стрелигова О. П., Ильмас Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- Чернов В. К. Данные по ихтиофауне озер, расположенных в районе Бородинской биостанции // Труды Бородинской биостанции. Л., 1927. Т. V. С. 211–218.
- Чернов В. К. К биологии рыб озер Кончезерской группы в Карелии // Труды Бородинской биостанции. Л., 1935. Вып. I. Ч. VIII. С. 3–16.

Dzyubuk I. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Klyukina E. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ASSESSMENT OF LONG-TERM DYNAMICS OF SPECIES STRUCTURE OF FISH POPULATION IN KARELIAN SMALL LAKES USING MATHEMATICAL STATISTICS METHODS

The analysis of the results of species composition research into fish population in lakes of Konchezerskaya group (Munozero, Pertozero, Konchezero, Ukshezero) during a long-term period of time (1920–2010) by using modern methods of mathematical statistics is presented in this article. Two groups of time intervals, uniform in species composition of fish population, were allocated for each of the lakes. For Lake of Munozero the first group consisted of time periods from 1930 to 1980 and the second one from 2000 to 2007. The first group data for lake Pertozero included the time intervals from 1930 to 1980, the second one from 1980 to 2010. For lakes of Konchezero and Ukshezero the first group included all the investigated time intervals from 1930 to 1980 and the second one from 1990 to 2008. The time intervals identified using a hierarchical cluster analysis were combined in two periods – from 1930 to 1980 and from 2000 to 2010, during which the species composition of fish population in all studied lakes was similar. Pertozero and Konchezero had the most similar species composition of fish in both periods. In general, an increase in the number of fish species has been noted owing to low-value commercial fish.

Key words: species composition, fish population, lake, Munozero, Pertozero, Konchezero, Ukshezero, hierarchical cluster analysis

REFERENCES

1. Aleksandrova T. N., Zabolotskiy A. A., Makarova E. F., Pokrovskiy V. V., Stefanovskiy A. F. Konchezero Lake [Ozero Konchezero]. *Ozera Karelii: Spravochnik*. Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 1959. P. 252–261.
2. Invading species [Vidy-vselentsy]. *Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya taezhnykh ekosistem Evropeyskogo Severa Rossii*. Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 2010. P. 85–91.
3. Gordeev O. N., Mel'yantsev V. G. Pertozero Lake [Ozero Pertozero]. *Ozera Karelii: Spravochnik*. Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 1959. P. 244–252.
4. Il'mast N. V., Kuchko Ya. A. Results of the bream installation in the lake Munozero (southern Karelia) [Rezul'taty vseleniya leshcha v ozero Munozero (yuzhnaya Karelya)]. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo* [Fish farming and fisheries]. 2008. № 4. P. 13–15.
5. Korosov A. V., Gorbach V. V. *Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh* [Computer processing of biological data: a manual]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. 84 p.
6. Kukkaina O. I., Ryabukhin V. P. Fish fauna and food of fishes [Ikhtiofauna i pitanie ryb]. *Otchet o NIR: Otsenka biologicheskoy produktivnosti Karel'skikh ozer Konchezerskoy gruppy*. Petrozavodsk, 1985. 80 p.
7. Mel'yantsev V. G. Fish farming in the Karelian-Finnish Soviet Socialist Republic [Rybovodstvo v Karelo-Finskoj SSR]. *Materialy soveshchaniya po problemam povysheniya rybnoy produktivnosti vnutrennikh vodoemov Karelo-Finskoj SSR* [Materials of meetings on the problems of fish production increase in internal reservoirs of the Karelian-Finnish Soviet Socialist Republic]. Petrozavodsk, 1954. P. 101–114.
8. Mel'yantsev V. G. Possibilities of fish-husbandry water utilization of Konchezersky group of lakes [Vozmozhnosti rybokhozyaystvennogo ispol'zovaniya Konchezerskoy gruppy ozer]. *Voprosy ikhtiolodii vnutrennikh vodoemov* [Questions of ichthyology of internal reservoirs]. Petrozavodsk, 1956. Issue 5. P. 96–102.
9. Ozera Karelii: Spravochnik [Lakes of Karelia. Reference book]. Petrozavodsk, Izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 1959. 425 p.
10. Reshetnikov Yu. S. Variety of fishes of Russia [Raznoobrazie ryb Rossii]. *Issledovaniya po ikhtiolodii i smezhnym disciplinam na vnutrennikh vodoemakh v nachale XXI veka (k 80-letiyu L. A. Kuderskogo)* [Research on ichthyology and related subjects in internal reservoirs at the beginning of the XXI century (to the 80th anniversary of professor L. A. Kudersky)]. St. Petersburg; Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2007. P. 180–190.
11. Reshetnikov Yu. S., Lukin A. A. Current state of a whitefish variety of Lake Onega and the problem of species identification [Sovremennoe sostoyanie raznoobraziya sigovykh ryb Onezhskogo ozera i problemy opredeleniya ikh vidovoy prinadlezhnosti]. *Voprosy ikhtiolodii* [Questions of ichthyology]. 2006. Vol. 46. № 6. P. 732–746.
12. Ryzhkov L. P., Dzyubuk I. M. Dynamics of fishes in small lakes of Karelia [Dinamika ryb malykh ozer Karelii]. *Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeyskogo Severa: Materialy XXIX Mezhdunarodnoy konf.* [Biological resources of the White Sea and internal reservoirs of the European North: Materials. XXIX international conf.]. Murmansk, PINRO Publ., 2013. P. 239–246.
13. Ryzhkov L. P., Krupen' I. M. Dynamics of qualitative structure of a fish fauna in small lakes of the Southern Karelia [Dinamika kachestvennogo sostava ikhtiofauny v malykh ozerakh Yuzhnoy Karelii]. *Nazemnye i vodnye ekosistemy Severnoy Evropy: Upravlenie i okhrana: Materialy mezdunar. konf., posvyashchennoy 50-letiyu Instituta biologii KarNTs RAN* [Land and water ecosystems of Northern Europe: Management and protection: Materials of the mezdunar. conf. devoted to the 50th anniversary of Institute of biology of KRS RAS]. Petrozavodsk, 2003. P. 123–129.
14. Sterligova O. P., Il'mast N. V. Invading species in the water ecosystems of Karelia [Vidy-vselentsy v vodnykh ekosistemakh Karelii]. *Voprosy ikhtiolodii* [Ichthyology questions]. 2009. Vol. 49. № 3. P. 372–379.
15. Chernov V. K. Data on fish fauna of the lakes located around the Borodino biological research station [Danne po ikhtiofaune ozer, raspolozhennykh v rayone Borodinskoy biostantsii]. *Trudy Borodinskoy biostantsii* [Proceedings of the Borodino biological research station]. Leningrad, 1927. Vol. V. P. 211–218.
16. Chernov V. K. Biology of fishes of lakes of Konchezerskaya group in Karelia [K biologii ryb ozer Konchezerskoy gruppy v Karelii]. *Trudy Borodinskoy biostantsii* [Proceedings of the Borodino biological research station]. Leningrad, 1935. Issue I. Part VIII. P. 3–16.

НИНА БОРИСОВНА ИСТОМИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и экологии растений факультета естественных наук, медицинского и психологического образования, Псковский государственный университет (Псков, Российская Федерация)

pgpu.istomina@mail.ru

ОЛЬГА ВИКТОРОВНА ЛИХАЧЕВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и экологии растений факультета естественных наук, медицинского и психологического образования, Псковский государственный университет (Псков, Российская Федерация)

olga.lich@mail.ru

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЛИШАЙНИКОВ НА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ДЕРЕВЬЯХ *Tilia cordata* L. В ПАРКОВЫХ СООБЩЕСТВАХ (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Изучению связи видового состава лишайников с возрастными особенностями форофитов посвящен целый ряд исследований. Целью настоящей работы является изучение изменения видового состава лишайников на липе сердцелистной (*Tilia cordata* L.), произрастающих в усадебных парках Псковской области. Авторами обработана коллекция лишайников, собранных в 46 усадебных парках на 872 деревьях липы сердцелистной. Возраст деревьев определялся косвенным методом – по диаметру ствола. Для каждого дерева отмечен тип коры. Сравнение видового состава лишайников липы различного возраста проведено методом кластерного анализа. На деревьях *Tilia cordata* L. в сообществах усадебных парков Псковской области выявлено 118 видов лишайников. Показано количественное изменение видового состава, изменение таксономического и биоморфологического разнообразия лишайников на стволах с возрастом. Обсуждается изменение качественного состава лихенобиоты на деревьях 1) с диаметром до 40 см, 2) с диаметром от 40 до 64 см и 3) с диаметром более 64 см. Максимальное разнообразие лишайников обнаружено на стволах второй группы возрастом от 100 до 220 лет. На этих деревьях обнаружены таксоны лишайников, подлежащие охране (*Bryoria nadvornikiana*, *Pleurosticta acetabulum*, *Flavoparmelia caperata*, *Lobaria pulmonaria*). Кроме того, данная стадия развития форофита характеризуется появлением видов, требовательных к специфическим условиям местообитаний (*Micarea prasina*, *Coenogonium pineti*, *Gyalectia fagicola*), и таксонов, свойственных старовозрастным ненарушенным естественным сообществам (*Chaenotheca brunneola*, *C. furfuracea*, *C. phaeocephala*, *Pertusaria coccodes*, *Sclerophora pallida*). Показано, что деревья липы возраста более 100 лет являются ключевыми элементами старовозрастных сообществ и определяют максимальное видовое разнообразие эпифитной лихенобиоты парков.

Ключевые слова: усадебные парки, эпифитные лишайники, *Tilia cordata*, диаметр стволов форофита, видовой состав лишайников

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-ценотическое изучение лишайников, исследование заселения эпифитными лишайниками древесного субстрата, а также сравнение видового состава лишайников различных форофитов в лесных районах Северного полушария проводились неоднократно [1], [2], [3], [4], [11], [15], [22], [23], [24], [29], [30], [34] и др. На связь видового состава лишайников и количественных характеристик видов с возрастными особенностями форофитов указывали многие авторы, в их числе J. J. Barkman [18], M. Hale [20], A. Sömermaa [34], B. B. Горшков [6], M. Kuusinen [25], M. Kuusinen и J. Siiton [26], B. N. Тарасова [17], R. P. Cameron [19], B. И. Степанова [15], H. M. Lie et al. [28] и др.

Целью настоящего исследования является изучение изменения видового состава лишайников в зависимости от возрастных особенностей липы сердцелистной (*Tilia cordata* L.), произрастающих в усадебных парках Псковской области.

В задачи исследования входило определение видового разнообразия лишайников на коре деревьев *Tilia cordata*, сравнение видового состава эпифитной лихенобиоты деревьев разного возраста и выявление закономерностей его изменения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в ходе исследований по изучению лихенобиоты усадебных парков Псковской области, которые проводились в полевые сезоны 2001–2002, 2005–2008 годов. Обследованы

46 усадебных комплексов, усадебных парков и их фрагментов, расположенных в границах сельских населенных пунктов или за их пределами и не связанных с городами [7]. Основу древесных насаждений составляют широколиственные породы местной флоры с доминированием липы сердцелистной. Усадебные парки датируются концом XVIII – началом XX века. Разное время создания парков позволило проанализировать видовой состав лишайников разновозрастных деревьев.

В ходе полевых работ применяли маршрутный метод, сбор лишайников проводили по общепринятым методикам. Эпифитные лишайники собирали со стволов *Tilia cordata* от корневых лап до высоты 2 м. Для каждого обследованного дерева указывали диаметр ствола на высоте 1,3 м и отмечали тип коры. Согласно методике [33], выделяют следующие типы коры: 1 – кора сильно расчлененная, с глубокими трещинами (1а – прочная, твердая; 1б – мягкая, суберойдная); 2 – малорасчлененная, относительно тонкая (2а – прочная, твердая; 2б – мягкая, суберойдная); 3 – гладкая, нерасчлененная или у более старых стволов с неглубокими трещинами (3а – прочная, твердая; 3б – мягкая, суберойдная); 4 – отпадает чешуями (4-1б – чешуйки крупные, плотные, многослойные; 4-2б – чешуйки средней величины; 4-3б – чешуйки маленькие, тонкие).

Определение видов проводили в лабораторных условиях Научно-образовательного центра экологических исследований ПсковГУ стандартными методами. Обработана коллекция лишайников, насчитывающая более 10 000 экземпляров. В ходе работы в усадебных парках на коре липы сердцелистной выявлено 118 видов лишайников [7].

Количественная и качественная структура лишайниковых группировок на стволе форофита зависит от его возрастных особенностей [24], [31]. В данной работе определение возраста деревьев проводилось с использованием косвенного показателя – диаметра ствола. Все обследованные деревья были разделены на 13 групп с шаговым интервалом диаметра стволов в 8 см (таблица), что в среднем соответствует приросту стволов липы в толщину за 20 лет [16].

Обследовано 872 ствола *Tilia cordata*. В исследованных усадебных парках преобладают старовозрастные деревья, средний диаметр стволов которых более 48 см. На их долю приходится около 64 % от общего числа обследованных стволов липы.

Математическая обработка полученных данных проводилась статистическими методами.

Некоторые параметры обследованных деревьев *Tilia cordata*

Диаметр стволов деревьев (d), см	Возраст, год (по: [16])	Количество деревьев с различными диаметрами ствола (d), экз.
d < 16	до 40	8
16 ≤ d < 24	40–60	27
24 ≤ d < 32	60–80	67
32 ≤ d < 40	80–100	93
40 ≤ d < 48	100–130–140	134
48 ≤ d < 56	140–180	116
56 ≤ d < 64	180–220	160
64 ≤ d < 72		95
72 ≤ d < 80		86
80 ≤ d < 88		40
88 ≤ d < 96		20
96 ≤ d < 104		14
104 ≤ d		12

Для сравнения видового состава лишайников деревьев *Tilia cordata* с разными диаметрами стволов использован метод кластерного анализа. Построение дендрограммы сходства видовых составов лишайников проведено с использованием пакета статистических программ «Statistica 8.0» по правилу объединения Complete linkage.

В работе номенклатура видов лишайников приводится по сводке A. Nordin et al. [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Количественное распределение видов лишайников по стволам липы сердцелистной с разными диаметрами показано на рис. 1.

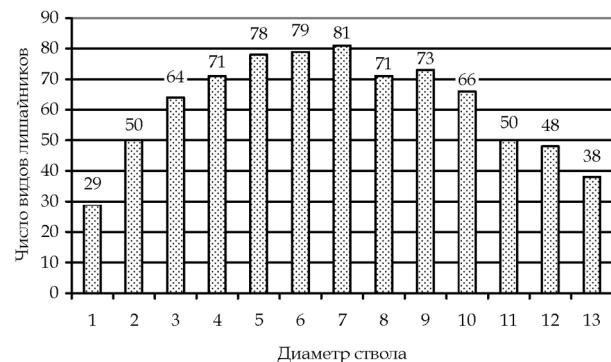


Рис. 1. Количественное распределение видов лишайников по стволам липы сердцелистной с разными диаметрами (d, см): 1 – d ≤ 16; 2 – 16 < d ≤ 24; 3 – 24 < d ≤ 32; 4 – 32 < d ≤ 40; 5 – 40 < d ≤ 48; 6 – 48 < d ≤ 56; 7 – 56 < d ≤ 64; 8 – 64 < d ≤ 72; 9 – 72 < d ≤ 80; 10 – 80 < d ≤ 88; 11 – 88 < d ≤ 96; 12 – 96 < d ≤ 112; 13 – 112 < d

Как видно из рис. 1, диаметр стволов деревьев оказывает существенное влияние на общее видовое богатство поселяющихся на них лишайников, что согласуется с данными, полученными A. Mežaka et al. [30] для старовозрастных широколиственных лесов Латвии.

Отмечена тенденция увеличения числа видов лишайников на липе сердцелистной по мере изменения возраста форофита (и диаметров стволов соответственно). Максимальное разнообразие видового состава лишайников обнаружено на ствалах липы с возрастом от 100 до 220 лет (и диаметрами от 40 до 64 см). Эти деревья представляют интерес, так как относятся к категории старовозрастных и играют определяющую роль в формировании и функционировании растительных сообществ. Кроме того, эта стадия развития древостоев обеспечивает наибольшее разнообразие и способствует стабилизации видового состава лишайников в сообществах. Дальнейшее увеличение размеров стволов (более 64 см) приводит к сокращению разнообразия видов лишайников на липе.

Наибольшее количество видов лишайников, обнаруженных на одном стволе *Tilia cordata*, – 24, наименьшее – 1. Среднее количество видов лишайников на ствалах различного возраста существенно не изменяется (рис. 2), однако изменяется качественный состав видов.

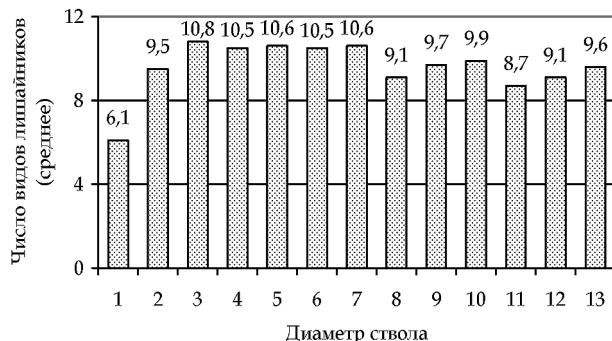


Рис. 2. Среднее число видов лишайников на ствалах липы сердцелистной с разными диаметрами (d, см): 1 – d ≤ 16; 2 – 16 < d ≤ 24; 3 – 24 < d ≤ 32; 4 – 32 < d ≤ 40; 5 – 40 < d ≤ 48; 6 – 48 < d ≤ 56; 7 – 56 < d ≤ 64; 8 – 64 < d ≤ 72; 9 – 72 < d ≤ 80; 10 – 80 < d ≤ 88; 11 – 88 < d ≤ 96; 12 – 96 < d ≤ 112; 13 – 112 < d

Методом кластерного анализа было проведено сравнение видового состава лишайников стволов липы сердцелистной разного возраста и диаметра (рис. 3). Обследованные деревья составляют на дендрограмме два крупных блока, различающиеся по числу видов лишайников: 1) стволы с диаметрами до 24 см (до 40–60 лет) и выше 88 см, характеризующиеся наименьшим видовым богатством лишайников; 2) стволы среднего размера (диаметры от 24 до 88 см) с высоким разнообразием лихенофлоры.

Первый блок (1) включает экземпляры деревьев с наименьшим видовым богатством лишайников (рис. 3) и распадается на дендрограмме на две группы скопления, одну из которых (1a) фор-

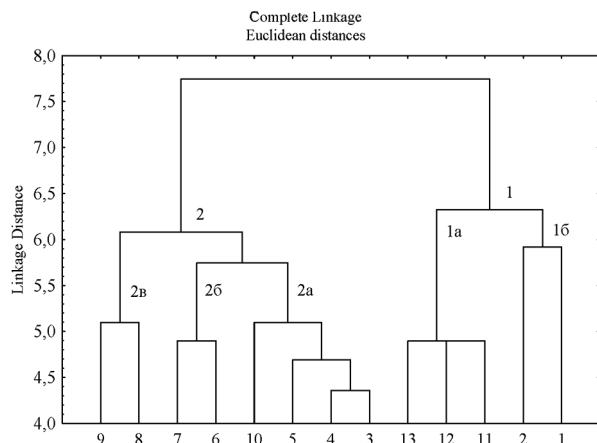


Рис. 3. Сходство видовых составов лишайников липы сердцелистной с разными диаметрами стволов (d, см) (метод присоединения – Complete linkage): 1 – d ≤ 16; 2 – 16 < d ≤ 24; 3 – 24 < d ≤ 32; 4 – 32 < d ≤ 40; 5 – 40 < d ≤ 48; 6 – 48 < d ≤ 56; 7 – 56 < d ≤ 64; 8 – 64 < d ≤ 72; 9 – 72 < d ≤ 80; 10 – 80 < d ≤ 88; 11 – 88 < d ≤ 96; 12 – 96 < d ≤ 112; 13 – 112 < d

мируют экземпляры с диаметрами более 88 см, а вторую (16) – молодые экземпляры (диаметры до 24 см, возраст до 60 лет).

Причем наибольшим сходством видового состава лишайников отличаются деревья, составляющие первую группу скопления, что подтверждает мнение Л. Г. Бязрова [4] о стабилизации видового состава лишайников на крупномерных деревьях.

Объединение этих двух групп скопления в единый блок связано с наличием как на молодых, так и на старых деревьях комплекса широко распространенных видов лишайников различных морфологических типов: *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Lecanora carpinea* (L.) Vain., *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Physcia adscendens* H. Olivier, *Alyxoria varia* (Pers.) Ertz et Tehler, *Melanelia glabratula* (Lamy) Sandler et Arup, *Lepraria incana* (L.) Ach. и др. По всей видимости, данные виды индифферентны к возрастным характеристикам липы сердцелистной.

Особенности коры молодых лип (диаметр до 24 см, возраст до 60 лет), отличающихся гладкой, мягкой корой (тип 2a), способствуют поселению накипных видов лишайников, например *Arthonia radiata* (Pers.) Ach., *Buellia erubescens* Arnold, *Graphis scripta* (L.) Ach., *Bacidia laurocerasi* (Delise ex Duby) Zahlbr. Нередко на ствалах молодых деревьев липы единственным видом лишайников является *Graphis scripta*, распространяясь от комля до высоты 1–1,5 м. *Graphis scripta* чаще других лишайников встречается на основаниях и в стволовом горизонте молодых

лип и в широколиственно-еловых лесах [2]. На однообразие лишайникового покрова на ствалах молодых деревьев и его большую однородность в экологическом отношении также указывала Е. Г. Копачевская [8], объясняя данный факт малой дифференцированностью поверхности субстрата, представленной гладкой корой.

На экземплярах липы с диаметром более 88 см (тип коры 1а) отмечено преобладание распространенных листоватых видов родов *Melanelixia*, *Melanohalea*, *Physcia*, *Physconia* (*P. enteroxantha* (Nyl.) Poelt, *P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg) и др. Кроме того, для этой возрастной стадии развития форофита характерно наличие таких видов, как *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale, *Ramatina baltica* Lettau, *Bacidia rubella* (Hoffm.) A. Massal., представителей рода *Chaenotheca* и др., являющихся индикаторами старовозрастных сообществ и отсутствующих на молодых ствалах липы.

Сходный характер формирования эпифитного лишайникового покрова отмечен Л. Г. Бязровым [1], [2], [3] для осины и сосны, В. И. Степановой [15] для ели, Р. Johansson et al. [21] для ясения. Исследованиями Л. Г. Бязрова [1], [2], [3] показано усложнение разнообразия эпифитных лишайников, сменяемое с течением времени обеднением не только видового, но и синуизуального состава группировок на ствалах осин и сосен. Л. Г. Бязров [4] приводит два возможных объяснения этому явлению. Первое из них – стабилизация видового состава лишайников на старовозрастных деревьях, второе – разрастание группы видов, вытесняющей конкурентно более слабые.

Во втором блоке (2) (стволы с диаметрами от 24 до 88 см) наблюдается довольно высокое сходство видового состава лишайников древесных стволов, сопровождающееся постепенным увеличением видового богатства (от 64 до 81 вида) параллельно с увеличением возраста и диаметра стволов (от 24 до 80 см), а затем сокращением такового (при диаметрах от 80 до 88 см) (до 66 видов). Для этих деревьев характерна одинаковая прочная, твердая, сильно расчлененная, с глубокими трещинами кора (1а тип). В этом блоке отдельные группы скопления образуют экземпляры липы возраста 140–220 лет (с диаметрами стволов от 48 до 64 см) (2б) и возраста более 220 лет (диаметром от 64 до 80 см) (2в), характеризующиеся появлением специализированных, высоко чувствительных к изменениям экологических факторов среди видов лишайников, которые требовательны к условиям местообитания.

С ростом размеров стволов (диаметр от 24 до 48 см, возраст от 60 до 140 лет), изменением

структурь коры (тип коры 1а – твердая, трещиноватая), а возможно, и ее химизма увеличивается родовое и видовое разнообразие лишайников, появляются представители родов *Candelaria* (*C. concolor* (Dicks.) Stein), *Polycauliona* (*P. candelaria* (L.) Frödén et al., *P. polycarpa* (Hoffm.) Frödén et al.), *Physconia*, *Pertusaria*, *Melanohalea* (*M. elegans* (Zahlbr.) O. Blanco et al., *M. exasperatula* (Nyl.) O. Blanco et al.), *Xanthoria* (*X. parietina* (L.) Th. Fr.). Кроме того, изменяется соотношение жизненных форм. На ствалах поселяются кустистые виды лишайников, например представители родов *Cladonia* (*C. cenotea* (Ach.) Schaer, *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. chlorophaeae* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. s. l., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr.), *Ramatina* (*R. farinacea* (L.) Ach. *R. pollinaria* (Westr.) Ach.), *Bryoria*, *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. На этой стадии развития древостоев в парковых сообществах значительного разнообразия достигают виды, характерные для естественных лесных сообществ, такие как *Evernia mesomorpha* Nyl., *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Varicellaria hemisphaerica* (Flörke) I. Schmitt et Lumbsch, *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb., *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. subcana* (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw., *Calicium viride* Pers., *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. и др.

Полученные данные согласуются с мнением ряда исследователей о том, что формирование разнообразной биоты лишайников на ствалах форофита связано с появлением с возрастом трещиноватой и шероховатой коры. На поверхности трещиноватой коры формируются микроместообитания, пригодные для поселения различных эпифитных видов [30]. Причем данная тенденция характерна для деревьев различных пород [8], [12], [13], [14], [30].

Кроме того, результаты наших исследований, помимо влияния размеров древесных стволов на видовое богатство лишайников, подтверждают факт влияния размеров форофита на наличие и встречаемость специализированных и индикаторных видов лишайников, на что указывают E. Leppik и I. Jüriado [27]. Так, на ствалах липы с диаметром от 24 до 48 см (возраст от 60 до 140 лет) появляются *Bacidia rubella*, *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb., *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell, *C. chlorella* (Ach.) Müll. Arg., *C. phaeocephala* (Turner) Th. Fr., *C. stemonea* (Ach.) Müll. Arg., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al., *Pertusaria coccodes* (Ach.) Nyl., *Sclerophora pallida* (Pers.) Y. J. Jao et Spooner.

На стволах деревьев липы среднего размера (диаметрами от 48 до 80 см, возраст от 140 до 220 лет) в парках широко представлены таксоны лишайников, особо требовательные к микроклиматическим условиям среды. Среди них: *Chae-notheca brunneola* (Ach.) Müll., *C. furfuracea* (L.) Tibell, *C. phaeocephala*, *Lobaria pulmonaria*, *Pertusaria coccodes*, *Sclerophora pallida*, а также теневыносливые микролишайники *Micarea prasina* Fr., *Coenogonium pineti* (Ach.) Lücking et Lumbsch, *Gyalecta fagicola* (Hepp ex Arnold) Kremp., *Rinodina exigua* (Ach.) Gray, что свидетельствует о формировании в сообществах парков особой фитосреды.

На этой стадии развития древостоев в парковых сообществах обнаружены редкие виды, подлежащие охране в Псковской области [9]: *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix et Lumbsch, *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Lobaria pulmonaria*.

Лихенобиота наиболее крупномерных стволов липы (диаметр более 80 см) характеризуется присутствием различных групп таксонов, характерных как для молодых, так и средневозрастных стволов. Основу лихенобиоты таких деревьев составляют *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes*, *Melanelia glabratula*, *Parmelia sulcata*, *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Phlyctis argena*, *Pertusaria albescens* (Huds.) M. Choisy et Werner, виды родов *Melanohalea*, *Ramalina*, *Xanthoria*, *Chaenotheca*, нередко встречаются *Amandinea punctata*, *Bacidia rubella*, *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd, *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau и др. Однако, как видно из рис. 1, наблюдается снижение разнообразия лишайников, в первую очередь исчезновение многих накипных видов (*Bacidia subincompta* (Nyl.) Arnold, *Lecanora*

allophana Nyl., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Coenogonium pineti*, *Gyalecta fagicola*, *Arthonia radiata*, *Pseudoschismatotoma rufescens* (Pers.) Ertz et Tehler, *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold). Это связано как с возрастным изменением физических и химических свойств коры деревьев [1], [2], [5], [18], [23], так и значительным затенением стволовой части в результате разрастания крон деревьев и увеличения их сомкнутости [27]. Сходный характер изменения видового состава эпифитных лишайников был описан и другими исследователями [8], [10], [13], [14].

Таким образом, по мере увеличения размеров стволов липы сердцелистной наблюдаются изменения, первоначально характеризующиеся увеличением таксономического и биоморфологического разнообразия лишайников. Наибольшее разнообразие лишайников связано со старовозрастными деревьями диаметром от 40 до 64 см (возраст от 100 до 220 лет), создающими наиболее благоприятную фитосреду для поселения эпифитов. Кроме того, с ростом дерева на его коре поселяются виды, требовательные к специфическим условиям местообитаний, а также таксоны, свойственные старовозрастным ненарушенным естественным сообществам. В то время как на деревьях с диаметрами более 80 см наблюдается резкое сокращение таксономического и биоморфологического разнообразия лишайников, в первую очередь накипных видов.

Деревья липы сердцелистной возраста более 100 лет являются ключевыми элементами старовозрастных сообществ и определяют максимальное видовое разнообразие эпифитной лихенобиоты парков. Такие деревья заслуживают пристального внимания и требуют особых мер охраны как в естественных, так и искусственных парковых сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бязров Л. Г. Роль эпифитных лишайников в лесных биогеоценозах // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука, 1971. С. 225–251.
2. Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники в осинниках различного возраста в Подмосковье // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 1971. Т. 76. Вып. 4. С. 111–117.
3. Бязров Л. Г. Сукцессии эпифитных лишайников в сосняках Подмосковья // Лесоведение. 1972. № 5. С. 62–68.
4. Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии в лиственничнике с ивой осоково-злаково-разнотравном (Хангайский хребет, МНР) // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 112–122.
5. Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
6. Горшков В. В. Эпифитные лишайникосинузии сосновых лесов Кольского полуострова (Формирование, экология, влияние антропогенных факторов): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 21 с.
7. Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Лихенобиота усадебных парков Псковской области. Псков: АНО «ЛОГОС», 2009. 180 с.
8. Копачевская Е. Г. Лишайники лесов Крымского государственного заповедно-охотниччьего хозяйства: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1963. 21 с.
9. Красная книга Псковской области. Псков, 2014. 544 с.
10. Макаревич М. Ф. Закономерности распределения лишайников в растительных группировках Советских Карпат // Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 6. С. 781–787.

11. Пыстиня Т. Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 239 с.
12. Рассадина К. А. О лишайниках бывшего Петергофского уезда Ленинградской губернии // Труды Ботанического музея Академии наук СССР. Вып. 22. Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1930. С. 223–270.
13. Савич В. П. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстляндской // Труды СПБОЕ. Отд. Ботаники. 1909. Т. 40. Вып. 2. С. 8–172.
14. Савич В. П. К изучению лишайников Новгородской губернии // Известия Императорского Ботанического сада Петра Великого. Т. 14. Вып. 1–2. СПб., 1914. С. 1–105.
15. Степанова В. И. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в еловых лесах Южной Карелии: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 28 с.
16. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М., 2008. 886 с.
17. Трасова В. Н. Эпифитный лишайниковый покров основных типов сосновых лесов Южной Карелии и его формирование: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 27 с.
18. Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum & Comp. N. V., Netherlands, 1958. 628 p.
19. Cameron R. P. Habitat associations of epiphytic lichens in managed and unmanaged forest stands in Nova Scotia [Ассоциации местообитаний эпифитных лишайников в управляемых и неуправляемых лесных древостоях в Новой Шотландии] // Northeast. Natur. 2002. Vol. 9. № 1. P. 27–46.
20. Hale M. E. The biology of lichens. London: Edward Arnold Ltd., 1969. 176 p.
21. Johansson P., Rydin H., Thor G. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden // Ecoscience. 2007. Vol. 14. № 1. P. 81–91.
22. Jüriado I., Paal J., Liira J. Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12. P. 1587–1607.
23. Jüriado I., Liira J., Paal J. Diversity of epiphytic lichens in boreo-nemoral forests on the North-Estonian limestone escarpment: the effect of tree level factors and local environmental conditions // The Lichenologist. 2009. Vol. 41. № 1. P. 81–96.
24. Jüriado I., Liira J., Paal J., Suija A. Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests // Biodiversity and Conservation. 2009. Vol. 18. P. 105–125.
25. Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. № 4. P. 245–260.
26. Kuusinen M., Siitonen J. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 283–292.
27. Leppik E., Jüriado I. Factors important for epiphytic lichen communities in wooded meadows of Estonia // Folia Cryptog. Estonica. 2008. Fasc. 44. 75–87.
28. Lie H. M., Arup U., Grytnes J.-A., Ohlson M. The importance of the host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests // Biodiversity and Conservation. 2009. Vol. 18. P. 3579–3596.
29. Lõhmus P. Composition and substrata of forest lichens in Estonia: a meta-analysis // Folia Cryptog. Estonica. 2003. Fasc. 40. P. 19–38.
30. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests // Folia Cryptog. Estonica. 2008. Fasc. 44. P. 89–99.
31. Nasimbeni J., Marin L., Motta R., Nimir P. L. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests // Biodiversity Conservation. 2009. Vol. 19. P. 1509–1522.
32. Nordin A., Moberg R., Tönsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D. & Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. 2011. Ver. April 29, 2011. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 20.07.2015).
33. Pečiar V. Epiphytische Moosgesellschaften der Slawakei // Acte Fac Res. Nat. Univ. Botanica. 1965. P. 369–466.
34. Sömermaa A. Ecology of epiphytic lichens in main Estonian forest types // Scripta Mycologica. 1972. № 4. P. 1–117.

Istomina N. B., Pskov State University (Pskov, Russian Federation)
Likhacheva O. V., Pskov State University (Pskov, Russian Federation)

LICHEN SPECIES COMPOSITION ON *TILIA CORDATA* L. IN PARK COMMUNITIES (PSKOV REGION)

There are some studies on the interdependence between lichen species composition and the age of phorophytes. The purpose of this work is to study changes of lichen diversity on the phorophytes on the linden (*Tilia cordata* L.) in manor parks of the Pskov region. We examined the lichen diversity of 872 linden trees in 46 manor parks and the changes of lichen composition on phorophyte with different trunk diameters. The type of bark for each tree was determined. Cluster analysis was used to compare the lichen species composition on linden. Overall 118 lichen species were found on the trees of *Tilia cordata* in the manor parks communities of the Pskov region. The article addresses the quantitative change of lichen species and the alteration of taxonomic and biomorphological diversity of lichens on linden depending on a tree age. The study revealed several stages of a tree development: 1) at 40 cm in diameter; 2) at 40 to 64 cm in diameter; 3) at more than 64 cm in diameter. Maximum of lichen diversities were found on the trunks of the second group of trees between 100 and 220 years old. This group is characterized by the occurrence of rare and protected species (*Bryoria nadvornikiana*, *Pleurosticta acetabulum*, *Flavoparmelia caperata*, *Lobaria pulmonaria*), species, requiring specific conditions of habitat (*Micarea prasina*, *Coenogonium pineti*, *Gyalecta fagicola*) and

taxa, typical for undisturbed old growth natural communities (*Chaenotheca brunneola*, *C. furfuracea*, *C. phaeocephala*, *Pertusaria coccodes*, *Sclerophora pallida*). Linden trees, which are more than 100 years old, are shown to be the key elements of old-growth communities and are responsible for the maximum diversity of epiphytic lichen biota in the semi-natural communities of the parks.

Key words: manor parks, epiphytic lichens, *Tilia cordata*, phorophyte trunk diameter, lichen species composition

REFERENCES

1. Byazrov L. G. The role of epiphytic lichens in forest biogeocenoses [Rol' epifitnykh lishaynikov v lesnykh biogeotsenozakh]. *Biogeotsenologicheskie issledovaniya v shirokolistvenno-elyovykh lesakh* [Biogeocenotic research in broadleaved-spruce forests]. Moscow, Nauka Publ., 1971. P. 225–251.
2. Byazrov L. G. Epiphytic lichens in aspen forests of different ages around Moscow [Epifitnye lishayniki v osinnikakh razlichnogo vozrasta v Podmoskov'ye]. *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskiy* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1971. Vol. 76. Issue 4. P. 111–117.
3. Byazrov L. G. Successions of epiphytic lichens in pine forests around Moscow [Suktsessii epifitnykh lishaynikov v sosnyakh Podmoskov'ya]. *Lesovedenie* [Russian journal of forest science]. 1972. № 5. P. 62–68.
4. Byazrov L. G. Lichen synusiae in larch forest with willow sedge-grass forbs (Khangai ridge, Mongolian People's Republic) [Lishaynikove sinuzii v listvennichnike s ivoy osokovo-zlakovo-raznotravnom (Khangayskiy khrebet, MNR)]. *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel Biologicheskiy* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1976. Vol. 81. Issue 6. P. 112–122.
5. Byazrov L. G. *Lishayniki v ekologicheskem monitoringe* [Lichens in environmental monitoring]. Moscow, Nauchnyy mir Publ., 2002. 336 p.
6. Gorschkov V. V. *Epifitnye likhenosinuzii sosnovykh lesov Kol'skogo poluostrova (Formirovanie, ekologiya, vliyanie antropogennykh faktorov)*: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk [Epiphytic lichen synusiae in the pine forests of the Kola Peninsula (Formation, ecology, influence of anthropogenic factors): Author's abstract]. Leningrad, 1986. 21 p.
7. Istomin N. B., Likhacheva O. V. *Lichenobiota usadebnykh parkov Pskovskoy oblasti* [Lichen biota of the manor parks of the Pskov region]. Pskov, 2009. 180 p.
8. Kopachevskaya E. G. *Lishayniki lesov Krymskogo gosudarstvennogo zapovedno-okhotnic'ego khozyaystva*: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk [Lichens in the forests of the Crimean State hunting farm: Author's abstract]. Kiev, 1963. 21 p.
9. Krasnaya kniga Pskovskoy oblasti [Red Data Book of the Pskov region]. Pskov, 2014. 544 p.
10. Makarevich M. F. Trends of lichen distribution in plant aggregations of the Soviet Carpathians [Zakonomernosti raspredeleniya lishaynikov v rastitel'nykh gruppirovkakh Sovetskikh Karpat]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1958. Vol. 43, № 6. P. 781–787.
11. Pystina T. N. *Lishayniki taezhnykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka (podzony yuzhnay i sredney taygi)* [Lichens of taiga forests in the European Northeast (subzone of the southern and middle taiga)]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2003. 39 p.
12. Rassadina K. A. On lichens of former Peterhof District of the Leningrad province [O lishaynikakh byvshego Petergofskogo uezda Leningradskoy gubernii]. *Trudy Botanicheskogo museya Akademii nauk SSSR* [Proceedings of the Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. Issue 22. Leningrad, Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR, 1930. P. 223–270.
13. Savich V. P. On the life of lichens from southwestern part of the Petersburg province and the adjacent part of Estonia [Iz zhizni lishaynikov uygo-zapadnoy chasti Peterburgskoy gubernii i prilegayushchey chasti Estlyandskoy]. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytateley. Otdel Botaniki* [Proceedings of Saint-Petersburg Society of Naturalists. Botanics series]. 1909. Vol. 40. Issue 2. P. 8–172.
14. Savich V. P. On studying lichens of the Novgorod province [K izucheniyu lishaynikov Novgorodskoy gubernii]. *Izvestiya Imperatorskogo Botanicheskogo sada Petra Velikogo* [Proceedings of the Imperial Botanical Garden named after Peter the Great]. Vol. 14. Issue 1–2. St. Petersburg, 1914. P. 1–105.
15. Stepanova V. I. *Epifitnyy lishaynikovyy pokrov eli evropeyskoy (Picea abies (L.) Karst.) v elovykh lesakh Yuzhnoy Karelii*: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk [Epiphytic lichen cover of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the spruce forests of southern Karelia: Author's abstract]. St. Petersburg, 2004. 28 c.
16. Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdennykh lesobrazuyushchikh porod Severnoy Evrazii (normativno-spravochnye materialy) [Tables and models of growth and productivity of main tree species plantations in North Eurasia (normative and reference data)]. Moscow, 2008. 886 p.
17. Tarasova V. N. *Epifitnyy lishaynikovyy pokrov osnovnykh tipov sosnovykh lesov Yuzhnoy Karelii i ego formirovaniye*: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk [Epiphytic lichen cover of the main types of pine forests of southern Karelia and its formation Author's abstract]. St. Petersburg, 2000. 27 p.
18. Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum & Comp. N. V., Netherlands, 1958. 628 p.
19. Cameron R. P. Habitat associations of epiphytic lichens in managed and unmanaged forest stands in Nova Scotia [Ассоциации местообитаний эпифитных лишайников в управляемых и неуправляемых лесных древостоях в Новой Шотландии] // Northeast. Natur. 2002. Vol. 9. № 1. P. 27–46.
20. Hale M. E. The biology of lichens. London: Edward Arnold Ltd., 1969. 176 p.
21. Johansson P., Rydin H., Thor G. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden // Ecoscience. 2007. Vol. 14. № 1. P. 81–91.

22. Jüriado I., Paal J., Liira J. Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests // Biodiversity and Conservation. 2003. Vol. 12. P. 1587–1607.
23. Jüriado I., Liira J., Paal J. Diversity of epiphytic lichens in boreo-nemoral forests on the North-Estonian limestone escarpment: the effect of tree level factors and local environmental conditions // The Lichenologist. 2009. Vol. 41. № 1. P. 81–96.
24. Jüriado I., Liira J., Paal J., Suija A. Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests // Biodiversity and Conservation. 2009. Vol. 18. P. 105–125.
25. Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. № 4. P. 245–260.
26. Kuusinen M., Siionen J. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland // Journal of Vegetation Science. 1998. Vol. 9. P. 283–292.
27. Leppik E., Jüriado I. Factors important for epiphytic lichen communities in wooded meadows of Estonia // Folia Cryptog. Estonica. 2008. Fasc. 44. 75–87.
28. Lie H. M., Arup U., Grytnes J.-A., Ohlson M. The importance of the host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests // Biodiversity and Conservation. 2009. Vol. 18. P. 3579–3596.
29. Lõhmus P. Composition and substrata of forest lichens in Estonia: a meta-analysis // Folia Cryptog. Estonica. 2003. Fasc. 40. P. 19–38.
30. Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests // Folia Cryptog. Estonica. 2008. Fasc. 44. P. 89–99.
31. Nasimbeni J., Marin L., Motta R., Nimi P. L. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests // Biodiversity Conservation. 2009. Vol. 19. P. 1509–1522.
32. Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalström Å., Myrdal M., Snitting D. & Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. 2011. Ver. April 29, 2011. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 20.07.2015).
33. Pečiar V. Epiphytische Moosgesellschaften der Slawakei // Acte Fac Res. Nat. Univ. Botanica. 1965. P. 369–466.
34. Sömermaa A. Ecology of epiphytic lichens in main Estonian forest types // Scripta Mycologica. 1972. № 4. P. 1–117.

Поступила в редакцию 18.01.2016

АЛЕКСАНДР НИКОЛАЕВИЧ ХАРИТОНОВ

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесного хозяйства и ландшафтной архитектуры Института лесных, инженерных и строительных наук, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

haritonov@petrsu.ru

ИЗУЧЕНИЕ ДЕСУКЦИИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ДЛЯ ОЦЕНКИ РОСТА РАСТЕНИЙ

Принят нетрадиционный показатель для оценки роста растений – десукция, то есть количество воды, потребляемое корнями растений. Десукция – важнейший физиологический процесс, с которым связано накопление растительной массы. Изучение ее количественной характеристики в естественных условиях даст новые возможности изучения ростовых процессов растений и может иметь очень широкий спектр применения: в биологии, природных мониторингах и некоторых других областях знания, например, по расходу почвенной влаги часто оценивают суммарное испарение (эвапотранспирацию). Предложенный метод может быть использован гидрофизиками для оперативного определения суммарного испарения с ограниченных площадей. Конечной целью проекта является разработка методики оперативной оценки роста растений в естественных условиях на основе количества воды, потребляемого их корнями, с учетом других условий существования растений, плодородия почв и др. В данной работе представлены первые шаги в этом направлении. Разработаны основные принципы оперативного определения десукции растительными сообществами (лес, поле, болото и т. п.) на однородных площадях. Доказано, что этот показатель может успешно применяться в естественных условиях для оценки развития фитоценозов. Показано, что он может фиксироваться автоматическими приборами, следовательно, представляется возможность увеличить долю автоматизации процесса исследований, включая сбор полевого материала и получение обработанных результатов на компьютерной технике. Указаны направления дальнейших исследований. Предложена принципиальная схема нового испарителя.

Ключевые слова: десукция как критерий оценки роста растений, количественная оценка, автоматизация сбора информации в полевых опытах, приборы для автоматической фиксации десукции

ВВЕДЕНИЕ

Развитие науки тесно связано с совершенствованием методов исследований. Сейчас оно в немалой степени зависит от применения автоматизированных средств сбора и обработки информации. В биологических исследованиях при изучении роста растений в естественных условиях особенно остро стоит вопрос автоматизации сбора полевого материала.

Для решения этого вопроса необходимо найти критерий, который бы объективно отражал развитие растений и был наиболее пригоден для автоматической фиксации. Традиционно используемые приростные показатели не полностью отвечают этим требованиям. Они объективно отражают условия роста, но незначительные изменения размеров растений за короткий период, например за одни сутки, затрудняют получение оперативной информации.

Характеризовать развитие растений может количество воды, потребляемое их корнями из почвы (десукция). Конечно, связь десукции с ростом растений довольно сложная, она зависит от мно-

гих условий, например от плодородия почв, тем не менее потребление воды корнями растений существенным образом влияет на их развитие.

Определить количество воды, которое в целом потребляют такие растительные сообщества, как лес, поле, болото, довольно сложно, что сдерживает исследования в этом направлении. Разработка методики оперативного определения десукции в естественных условиях откроет новые возможности для исследований в этой области.

В настоящее время режим водопотребления сельскохозяйственных культур, как правило, анализируют на основе изменений запасов влаги в почве. Однако по современным методикам возможности использовать измеренные запасы влаги в почве весьма ограничены, что связано с трудоемкостью. К тому же не всегда можно точно определить соотношение воды, которую потребляют растения, с другими расходными статьями водного баланса почвенной влаги, например со стоком.

Расход почвенной влаги количественно близок суммарному испарению (эвапотранспирации),

иногда по суммарному испарению оценивают десукцию. В свою очередь, испарение считается самым сложным для изучения среди основных элементов водного баланса.

Исходя из поставленной задачи и возможностей исследователей суммарное испарение и его слагаемые определяют разными методами: с использованием почвенных испарителей или лизиметров; при помощи эмпирических связей с другими факторами; как остаточный член уравнения водного баланса и др.

В настоящее время непосредственно замерить величину суммарного испарения можно лишь с помощью почвенных испарителей, или лизиметров. Эти приборы широко используются в научных исследованиях. Однако необходимое техническое оснащение для таких работ и трудоемкость ограничивают их применение. Например, в лесу этот метод можно применять лишь для изучения испарения с поверхности почвы и транспирации наземным покровом.

Для оценки суммарного испарения в настоящее время предложен ряд формул, в которых используются зависимости испарения от других факторов, параметры которых проще определить непосредственными измерениями. В биологических исследованиях далеко не всегда удачно решаются вопросы на основе применения эмпирических уравнений. В предложенных формулах, как правило, учитываются не все факторы, которые влияют на изучаемый элемент. Особенно трудно учесть кратковременные факторы, которые тем не менее могут иметь значительное влияние на изучаемый элемент. Эмпирические методы расчета применяются лишь в условиях, близких к тем, в которых были получены исходные данные, положенные в основу расчетных формул.

Одним из наиболее популярных методов определения суммарного испарения в настоящее время является метод водного баланса. Очень часто его принимают за эталонный при сравнении с другими методами расчета испарения. Его используют для определения испарения за год, сезон, месяц. За меньший же период времени его применять нецелесообразно, так как при этом погрешности могут быть сопоставимы с определяемыми величинами. В связи с этим его совершенствование идет по пути улучшения методик измерения осадков, стока и изменения запасов влаги в почве.

Обобщая вышесказанное, можно сделать вывод о том, что для изучения динамики запасов влаги в почве и для расчета испарения с поверхности суши имеется целый ряд методов, использу-

ющих для расчета различную информацию, эти методы подробно описаны разными авторами [2]. Однако среди известных методов учета этих величин в настоящее время нет такого, который можно было бы эффективно использовать в масштабах исследований на однородных территориях за короткий период, например за сутки. Одни методы являются трудоемкими и дорогостоящими, при использовании других в таких условиях проявляется недостаточная точность.

Нами предпринимается попытка разработки методики оперативной оценки запасов влаги в почве, основанной на постоянном наблюдении за уровнем грунтовых вод и другими параметрами, характеризующими водный режим почв, автоматическими приборами, расшифровки данных с целью выявления присутствующих в отдельные периоды составляющих водного баланса и количественной их оценки.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ МЕТОДА

Величину десукции можно оценить по изменению запасов влаги в почве. Соотношение прихода и расхода влаги для суши принято выражать уравнением водного баланса. Для небольшого участка суши и ограниченного промежутка времени оно часто имеет следующий вид:

$$O + P_{\Pi} + P_{\Gamma} + K = C + \Phi + I + T \pm \Delta_{\Gamma} \pm \Delta_{\Pi}, \quad (1)$$

где O – осадки; P_{Π} – приток поверхностных вод; P_{Γ} – приток грунтовых вод; K – конденсация водяных паров; C – сток поверхностных вод; Φ – фильтрация (грунтовый сток); I – физическое испарение; T – транспирация; Δ_{Γ} – изменение запаса подземных вод; Δ_{Π} – изменение запаса наземных вод.

На некоторых площадях в этом уравнении могут отсутствовать отдельные элементы или дополняться другими составляющими водного баланса. Например, на повышенных участках может отсутствовать приток поверхностных и грунтовых вод, на орошаемых участках – добавиться приток воды из оросительных систем и т. д.

Доля каждого члена уравнения водного баланса не всегда остается постоянной. В определенных условиях отдельные его элементы могут отсутствовать или проявляться периодически. Например, транспирация растениями во время вегетационного периода проявляется периодически, что, в свою очередь, вызывает периодичность десукции. Конденсация водяных паров проявляется при пониженных температурах воздуха. Сток по каналам на осушаемых землях зависит от глубины залегания почвенно-грунтовых вод и т. д.

Наблюдения за изменением запасов влаги при различных комбинациях присутствующих элементов водного баланса позволяют количественно оценить отдельные составляющие.

Непрерывные наблюдения за уровнем почвенно-грунтовых вод можно проводить при помощи автоматических самописцев с часовым механизмом, которые использовались еще с давних времен [1]. В этом случае мы получим непрерывный ряд наблюдений за уровнем почвенно-грунтовых вод. Эти данные будут характеризовать запасы влаги в почве. Уровень почвенно-грунтовых вод изменяется в зависимости от присутствия тех или иных статей водного баланса. На ленте самописца фактически закодирована информация о присутствии в каждый момент времени отдельных составляющих водного баланса (рис. 1, 2).

Рис. 1 и 2 представляют копии лент, снятых с самописцев уровней почвенно-грунтовых вод. На рисунках указан уровень почвы от поверхности земли. Кривые показывают динамику уровня почвенно-грунтовых вод в течение нескольких дней. Вертикальные линии, пересекающие кривые, ограничивают начало и конец суток. Хорошо видны периоды резких колебаний динамики уровня почвенно-грунтовых вод. Цифрами вблизи кривых указано время (в часах) начала и конца этих колебаний.

Рис. 1 характеризует сухой период (без дождей), здесь происходит постоянное снижение уровней почвенно-грунтовых вод. На графике (см. рис. 2) зафиксирован подъем уровня почвенно-грунтовых вод с 55,5 до 38,5 см от поверхности почвы. Это произошло вследствие дождя.

Суточный цикл динамики уровня почвенно-грунтовых вод состоит из нескольких периодов, которые характеризуются подъемом или снижением зеркала почвенно-грунтовых вод и интенсивностью этих процессов. На данных объектах в вегетационный период при отсутствии осадков он состоит из трех частей (рис. 3).

В начале суток уровень воды снижается медленно (линия АВ), затем интенсивность процесса возрастает (линия ВС) и в конце цикла вновь замедляется (линия СД). Отличие второго периода от первого и третьего заключается в том, что здесь к комплексу постоянных причин, снижающих почвенно-грунтовые воды в течение суток, добавляются еще и периодические – это могут быть десукация и пополнение влаги к испаряющей поверхности почвы. Десукация будет расходоваться на транспирацию и создание растений, часть воды испарится.

Так как в середине суток будут продолжать действовать постоянные причины снижения уровня почвенно-грунтовых вод, то снижение уровня почвенно-грунтовых вод в середине суток

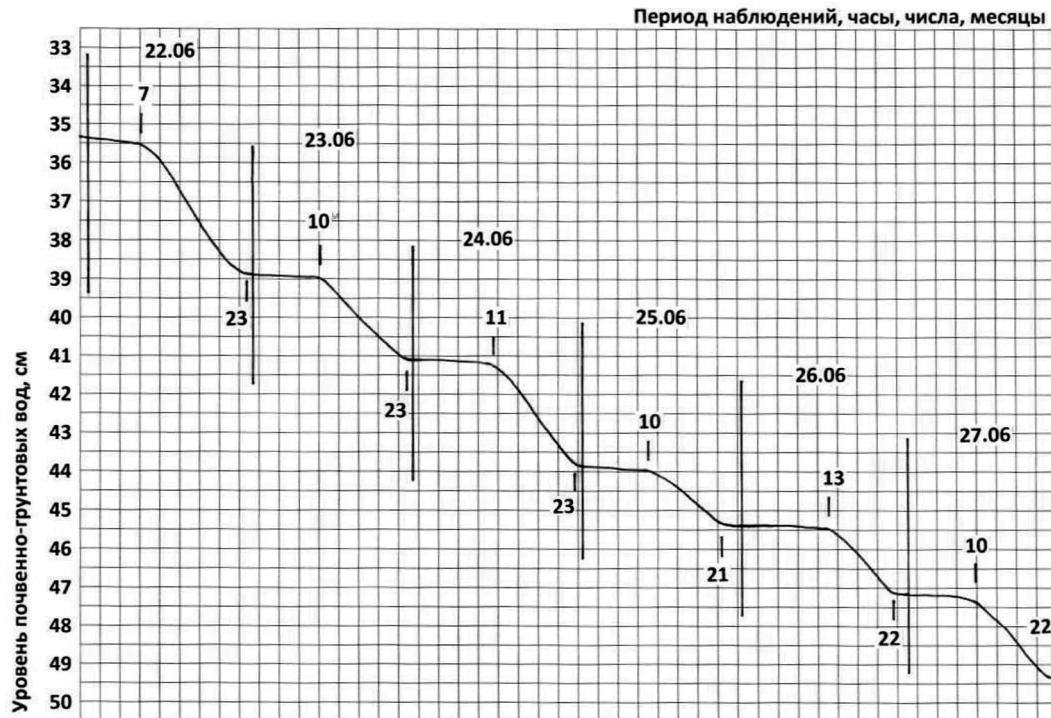


Рис. 1. Копия рабочей ленты самописца уровня почвенно-грунтовых вод.

Сухой период вегетации, идет постоянное снижение уровня почвенно-грунтовых вод. 22.06, 23.06 и т. п. – число и месяц наблюдений. 7, 23 и т. п. – время суток (часы)

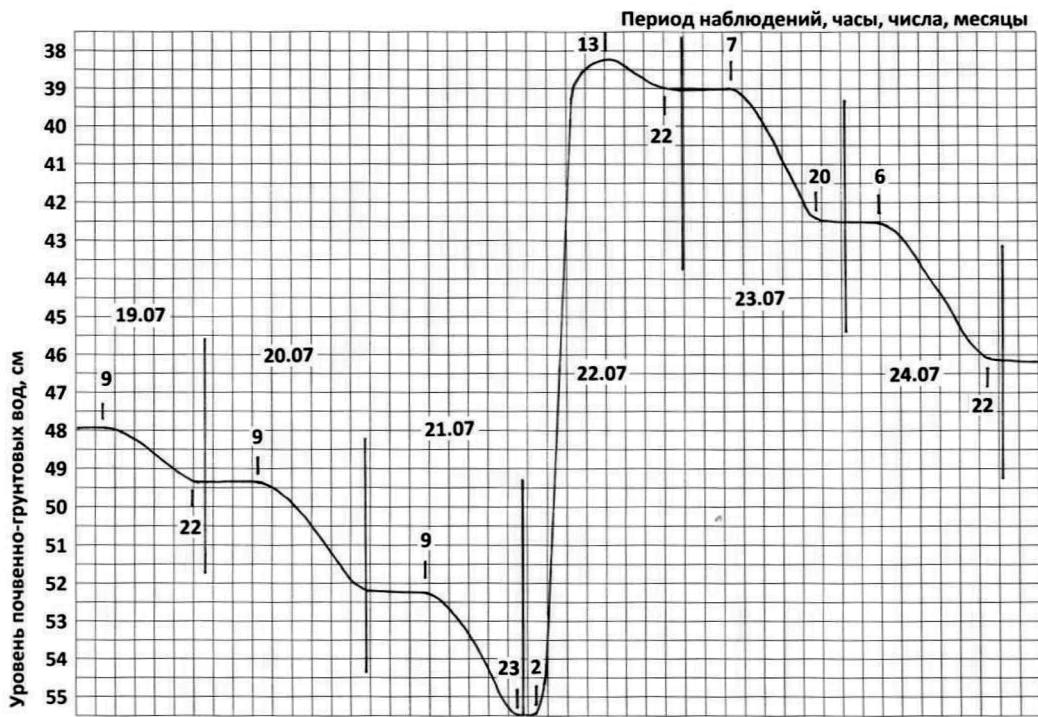


Рис. 2. Копия рабочей ленты самописца уровня почвенно-грунтовых вод.
Чередование сухих периодов с влажным. Подъем уровня почвенно-грунтовых вод с 55,5 до 38,5 см произошел
вследствие дождя. Обозначения те же, что на рис. 1

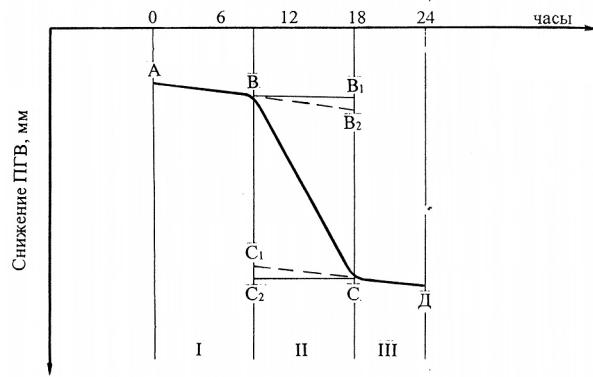


Рис. 3. Суточный цикл снижения почвенно-грунтовых вод. I и III периоды (линии АВ и СД) – начало и конец суток, периоды, когда присутствуют только постоянные расходные статьи водного баланса, в основном сток.

II период (линия ВС) – середина суток, период, когда проявляются временные расходные статьи водного баланса: десукиция и пополнение влаги к испаряющей поверхности почвы

по периодическим причинам можно рассчитать как разницу между общим снижением уровня воды во втором периоде и величиной снижения почвенно-грунтовых вод по первым причинам (формула 2).

$$E = BC - E_1, \quad (2)$$

где E – снижение уровня почвенно-грунтовых вод за счет периодических факторов; BC – сниже-

ние уровня почвенно-грунтовых вод в середине суток; E_1 – снижение уровня почвенно-грунтовых вод во втором периоде за счет постоянных факторов.

Снижение уровня почвенно-грунтовых вод во втором периоде за счет постоянно действующих причин можно определить по данным начала и конца суточного цикла снижения почвенно-грунтовых вод в периоды без осадков (формула 3).

$$E_1 = \frac{B_1 B_2 + C_1 C_2}{2}, \quad (3)$$

где E_1 – снижение уровня почвенно-грунтовых вод во втором периоде суток за счет постоянно действующих причин, в основном за счет стока; $B_1 B_2$ и $C_1 C_2$ – величины снижения уровня почвенно-грунтовых вод за счет постоянно действующих причин, соответствующие тенденциям динамики почвенно-грунтовых вод в первом и третьем периодах.

Вполне вероятно, что десукиция и пополнение влаги к испаряющей поверхности почвы не совпадают по времени, поэтому в дальнейших исследованиях их надо разделить. Четкий ритм динамики уровня почвенно-грунтовых вод в середине суток, вероятнее всего, является следствием деятельности живой природы, то есть растений. Для выяснения последнего предположения

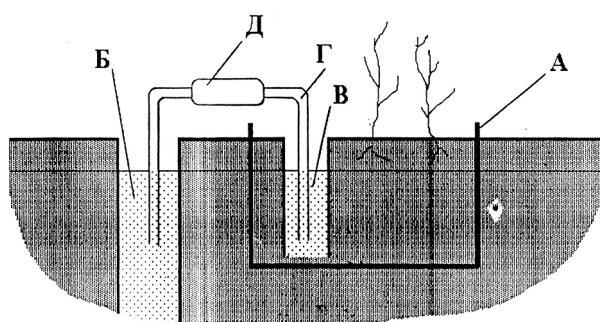


Рис. 4. Схема опытного испарителя: А – сосуд с почвой и напочвенным покровом; Б – колодец около сосуда А; В – колодец в сосуде А; Г – сифон, соединяющий колодцы Б и В; Д – прибор для учета влаги

предполагается изготовить испаритель по схеме, показанной на рис. 4, который позволит вычленить из общего расхода почвенной влаги количество воды, потребляемое древостоями.

Уровень воды в колодце Б соответствует уровню почвенно-грунтовых вод на окружающей территории. Соединив колодцы Б и В сифоном, мы добьемся такого же уровня и в сосуде А, то есть идентичности условий в сосуде и на окружающем участке. Расход воды на участке вблизи испарителя будет идти на десукцию древостоями, десукцию напочвенным покровом и на пополнение влаги к испаряющей поверхности почвы. Учет расхода этой влаги будет проводиться на основе динамики уровня воды в колодце Б. Расход воды из сосуда А будет идти на десукцию напочвенным покровом и пополнение влаги к испаряющей поверхности почвы. Десукция древостоями будет оцениваться по количеству воды, необходимому для выравнивания уровней в колодцах Б и В. Для этого в сифон, соединяющий колодцы Б и В, будет встроен прибор для учета воды. Появится возможность вычленить этот расход воды из общего расхода почвенной влаги и точнее определить десукцию древесной растительностью.

Исследования по оценке запасов влаги в почве на основе глубины стояния почвенно-грунтовых вод доказывают наличие на многих объектах связи, близкой к функциональной, но единого уравнения, описывающего эту связь для всех условий, нет. Поэтому следует продолжить исследования по оценке запасов влаги в почве по глубине стояния почвенно-грунтовых вод. Надо перейти от величины снижения или подъема уровня почвенно-грунтовых вод к эквивалентному слою воды, то есть истинному изменению запасов влаги в почве. Анализ суточного цикла динамики уровня почвенно-грунтовых вод является лишь основой оперативного определения изменения запасов влаги в почве. Дальнейшая ее разработка требует

более глубокого изучения связи изменения запасов влаги с динамикой уровня почвенно-грунтовых вод с учетом особенностей этих процессов. Например, известно, что коэффициент водоотдачи не одинаков при подъеме и опускании почвенно-грунтовых вод, он зависит от интенсивности процесса и положения уровня относительно поверхности почвы, то есть обладает гистерезисом. Для того чтобы перейти от линейных величин снижения или повышения зеркала почвенно-грунтовых вод к объемным, то есть к традиционным величинам определения количества воды, надо изучать влажность почвы, осадки и другие параметры. Следовательно, для определения истинных запасов влаги в почве требуется автоматическая фиксация и других параметров, характеризующих водный режим. Это можно сделать при помощи распределенного программно-аппаратного комплекса для изучения составляющих водного баланса [3]. Для сбора информации на определенной площади должна быть развернута сеть измерительных станций. В процессе работы автономные станции будут производить измерения различных параметров окружающей среды: уровня почвенно-грунтовых вод, влажности почвы, количества атмосферных осадков, температуры воздуха, влажности воздуха, освещенности. В дальнейшем количество датчиков может быть уточнено и дополнено. Передача данных на сервер производится посредством GSM-сети. Для автоматизации процесса обработки полученных данных на стороне сервера будет реализовано программное обеспечение.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА

Опыт проводился в разновозрастных (80–200 лет, основное поколение 120–160 лет) сосновых осоково-сфагновых Va класса бонитета на торфяных почвах. Исходные запасы насаждений составляли около 120 м³/га (табл. 1). В год начала эксперимента один участок осушили каналами глубиной в один метр, проложенными через 72 метра один от другого. Этот участок в эксперименте назван интенсивно осушенным. Второй участок расположен на периферии болотного массива. Ближайшие осушительные каналы находятся в направлениях под прямым углом от границ пробной площади на большом расстоянии, равном 170 метрам. Этот участок назван слабо осушенным.

Мелиорация оказала положительное влияние на рост леса. Во втором пятилетии после начала эксперимента осушенный древостой уже рос интенсивнее, чем неосушенный (см. табл. 1).

В первые пять лет разницы в росте насаждений не наблюдалось. Это объясняется тем, что

Таблица 1
Таксационные показатели насаждений

Пробная площадь	Тип леса	Состав	Год после осушения	Полнота	Запас, км
Осушенный участок	Сосняк осоково-сфагновый	9С1Б	0	1,0	122
			5	1,0	128
			10	1,0	141
Неосушенный участок (контроль)	То же	То же	0	1,1	118
			5	1,1	125
			10	1,1	132

Таблица 2

Суточная динамика уровней почвенно-грунтовых вод в периоды без дождей на участках с разной степенью осушения (в числителе – на слабо осушенном участке, в знаменателе – на интенсивно осушенном участке)

Дата опыта, число, месяц	Снижение уровня почвенно-грунтовых вод, мм		
	общее	середина суток	начало и конец суток
Апрель 26	2/2	0/0	2/2
27	2/2	0/0	2/2
28	1/3	0/0	1/3
29	1/3	0/0	1/3
30	2/2	0/0	2/2
Май 6	2/3	2/2	0/1
7	1/3	1/2	0/1
8	3/6	2/4	1/2
9	3/7	2/6	1/1
10	2/5	2/4	0/1
Июнь 22	7/28	6/24	1/4
23	9/22	8/18	1/4
24	9/19	8/16	1/3
25	7/17	6/13	1/4
26	6/18	5/13	1/2
Июль 19	4/14	3/13	1/1
20	12/29	11/28	1/1
21	14/33	13/32	1/1
23	5/35	4/34	1/1
24	5/37	4/35	1/2
Август 25	11/16	9/16	2/0
26	9/17	9/17	0/0
27	8/18	8/18	0/0
28	8/13	8/13	0/
29	7/13	7/13	0/0
Сентябрь 13	4/5	4/4	0/0
14	5/3	5/3	0/0
15	2/3	2/3	0/0
16	4/2	4/2	0/0
17	5/4	4/4	1/0

в первые годы сосняки не отзываются на осушение. У них сначала развивается корневая система и только потом проявляется разница в росте надземной части. В первые три года у сосняков может наблюдаться даже снижение прироста.

Расход воды древостоями изучался на двенадцатый год после начала опыта. На графиках представлены результаты, полученные в периоды без осадков (рис. 5). Они наглядно иллюстрируют то, что предложенным способом можно установить различие в росте насаждений посредством оценки потребляемой ими влаги из почвы. Так, под более производительным осушенным насаждением уровень почвенно-грунтовых вод ежедневно снижался за счет десукиции и пополнения влаги к испаряющей поверхности на большую величину, чем под неосушенным. При этом за счет стока уровень почвенно-грунтовых вод на обоих участках снижался незначительно и практически одинаково.

Примерно одинаковое снижение уровня почвенно-грунтовых вод на интенсивно и слабо осушенных участках в начале и конце суток можно объяснить тем, что на слабо осушенном участке уровень воды находится в верхних слоях торфа, которые обладают большей водопроницаемостью, чем нижние, в которых находится уровень воды на интенсивно осушенном участке.

Основное снижение почвенно-грунтовых вод в период вегетации происходит в середине суток за счет периодически действующих факторов, вероятнее всего, в основном за счет десукиции (табл. 2, рис. 3).

В табл. 2 приведены данные по отдельным дням в каждом месяце, графики построены по средним значениям всего периода наблюдения.

Уровень почвенно-грунтовых вод чутко реагирует на начало и конец периодически дей-

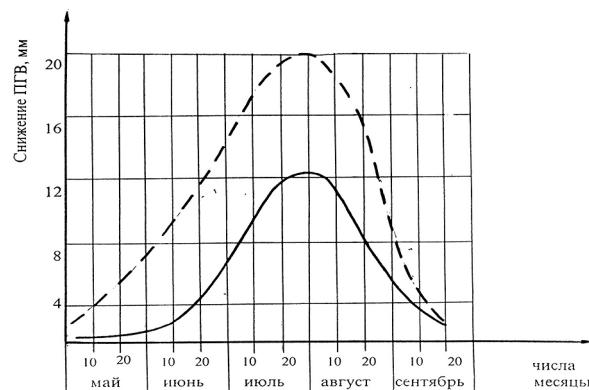


Рис. 5. Динамика уровней почвенно-грунтовых вод на участках с разной степенью осушения. Пунктирная линия – слабо осушенный участок. Сплошная линия – интенсивно осушенный участок

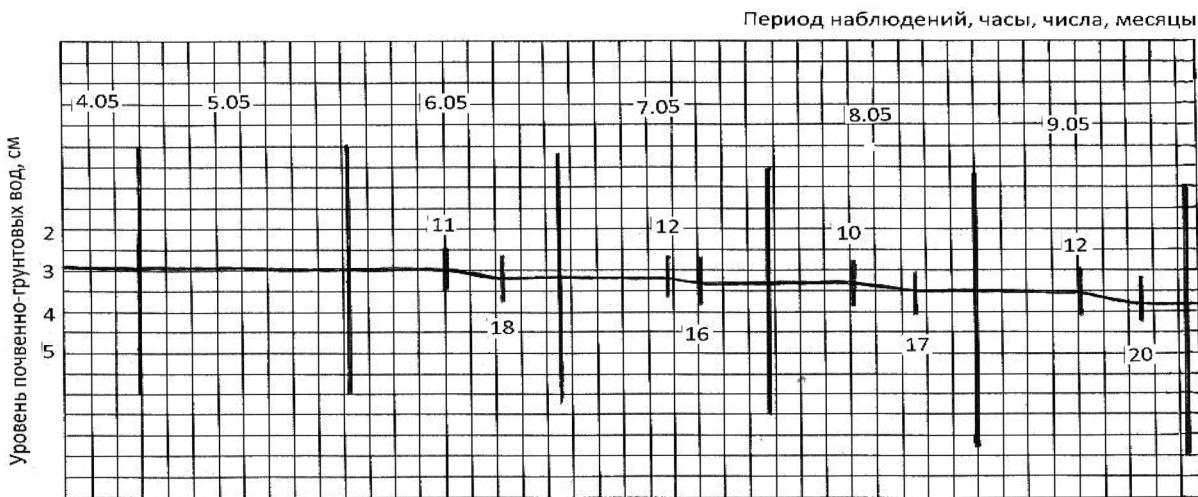


Рис. 6. Копия рабочей ленты самописца уровня почвенно-грунтовых вод.
Перепады уровней почвенно-грунтовых вод в середине суток начиная с 6 мая могут означать начало вегетации.
Обозначения те же, что на рис. 1

ствующих факторов. Его снижение за счет этого процесса поддается учету, а разница по вариантам достоверна.

По расходу почвенной влаги в середине суток можно судить о развитии древостоя. Чем интенсивнее растет древостой, тем больше воды он потребляет и тем интенсивнее происходит снижение почвенно-грунтовых вод [4].

На рис. 6 представлена динамика уровня почвенно-грунтовых вод на слабо осушеннем участке в начале мая. На графике отчетливо видно, что 5 мая линия, характеризующая уровень почвенно-грунтовых вод, плавная и не имеет заметного перепада в середине суток. С 6 мая в середине суток начинается небольшое увеличение наклона линии. Если в дальнейших исследованиях мы докажем, что это не связано с физическим испарением, то это будет означать начало вегетации. Данные табл. 2 подтверждают высказанное предположение. С 26 по 29 апреля снижения уровня

почвенно-грунтовых вод в середине суток не наблюдалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный метод основан на использовании в качестве критерия оценки роста растений количества воды, потребляемой их корнями, десукции. Конечно это более сложный показатель, чем прирост. Но у десукции есть преимущества перед приростом. Получение информации о ее количественной характеристики при помощи автоматизированных устройств несомненно проще, чем обмер растений. Эта информация поступает непрерывно, и по отклонениям от обычного ритма водного питания можно оперативно судить об изменениях роста растений и об изменениях, происходящих в окружающей среде. По этим отклонениям, как по одному из самых чутких, среди известных, показателей ростовых процессов растений, можно оценить меру воздействия различных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Куллик Н. Ф. Блочный самописец уровня грунтовых вод // Лесное хозяйство. 1958. № 10. С. 78–79.
2. Роде А. А. Избранные труды: В 4 т. Т. 3: Основы учения о почвенной влаге. М., 2008. 663 с.
3. Тершуков И. А., Харитонов А. Н., Мощевикин А. П. Распределенный программно-аппаратный комплекс для изучения составляющих водного баланса // Инновационные преобразования, приоритетные направления и тенденции развития в экономике, проектном менеджменте, образовании, юриспруденции, языкоизнании, культурологии, экологии, зоологии, химии, биологии, медицине, психологии, политологии, филологии, философии, социологии, градостроительстве, информатике, технике, математике, физике: Сб. науч. статей по итогам междунар. научно-практ. конф. 29–30 апреля 2014 г. СПб.: КультИнформПресс, 2014. С. 161–163.
4. Харитонов А. Н. Использование десукции как нового критерия для оценки состояния лесов в лесопатологическом мониторинге // Государственный лесной реестр, государственная инвентаризация лесов и лесоустройство: Материалы 3-й Междунар. научно-практ. конф. М., 2013. С. 237–240.

Kharitonov A. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

RESEARCH OF DESUCTION AND ITS USE FOR SCIENTIFIC PURPOSES

The author has applied an unconventional indicator for assessing plants growth and development: desuction, i.e. the amount of water consumed by the plant roots. Desuction is an important physiological process, which is associated with the accumulation of plant mass. The study of its quantitative characteristics *in vivo* will provide new opportunities of studying the growth processes of plants and can have a very wide range of application: in biology, in the natural monitoring and some other fields of knowledge, such as consumption of soil moisture which is often estimated as the total evaporation (evapotranspiration). The proposed method can be used by hydrophysicists for rapid determination of evapotranspiration from limited areas. The ultimate goal of the project is to develop methods for rapid assessment of growth and development of plants in natural conditions on the basis of the amount of water consumed by their roots taking into account other conditions of plants existence, soil fertility, etc. This paper presents the first steps in this direction. The basic principles of rapid determination of desuction by plant communities (forest, field, swamp, etc.) in homogeneous areas have been developed. It is proved that this indicator can be successfully applied *in vivo* to assess the development of plant communities. It is shown that automatic devices can record this indicator, therefore an opportunity arises to increase the share of automation of the research process, including collection of field data and their processing results. The directions of further research are outlined. A concept of a new evaporator is proposed.

Key words: desuction as a criterion for evaluating plant growth, quantitative assessment, automation of data collection in field experiments, instruments for automatic recording of desuction

REFERENCES

1. K u l i k N. F. Block self-recording gauge of groundwater level [Blochnyy samopisets urovnya gruntovykh vod]. *Lesnoe khozyaystvo*. 1958. № 10. P. 78–79.
2. R o d e A. A. *Izbrannye trudy: V 4 t. T. 3: Osnovy ucheniya o pochvennoy vlage* [Basic knowledge about soil moisture]. Moscow, 2008. 663 p.
3. T e r sh u k o v I. A., K h a r i t o n o v A. N., M o s h c h e v i k i n A. P. Distributed hardware systems for the study of the components of the water balance [Raspredelenny programmno-apparatusnyy kompleks dlya izucheniya sostavlyayushchikh vodnogo balansa]. *Innovatsionnye preobrazovaniya, prioritetnye napravleniya i tendentsii razvitiya v ekonomike, proektnom menedzhmente, obrazovaniii, yurisprudentsii, yazykoznanii, kul'turologii, ekologii, zoologii, khimii, biologii, meditsine, psichologii, politologii, filologii, filosofii, sotsiologii, gradostroitel'stve, informatike, tekhnike, matematike, fizike: Sb. nauchnykh statey po itogam mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii 29–30 aprelya 2014 g.* St. Petersburg, Kul'tinformPress Publ., 2014. P. 161–163.
4. K h a r i t o n o v A. N. Using desuction as a new criterion for assessing the state of forests in forest pathology monitoring [Ispol'zovanie desuktsii kak novogo kriteriya dlya otsenki sostoyaniya lesov v lesopatologicheskem monitoringe]. *Gosudarstvennyy lesnoy reestr, gosudarstvennaya inventarizatsiya lesov i lesoustroystvo: Materialy 3-y Mezhdunar. nauchno-prakt. konf.* Moscow, 2013. P. 237–240.

Поступила в редакцию 15.07.2015

ЕЛЕНА ЮРЬЕВНА ЧУРАКОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, общей экологии и природопользования, Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
e.churakova@narfu.ru

ОКСАНА ВЛАДИМИРОВНА СИДОРОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, общей экологии и природопользования, Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
o.v.sidorova@narfu.ru

ИРИНА БОРИСОВНА АМОСОВА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры ботаники, общей экологии и природопользования, Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
i.amosova@narfu.ru

ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА ПАРИНОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, общей экологии и природопользования, Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
t.parinova@narfu.ru

ФЛОРА ОСТРОВОВ ПРИМОРСКОЙ ЧАСТИ ДЕЛЬТЫ Р. СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ*

Представлены результаты инвентаризации флоры островных территорий приморской части дельты р. Северной Двины. Район исследований включает о-ва Кумбыш, Голец, Разбойник и северную часть о. Мудьюг. Всего выявлено 209 видов сосудистых растений, четыре вида (*Carex atherodes*, *Junus stygius*, *Ranunculus hyperboreus* и *Ruppia maritima*) отмечены для окрестностей Архангельска впервые. Наибольшее количество видов – 152 – зарегистрировано для о. Кумбыш, наименьшее – 134 – для о. Голец и примыкающего к нему о. Разбойник, для северной части о. Мудьюг отмечен 151 вид. Во флоре островов преобладают типично таежные виды с широкими в меридиональном направлении ареалами. Среди растений с более узким ареалом многочисленны виды северных широтных групп (около 17 %) и западных фракций (10 %). Обследованные территории важны для сохранения биологического разнообразия Архангельской области. Отмечен один вид, внесенный в основной список Красной книги Архангельской области (*Festuca beckeri*), и шесть – рекомендованных для биологического надзора (*Junus stygius*, *Nymphaea candida*, *Puccinellia coarctata*, *P. maritima*, *Ruppia maritima*, *Thelypteris palustris*). Ряд выявленных видов известны на территории области лишь из нескольких точек (*Batrachium eradicatum*, *Ranunculus hyperboreus*) или находятся на островах приморского края дельты р. Северной Двины на границе ареала (*Betula czerepanovii*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex paleacea*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *Frangula alnus*, *Lythrum salicaria*, *Potamogeton lucens*, *Salix cinerea*).

Ключевые слова: флора, р. Северная Двина, дельта, острова, редкие и нуждающиеся в охране виды

ВВЕДЕНИЕ

Острова приморской части дельты р. Северной Двины отличаются от близлежащих материковых территорий локальным, более холодным микроклиматом, обусловленным близостью Белого моря. Растительный покров сформировался здесь позднее, чем на материковом побережье, в связи с более поздним гляциоизостатическим поднятием морского дна. Почвообразующими породами являются древние морские отложения [1].

Все обследованные острова относятся к особо охраняемым территориям и входят в состав Двинского природного биологического (о-ва Кум-

быш, Разбойник, Голец) и Мудьюгского природного ландшафтного (о. Мудьюг) заказников регионального значения, созданных для охраны исторических объектов, сохранения и восстановления численности водоплавающих птиц [4], [5]. Ранее специальных исследований флоры данных островов не проводилось, и целью работы была, прежде всего, ее инвентаризация.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

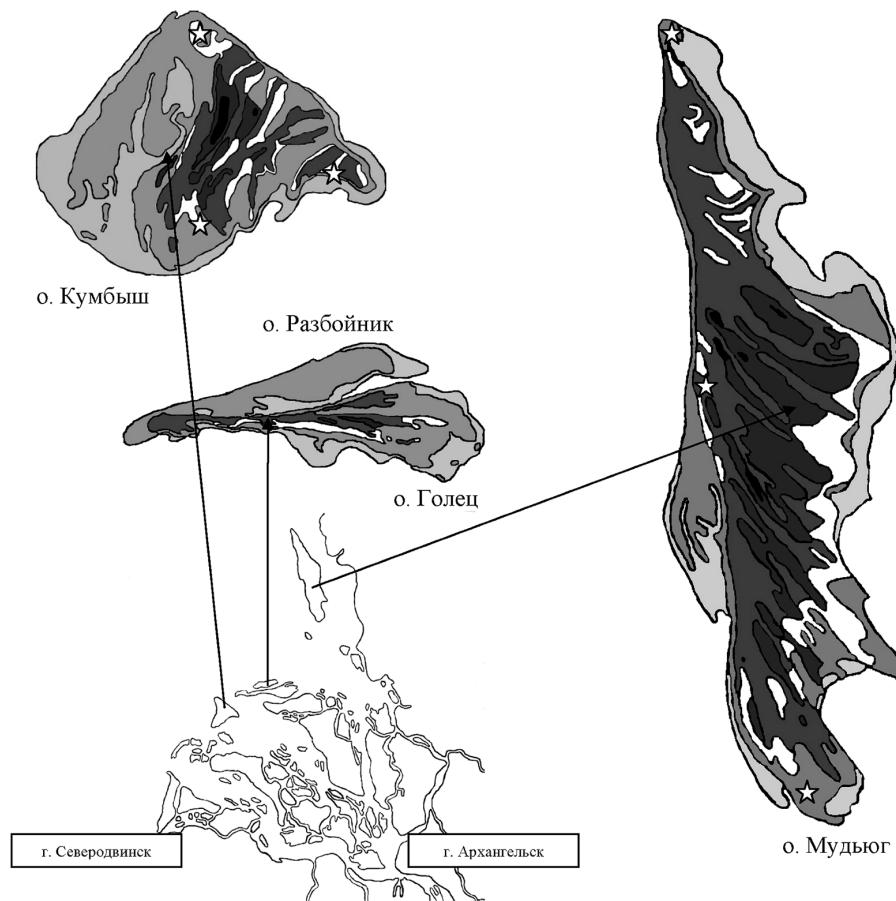
Обследованные территории располагаются в подзоне северной тайги и входят в состав Онеж-

ского флористического района [9]. Самый крупный из островов – Мудьюг. Общая площадь его составляет около 30 км², но нами была изучена только северная часть площадью около 12 км². Острова Голец, Кумбыш, Разбойник располагаются западнее о. Мудьюг. Наиболее крупный из них – о. Голец, его площадь около 11 км², чуть меньше (около 10 км²), о. Кумбыш. Площадь о. Разбойник составляет около 3 км², он отделен от о. Голец лишь узким мелководным проливом (рисунок), поэтому далее в статье флора этих двух островов рассматривается и анализируется как единое целое.

Основные типы мест произрастания растений представлены на рисунке. В качестве отдельно-

го типа местообитаний выделены антропогенно-трансформированные участки: обочины дорог, временные и постоянные населенные пункты и т. п. (см. рисунок, таблицу).

В таблице представлен список с указанием места сбора (остров), типа места произрастания и географической группы. Семейства в списке расположены по системе Энглера, роды и виды – в алфавитном порядке. Номенклатура приводится по С. К. Черепанову [8]. Географические группы – согласно «Флоре Архангельской области» [9] с изменением для циркуммеридиональной группы видов (не использовано их подразделение на циркумполярные и циркумбореальные). Охраняемые виды, внесенные в основной список «Красной



Положение обследованных островных территорий в пределах приморской части дельты р. Северной Двины и разнообразие типов мест произрастания растений:

- – приливно-отливная зона;
- – прибрежные безлесые территории;
- – сосняки на возвышенностях;
- – березовые леса и криволесья, ивняки, ольшаники;
- – болота;
- – пресные водоемы;
- ★ – действующие и заброшенные поселения

книги Архангельской области» [3], отмечены – !!, виды, рекомендованные на территории области к биологическому надзору, – !. Виды, которые при водятся впервые для дельты р. Северной Двины и окрестностей г. Архангельска, выделены жирным шрифтом.

Распределение таксонов по крупным систематическим группам в целом совпадает с таковым для северных таежных флор Архангельской области [9]. Наибольшее число видов относятся к семействам: Poaceae (22), Cyperaceae (21), Asteraceae (13), Rosaceae (11), Ericaceae (10), Caryophyllaceae (9), Ranunculaceae (9), Fabaceae (9), Scrophulariaceae (8), Apiaceae (7), Salicaceae (6), Betulaceae (6). Самые крупные роды: Carex (13), Ranunculus (6) и Salix (5).

Среди видов различных широтных групп преобладают boreальные (142 из 209, что составляет 68 % от общего числа). Достаточно много плуривидальных (30, или 14 %), а также видов более северных фракций (28, или 17 %) – гипоарктической, арктоальпийской и арктической (см. таблицу). Для сравнения: в составе конкретной флоры «Архангельск» плуривидальных видов также достаточно много – около 20 %, а вот доля видов более северных групп составляет лишь около 10 % [9].

Примерами гипоарктических видов (20, около 9 %), помимо обычных для верховых болот *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, являются приуроченные к прибрежным местообитаниям *Atriplex nudicaulis*, *Huperzia selago*, *Leymus arenarius*, *Ligusticum scoticum*, *Potentilla egedii*, а также болотные *Carex rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *Salix lapponum* (см. таблицу). Такие гипоарктические виды, как *Betula czerepanovii* и *Empetrum hermafroditum*, являются доминантами в сообществах бересовых криволесий и приморских вороничников. К группе арктоальпийских (4, или 2 % от общего числа выявленных видов) относятся виды прибрежных местообитаний: *Batrachium eradicatum*, *Poa alpina*, *Polygonum viviparum* и болотный *Baeothryon cespitosum*. *Batrachium eradicatum* известен в области лишь из нескольких местонахождений и в целом является достаточно редким для региона [7], [9]. Арктические виды (4, или 2 %) характерны для литоральной зоны (см. таблицу). За исключением широко распространенной и массовой *Honckenya peploides* они встречаются редко.

Для ряда видов северных фракций по дельте р. Северной Двины проходит южная граница распространения, например для *Betula czerepanovii*, *Carex rotundata*, *Eriophorum russeolum* и

Ranunculus hyperboreus [9]. Местонахождения криволесий из *Betula czerepanovii*, отмеченные на о. Кумбыш и о. Мудьюг, являются наиболее южными для области, ближайший район распространения таких сообществ – центральная часть Беломорско-Кулойского плато. *Carex rotundata* характерна для болот северо-востока области и лишь к западу от дельты Двины становится преимущественно видом морских побережий. На обследованных островах была отмечена в болотных местообитаниях. *Eriophorum russeolum* в пределах таежной зоны довольно редкий вид верховых и переходных болот, по дельте р. Северной Двины для нее проходит юго-западная граница ее ареала. *Ranunculus hyperboreus* – крайне редок в таежной зоне (растет на обнаженном торфе на нарушенных участках болот и по морским побережьям), выявленное на о. Мудьюг местонахождение является наиболее южным в сравнении с известными ранее [7], [9]. Присутствие данных видов на островах приморской части дельты р. Северной Двины обусловлено влиянием сурогового климатического и ледового режима Белого моря, позволяющего удерживать свои позиции «северным» видам, обычным для лесотундровых и тундровых территорий, но относительно редким уже на севере тайги.

Растения более южных широтных групп представлены слабо: пять boreально-неморальных и один лесостепной вид, в сумме – менее 4 % от общего числа. Для сравнения: в ближайшей конкретной флоре «Архангельск» доля таких видов составляет около 10 %. Места произрастания boreально-неморальных видов – окраины низинных болот и заболоченные березняки с участием ольхи черной (см. таблицу). По островам приморского края дельты р. Северной Двины проходит северная граница ареала для *Frangula alnus* – обычного вида сырых лесов и окраин болот [9]. Лесостепной вид *Festuca beckeri* (N64°54.599' E40°13.185') на территории Архангельской области известен лишь из двух точек, вторая из которых расположена южнее, в окрестностях пос. Усть-Пинега. Для о. Мудьюг *Festuca beckeri* при водилась ранее как реликт начала голоценового периода [9]. Существованию на островах популяций boreально-неморальных видов способствует отепляющее действие крупной, текущей с юга реки – Северной Двины.

Большинство видов флоры характеризуются широкими в меридиональном направлении ареалами. К группе плуримеридиональных относятся 6 видов (3 % от общего числа), циркумполярные (52 вида) составляют 25 % флоры, евразиатско-американские (40) – 19 %, евразиатские

(57) – 27 %. Евросибирских видов, составляющих восточную фракцию, выявлено 15 (7 %), и это преимущественно лесные и болотные виды (см. таблицу).

Хорошо представлены и часто являются массовыми виды западных фракций (в сумме 10 %), из них 17 (8 %) относятся к европейской, 4

(2 %) – к амфиатлантической группам. Многие из них приурочены к прибрежным местообитаниям (см. таблицу). Значительная доля западных видов (12 %) характерна и для расположенной в непосредственной близости от района исследований конкретной флоры «Архангельск» [9]. Для некоторых из них приморская часть дельты

Список видов сосудистых растений островов Двинского залива

Название вида	Место сбора (остров)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Березовые леса и криволесья, ивы, ольхи	Болота и пресные водоемы	Антропогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сем. Dryopteridaceae									
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs	М				+			Б	ЕАА
<i>D. expansa</i> (C. Presl) Frazer-Jenkins & Jermy	Г				+			БН	Е
Сем. Thelypteridaceae									
<i>Thelypteris palustris</i> (L.) Schott	К					+		Б	ЕАА
Сем. Botrychiaceae									
<i>Botrychium multifidum</i> (Gmel.) Rupr.	К	+						Б	ЦМ
Сем. Ophioglossaceae									
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	К		+					Б	ЕАА
Сем. Equisetaceae									
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	К, М					+		ПЛ	ЕАА
<i>E. sylvaticum</i> L.	Г, К, М				+	+		Б	ЦМ
Сем. Huperziaceae									
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.	К		+					ГА	ЦМ
Сем. Lycopodiaceae									
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	М			+				Б	ЦМ
Сем. Pinaceae									
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	М			+				Б	ЕА
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Г, М			+	+	+		Б	ЕА
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Г, К, М			+	+	+	+	Б	ЕА
Сем. Cupressaceae									
<i>Juniperus communis</i> L.	Г, К, М		+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
Сем. Typhaceae									
<i>Typha latifolia</i> L.	К					+		ПЛ	ЕААМ
Сем. Potamogetonaceae									
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.s.l	Г, К, М	+						ПЛ	ЦМ
<i>P. lucens</i> L.	Г, К, М	+						ПЛ	ЕААМ
Сем. Ruppiaceae									
<i>Ruppia maritima</i> L.	М	+						ПЛ	ЦМ
Сем. Scheuchzeriaceae									
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	М				+			Б	ЕААМ
Сем. Juncaginaceae									
<i>Triglochin maritimum</i> L.	Г, К, М	+	+					ПЛ	ЕААМ
<i>Triglochin palustre</i> L.	Г (Р)		+					ПЛ	ЕААМ

Продолжение таблицы

Название вида	Место сбора (острова)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностих	Березовые леса и криволесья, ивники, ольшники	Болота и пресные водоемы	Антropогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сем. Alismataceae									
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	K					+		ПЛ	ЕААМ
Сем. Poaceae									
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЕА
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir	Г, К, М		+				+	Б	ЕА
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Г, К, М		+		+		+	Б	ЕА
<i>Avenella flexuosa</i> L.	Г, К, М			+	+			Б	ЦМ
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	К, М		+		+			БН	ЕААМ
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	Г				+			Б	ЕА
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	Г				+			Б	ЦМ
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	Г, К, М		+		+		+	Б	ЦМ
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Г, К, М		+					Б	ЕА
!! <i>Festuca beckeri</i> (Hack.) Trautv.	М			+				ЛС	ЕА
<i>F. ovina</i> L.	Г, К, М			+				Б	ЕА
<i>F. rubra</i> L.	Г, К, М		+	+	+		+	Б	ЦМ
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	Г					+		Б	ЕААМ
<i>Leymus arenarius</i> L.	Г, К, М		+	+			+	ГА	Е
<i>Milium effusum</i> L.	Г, К, М				+			БН	ЕААМ
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rausch.	М	+						Б	ЕА
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Г, К, М	+				+		ПЛ	ЦМ
<i>Poa alpina</i> L.	К	+						АА	ЦМ
<i>P. pratensis</i> L.	Г, К		+		+			Б	ЕААМ
! <i>Puccinellia coarctata</i> Fern. et Weath.	Г, К, М		+					А	Е
! <i>P. maritima</i> (Huds.) Parl.	Г, К, М	+	+					Б	Е
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	М				+			Б	ЕААМ
Сем. Cyperaceae									
<i>Baeothryon cespitosum</i> (L.) A. Dietr.	М					+		АА	ЦМ
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	Г, К, М	+						ПЛ	ЦМ
<i>Carex aquatilis</i> Wahl.	Г, К, М				+			Б	ЦМ
<i>C. atherodes</i> Spreng.	Г				+			Б	ЕААМ
<i>C. brunneascens</i> (Pers.) Poir.	Г				+			Б	ЦМ
<i>C. cespitosa</i> L.	Г, К				+			Б	ЕА
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	М					+		Б	ЕААМ
<i>C. limosa</i> L.	М					+		Б	ЦМ
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	Г, К, М					+		Б	ЕС
<i>C. paleacea</i> Wahlenb.	К		+					Б	АМФ
<i>C. pauciflora</i> Lightf.	Г, М					+		Б	ЦМ
<i>C. paupercula</i> Michx.	К					+		ГА	ЦМ
<i>C. rostrata</i> Stokes	М					+		Б	ЦМ
<i>C. rotundata</i> Wahl.	М					+		ГА	ЕААМ
<i>C. vesicaria</i> L.	Г					+		Б	ЕА
<i>Eriophorum polystachion</i> L.	К, М					+		Б	ЦМ
<i>E. russeolum</i> Fries.	М					+		ГА	ЕААМ

Продолжение таблицы

Название вида	Место сбора (острова)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Береговые леса и криволесья, ивняки, ольхи	Болота и пресные водоемы	Антрапогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. vaginatum</i> L.	Г, К, М				+			ГА	ЦМ
<i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult.	Г, К, М	+	+					Б	ЕААМ
<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl	М					+		Б	ЕААМ
<i>Scirpus tabernaemontani</i> C.C. Gmel.	Г, К, М	+						Б	ЕА
Сем. Агасеae									
<i>Calla palustris</i> L.	К				+			Б	ЦМ
Сем. Lemnaceae									
<i>Lemna minor</i> L.	К					+		ПЛ	ПМ
Сем. Juncaceae									
<i>Junus bufonius</i> L. s.l.	Г, К, М						+	Б	ЦМ
<i>J. filiformis</i> L.	К			+		+	+	Б	ЦМ
<i>J. gerardii</i> Loisel.	Г, К, М	+	+					Б	ЕА
<i>! J. stygius</i> L.	М					+		Б	ЕА
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd	Г, К, М				+			Б	ЕААМ
Сем. Liliaceae									
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt.	Г, К, М				+			Б	ЕА
Сем. Orchidaceae									
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó s.l.	Г					+		Б	ЕС
<i>D. maculata</i> (L.) Soó s.l.	Г					+		Б	ЕС
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	Г, К, М				+			Б	ЕС
Сем. Salicaceae									
<i>Populus tremula</i> L.	Г, К, М						+	Б	ЕА
<i>Salix acutifolia</i> Willd.	Г, К		+				+	Б	ЕА
<i>S. caprea</i> L.	М			+	+			Б	ЕА
<i>S. cinerea</i> L.	М					+		Б	ЕА
<i>S. dasyclados</i> Wimm.	Г, К, М		+		+		+	Б	ЕА
<i>S. lapponum</i> L.	К, М					+		ГА	ЕС
Сем. Betulaceae									
<i>Alnus incana</i> L.	Г, К, М				+	+	+	Б	ЕА
<i>A. glutinosa</i> L.	Г, К				+			Б	Е
<i>Betula czerepanovii</i> Orlova	Г, К, М				+			ГА	ЕС
<i>B. pendula</i> Roth.	Г, К, М				+		+	Б	ЕС
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	Г			+	+	+	+	Б	ЕС
<i>B. nana</i> L.	Г, К, М					+		ГА	ЕААМ
Сем. Polygonaceae									
<i>Polygonum aviculare</i> L.s.l.	Г, К						+	ПЛ	ЦМ
<i>P. viviparum</i> L.	Г		+					АА	ЦМ
<i>P. hydropiper</i> L.	К					+		ПЛ	ЕА
<i>Rumex acetosa</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЦМ
<i>R. acetosella</i> L.	Г, К, М		+				+	Б	ЦМ
<i>R. crispus</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЦМ

Продолжение таблицы

Название вида	Место сбора (остров)	Типы места произрастания растений							Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Березовые леса и криволесья, ивняки, ольшники	Болота и пресные водоемы	Антропогенно-трансформированные территории			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Сем. Chenopodiaceae										
<i>Atriplex nudicaulis</i> Bogusl.	Г, М	+						ГА	Е	
<i>Salicornia herbacea</i> L.	Г, М	+						ПЛ	ЕААМ	
Сем. Caryophyllaceae										
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	Г, К, М		+	+	+		+	Б	ЕС	
<i>Dianthus superbus</i> L.	Г, К, М		+	+	+			Б	ЕА	
<i>Honckenya peploides</i> (L.) Ehrh.	Г, К, М		+					А	ЦМ	
<i>Sagina nodosa</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЕА	
<i>Silene cucubalus</i> Wib.	Г, К, М			+			+	Б	ЕААМ	
<i>S. tatarica</i> L.	Г, К, М		+	+				Б	ЕА	
<i>Spergula sativa</i> Boenn.	К						+	Б	ЕА	
<i>Spergularia salina</i> J.	М	+						ПЛ	ЕААМ	
<i>Stellaria graminea</i> L.	К, М		+					Б	ЕА	
Сем. Nymphaeaceae										
<i>!Nymphaea candida</i> J.Presl.	М					+		Б	ЕС	
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	М					+		ПЛ	ЕА	
Сем. Ranunculaceae										
<i>Batrachium eradicatum</i> Fries	К					+		АА	ЦМ	
<i>Caltha palustris</i> L.	Г, К		+		+			Б	ЕААМ	
<i>Ranunculus acris</i> L.	М						+	Б	ЦМ	
<i>R. auricomus</i> L.	Г, К						+	Б	ЕА	
<i>R. borealis</i> Trautv.	К, М				+			ГА	ЕА	
<i>R. hyperboreus</i> Rottb.	М	+						А	ЦМ	
<i>R. polyanthemos</i> L.	Г, К, М		+		+		+	Б	ЕС	
<i>R. sceleratus</i> L.	Г, К	+						Б	ЦМ	
<i>Thalictrum flavum</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЕА	
Сем. Cruciferae										
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	Г		+					Б	Е	
<i>Cardamine pratensis</i> L.	Г, К		+					Б	ЦМ	
Сем. Droseraceae										
<i>Drosera anglica</i> Huds.	Г, К, М					+		Б	ЦМ	
<i>D. rotundifolia</i> L.	М					+		Б	ЦМ	
Сем. Crassulaceae										
<i>Sedum telephium</i> L.	К		+					Б	ЕА	
Сем. Saxifragaceae										
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	Г				+			Б	ЕА	
Сем. Parnassiaceae										
<i>Parnassia palustris</i> L.	М	+	+			+		Б	ЦМ	
Сем. Grossulariaceae										
<i>Ribes nigrum</i> L.	К, М						+	Б	ЕА	
<i>R. pubescens</i> Hedl.	Г, К				+			Б	Е	

Продолжение таблицы

Название вида	Место сбора (остров)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Березовые леса и криволесья, ивняки, ольхи	Болота и пресные водоемы	Антрапогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сем. Rosaceae									
<i>Alchemilla</i> sp.	Г, К, М		+		+		+		
<i>Comarum palustre</i> L.	Г, К, М				+	+		Б	ЦМ
<i>Filipendula ulmaria</i> L.	Г, К, М		+		+		+	БН	Е
<i>Padus avium</i> Mill.	К, М						+	Б	ЕА
<i>Potentilla anserina</i> L.	Г, К, М		+				+	Б	ЦМ
<i>P. egedii</i> Wormsk.	Г, К, М	+	+					ГА	ЕААМ
<i>Rubus arcticus</i> L.	Г				+			АБ	ЦМ
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	Г, К, М				+	+		ГА	ЦМ
<i>R. idaeus</i> L.	К, М						+	Б	ЕА
<i>R. saxatilis</i> L.	Г, К, М				+			Б	ЕА
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	Г, К, М				+			Б	ЕААМ
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Г, К, М			+	+		+	Б	Е
Сем. Fabaceae									
<i>Amoria repens</i> (L.) C.Presl.	Г, К, М		+				+	ПЛ	ЕА
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wender.	М		+				+	Б	ЕА
<i>Lathyrus maritimus</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЕАМ
<i>L. palustris</i> L.	Г, К, М				+	+		ПЛ	ЕА
<i>L. pratensis</i> L.	Г, К, М		+					ПЛ	ЕА
<i>Lotus dvinensis</i> Min. et Ulle	Г, К, М		+					Б	Е
<i>Trifolium pratense</i> L.	Г, К, М		+				+	ПЛ	ЕА
<i>T. spadiceum</i> L.	К		+					ПЛ	ЕА
<i>Vicia cracca</i> L.	Г, К, М		+				+	Б	ЕА
Сем. Oxalidaceae									
<i>Oxalis acetosella</i> L.	Г, К, М				+			Б	ЕААМ
Сем. Empetraceae									
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Lange	Г, К, М		+	+		+		ГА	ЕС
Сем. Rhamnaceae									
<i>Frangula alnus</i> Mill.	Г, К, М					+		БН	ЕА
Сем. Violaceae									
<i>Viola tricolor</i> L.	Г						+	Б	ЕА
<i>V. palustris</i> L.	К				+			Б	Е
Сем. Lythraceae									
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Г, К, М	+						ПЛ	ЕААМ
Сем. Onagraceae									
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	Г, К, М		+	+	+		+	Б	ЦМ
<i>Epilobium palustre</i> L.	М				+	+		Б	ЦМ
Сем. Нурпуридиaceae									
<i>Hippuris tetraphylla</i> L.	Г, К	+						А	ЦМ
<i>H. vulgaris</i> L.	Г (Р)					+		Б	ЦМ

Продолжение таблицы

Название вида	Место сбора (остров)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Березовые леса и криволесья, ивняки, ольшники	Болота и пресные водоемы	Антропогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сем. Apiaceae									
<i>Angelica archangelica</i> L.	K, M		+					Б	Е
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	K, M						+	Б	Е
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin	Г, К		+					Б	ЕА
<i>Cicuta virosa</i> L.	М					+		Б	ЕА
<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.	Г		+					Б	ЕС
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	Г, К, М		+				+	Б	ЕА
<i>Ligusticum scoticum</i> L.	K, М		+					ГА	АМФ
Сем. Cornaceae									
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. & Graebn.	Г, К, М		+		+	+		ГА	АМФ
Сем. Pyrolaceae									
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Г, К, М				+			Б	ЦМ
Сем. Ericaceae									
<i>Andromeda polifolia</i> L.	Г, К, М					+		Б	ЦМ
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	Г, К		+	+				Б	ЦМ
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Г, К, М			+		+		Б	АМФ
<i>Chamaedaphne calyculata</i> Moench	Г, К, М					+		Б	ЦМ
<i>Ledum palustre</i> L.	Г, К, М					+		ГА	ЕААМ
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	К, М					+		ГА	ЦМ
<i>O. palustris</i> L.	Г, К, М					+		Б	ЦМ
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Г, К, М			+	+			Б	ЕААМ
<i>V. uliginosum</i> L.	Г, К, М				+	+		ГА	ЦМ
<i>V. vitis-idaea</i> L.	Г, К, М			+	+			Б	ЦМ
Сем. Primulaceae									
<i>Glaux maritima</i> L.	Г, К, М	+	+					ПЛ	ЕААМ
<i>Naumburgia thrysifolia</i> (L.) Reichenb.	К, М					+		Б	ЦМ
<i>Primula finmarchica</i> Jacq.	К, М	+						ГА	Е
<i>Trifoliate europaea</i> L.	Г, К, М		+	+	+			Б	ЕААМ
Сем. Menyanthaceae									
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	К, М					+		Б	ЦМ
Сем. Boraginaceae									
<i>Mertensia maritima</i> (L.) S.F.Gray	Г (Р)	+	+					Б	АМФ
Сем. Lamiaceae									
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	К						+	Б	ЕА
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	Г, К				+			Б	ЕА
Сем. Scrophulariaceae									
<i>Euphrasia</i> sp.	Г, М				+				
<i>Linaria vulgaris</i> L.	Г, К, М		+					Б	ЕА
<i>Melampyrum pratense</i> L.	Г, К, М		+		+			Б	ЕС
<i>M. sylvaticum</i> L.	Г, К, М		+		+			Б	Е
<i>Pedicularis scepstrum-carolinum</i> L.	М					+		Б	ЕА

Окончание таблицы

Название вида	Место сбора (остров)	Типы места произрастания растений						Географические группы	
		Приливно-отливная зона	Прибрежные безлесные территории	Сосняки на возвышенностях	Березовые леса и криволесья, ивняки, ольшники	Болота и пресные водоемы	Антрапогенно-трансформированные территории	Широтная	Долготная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. palustris</i> L.	K, M					+		B	EAAM
<i>Rhinanthus angustifolius</i> C.C. Gmelin	K		+					B	EA
<i>Veronica longifolia</i> L.	G, K, M		+		+			B	EA
Сем. Lentibulariaceae									
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne.	M					+		ПЛ	EAAM
Сем. Plantaginaceae									
<i>Plantago maritima</i> L.	G, K, M		+					B	E
<i>P. major</i> L.	G, K, M						+	ПЛ	EA
Сем. Rubiaceae									
<i>Galium uliginosum</i> L.	G, K				+			B	EA
Сем. Campanulaceae									
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	G, K, M		+	+				B	EC
Сем. Asteraceae									
<i>Achillea millefolium</i> L.	G, K, M		+				+	ПЛ	EA
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	G, K, M		+	+			+	B	EA
<i>Artemisia absinthium</i> L.	K						+	ПЛ	EA
<i>Erigeron acris</i> L.	K, M						+	B	ЦМ
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	G, K, M		+				+	ПЛ	EAAM
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A.Mey.	G, K, M	+	+					ПЛ	EA
<i>Solidago virgaurea</i> L.	G, K, M		+	+	+	+		B	EC
<i>Sonchus arvensis</i> L.	G, K, M	+	+					ПЛ	ЦМ
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	G, K, M		+				+	B	EA
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s.l.	K, M						+	B	EA
<i>Tripleospermum perforatum</i> (Mérat) M.Lainz	K, M						+	B	E
<i>Tripolium vulgare</i> Nees	G, K, M	+	+					B	EA
<i>Tussilago farfara</i> L.	K						+	B	EA
ВСЕГО: 209		27	80	52	63	62	48		

Примечание. При указании мест сбора приняты следующие сокращения: К – о. Кумбыш; Г – о. Голец и о. Разбойник, М – северная часть о. Мудьюг. При указании географических групп широтные географические элементы: А – арктический; АА – арктоальпийский; АБ – аркто boreальный; Б – boreальный; БН – boreально-неморальный; ГА – гипоарктический; ЛС – лесостепной; ПЛ – плоризональный; долготные: АМФ – амфиатлантический; Е – европейский; ЕА – евроазиатский; ЕС – евросибирский; ЕААМ – евроазиатско-американский; ЦМ – циркуммеридиональный.

р. Северной Двины также является географическим рубежом. Это обусловлено прежде всего историческими причинами, в частности относительно поздним временем формирования этих островных территорий. К таким видам относится, например, *Carex paleacea* – амфиатлантический вид, приуроченный к приморским местообитаниям, который находится здесь на северо-восточном пределе распространения.

Граница ареала проходит по дельте Двины также для *Calamagrostis arundinacea* (северная), *Lythrum salicaria* (северо-восточная), *Potamogeton lucens* (северная), *Salix cinerea* (северо-восточная). *Calamagrostis arundinacea* встречается в области довольно редко. *Lythrum salicaria* – обычный вид в долинах рек Северной Двины и Онеги, на остальной территории области редок. *Salix cinerea* относительно обычна в за-

падных районах области и в подзоне средней тайги [9].

Впервые для окрестностей г. Архангельска и дельты р. Северной Двины отмечены четыре вида: *Carex atherodes*, *Junus stygius*, *Ranunculus hyperboreus* и *Ruppia maritima*.

Carex atherodes отмечена для о. Голец (N64°45.992' E40°08.241'), ранее не приводилась не только для окрестностей Архангельска, но и для Онежского флористического района в целом, хотя указывалась для соседних Беломорско-Кулойского и Северо-Двинского районов [7]. Довольно крупная популяция *Junus stygius* выявлена на о. Мудьюг (N64°56.213' E40°13.367'), на территории области вид известен из небольшого числа местонахождений и для Онежского флористического района приводился только для Соловецкого архипелага [2]. *Ranunculus hyperboreus* отмечен для о. Мудьюг (N64°54.59' E40°13.185'). Вид впервые указывается для окрестностей Архангельска, данное местонахождение является наиболее южным в сравнении с выявленными ранее на территории области [7], [9]. Небольшие заросли *Ruppia maritima* обнаружены у северной оконечности о. Мудьюг (N64°58.550' E40°12.150'; N64°58.454' E40°12.195'). В Архангельской области она указывается для Соловецкого архипелага, окрестностей г. Онега и Онежского полуострова [7]. *Junus stygius* и *Ruppia maritima* внесены в список бионадзора – приложение к Красной книге региона [3].

В целом во флоре обследованных островных территорий выявлен один вид, внесенный в основной список Красной книги Архангельской области (*Festuca beckeri*), и 6 – рекомендованных для биологического надзора (*Junus stygius*, *Nymphaea candida*, *Puccinellia coarctata*, *P. maritima*, *Ruppia maritima*, *Thelypteris palustris*). Все выявленные редкие виды приурочены к примор-

ским (в основном приливно-отливная зона) или болотным местообитаниям (см. таблицу).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего на обследованных островных территориях выявлены 209 видов сосудистых растений. Среди них преобладают типично таежные виды с широкими в меридиональном направлении ареалами. Многочисленны виды северных широтных групп (около 17 %) и западных фракций (10 %).

Присутствие редких и нуждающихся в биологическом надзоре видов позволяет считать существующие особо охраняемые природные территории, в состав которых входят острова северного края дельты р. Северной Двины, значимыми для охраны растительного мира региона. Из обнаруженных охраняемых видов наибольший интерес представляет *Festuca beckeri*, внесенная в Красную книгу Архангельской области [6] и известная в регионе лишь из двух точек.

У многих видов, входящих во флору обследованных островов, по дельте р. Северной Двины проходят границы распространения (южные, юго-западные, северные и северо-восточные). Их популяции могут стать перспективным объектом для мониторинговых исследований, связанных, например, с изучением климатических изменений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в проведении полевых исследований В. Н. Мамонтову – старшему научному сотруднику Института экологических проблем Севера, и И. Б. Кучерову – старшему научному сотруднику Ботанического института имени В. Л. Комарова за ценные консультации.

* Работа выполнена при реализации Программы мониторинга редких видов Администрации Архангельской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Архангельской области. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1976. 72 с.
2. Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Черенков А. Е. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 208 с.
3. Красная книга Архангельской области / Администрация Арханг. обл. Архангельск: Ком. по экологии Арханг. обл., 2008. 351 с.
4. Положение о Двинском государственном биологическом заказнике регионального значения. Постановление главы администрации Архангельской области от 12.11.2004. № 183 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://oopt.aari.ru> (дата обращения 12.05.2015).
5. Положение о Мудьюгском государственном природном ландшафтном заказнике регионального значения. Постановление администрации Архангельской области от 09.07.2007. № 127-па [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://oopt.aari.ru> (дата обращения 12.06.2015).
6. Флора Восточной Европы. Т. XI / Под. ред. Н. Н. Цвела. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 536 с.
7. Флора Северо-востока Европейской части СССР: в 4 т. / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974–1977. Т. 1–4.

8. Ч е р е п а н о в С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб: Мир и семья, 1995. 992 с.
9. Ш м и д т В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 346 с.

Churakova E. Yu., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)

Sidorova O. V., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)

Amosova I. B., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)

Parinova T. A., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)

ISLAND FLORA OF THE MARINE DELTA OF THE NORTHERN DVINA RIVER

The article presents the results of the research of flora island territories of the coastal delta of the Northern Dvina River. Studies were conducted in the summer of 2012. The study area included the Islands Kumbysh, Golec, Razboynik and the northern part of the Mudyug Island. Altogether 209 species of vascular plants were registered including four species (*Ruppia maritima*, *Carex atherodes*, *Junus stygius* and *Ranunculus hyperboreus*) which were identified for Arkhangelsk outskirts for the first time. 152 species were found on the Kumbysh Island, 134 species – on Islands Razboynik and Golec, 151 species – on the northern part of the Mudyug Island. Typical taiga species dominated in the flora with wide species distribution areas in meridian direction. Species of northern latitude group (about 17 %) and western fractions (about 10 %) constituted the group of narrower area of plants distribution. The island territories of the coastal delta of the Northern Dvina River are important for biological diversity protection in the Arkhangelsk region. Protected species of vascular plants included into the Red Data Books of Arkhangelsk Region (*Festuca beckeri*) and annex to it (*Junus stygius*, *Nymphaea candida*, *Puccinellia coarctata*, *P. maritima*, *Ruppia maritima*, *Thelypteris palustris*) were found. Some identified species were found only in a few locations in the Arkhangelsk Region (*Batrachium eradicatum*, *Ranunculus hyperboreus*), or were found at the border of the distribution area in the coastal part of the delta of the Northern Dvina River (*Betula czerepanovii*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rotundata*, *C. paleacea*, *Eriophorum russeolum*, *Frangula alnus*, *Lythrum salicaria*, *Potamogeton lucens*, *Salix cinerea*).

Key words: flora islands, coastal flora, Northern Dvina River, river delta.

REFERENCES

1. *Atlas Arkhangel'skoy oblasti* [Atlas of the Arkhangelsk Region]. Moscow, Glavnoe upravlenie geodezii i kartografii pri Sovete Ministrov SSSR Publ., 1976. 72 p.
2. Kiseleva K. V., Novikov V. S., Oktyabreva N. B., Cherenkov A. E. *Opredelitel' sosudistykh rasteniy Solovetskogo arkipelaga* [The vascular plants of the Solovetsky archipelago]. Moscow, St. Petersburg, Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK Publ., 2005. 208 p.
3. *Krasnaya kniga Arkhangel'skoy oblasti* [The Red Book of the Arkhangelsk Region]. Arkhangelsk, Kom. po ekologii Arkhang. obl. Publ., 2008. 351 p.
4. *Polozhenie o Dvinskoy gosudarstvennom biologicheskoy zakaznike regional'nogo znacheniya. Postanovlenie glavy administratsii Arkhangel'skoy oblasti ot 12.11.2004. № 183* [Statutes on Dvinskoy state biological reserve of regional significance]. Available at: <http://oopt.aari.ru> (accessed 12.05.2015).
5. *Polozhenie o Mudyugskom gosudarstvennom prirodnom landscape zakaznike regional'nogo znacheniya. Postanovlenie administratsii Arkhangel'skoy oblasti ot 09.07.2007. № 127-na.* [Statutes on Mudyug state natural landscape reserve of regional significance]. Available at: <http://oopt.aari.ru> (accessed 12.06.2015).
6. *Flora Vostochnoy Evropy* [Flora of Eastern Europe]. Vol. XI / Ed. by N. N. Tsvelev. Moscow, St. Petersburg, Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK Publ., 2004. 536 p.
7. *Flora Severo-vostoka Evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the Northeast of the European part of the USSR]: In 4 vol. / Ed. by A. I. Tolmacheva. Leningrad, Nauka Publ., 1974–1977. Vol. 1–4.
8. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sопredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg, Mir i sem'ya Publ., 1995. 992 p.
9. Shmidt V. M. *Flora Arkhangel'skoy oblasti* [Flora of the Arkhangelsk Region]. St. Petersburg, Izd-vo S.-Peterb. un-ta Publ., 2005. 346 p.

Поступила в редакцию 24.06.2015

ВЛАДИМИР ПЕТРОВИЧ АНДРЕЕВ

доктор химических наук, профессор кафедры молекулярной биологии, биологической и органической химии эколого-биологического факультета, заведующий лабораторией биологически активных природных и синтетических органических соединений Института высоких биомедицинских технологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
andreev@psu.karelia.ru

ПАВЕЛ СЕРГЕЕВИЧ СОБОЛЕВ

кандидат химических наук, доцент кафедры молекулярной биологии, биологической и органической химии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
andreev@psu.karelia.ru

СРАВНЕНИЕ НУКЛЕОФИЛЬНОСТИ *n*-ДОНОРНЫХ ЛИГАНДОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С КИСЛОТАМИ БРЕНСТЕДА – ЛОУРИ И ЦИНК-ТЕТРАФЕНИЛПОРФИНОМ В АПРОТОННЫХ РАСТВОРИТЕЛЯХ*

Сравнивается нуклеофильность *n*-донорных лигандов при взаимодействии с 4-фторфенолом (кислота Бренстеда – Лоури) и Zn-ТФП (кислота Льюиса). Между значениями констант устойчивости, определяемых спектроскопическими методами (электронная спектроскопия, ядерный магнитный резонанс), в этих шкалах при отсутствии стерических факторов наблюдается линейная корреляция. Стерические факторы более существенны при координации с Zn-ТФП. Значения констант устойчивости комплексов Zn-ТФП с *n*-донорными лигандами, определяемые методом калориметрии, противоречат электронным и стерическим факторам. По-видимому, на настоящий момент наиболее удобной является шкала основности/нуклеофильности, использующая координацию Zn-ТФП с *n*-донорными лигандами в хлороформе. Данная модельная система позволяет достаточно быстро определять кинетические (K , $\Delta\bar{t}$) и термодинамические параметры (ΔH° , ΔS° и ΔG°) с помощью электронной спектроскопии, а также выделять молекулярные комплексы в кристаллическом состоянии для исследования методом рентгеноструктурного анализа.

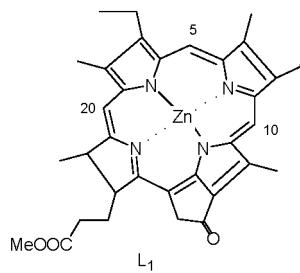
Ключевые слова: координация, цинк-тетрафенилпорфицин, нуклеофильность, основность, электронная спектроскопия, кислоты Бренстеда – Лоури, 4-фторфенол

Ранее нами была предложена новая шкала нуклеофильности *n*-донорных лигандов, основывающаяся на константах устойчивости комплексов с Zn-ТФП в хлороформе при 25 °C [3]. Ввиду того, что к настоящему времени накоплены кинетические и термодинамические данные для комплексообразования со 190 лигандами [1], [2], [3], [4], [5], в настоящей статье мы решили проверить, насколько успешно они коррелируют с соответствующими величинами, полученными для координации с кислотами Бренстеда – Лоури на примере 4-фторфенола.

Предложенный нами новый подход к оценке нуклеофильности молекул на основе данных, характеризующих устойчивость их комплексов с металлопорфиринаами (МП), несомненно имеет массу достоинств. Однако значения констант устойчивости, полученные методами электронной (ЭСП) и флуоресцентной спектроскопии, близки между собой, но сильно отличаются от тех, ко-

торые оценены с помощью ЯМР-спектроскопии и, особенно, калориметрии [6], [7].

К сожалению, к настоящему времени известно очень мало работ [2], [8], [9], [12], [15], в которых бы константы устойчивости МП определяли методом ЯМР. В одной из них [15] изучено комплексообразование различных Zn-хлоринов с пиридином в бензole при 25 °C методами электронной и ^1H ЯМР-спектроскопии. Используя изменения химических сдвигов ($\Delta\delta$) протонов в положениях 5, 10 и 20 при постепенном добавлении пиридина к Zn-хлорину



(L_1), были рассчитаны значения константы устойчивости: 26000, 23000 и 21000 моль⁻¹ соответственно. Тот факт, что эти числа довольно сильно отличаются друг от друга и, особенно, от полученного методом ЭСП ($K = 29900$ моль⁻¹), авторами не обсуждается.

В работах [1], [6], [7] константы устойчивости комплексов Zn-ТФП с N-оксидами пиридинов, рассчитанные с использованием ¹Н ЯМР-спектроскопии и калориметрии, совпадают друг с другом в пределах экспериментальной погрешности, но очень сильно отличаются от результатов, полученных с помощью электронной спектроскопии (табл. 1).

Нам показалось очень странным, что данные метода ядерного магнитного резонанса не согласуются с другими спектроскопическими результатами. Поэтому мы проанализировали доступные литературные данные.

В работах [8], [12] представлены изменения химических сдвигов ($\Delta\delta$) ¹⁵N и ¹¹³Cd ЯМР-спектроскопии в хлороформе для молекулярных комплексов Zn-ТФП и Cd-ТФП с 3-4-замещенными пиридинами (табл. 2) и показано, что они пропор-

циональны pK_a лигандов (константы устойчивости комплексов авторы не рассчитывали).

Мы сравнили величины $\Delta\delta$ со смещениями положения максимума полосы поглощения II ($\Delta\lambda_{II}$) и $\lg K_{Zn\text{-ТФП}}$, вычисленными нами методом ЭСП [5]. Оказалось, что между ними выполняются следующие линейные корреляции:

для Cd-ТФП ($n = 5$)

$$\lg K_{Zn\text{-ТФП}} = 2,43 \Delta\delta^{15N} + 3,52 \text{ г 0,91}$$

$$\Delta\lambda_{II} = 1,03 \Delta\delta^{15N} + 12,15 \text{ г 0,99}$$

$$\lg K_{Zn\text{-ТФП}} = 0,07 \Delta\delta^{113Cd} + 3,68 \text{ г 0,97}$$

$$\Delta\lambda_{II} = 0,234 \Delta\delta^{113Cd} + 15,61 \text{ г 0,97}$$

для Zn-ТФП ($n = 6$)

$$\lg K_{Zn\text{-ТФП}} = 0,688 \Delta\delta^{15N} + 3,64, \text{ г 0,99}$$

$$\Delta\lambda_{II} = 2,25 \Delta\delta^{15N} + 15,52 \text{ г 0,98}$$

Следовательно, величины $\Delta\delta$ (в спектрах ¹⁵N ЯМР-комплексов Zn-ТФП они больше, чем в случае Cd-ТФП) в ядерном магнитном резонансе, как и $\Delta\lambda$ в электронной спектроскопии, можно использовать для оценки основности/нуклеофильности лигандов, способных к образованию молекулярных комплексов *n,y*-типа состава 1:1.

Таблица 1

Константы устойчивости комплексов Zn-ТФП с N-оксидами пиридинов в хлороформе состава 1:1, определенные методами калориметрии, ¹Н ЯМР и электронной спектроскопии

N-оксид	K, л·моль ⁻¹		
	¹ Н ЯМР* [6], [7]. Комнатная температура	Калориметрия [6], [7]. 25 °C	Электронная спектроскопия [1]. 25 °C
3-метил-4-нитропиридина	7865	7861 ± 432	346 ± 17
4-метилпиридины	7412	8167 ± 449	1780 ± 160
2-метил-4-нитропиридина	5985	6606 ± 537	269 ± 20
4-(4-диметиламиностирил)пиридина	5632	5608 ± 308	2110 ± 120
2,6-диметил-4-нитропиридина	5622	6693 ± 280	Комплекс не образуется
4-нитропиридина	5381	5623 ± 401	165 ± 22
4-(4-метоксистирил)пиридина	4035	4352 ± 213	1050 ± 20
пиридина	1074	–	1040 ± 50

Примечание. * – погрешности в определении K методом ЯМР-спектроскопии составили 20–30 % [6], [7].

Таблица 2

Данные ЯМР ($\Delta\delta$) и электронной ($\Delta\lambda_{II}$ и $\lg K$) спектроскопии для координации Cd-ТФП и Zn-ТФП с пиридинами

№	Пиридины	Cd-ТФП [8]		Zn-ТФП [12]	Zn-ТФП [5]	
		¹⁵ N ЯМР $\Delta\delta$, м.д.	¹¹³ Cd ЯМР $\Delta\delta$, м.д.	¹⁵ N ЯМР $\Delta\delta$, м.д.	ЭСП $\Delta\lambda_{II}$, нм	$\lg K_{Zn\text{-ТФП}}$
1	4-CN	-0,13	9,31	-1,12	13,2	2,90
2	4-COMe	-0,19	6,84	-0,51	14,4	3,33
3	H	0	0	0	15	3,55
4	3-Me	–	–	0,16	15,8	3,67
5	4-Me	0,15	-0,35	0,23	16,1	3,81
6	4-NH ₂	0,26	-7,86	0,74	17,5	4,24

Таким образом, значения $\Delta\delta$ атомов, принимающих непосредственное участие в образовании донорно-акцепторной связи, правильно характеризуют электронные эффекты заместителей, влияющие на устойчивость молекулярных комплексов. Однако расчеты констант устойчивости на основании изменений химических сдвигов могут приводить к неверным результатам, если координация МП идет с участием нескольких центров лиганда, как в случае N-оксидов 4-(4-диметиламиностирил)- и 2,6-диметил-4-нитропиридинов: в первом случае с образованием двух n, ν -комплексов за счет групп $N \rightarrow O$ (связь $Zn - O$) и $NMe_2 (Zn - N)$, а во втором – n, ν - (связь $Zn - O$) и π, π -комплексов между порфириновой системой и пиридиновым кольцом лиганда. Действительно, согласно данным работы [5], константа устойчивости комплекса $Zn\text{-TФП}$ с N-оксидом 2,6-диметил-4-нитропиридина, определенная методом ЯМР, равна 5622, в то время как в электронных спектрах МП не происходит видимых изменений даже при очень большом избытке лиганда. Последний факт свидетельствует о чрезвычайно слабой донорно-акцепторной связи $Zn - O$ и согласуется с низкими электронной плотностью и пространственной доступностью атома кислорода в указанном соединении.

При использовании калориметрии отличие значений K от полученных методом ЭСП (см. табл. 1) может быть также связано с какими-то

ошибками в расчетах, поскольку эти значения противоречат электронным и стерическим факторам, действующим в молекулах лигандов.

Чтобы убедиться в этом, мы решили проверить, насколько совпадают значения констант устойчивости комплексов, образующихся за счет образования водородных связей между аминами и кислотами Бренстеда – Лоури при определении их различными методами.

В [11] показано, что значения констант устойчивости 13 комплексов n -донорных лигандов с 4-фторфенолом в CCl_4 при $25^\circ C$, полученных методами калориметрии, ИК- и ^{19}F -ЯМР спектроскопии, мало отличаются друг от друга (например, для 4-метилпиридина K изменяется в пределах 102–109, пиридина 74–76, хинолина 71–73). Некоторые из этих данных (^{19}F -ЯМР) и соответствующие значения для координации с $Zn\text{-TФП}$, полученные нами методом электронной спектроскопии, представлены в табл. 3.

Из данных табл. 3 и рис. 1 видно, что $K_{Zn\text{-TФП}} \gg K_{\text{вих}}$ при координации с 3- и 4-замещенными пиридинами, пиридином и первичными аминами ($\Delta\lambda_i > \Delta\delta$) для всех лигандов (за исключением амина № 14; даже в его насыщенном растворе $\Delta\lambda_i = 0$), тогда как для других аминов при замене 4-фторфенола на $Zn\text{-TФП}$ они могут как возрастать, так и уменьшаться (№ 5, 13, 14, 18). По-видимому, уменьшение, наблюдаемое для 2-бромпиридина, триэтил-, три-*n*-бутил- и триаллиламина,

Таблица 3

Изменения химического сдвига ($\Delta\delta$) фтора в 4-фторфеноле и положения максимума первой полосы поглощения ($\Delta\lambda_i$) в $Zn\text{-TФП}$ при комплексообразовании с аминами

№	Лиганд	4-фторфенол [11]		$Zn\text{-TФП}$ [5]	
		$\Delta\delta$, м.д.	$K_{\text{вих}}$	$\Delta\lambda_i$, нм	$K_{Zn\text{-TФП}}$
1	4-диметиламинопиридин	3,37	650	21,5	22310
2	4-метилпиридин	2,70	107	18,7	6480
3	пиридин	2,49	76	18,2	3520
4	3-бромпиридин	1,99	18,1	16	967
5	2-бромпиридин	2,07	8,8	14	1,71
6	2- <i>n</i> -бутилпиридин	2,52	76	–	–
7	3,5-дихлорпиридин	1,62	5,6	–	–
8	4-метоксипиридин	2,77	139	–	–
9	хинолин	2,4	71	16,3	114
10	N,N -диметиланилин	1,75	2,7	15	20,4
11	N,N -диметилциклогексиламин	2,71	118	–	–
12	N,N -диметил- <i>n</i> -пропиламин	2,54	95	–	–
13	триэтиламин	2,66	85	16,6	7,9
14	три- <i>n</i> -бутиламин	2,5	37	17,6	12
15	бензиламин	2,4	56	19,1	5400
16	циклогексиламин	2,29	44	–	–
17	N,N -диметилбензиламин	2,33	38	16,3	908
18	триаллиламин	2,22	17	16,7	14,1
19	пропаргиламин	2,16	30	16,6	2590
20	4-диметиламиноbenзальдегид	2,30	1,19	–	3,66

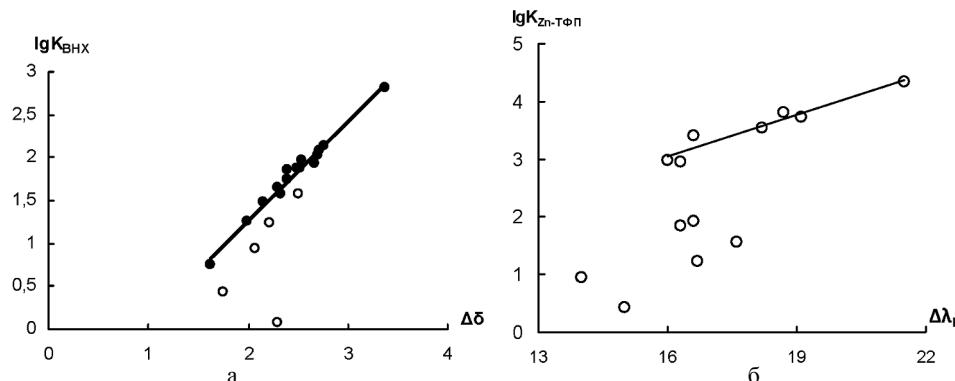
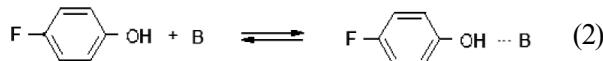
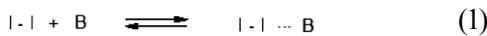


Рис. 1. Зависимость (а) $\lg K_{\text{BНХ}}$ комплексов соединений № 1–20 с 4-фторфенолом в CCl_4 от $\Delta\delta$ ($\Delta\delta = 1,15 \cdot \lg K_{\text{BНХ}} - 1,03$ г 0,99; верхняя прямая без учета соединений № 5, 10, 14, 18, 20) и (б) $\lg K_{\text{Zn-ТФП}}$ комплексов соединений № 1–5, 9, 10, 13–15, 17–19 с Zn-ТФП от $\Delta\lambda_i$ в CHCl_3 (табл. 3)

обусловлено стерическими факторами, поскольку именно эти соединения с труднодоступным атомом азота должны быть наиболее чувствительны к изменению пространственного окружения акцепторного центра (атом водорода в группе OH 4-фторфенола более открыт для нуклеофильной атаки *n*-донора, чем цинк, находящийся в плоскости порфиринового кольца в МП).

По той же причине [5], [13] в случае корреляции $\text{p}K_{\text{Bi2}}$ от $\text{p}K_{\text{BНХ}}$ (уравнения



(1) и (2)) для координации с замещенными пиридинами точки для соединений, содержащих заместители в положении 2 (2-амино-, 2-метил, 2-фтор, 2-хлор-, 2-бромпиридины и 2,2'-бипиридин) пиридинового кольца, хорошо подчиняются линейному уравнению ($\text{p}K_{\text{BНХ}} = 0,60 \cdot \text{p}K_{\text{Bi2}} + 0,56$; г 0,98 n 22) в отличие от зависимостей $\lg K_{\text{Zn-ТФП}} - \text{p}K_{\text{Bi2}}$ и $\lg K_{\text{Zn-ТФП}} - \text{p}K_{\text{B(BF}_3)}$. По-видимому, и в этом случае атомы водорода и иода более доступны для образования донорно-акцепторной связи в комплексе, чем атом цинка, находящийся в плоскости порфиринового кольца.

Из рис. 1а видно, что координация 4-фторфенола со всеми аминами (n = 19; кроме № 20, самая нижняя точка) подчиняется двум близким линейным уравнениям (табл. 3). На нижней прямой находятся соединения № 5, 10, 14, 18. В случае 4-диметиламинобензальдегида (№ 20 находится далеко от других точек) протонирование, по-видимому, идет по атому кислорода альдегидной группы (а не атому азота группы NMe_2 ; [5]). На рис. 1б точки для аминов ($\Delta\lambda_i$ для 4-диметиламинобензальдегида не удалось определить) подчиняются еще более сложной зависимости из-за меньшей пространственной доступности атома

цинка: от прямой для верхних точек отклоняются не только соединения № 5, 10, 14, 18, но и хинолин и триэтиламин.

Именно высокая чувствительность молекулы Zn-ТФП к электронным, стерическим и другим эффектам натолкнула нас на мысль использовать это соединение в качестве эталона при исследовании молекулярных комплексов *n*,*v*-типа. Отметим (см. рис. 1), что диапазон изменений K и $\Delta\lambda$ в случае нашей шкалы столь широк, что отклонение от линейных корреляций позволяет для каждого класса *n*-донорных лигандов обнаруживать ранее неизвестные явления [5]. Так, нами впервые обнаружено, что а) амины, содержащие *n*-октильную группу, обладают повышенной нуклеофильностью по отношению к порфириновым системам (координация с Zn-ТФП, раскрытие экзоцикла феофорбига *a*), б) поведение галогенанилинов при комплексообразовании, в реакциях нуклеофильного замещения, ферментативного окисления от других аналогов не подчиняется уравнению Гамметта, в) термодинамическое поведение пиридинов (изоравновесный процесс) и их N-оксидов и анилинов (изоэнталпийный процесс) при комплексообразовании с Zn-ТФП различно и т. д.

Отметим, что электронные факторы в молекулах лигандов аналогичным образом влияют на комплексообразование 4-фторфенола и Zn-ТФП. Так, например, [5], [13] для 11 пиридинов с заместителями в положениях 3 и 4 (X = 4- Me_2N , 4- NH_2 , 4- Me , 3- Me , H, 4- MeC=O , 4- COOEt , 3- F , 3- Br , 3- Cl , 4- CN) выполняется (рис. 2) линейная корреляция $\lg K_{\text{Zn-ТФП}}$ от $\lg K_{\text{BНХ}}$, но точки для 2-галогенпиридинов сильно отклоняются от прямой в силу различия пространственной доступности акцепторных центров комплексообразователей.

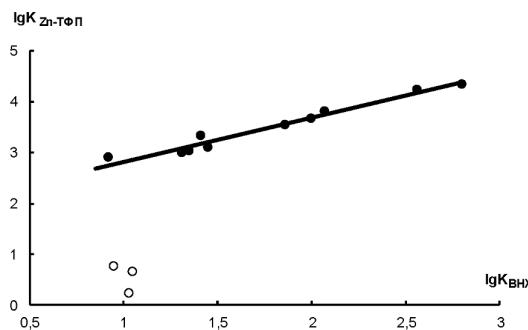


Рис. 2. Зависимость $\lg K_{\text{Zn-ТФП}}$ в CHCl_3 от $\lg K_{\text{BHX}}$ в CCl_4 для координации Zn-ТФП и 4-фторфенола с пиридинами ($X = 4\text{-Me}_2\text{N}, 4\text{-NH}_2, 4\text{-Me}, 3\text{-Me}, \text{H}, 4\text{-MeC=O}, 4\text{-COOEt}, 3\text{-F}, 3\text{-Br}, 3\text{-Cl}, 4\text{-CN}$; $\lg K_{\text{Zn-ТФП}} = 0,87 \lg K_{\text{BHX}} + 1,95$ при $0,98$)

В [10] показано, что шкалы pK_{BHX} и pK_{B12} дают несколько различную информацию о силе оснований. Авторы выбрали 62 соединения, для которых были известны значения ΔH^0 , покрывающие широкий ряд как для молекулы иода (45,9 КДж/моль от бензола до $p\text{-Bu}_3\text{N}$), так и для 4-фторфенола (33,3 КДж/моль от тиофена до $p\text{-Et}_3\text{N}$). Этот ряд содержит большое разнообразие центров координации ($\pi, \text{O}, \text{CO}, \text{PO}, \text{SO}, \text{NO}, \text{N}_{\text{SP}}, \text{N}_{\text{SP}2}, \text{N}_{\text{SP}3}, \text{S}, \text{CS}, \text{PS}, \text{PSe}$). К сожалению, коэффициент корреляции в данном случае равен 0,569, то есть только 32 % значений линейно зависят друг от друга (рис. 3а).

На наш взгляд, это не должно вызывать удивления. В [14] указывается, что между pK_{B12} и pK_{BHX} для нескольких сотен сильно различающихся по своей природе органических оснований чрезвычайно сложно выявить какие-то общие корреляции (рис. 3б).

По-видимому, в первую очередь это обусловлено тем, что авторы математически пытаются сопоставить значения pK_{B12} и pK_{BHX} чрезвычайно разнообразных по структуре соединений, используя минимальный набор параметров. Однако атомы иода (в молекуле иода) и водорода (в

4-фторфеноле), за счет которых образуются молекулярные комплексы в этих двух шкалах, сильно отличаются по размерам, поляризуемости, электроотрицательности и другим физическим параметрам. В терминах шкалы Пирсона (ЖМКО) атом иода является мягким, а водород жестким центром, и прочность связей, образованных с их участием, должна сложным образом зависеть от жесткости/мягкости партнера.

По аналогии с предыдущими корреляциями мы попытались построить зависимости между термодинамическими значениями для взаимодействия пиридинов (галогенопроизводные не учитывались) с Zn-ТФП и 4-фторфенолом. Оказалось, что между ΔH^0 для этих процессов выполняется линейная зависимость ($X = 4\text{-Me}_2\text{N}, 4\text{-NH}_2, 4\text{-Me}, 3\text{-Me}, \text{H}; \Delta H^0_{\text{Zn-ТФП}} = 1,89 \cdot \Delta H^0(4\text{-FC}_6\text{H}_5\text{OH}) - 72,6$; $r = 0,992$ при 5). При этом в первом случае ΔH^0 меняется от -8,65 до -17,29 КДж/моль, а во втором всего лишь от -29,62 до -34,1 КДж/моль. Однако, если координация пиридинов с Zn-ТФП является изоравновесным процессом ($\Delta H^0 / \Delta S^0$ постоянная величина и ΔS^0 варьирует от 8,9 до 53,8 Дж/моль·град.), то с 4-фторфенолом ΔS^0 меняется в узком диапазоне значений (от 41,9 до 45,8 Дж/моль·град.), и в последнем случае трудно определить какую-либо зависимость этого параметра от структуры лиганда.

Таким образом, на основании представленных данных можно сделать вывод, что константы устойчивости, получаемые спектроскопическими методами (ЯМР, ЭСП) для координации p -донорных лигандов с 4-фторфенолом и Zn-ТФП, линейно коррелируют с физическими параметрами, связанными с электронными эффектами заместителей в молекулах. Однако стерические факторы сильнее сказываются при комплексообразовании с МП.

При использовании метода калориметрии в случае Zn-ТФП получаемые константы устойчи-

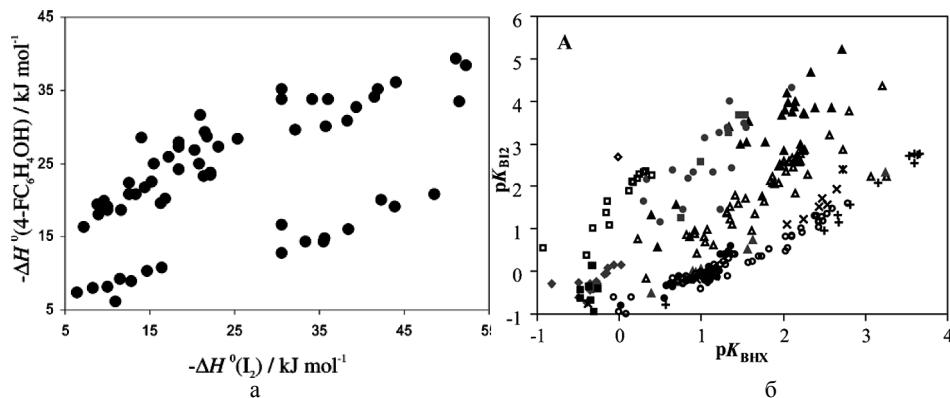


Рис. 3. Зависимость а) между $-\Delta H^0(4\text{-FC}_6\text{H}_5\text{F})$ образования водородной связи 4-фторфенола и $-\Delta H^0(I_2)$ образования «галогенной» связи I_2 [10] и б) между pK_{B12} и pK_{BHX} с одними и теми же основаниями Льюиса [14]

вости являются иными и труднопрогнозируемыми. Причины этого на настоящий момент неясны.

На наш взгляд, шкала основности/нуклеофильности, основанная на координации Zn-ТФП с n-донорными лигандами, более удобна [1], [2], [3], [4], [5], чем связанная с образованием водородных связей с кислотами Бренстеда – Лоури (например, с 4-фторфенолом), так как в первом случае значения К и термодинамические параметры определяются быстрее, с большей точностью и изменяются в более широком диапазоне (например, $K_{Zn\text{-ТФП}}$ 3–22300 моль⁻¹ и $K_{B\text{H}_4}$ 1–650

моль⁻¹; см. табл. 3). Кроме того, использование Zn-ТФП позволяет обнаруживать новые типы взаимодействий, обусловленных наличием протяженной ароматической системы, а также выделять молекулярные комплексы в кристаллическом состоянии для исследования методом рентгеноструктурного анализа. С другой стороны, несомненная ценность шкалы, связанной с кислотами Бренстеда, заключается в большом количестве данных, полученных на настоящий момент для широкого круга лигандов, обладающих очень слабыми основными свойствами.

* Статья написана в рамках Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев В. П., Нижник Я. П., Безрукко Д. Г., Морозов А. К. Экстракоординация Zn-тетрафенилпорфина с N-оксидами ряда пиридина, хинолина и акридина // ЖОХ. 2005. Т. 75. Вып. 8. С. 1379–1387.
2. Андреев В. П., Нижник Я. П. Исследование комплексообразования N-оксидов пиридинов и хинолинов с трифторидом бора методом протонного магнитного резонанса // Коорд. химия. 2007. Т. 33. № 9. С. 703–708.
3. Андреев В. П., Нижник Я. П., Лебедева Н. Ш. Новая шкала основности/нуклеофильности, основывающаяся на параметрах, характеризующих образование аксиальных (n,υ-типа) комплексов Zn-ТФП с лигандами (основаниями/нуклеофилами) // ЖОрХ. 2008. Т. 44. № 6. С. 914–922.
4. Андреев В. П., Вапиrow B. B., Нижник Я. П., Тунина С. Г., Соболев П. С. Комплексообразование цинк(II)тетрафенилпорфина и реакции нуклеофильного замещения с участием пиридинов и N-оксидов пиридинов // ЖОрХ. 2010. Т. 46. Вып. 10. С. 1556–1563.
5. Андреев В. П., Соболев П. С. Молекулярные комплексы металлопорфиринов как модельная система исследования донорно-акцепторных взаимодействий n,υ-типа. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2015. 355 с.
6. Губарев Ю. А., Лебедева Н. Ш., Андреев В. П. Молекулярные комплексы N-оксидов с цинк(II)тетрафенилпорфирином. Термодинамические и кинетические характеристики. Germany: LAP Academic Publishing GmbH & Co. KG., 2011. 178 с.
7. Губарев Ю. А., Лебедева Н. Ш., Голубев С. Н., Андреев В. П., Кумеев Р. С., Вьюгин А. И., Альпер Г. А. Определение устойчивости молекулярных комплексов мезо-тетрафенилпорфирина цинка с пиридином и его N-оксидами различными методами // Макрогетероциклы. 2013. Т. 6. № 1. С. 106–110.
8. Dominguez D. D., King A. M. M. NMR study of metal-ligand interaction in doubly labeled ¹¹¹Cd meso-tetraphenylporphyrin(¹⁵N₄) // J. Magn. Res. 1978. Vol. 32. № 1. P. 161–165.
9. Foster R., Twiselton D. R. Nuclear Magnetic Resonance Determination of Association Constants of Electron Donor-Acceptor Complexes: the Effect of Reference Standards and the Behaviour of Mixed Donors // Rec. trav. chim. 1970. Vol. 89. P. 1020–1024.
10. Graton J., Berthelot M., Besset F. and Laurence C. An Enthalpic Scale of Hydrogen-Bond Basicity. 3. Ammonia, Primary, Secondary, and Tertiary Amines // J. Org. Chem. 2005. Vol. 70. P. 7892–7901.
11. Gurka D., Taft R. W. Studies of hydrogen-bonded complex formation with p-fluorophenol. IV. The fluorine nuclear magnetic resonance method // JACS. 1969. Vol. 91. № 17. P. 4794–4801.
12. Gust D., Neal D. N.¹⁵N Nuclear magnetic resonance studies of ligand binding to Zinc tetraphenylporphyrin // J. Chem. Soc., Chem. Comm. 1978. № 16. P. 681–682.
13. Laurence C., Gal J.-F. Lewis basicity and affinity scales. Data and measurement. Willey & Sons, Ltd, Chichester, UK., 2010. 460 p.
14. Laurence C., Graton J., Berthelot M., Ghomari M. J. El. The diiodine basicity scale: toward a general halogen-bond basicity scale // Chem. Eur. J. 2011. № 17. P. 10431–10444.
15. Tamaki H., Yagi S., Miyatake T. Synthetic tetrapyrroles complexing with Pyridine as a single axial ligand // Bioorg and Med. Chem. 1998. № 6. P. 2171–2178.

Andreev V. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sobolev P. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

COMPARISON OF THE NUCLEOPHILICITY OF N-DONOR LIGANDS IN THE INTERACTION WITH ACIDS OF BRONSTED-LOWRY AND ZINC-TETRA-PHENYL-PORPHYRIN IN APROTIC SOLVENTS

Nucleophilicity of the n-donor ligands in the interaction with 4-fluorophenol (acid Bronsted-Lowry) and Zn-TPP (Lewis acid) are compared. There is a linear correlation between the values of the stability constants determined by spectroscopic methods (electronic spectroscopy, nuclear magnetic resonance) in these scales in the absence of steric factors. Steric factors are more significant in coordination with Zn-TPP. The values of stability constants of complexes of Zn-TPP with n-donor ligands determined by calorimetry

are contrary to the electronic and steric factors. Currently the scale of basicity/nucleophilicity of using the coordination of Zn-TPP with n-donor ligands in chloroform is apparently the most convenient one. This model system allows one to quickly determine the kinetic (K , $\Delta\lambda$) and thermodynamic parameters (ΔH_0 , ΔS_0 and ΔG_0) by electronic spectroscopy, as well as to identify molecular complexes in the crystalline state by x-ray diffraction analysis.

Key words: coordination, zinc-tetraphenylporphyrin, nucleophilicity, basicity, electronic spectroscopy, acid Bronsted-Lowry, 4-fluorophenol

REFERENCES

1. Andreev V. P., Nizhnik Ya. P., Bezruchko D. G., Morozov A. K. Extra Coordination of Zn-Tetraphenylporphine with Pyridine, Quinoline, and Acridine N-Oxides // Russian journal of general chemistry. 2005. Vol. 75. Issue 8. P. 1309–1317.
2. Andreev V. P., Nizhnik Ya. P. Complexes of Pyridine and Quinoline N-Oxides with Boron Trifluoride: the ^1H NMR Study // Russian Journal of Coordination Chemistry. 2007. Vol. 33. № 9. P. 692–697.
3. Andreev V. P., Nizhnik Ya. P., Lebedeva N. Sh. New Basicity/Nucleophilicity Scale on the Basis of Parameters of Formation of Axial n,v-Complexes Derived from Tetraphenylporphyrinatozinc(II) and Base/Nucleophile as Ligand // Russian journal of organic chemistry. 2008. Vol. 44. № 6. P. 906–915.
4. Andreev V. P., Vapirov V. V., Nizhnik Ya. P., Tunina S. G., Sobolev P. S. Complex Formation of Tetraphenylporphyrinatozinc(II) and Nucleophilic Substitution Reactions with Pyridines and Pyridine N-Oxides // Russian Journal of Organic Chemistry. 2010. Vol. 46. № 10. P. 1563–1570.
5. Andreev V. P., Sobolev P. S. *Molekulyarnye kompleksy metalloporfirinov kak model'naya sistema issledovaniya donorno-aktseptornykh vzaimodeystviy n,v-tipa* [Molecular complexes of metalloporphyrins as model system of investigation of donor-acceptor interactions of n,v-type]. Petrozavodsk, 2015. 355 p.
6. Gubarev Yu. A., Lebedeva N. Sh., Andreev V. P. *Molekulyarnye kompleksy N-oksidov tsink(II)tetrafenilporfirinom. Termodinamicheskie i kineticheskie kharakteristiki* [Molecular complexes of N-oxides with zinc(II)tetraphenylporphine. Termodynamic and kinetic characteristics]. Germany: LAP Academic Publishing GmbH & Co. KG., 2011. 178 p.
7. Gubarev Yu. A., Lebedeva N. Sh., Golubev S. N., Andreev V. P., Kumeev R. S., V'yugin A. I., Al'per G. A. Determination of Stability of Molecular Complexes of Zinc(II) meso-Tetraphenylporphyrin with Heterocyclic N-Oxide and Pyridine by Different Methods // Macroheterocycles. 2013. Vol. 6. № 1. P. 106–110.
8. Dominguez D. D., King A. M. M. NMR study of metal-ligand interaction in doubly labeled ^{111}Cd meso-tetraphenylporphyrin($^{15}\text{N}_4$) // J. Magn. Res. 1978. Vol. 32. № 1. P. 161–165.
9. Foster R., Twisleton D. R. Nuclear Magnetic Resonance Determination of Association Constants of Electron Donor-Acceptor Complexes: the Effect of Reference Standards and the Behaviour of Mixed Donors // Rec. trav. chim. 1970. Vol. 89. P. 1020–1024.
10. Graton J., Berthelot M., Bessreau F. and Laurence C. An Enthalpic Scale of Hydrogen-Bond Basicity. 3. Ammonia, Primary, Secondary, and Tertiary Amines // J. Org. Chem. 2005. Vol. 70. P. 7892–7901.
11. Gurkka D., Taft R. W. Studies of hydrogen-bonded complex formation with p-fluorophenol. IV. The fluorine nuclear magnetic resonance method // JACS. 1969. Vol. 91. № 17. P. 4794–4801.
12. Gust D., Neal D. N. ^{15}N Nuclear magnetic resonance studies of ligand binding to Zinc tetraphenylporphyrin // J. Chem. Soc., Chem. Comm. 1978. № 16. P. 681–682.
13. Laurence C., Gal J.-F. Lewis basicity and affinity scales. Data and measurement. Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK., 2010. 460 p.
14. Laurence C., Graton J., Berthelot M., Ghomari M. J. El. The diiodine basicity scale: toward a general halogen-bond basicity scale // Chem. Eur. J. 2011. № 17. P. 10431–10444.
15. Tamaki H., Yagi S., Miyatake T. Synthetic tetrapyrroles complexing with Pyridine as a single axial ligand // Bioorg and Med. Chem. 1998. № 6. P. 2171–2178.

Поступила в редакцию 27.03.2015

ФРАНЦ АЛЕКСАНДРОВИЧ МИСЮН

кандидат медицинских наук, доцент кафедры госпитальной хирургии, лор-болезней, офтальмологии, стоматологии, онкологии, урологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
transophthtech@mail.ru

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ ВАПИРОВ

доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой общей химии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vapirov@petrsu.ru

ИННА ЮРЬЕВНА ПОРОМОВА

кандидат медицинских наук, доцент кафедры госпитальной хирургии, лор-болезней, офтальмологии, стоматологии, онкологии, урологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет, главный офтальмолог Республики Карелия (Петрозаводск, Российская Федерация)
poromova.5@yandex.ru

ИЛЬЯ ОЛЕГОВИЧ ГАВРИЛЮК

соискатель кафедры госпитальной хирургии, лор-болезней, офтальмологии, стоматологии, онкологии, урологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
iluaayaks@gmail.com

МИКРОХИРУРГИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС МИСЮНА ДЛЯ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ МЕТАЛЛОЗА РОГОВИЦЫ ГЛАЗА.

II. Устройства для проведения микрохирургических операций и микрофотовидеофиксации

Для проведения микрохирургических операций разработаны и изготовлены Станок с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций (СФМ), Микрохирургический фото-видеофиксирующий комплекс (МФК) и Устройство для проведения микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза (УМГ). СФМ обеспечивает жесткую фиксацию кролика, исключающую микросмещения, что позволяет проводить микрохирургические операции. МФК позволяет проводить микрохирургические операции с одновременной фотовидеофиксацией и разработать новые микрохирургические технологии внедрения микрочастиц в роговицу глаза. УМГ может быть использовано для фотофиксации динамики воспалительного или травматического процессов в переднем отрезке глаза, необходимой для коррекции проводимого лечения.

Ключевые слова: роговица глаза, микрохирургические устройства, микрофотовидеофиксация, микрохирургия

Ранее [1] нами были представлены результаты по разработке микрохирургического инструмента для внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного. Настоящая работа является продолжением исследований, опубликованных в [1], и посвящена разработкам устройств, которые необходимы для проведения микрохирургических операций на экспериментальных животных. Технические решения и изготовленные на их основе инструменты и устройства, представленные ранее [1] и в настоящей работе, позволили воспроизвести в эксперименте металлоз и проследить основные этапы его клинического течения.

Для проведения микрохирургических операций и микрофиксаций на роговице глаза нами

разработана и изготовлена серия устройств, в которую входят: Станок с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций, Микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс и Устройство для проведения микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза.

Станок с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций

Непременным требованием к проведению микрохирургической операции и микрофотофиксации является жесткая фиксация животного, которая исключает даже малейшие его движения. Отсутствие для этих целей промышленно изготавливаемых станков определяет актуальность разработок подобных устройств.

Опыт длительной работы по проведению микрохирургических операций на экспериментальных животных позволил выработать основные технические требования к станку для фиксации, которые должны обеспечить:

- устойчивое положение станка, исключающее микросмещения;
- регулирование параметров высоты, угла наклона станка и его фиксирующих устройств;
- жесткость фиксирования туловища, головы и морды животного;
- антакоррозионную стойкость материала станка к действию внешних факторов.

В соответствии с предъявляемыми требованиями нами разработан и изготовлен Станок с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций (СФМ), на который оформляется заявка на патентную защиту.

Станок изготовлен из нержавеющей стали и состоит из двух горизонтально расположенных пластин (1), соединительного устройства между ними (1а, 2), устройства для фиксации головы и морды кролика (3) и четырех ножек с подножками (4).

Верхняя пластина является ложем для кролика и снабжена устройствами для фиксации туловища, головы и морды. Передняя часть прямоугольной пластины переходит в конусовидное сужение, что позволяет разместить глаза кролика в пределах фокуса щелевой лампы.

Фиксация тела осуществляется за счет растяжки четырех лап бинтами, которые привязываются к фиксаторам грибовидной формы, впаянным в боковую часть пластины. Дополнительно средняя часть туловища фиксируется широкой лентой к пластине. Такая комбинированная фиксация туловища полностью исключает его движение.

Снизу к пластине в ее передней и задней частях приварены две стойки треугольной формы

(1а). Такие же стойки приварены к верхней части нижней пластины. Вершины стоек соединены регулируемой резьбовой фиксацией (2). Это позволяет дозированно поворачивать верхнюю пластину по часовой и против часовой стрелки, придавая нужное для экспериментатора положение кролика.

Снизу к нижней пластине на резьбе прикручены четыре цилиндрические съемные ножки (4). К каждой ножке снизу сделано резьбовое отверстие, куда вкручивается дополнительный тонкий регулятор высоты и наклона станка.

В передней части конусовидного сужения смонтировано устройство для фиксации морды и головы кролика (рис. 2). Оно состоит из подбородника (1), который в трех местах подвижно фиксирован к пластине. Такая фиксация позволяет дозированно смещать подбородник «вперед-назад» в соответствии с длиной животного. Передняя часть подбородника дозированно смещается «вверх-вниз» соответственно размеру головы. Через отверстия в подбороднике проходят две подвижные вертикальные стойки (2), которые фиксируют голову кролика с боков. На стойки надевается пластина с изгибом под голову (3), которая прижимает ее к подбороднику. Все это позволяет жестко зафиксировать голову кролика независимо от ее размера и придать ей необходимое положение.

Фиксатор морды представлен полой конструкцией, изготовленной из жесткого полимера, который одет на подбородник и дозированно по нему смещается.

Микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс

Разработанный нами Микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс (МФК) позволяет проводить микрохирургические операции

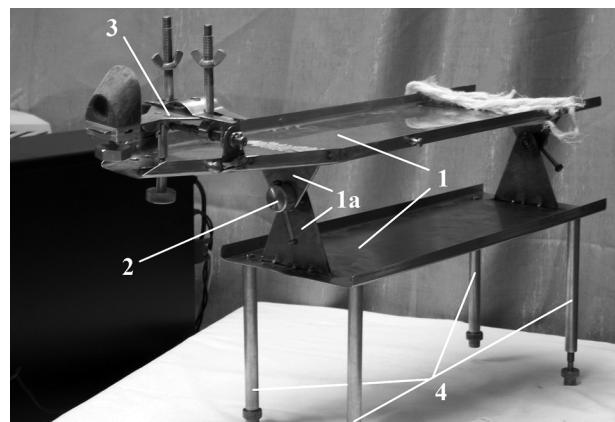


Рис. 1. Станок с жесткой фиксацией кролика для проведения микрохирургических операций:
1 – горизонтальные пластины, 1а – стойки, 2 – фиксатор стоек, 3 – устройство для фиксации головы и морды кролика, 4 – ножки с подножками

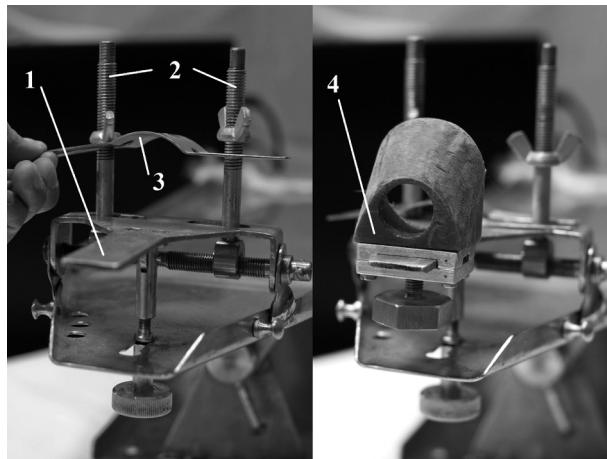


Рис. 2. Устройство для фиксации головы и морды кролика: 1 – подбородник, 2 – подвижные вертикальные стойки, 3 – пластина с изгибом под голову, 4 – фиксатор морды

с одновременной фотовидеофиксацией и может быть широко использован как в клинике, так и при экспериментальных исследованиях.

Техническим результатом использования МФК является возможность проведения операции с одновременной фотовидеофиксацией, устранения видеопомех, максимальной информативности изображений, позволяющих разработать и задокументировать оптимальную технику проведения микрохирургических операций.

МФК (рис. 3) состоит из щелевой лампы, USB-микроскопа с программным обеспечением и компьютера.

Щелевая лампа предназначена для исследования под увеличением тонких структур тканей глаза. Конструктивные особенности щелевой лампы позволяют работать в горизонтальной плоскости и получать биомикроскопический срез на роговице глаза, под контролем которого можно проводить дозированное хирургическое вмешательство в поверхностных средних и глубоких слоях роговицы глаза при ее толщине 1–3 мм. Это позволило применить щелевую лампу в качестве операционного микроскопа при проведении экспериментальных исследований

на животных. Однако щелевая лампа не позволяет провести фотовидеофиксацию. С этой целью нами использован цифровой USB-микроскоп, который в данном комплексе представляет вторую оптическую систему с широким диапазоном оптических увеличений, что позволяет рассмотреть мельчайшие структуры тканей глаза. Хорошее светодиодное освещение дает возможность получить информативную контрастность микроструктур и качественную цветную фотовидеофиксацию. USB-микроскоп крепится на корпусе бинокулярного микроскопа щелевой лампы так, что его фокус постоянно совмещен с фокусом бинокулярного микроскопа, обеспечивая их работу в едином временном режиме.

Информация с цифрового USB-микроскопа поступает на персональный компьютер, где она накапливается, обрабатывается и визуализируется.

Конструктивные особенности микрохирургического фотовидеофиксирующего комплекса позволили получить следующие технические результаты:

- совмещенные фокусы бинокулярного микроскопа и цифрового USB-микроскопа дали

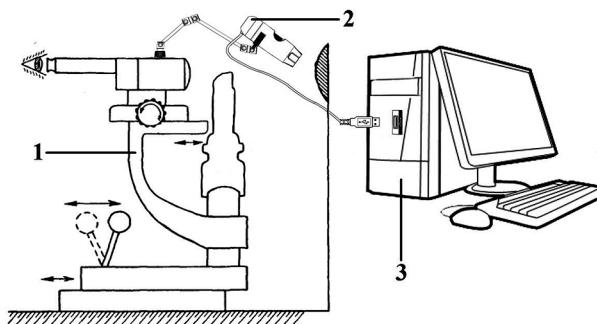


Рис. 3. Микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс: 1 – щелевая лампа, 2 – USB-микроскоп, 3 – компьютер

возможность проводить операцию с одновременной фотовидеофиксацией;

- направление оптической оси цифрового USB-микроскопа не по горизонтали, как у бинокулярного микроскопа щелевой лампы, а сверху вниз исключает затруднения фотофиксации из-за закрытия микрораны инструментом или рукой;
- дополнительное светодиодное освещение зоны хирургического вмешательства дало лучшую контрастность микроструктур, что позволило получить наибольшую информативность фотовидеофиксации;
- просмотр и анализ фотовидеосъемок проведенных микрохирургических операций позволил устранить ошибки и разработать оптимальную технику их проведения.

На микрохирургический фотовидеофиксирующий комплекс оформляется заявка на патентную защиту.

Устройство для микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза

Микрофотофиксация необходима как в экспериментальных, так и клинических исследованиях. Высокая стоимость фотощелевой лампы не позволяет ее широко использовать в экспериментальной работе. Для решения этой проблемы нами технически разработано и изготовлено Устройство для микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза (УМГ), которое защищено патентом на полезную модель [2].

УМГ (рис. 4) состоит из гидравлического столика (1), лицевого устава (2), а также изготовленной нами микрофотофиксирующей конструкции. Микрофотофиксирующая конструкция представлена двумя вертикальными цилиндрическими стойками (3а), поперечиной (3б) и платформой для фотоаппарата (3в).

Гидравлический столик имеет регулируемую высоту подъема.

Лицевой устав крепится к столику винтом, предназначен для фиксации головы больного в области подбородка и лба и позволяет дозированно передвигать голову больного «вверх-вниз».

Две вертикальные цилиндрические стойки (3а) жестко крепятся к гидравлическому столику.

Поперечина (3б) с впаянными по ее краям полыми цилиндрами (3), внутренний диаметр которых соответствует наружному диаметру стоеч, одевается на них. Винты полых цилиндров позволяют фиксировать поперечину в нужном положении.

Нижняя часть платформы фотоаппарата (II) подвижно крепится к поперечине, обеспечивая тем самым дозированное смещение фотоаппарата «влево-вправо». Верхняя часть платформы, к которой крепится фотоаппарат, представляет собой подвижную пластину (I), смещающуюся «вперед-назад» с помощью микровинта (III), осуществляя микрофокусировку фотоаппарата.

За счет микрофотофиксации это устройство позволяет получить четкое изображение тонких микроструктур, особенно в роговице и радужной оболочке глаза. УМГ клинически апробировано на базах курса глазных болезней Петрозаводского государственного университета и глазного отделения Республиканской больницы имени В. А. Баранова и показало высокую информативность, достоверность микрофотофиксации и возможность его экспериментального и клинического применения. Предлагаемое УМГ может быть использовано для фотофиксации динамики воспалительного или травматического процессов в переднем отрезке глаза, необходимой для коррекции проводимого лечения.

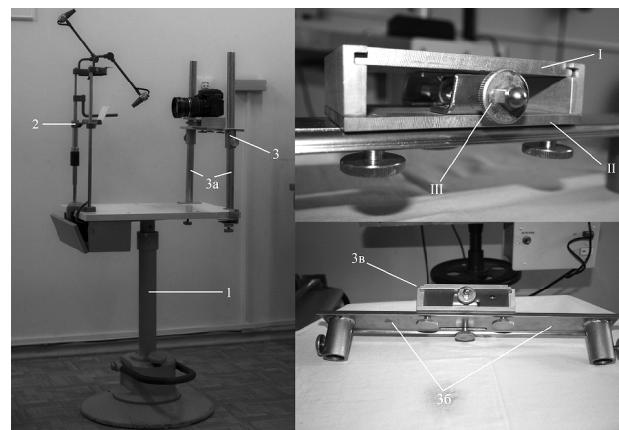


Рис. 4. Устройство для микрофотофиксации состояния переднего отрезка глаза: 1 – гидравлический столик, 2 – лицевой устав, 3 – фиксатор фотоаппарата, 3а – вертикальные цилиндрические стойки, 3б – поперечина, 3в – платформа для фотоаппарата (I – верхняя пластина, II – нижняя пластина, III – микровинт)

Многочисленные экспериментальные исследования показали высокий технический уровень предложенных устройств, позволили разработать несколько новых микрохирургических технологий внедрения микрочастиц

в роговицу глаза экспериментального животного и проследить динамику развития металлоза. Эти инновационные технологии будут представлены в следующих публикациях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мисюн Ф. А., Вапиrow B. B., Поромова И. Ю., Гаврилюк И. О. Микрохирургический комплекс Мисюна для воспроизведения и изучения металлоза роговицы глаза. I. Микрохирургический инструмент для внедрения микрочастиц в роговицу глаза экспериментального животного // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 20015. № 8 (153). С. 105–110.
2. Устройство для фиксации микроструктур переднего отрезка глаза. Патент на полезную модель № 130822 от 10 августа 2013 г. Патентообладатель: ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет» RU. Авторы: Мисюн Ф. А. (RU), Поромова И. Ю. (RU), Гаврилюк И. О. (RU), Мешков В. В. (RU).

Misyun F. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Vapirov V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Poromova I. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Gavril'yuk I. O., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

MISYUN'S MICROSURGICAL COMPLEX FOR REPRODUCTION AND RESEARCH OF CORNEAL METALLOYSIS

II. Devices for microsurgical operations and micro photo/video recording

The authors have designed and made a Bench for hard fixation of a rabbit for microsurgical operations (BFM), a Microsurgical photo/video recording complex (MPC) and a Device for Micro photo recording of an Eye forepart condition (DME). BFM ensures fixation of a rabbit, preventing its microdisplacements. MPC enables microsurgical operations together with photo/video recording and new microsurgical technologies development of micro particles inculcation into the cornea of an eye. DME can be used for photo recording of inflammatory or traumatic processes dynamics in the forepart of an eye to correct the conducted treatment.

Key words: cornea, eye, microsurgical devices, micro photo/video recording, microsurgery

REFERENCES

1. Misyun F. A., Vapirov V. V., Poromova I. Yu., Gavril'yuk I. O. Misyun's microsurgical complex for reproduction and research of corneal metallosis. I. Microsurgical tool for inculcation micro particles to the eye's cornea of experimental animal [Mikrokhirurgicheskiy kompleks Misyuna dlya vosproisvedeniya i izucheniya metallosa rogovitsy glaza. I. Microkhirurgicheskiy instrument dlya vnedreniya mikrochastits v rogovitsu glaza eksperimental'nogo zhivotnogo]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2015. № 8 (153). P. 105–110.
2. Ustroystvo dlya fiksatsii mikrostruktur perednego otrezka glaza. Patent na poleznuyu model' № 130822 ot 10.08.2013 [A device for fixation of microstructures of the forepart of an eye]. Misyun F. A., Poromova I. Yu., Gavril'yuk I. O., Meshkov V. V.

Поступила в редакцию 01.03.2016

ОЛЬГА ПЕТРОВНА КОМКОВА

старший преподаватель кафедры неврологии, психиатрии и микробиологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

vanlis@petrsu.ru

АНТОНИНА МИХАЙЛОВНА ОБРАЗЦОВА

кандидат медицинских наук, доцент кафедры неврологии, психиатрии и микробиологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

vanlis@petrsu.ru

НАТАЛЬЯ АНАТОЛЬЕВНА СИДОРОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры неврологии, психиатрии и микробиологии Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

vanlis@petrsu.ru

АНТИЛИЗОЦИМНАЯ АКТИВНОСТЬ *ESCHERICHIA COLI*, ВЫДЕЛЕННОЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ЕСТЕСТВЕННОЙ ЦИРКУЛЯЦИИ ВИДА*

Биологические и экологические особенности большинства видов условно-патогенной микрофлоры часто связывают с феноменом персистенции. В качестве объективного маркера персистенции *Escherichia coli* в организме человека и воде поверхностных водоемов предлагается использовать антилизоцимную активность (АЛА), а также связь антилизоцимного признака с функциональными и биохимическими характеристиками бактерий. С помощью определения частоты и интенсивности АЛА и адгезивных свойств *E. coli* описаны специфические биопрофили микроорганизма и установлена степень распространения антилизоцимной активности на разных этапах естественной циркуляции вида.

Ключевые слова: лизоцим, антилизоцимная активность, факторы персистенции, *Escherichia coli*

ВВЕДЕНИЕ

Отсутствие объективной информации о биологических и экологических особенностях условно-патогенных микроорганизмов часто связывают с фенотипическим полиморфизмом, возникающим вследствие длительной персистенции видов в биотических и абиотических объектах окружающей среды. По мнению О. В. Бухарина [6], объективным маркером персистенции многих бактерий может являться активность деградации лизоцима – гуморального фактора неспецифической резистентности макроорганизма. Лизоцим в норме содержится в различных биологических жидкостях; обладает свойствами мурамидазы, катализирует гидролиз β -1-4-гликозидных связей между N-ацетилглюкозамином и N-ацетилмурамовой кислотой, что приводит к разрушению пептидогликана в составе клеточных стенок бактерий [11]. К настоящему времени у многих патогенных и условно-патогенных бактерий обнаружена способность связывать лизоцим и проявлять АЛА [6], [7], [8]. АЛА выявлена у большинства представителей семейства *Enterobacteriaceae*: шигелл, сальмо-

нелл, эшерихий, иерсений и др. Установлено, что данный биологический феномен связан с секрецией специфического антилизоцимного фактора, что коррелирует с внутриклеточным паразитированием и более выражено у микробных культур с высоким уровнем АЛА [4]. АЛА, опосредованная плазмидой с молекулярной массой 50–60 МД, обнаружена у *Klebsiella pneumoniae*; описан механизм возникновения антилизоцимной активности и его роль в формировании множественных биотических связей между различными видами микроорганизмов в природных экосистемах [1]. Однако нет достаточных сведений о роли АЛА на разных этапах естественной циркуляции полигастальных и убиквитарных видов условно-патогенных микроорганизмов. В связи с выше-сказанным целью данного исследования явилась оценка антилизоцимной активности *Escherichia coli*, изолированной из организма человека (естественной среды развития) и воды поверхностных водоемов (среды переживания бактерий).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования использованы репрезентативные клоны *Escherichia coli*, выделенные

из организма человека ($n = 264$) и микрофлоры Петрозаводской ($n = 65$) и Кондопожской губы ($n = 70$) Онежского озера в течение 2013–2015 годов. Из 399 культур 134 штамма явились клиническими, так как изолированы в чистую культуру от лиц с различными патологиями желудочно-кишечного тракта. Группу сравнения составили штаммы, выделенные от практически здоровых людей ($n = 130$). Видовая идентификация *E. coli* проводилась с помощью Chromacult Coliform Agar (фирмы Merck KGaA, Германия), культивирование осуществлялось на стандартных средах. Определение частоты и интенсивности АЛА проводилось фотометрическим методом [4] в диапазоне концентрации лизоцима от 1 до 10 мкг/мл. Для эксперимента использовали суточную культуру *Escherichia coli*. Для определения антилизоцимной активности использовался коммерческий препарат лизоцима отечественного производства, а в качестве тест-культуры – штамм *Micrococcus luteus*, предварительно обработанный трилоном Б. Об уровне АЛА судили по степени лизиса суспензии тест-культуры микрококка. Для оценки уровня антилизоцимной активности использованы следующие критерии: низкий уровень – антилизоцимная активность 1–2 мкг/мл, средний – 3–6 мкг/мл, высокий – выше 6 мкг/мл. Параллельно изучались адгезивные свойства *E. coli* по методу В. И. Брилис с соавторами [3], оценивались параметры СПА – количество бактериальных клеток, адгезированное на одном эритроците; КУА – коэффициент участия эритроцитов и ИАМ – индекс адгезии микроорганизмов. Статистическая обработка фактического материала предусматривала расчет среднего арифметического значения признака M , ошибки средней арифметической m и среднего квадратичного отклонения σ .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Важной отличительной особенностью микробных сообществ является их способность быстро реагировать на изменение качества окружающей среды фенотипическим полиморфизмом комплекса физиологических и биохимических признаков. В результате исследований установлено, что для клинических вариантов *E. coli* и культур в составе микрофлоры воды открытого водоема характерно значительное изменение физиологической и ферментативной активности (табл. 1). Способность к сбраживанию глюкозы до газа проявилась лишь у 65 % *E. coli*, выделенной от лиц с патологиями ЖКТ. В составе микрофлоры Петрозаводской губы обнаружено 58 %, а в составе микрофлоры Кондопожской губы – 42 % подобных вариантов. Минимальная способность

Таблица 1
Функциональная и ферментативная активность изолятов *Escherichia coli*, %

Показатель	Группа сравнения ($n = 130$)	Больные с патологией ЖКТ ($n = 134$)	Вода открытого водоема	
			Петрозаводская губа ($n = 65$)	Кондопожская губа ($n = 70$)
Сбраживание глюкозы (Γ^*)	97	65	58	42
Сбраживание лактозы	95	53	64	51
Образование индола	99	62	53	43
Подвижность	84	57	54	47

Примечание. Γ^* – сбраживание глюкозы до газа.

к гидролизу лактозы (51 %), аммонификации белков до индола (43 %) и подвижности (47 %) обнаружена у штаммов, выделенных из микрофлоры воды Кондопожской губы Онежского озера.

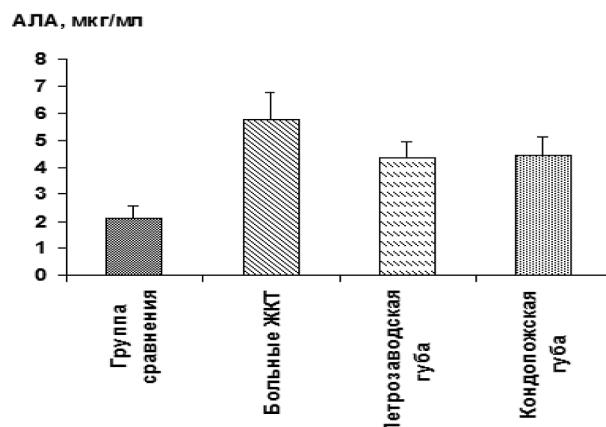
У подавляющего большинства микроорганизмов определялась АЛА – $71,768 \pm 0,11$ % (286). Способность инактивировать лизоцим выявлена для 28,5 % культур *E. coli* из группы сравнения, 80 % – из Петрозаводской губы Онежского озера, 90 % – из Кондопожской губы. Для клинических изолятов *Escherichia coli* установлена 100-процентная антилизоцимная активность (при $P < 0,01$) (табл. 2).

Таблица 2
Распространение АЛА у выделенных культур *Escherichia coli*

Источник выделения	Число штаммов с АЛА	Частота АЛА, %	АЛА, мкг/мл е. о. п.
Группа сравнения	37	28,5	$0,067 \pm 0,010$
Больные с патологией ЖКТ	134	100	$0,256 \pm 0,014$
Петрозаводская губа Онежского озера	52	80	$0,211 \pm 0,011$
Кондопожская губа Онежского озера	63	90	$0,219 \pm 0,012$

Проведенные исследования позволили установить средние значения исследуемых признаков. Динамика величины антилизоцимной активности *Escherichia coli* в зависимости от этапа циркуляции вида представлена на рисунке. Наиболее выраженная антилизоцимная активность с высокими и умеренными значениями показателя обнаружена у вариантов *E. coli*, выделенной из организма людей с различными патологиями ЖКТ. У 64,9 % (87 штаммов) антилизоцимная активность находилась в пределах 5–6 мкг/мл, у 29,1 % (39 штаммов) – 4 мкг/мл, у 5,9 % (8 штаммов) – 3 мкг/мл.

Адгезия является основным механизмом для инициации формирования микробных биопленок как в организме человека и животных, так и в



Антилизоцимная активность *Escherichia coli*, выделенной на разных этапах циркуляции вида

объектах окружающей среды [9]. С помощью исследования адгезивного потенциала исследуемых групп *E. coli* установлено, что ИАМ, выделенных из организма больных людей ($6,27 \pm 1,49$), в два раза превышал значения для группы сравнения – $3,24 \pm 0,64$ и в полтора раза был выше значений для *E. coli*, выделенной из микрофлоры воды Онежского озера ($4,11 \pm 1,24$ и $5,29 \pm 1,37$). Полученные данные соответствовали СПА – количеству бактериальных клеток, которые адгезировались на одном эритроците. СПА для группы сравнения составил $1,5 \pm 0,62$, для лиц с патологией ЖКТ – $4,2 \pm 1,6$, а для *E. coli*, выделенной из микрофлоры воды Онежского озера, – $3,7 \pm 2,2$ и $3,2 \pm 1,9$ (табл. 3). Коэффициент участия эритроцитов в адгезии изменялся от $73 \pm 8,7$ (группа сравнения) до $92 \pm 6,4$ (лица с патологией ЖКТ).

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований установлено, что биопрофиль *Escherichia coli*, выделенной на различных этапах циркуляции вида – организма человека и воды поверхностных водоемов – характеризуется наличием комплекса

Таблица 3
Адгезивная активность выделенных культур *Escherichia coli*

Источник выделения	СПА	КУА	ИАМ
Группа сравнения	$1,5 \pm 0,62$	$73 \pm 8,7$	$3,24 \pm 0,64$
Больные с патологией ЖКТ	$4,2 \pm 1,6$	$92 \pm 6,4$	$6,27 \pm 1,49$
Петрозаводская губа Онежского озера	$3,7 \pm 2,2$	$86 \pm 7,2$	$4,11 \pm 1,24$
Кондопожская губа Онежского озера	$3,2 \pm 1,9$	$82 \pm 6,9$	$5,29 \pm 1,37$

факторов персистенции, включающего как антилизоцимную, так и адгезивную активность. Высокие значения показателя деградации лизоцима, характерные для эшерихий, выделенных у лиц с патологией ЖКТ, можно объяснить воспалительными процессами в области слизистой оболочки кишечника, сопряженными с усиленной секрецией экзокриноцитами толстой кишки эндогенного лизоцима. Нахождение *E. coli* в среде переживания бактерий – воде открытого водоема – связано с освоением новой экологической ниши, что, вероятно, и приводит к компенсаторному увеличению антилизоцимной активности. Причем выраженность АЛА для штаммов, выделенных из организма людей с нарушениями ЖКТ, оказалась значительно выше, чем для культур, выделенных от людей из группы сравнения ($P < 0,01$). Можно предположить, что обнаруженная активность вида в отношении деградации лизоцима направлена на активацию адгезии и переживание эшерихий в соответствующей экологической нише. Этому способствует также изменение функциональной и биохимической активности вида, персистирующего в водоеме и в макроорганизме с микроэкологическими нарушениями. Полученные результаты согласуются с данными других авторов [2], [5], [10] и необходимы для правильного понимания биологических и экологических особенностей условно-патогенных микроорганизмов, имеющих различные этапы циркуляции видов в природе.

* Работа проводилась в соответствии с НИР Лаборатории доклинических исследований, клеточной патологии и регуляции Института высоких биомедицинских технологий ПетрГУ по направлению «Исследование биологической активности убиквитарных и полигастальных форм микроорганизмов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бозиев В. Б. Антилизоцимная активность энтеробактерий: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 1995. 16 с.
- Бочкарева О. П., Красноженов Е. П., Гольдберг В. Е., Дубовцева С. В., Подоплекин Д. М., Симолина Е. И. Функциональные и биологические свойства *Escherichia coli*, выделенной от больных раком легких // Сибирский онкологический журнал. 2014. № 14. С. 44–47.
- Брилис В. И., Брилене Т. А., Ленцнер Х. П., Ленцнер А. А. Методика изучения адгезивного процесса микроорганизмов // Лабораторное дело. 1986. № 4. С. 210–212.
- Бухарин О. В., Усвяцов Б. Я., Малышкин А. П., Немцева Н. В. Метод определения антилизоцимной активности микроорганизмов // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1984. № 2. С. 27–28.

5. Бухарин О. В., Усвятов Б. Я. Бактерионосительство (медицинско-экологический аспект). Екатеринбург: УрОРАН, 1996. 206 с.
6. Бухарин О. В. Персистенция патогенных бактерий: теория и практика // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 2000. № 4. С. 4–7.
7. Бухарин О. В., Валышев А. В., Елагина Е. Е. Антилизоцимная активность анаэробных бактерий фекальной микрофлоры человека // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 2000. № 5. С. 20–22.
8. Бухарин О. В. Персистенция микроорганизмов. Екатеринбург: УрОРАН, 2009. 366 с.
9. Грузина В. Д. Коммуникативные сигналы бактерий // Антибиотики и химиотерапия. 2003. Т. 48. № 10. С. 32–39.
10. Ляшенко И. Э. Факторы персистенции *Escherichia coli*: Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. Оренбург, 1995. 23 с.
11. Комкова О. П., Образцова А. М., Сидорова Н. А. Основы конституционального иммунитета. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2004. 53 с.

Komkova O. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Obraztsova A. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sidorova N. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ANTILYZOCYME ACTIVITY OF *ESCHERICHIA COLI*, ALLOCATED AT DIFFERENT STAGES OF SPECIES NATURAL CIRCULATION

Biological and ecological characteristics of most types of potentially-pathogenic microorganisms still remain studied insufficiently, the fact often associated with the phenomenon of persistence. Antilyzocyme activity (ALA) and association of antilyzocyme tag with functional and biochemical characteristics of bacteria are proposed to be used as an objective marker of persistence of *Escherichia coli* in the human body and surface waters of reservoirs. Specific microorganism bioprofiles have been described and the degree of antilyzocyme activity spread at different stages of natural species circulation has been established using determined values of frequency and intensity of ALA and adhesive properties of *E. coli*.

Key words: lyzocyme, antilyzocyme activity, persistence factors, *Escherichia coli*

REFERENCES

1. Boziev V. B. *Antilizotsimnaya aktivnost' enterobakteriy: Aftoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Antilyzocyme activity of enterobacteria: Author's abst. PhD. biol. sci. diss]. Rostov-on-Don, 1995. 16 p.
2. Bochkareva O. P., Krasnoshenov E. P., Gol'dberg V. E., Dubovtseva S. V., Podoplekin D. M., Simolina E. I. Functional and biological properties of *Escherichia coli* gathered from patients with lung cancer [Funktional'nye i biologicheskie svoystva *Escherichia coli*, vydelennykh ot bol'nykh rakom legkikh]. *Sibirskiy onkologicheskiy zhurnal*. 2014. № 14. P. 44–47.
3. Brilis V. I., Brilene T. A., Lentsner K. H. P., Lentsner A. A. Technique of microorganisms adhesive process research. [Metodika izucheniya adgezivnogo protessa mikroorganizmov]. *Laboratornoe delo*. 1986. № 4. P. 210–212.
4. Buharin O. V., Usyatsov B. Ya., Malyshkin A. P., Nemtseva N. V. A method of determining the antilyzocyme activity of microorganisms [Metod opredeleniya antilizotsimnoy aktivnosti mikroorganizmov]. *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunologii*. 1984. № 2. P. 27–28.
5. Buharin O. V., Usyatsov B. Ya. *Bakterionositel'stvo (mediko-biologicheskiy aspect)* [Bacteria carrying (biomedical aspect)]. Ekaterinburg, UrORAN Publ., 1996. 206 p.
6. Buharin O. V. Persistence of pathogenic bacteria: theory and practice [Persistentsiya patogennykh bakteriy: teoriya i praktika]. *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunologii*. 2000. № 4. P. 4–7.
7. Buharin O. V., Valyshev A. V., Elagina E. E. Antilysozyme activity of anaerobic bacteria from fecal microflora in man [Antilizotsimnaya aktivnost' anaerobnykh bakteriy fekal'noy mikroflory cheloveka]. *Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunologii*. 2000. № 5. P. 20–22.
8. Buharin O. V. *Persistentsiya mikroorganizmov* [Persistence of microorganisms]. Ekaterinburg, UrORAN Publ., 2009. 366 p.
9. Gruzina V. D. Bacteria communicative signals [Kommunikativnye signaly bakteriy]. *Antibiotiki i khimioterapiya*. 2003. Vol. 48. № 10. P. 32–39.
10. Lashenko I. E. *Faktory persistentsii Escherichia coli: Aftoref. diss. ... kand. med. nauk* [The persistence factors of *Escherichia coli*: Author's abst. PhD. med. sci. diss]. Orenburg, 1995. 23 p.
11. Komkova O. P., Obraztsova A. M., Sidorova N. A. *Osnovy konstitutusional'nogo immuniteta* [The foundations of autarcesis]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2004. 53 p.

Поступила в редакцию 05.11.2015

ИРИНА АЛЕКСЕЕВНА ЛЕПЕШЕВА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехники, рыбоводства и товароведения агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

lepesheva.irina@yandex.ru

Рец. на кн.: Болгов, Анатолий Ефремович. Айрширы в XXI веке / А. Е. Болгов ; М-во образования и науки Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. проф. образования Петрозавод. гос. ун-т. – Петрозаводск : Издательство ПетрГУ, 2015. – 99 с.

Монография А. Е. Болгова «Айрширы в XXI веке» является результатом многолетней исследовательской работы автора над проблемами разведения и селекции айрширского скота. Изучен и проанализирован большой объем публикаций отечественных и зарубежных авторов. Нельзя не отметить актуальность работы, основанную на растущем интересе производителей молока к альтернативным голштинской конкурентоспособным молочным породам.

Популярность голштинской породы в мировом селекционном процессе, использование интенсивных методов селекции способствовали не только увеличению поголовья животных этой породы, росту удоя до 10800 кг молока, но и высокому уровню скрытого инбридинга. Следствием этого явилось снижение функциональных качеств голштинских коров, прежде всего плодовитости и здоровья. Распространенными проблемами при разведении голштинов являются трудные отели, послеродовые осложнения, сокращение сроков продуктивного использования. Для реализации продуктивного генетического потенциала животным этой породы требуются идеальные условия содержания. Голштинский скот является носителем рецессивного генетического дефекта, так называемого комплексного порока позвоночника (CVM – complex vertebral malformation). В связи с этим заслуживают особого внимания молочные породы, экономическая эффективность использования которых основана не только на высокой продуктивности, но и на хороших показателях воспроизводства, меньших ветеринарных затратах, лучшем использовании корма.

Айрширская порода коров – одна из распространенных пород молочного направления в мире. Несмотря на всеобщую «голштинизацию» дойного поголовья в последние десятилетия, айрширы уверенно удерживают одну из лидирующих позиций на рынке молочной продукции. Это не только высокопродуктивное животное с

уникальными экстерьерными особенностями, но и отличающееся высокими адаптивными, хорошими фертильными качествами, продуктивным долголетием.

В монографии представлен обзор современного состояния айрширской породы крупного рогатого скота в разных странах мира, особенно в странах Европейского Севера. Показаны ее отличительные особенности, конкурентоспособность в сравнении с другими породами молочного скота.

На родине, в Великобритании, современная айрширская корова имеет ярко выраженный молочный тип. По основным показателям молочной продуктивности (7107 кг молока за 305 дней лактации с 4,09 % жира) среди разводимых здесь пород молочного скота айрширы занимают третье место.

Отмечено, что в Канаде и США в результате специфической селекции выведен обильномолочный со средней жирностью молока высокорослый тяжеловесный тип айрширов, приближающийся к модельному типу голштинской породы. По численности (14 тыс. голов) и удою молока (7775 кг) айрширские коровы в Канаде занимают третью позицию. Конкурентным преимуществом породы здесь считают ее здоровье, низкое содержание соматических клеток в молоке, лучшие воспроизводительные способности, продуктивное долголетие. В перспективе основными параметрами для породы являются: удой 12 тыс. кг молока в год с содержанием жира 4,0 % и белка 3,5–3,75 %. Американские айрширы уступают канадским по удоиности, содержанию и продукции компонентов молока. В период 2005–2012 годов уровень удоев коров не изменился и составлял примерно 7000 кг молока. В связи с этим конкурентоспособность американских айрширов в XXI веке существенно снизилась. По основным показателям молочной продуктивности они превосходят только шортгорнскую породу. Что касается показателей плодовитости, здоровья, продолжительности

продуктивного долголетия, то айрширские коровы превосходят голштинских, а по устойчивости к маститу – все разводимые в США молочные породы скота. Основополагающими признаками селекции айрширов в Канаде и США являются убой и тип телосложения. При оценке животных рассчитывается генетический показатель, выражаемый в «нетто-долларах ценности», который позволяет определить возможный доход от жизненного использования потомства конкретного животного. Индекс жизненной прибыли NM\$ показывает, насколько рентабельным будет производство молока от среднестатистической дочери пробанда. В него включены показатели молочной продуктивности и воспроизводства, параметры экстерьера и содержания в молоке соматических клеток. Эти материалы отличаются новизной и могут повысить уровень знаний отечественных специалистов-айршироведов в области самой результативной американской селекции.

Показано, что айрширы оказали большое влияние на формирование и развитие молочного скотоводства в Швеции и Норвегии. Генетический вклад айрширской породы в красный шведский и красный норвежский скот составил 30 и 11,4 % соответственно. Животные этих пород превосходят голштинов по показателям сухих веществ молока, но уступают по удою. При этом разница между красным шведским скотом и голштинами по суммарной продукции жира и белка составляет лишь 4,8 %. Обе популяции красного скота отличает лучшая по сравнению с голштинами воспроизводительная способность. У шведских красных коров значительно реже регистрируется смертность телят при отелах – 5,6 % и трудные отелы – 3,9 % против 10,6 и 6,8 % у голштинок.

О хороших акклиматизационных способностях айрширской породы свидетельствуют данные автора по разведению их в таких странах, как ЮАР, Кения, Новая Зеландия, Австралия. Понятно, что конкурентоспособность айрширов в этих странах нуждается в существенном повышении.

Подробно рассмотрены особенности айрширов, специфика селекции и современные тенденции совершенствования породы в Финляндии. Здесь создана самая крупная, насчитывающая 140 тыс. голов, популяция айрширского скота. Как отмечает автор, кроме конкурентно высокой продуктивности – убой 8571 кг молока с 4,28 % жира и 3,44 % белка, финские айрширы характеризуются крупностью, отличной формой и здоровьем вымени, легкостью отелов, крепостью конечностей и копытного рога, высокой адаптационной и акклиматизационной способностью. Такие результаты были достигнуты благодаря

проводимой в течение более 30 лет в североевропейских странах селекционной программе, заключающейся в оптимизации сочетания высокой продуктивности коров с плодовитостью и устойчивостью к заболеваниям. Преследуя единую цель разведения – повышение конкурентоспособности и создание возможностей для работы с крупными популяциями для наиболее эффективного обеспечения фермеров генетическим материалом, гарантирующим максимальную рентабельность, племенные компании Дании, Швеции и Финляндии объединились в совместную племенную организацию – *VikingGenetics*. Уникальным направлением деятельности компаний на сохранение и дальнейшее развитие красных пород скота – финского айршира, красной шведской и красной датской пород, основу которых составляют айрширы, и во избежание близкого инбридинга является программа «Красный Викинг» (*Viking Red*). На сегодняшний момент Североевропейская является самой высокоудойной в мире группой красного молочного скота. Средняя продуктивность животных составляет 8667 кг молока. Быки красных пород от *VikingGenetics* стабильно занимают первые места в международных рейтингах *INTERBULL* по айрширской группе.

В монографии отражены основные этапы формирования отечественной популяции айрширской породы скота. Приведены данные, характеризующие айрширский скот в России как высокопродуктивную и конкурентоспособную породу. Среди разводимых в стране пород удельный вес айрширского скота, по данным 2013 года, невысок – 2,77 %. Однако айрширские коровы занимают второе место по показателям молочной продуктивности, уступая голштинам по удою и продукции компонентов молока, коровам ярославской породы по содержанию жира в молоке. Средний убой айрширских коров в России составляет 5827 кг, в лучшем племенном стаде племзавода «Новоладожский» – 8209 кг молока. В числе других достоинств отечественных айрширов автор отмечает лучшие, чем у голштинов, показатели воспроизводства и продуктивное использование.

Особое место в монографии отведено вопросу создания карельской популяции айрширов в России. Автором изложены этапы формирования, научных исследований по эффективности скрещивания айрширского скота с улучшаемыми породами, изучению и совершенствованию продуктивных, племенных и технологических качеств айрширов. В результате этой работы

к концу 1985 года была сформирована лучшая в стране популяция айрширского скота.

В начале 2000-х годов на этапе, который характеризовался улучшенными условиями кормления, производственным и техническим перевооружением ферм, прогрессивными технологиями выращивания телок, содержания и обслуживания коров, удалось достичь существенных результатов по совершенствованию айрширов. За период 2004–2014 годов удой коров за лактацию в республике увеличился с 4202 до 6779 кг молока. На племзаводах средняя продуктивность коров составляла 7741 кг молока с продукцией жира 311,6 и белка 248,8 кг. На базе карельских айрширов в племпродукторе «Ковдор» (Мурманская область) создано стадо на уровне мировых достижений с удоем 10557 кг молока, жирностью 3,87 %. При этом голштинизированные холмогорки этого стада с такой же удойностью (10685 кг молока) существенно уступали по содержанию жира – 3,62 % и продукции жира – 387 кг против 409 кг. Таким образом, подтверждена способность айрширов карельской популяции успешно конкурировать с голштинизированными сверстницами.

Существенный объем в монографии занимает раздел, посвященный истории и методике выведения «Карельского» типа отечественной популяции айрширов. Автор подробно излагает методы и приемы селекционных мероприятий, организацию необходимых для этого условий, а также предлагает пути дальнейшего развития типа.

В результате целенаправленной, более чем 30-летней работы ученых и селекционеров-практиков создан новый тип айрширского скота с оригинальным генетическим статусом. Животные характеризуются специализированным

молочным типом телосложения со средней (550–560 кг) живой массой. Обладают высокой молочной продуктивностью, начиная с первой лактации, – 7643 кг молока с 4,08 % жира при средней продуктивности по стаду в год апробации 7948 кг и 4,08 %. В последующие годы молочная продуктивность коров в хозяйствах-оригинаторах прогрессирует, превышая в среднем 8200 кг молока. Молоко коров типа «Карельский» отличает высокое качество, в том числе высокая плотность – 1,029 г/см³, минимальная бактериальная обсемененность – 74,2 КОЕ/см³ и низкое содержание соматических клеток – 150 тыс./см³, свидетельствующее о повышенной резистентности коров нового типа к маститу.

Автор обоснованно считает, что, обладая хорошим здоровьем, оптимальными воспроизводительными и технологическими качествами, животные типа «Карельский» способны обеспечивать приемлемую экономическую эффективность производства молока и племенной продукции даже в условиях высокозатратной экономической среды Европейского Севера. По мнению автора, тип «Карельский» является важным фактором прогресса и развития айрширской породы в Карелии и России, способствующим повышению ее конкурентоспособности.

Анализ современного состояния айрширской породы скота, представленный в данной работе, свидетельствует, что финская айрширская порода и родственные ей красные скандинавские породы являются цennыми популяциями молочного скота мирового значения. Вполне обоснованно заключение автора о целесообразности расширения масштабов использования в молочном скотоводстве России айрширского скота финской селекции, применения селекционных программ, учитывающих широкий спектр признаков.

Поступила в редакцию 15.02.2016



7 февраля 2016 года исполнилось 70 лет доктору биологических наук, профессору, заведующему кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета ПетрГУ, члену редколлегии нашего журнала *Евгении Федоровне Марковской*.

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ К 70-летию со дня рождения

Е. Ф. Марковская родилась в п. Зашеек Кировского района Мурманской области. В 1967 году окончила биологический факультет Петрозаводского университета. С 1967 по 1973 год работала в ПАБСИ (Кольский НЦ РАН), в этот период окончила очную целевую аспирантуру в БИН (г. Ленинград), защитила кандидатскую диссертацию. С 1973 года работала в Институте леса, с 1975 года – в Институте биологии Карельского НЦ РАН. В 1992 году защитила докторскую диссертацию. С 1993 года – заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений ПетрГУ. Кафедра под руководством Евгении Федоровны в 2015 году стала «Золотой кафедрой России» за заслуги в развитии отечественного образования.

Сфера научных интересов Е. Ф. Марковской прежде всего связана с физиологией и экологией растений. В последние годы она включилась в проект по изучению адаптации растений к условиям приливно-отливной зоны, работала по физиологии арктических растений на русской территории Западного Шпицбергена, в Хибинских тундрах. Во все годы исследований в научной работе участвовали школьники, студенты, магистранты и аспиранты, коллеги-единомышленники.

Под руководством Е. Ф. Марковской защищено 25 кандидатских диссертаций и 2 докторских. Она автор более 300 научных публикаций, среди которых монографии, очерки, популярные статьи; за последние 5 лет опубликовано в изданиях, индексируемых в международных цитатно-аналитических базах данных Web of Science и Scopus, 10 работ. Е. Ф. Марковская является организатором и руководителем инновационной научно-образовательной лаборатории экспериментальной ботаники ПетрГУ, участником экспедиции по исследованию функциональных особенностей растений Арктики. Она член Всероссийского общества физиологов растений и Российского общества ботаников.

Е. Ф. Марковская удостоена почетных грамот ПетрГУ, г. Петрозаводска, Республики Карелия, Министерства образования РФ, награждена знаком «Почетный работник высшего профессионального образования РФ».

От всей души поздравляем Евгению Федоровну с юбилеем, желаем крепкого здоровья и воплощения в жизнь всех задуманных желаний, связанных как с научной деятельностью, так и широким спектром ее интересов!

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Bolgov A. E., Komlyk I. P., Kalinin P. I.	
STATISTICAL AND BIOMETRIC PARAMETERS OF MILK COMPOSITION AND PROPERTIES OF AYRSHIRE BREED COWS IN CONDITIONS OF INDUSTRIAL TECHNOLOGY	7
Gulyaeva E. N., Morozova K. V., Markovskaya E. F., Nikolaeva N. N., Zapevalova D. S.	
ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF LEAVES OF DOMINANT SPECIES ON THE BARENTS SEA COAST	13
Legun A. G., Shustov Yu. A., Tyrkin I. A., Efremov S. A.	
DIET OF HATCHERY ATLANTIC SALMON SMOLTS (<i>Salmo salar</i> L.) IN THE KERET RIVER (THE WHITE SEA BASIN)	20
Moseev D. S., Sergienko L. A.	
VEGETATION OF BRACKISH TIDAL ESTUARIES OF THE SMALL RIVERS IN THE SOUTH-EAST OF THE DVINA BAY	25
Perevalova E. A., Merzlenko M. D., Glazunov Yu. B.	
DYNAMICS OF PINE GROWTH IN STANDS OF DIFFERENT DENSITY	38
Sidorchuk N. V., Rozhnov V. V., Maslov M. V.	
DAILY ACTIVITY OF ASIAN BADGER (<i>MELES LEUCURUS AMURENSIS</i> SCHRENCK 1859) SETTLEMENTS IN USSURIISKY RESERVE	42
Sonina A. V., Mikhaylina P. A.	
VITAL STRATEGIES OF LICHENS IN LITORAL SAXICOLOUS LICHEN COMMUNITIES	49
Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S.	
PERCH <i>PERCA FLUVIATILIS</i> (PERCIDAE) IN DIFFERENT TYPES OF KARELIAN WATER BODIES	57
Dzyubuk I. M., Klyukina E. A.	
ASSESSMENT OF LONG-TERM DYNAMICS OF SPECIES STRUCTURE OF FISH POPULATION IN KARELIAN SMALL LAKES USING MATHEMATICAL STATISTICS METHODS	63

Istomina N. B., Likhacheva O. V.

LICHEN SPECIES COMPOSITION ON <i>TILIA CORDATA</i> L. IN PARK COMMUNITIES (PSKOV REGION)	70
--	----

Kharitonov A. N.

RESEARCH OF DESUCTION AND ITS USE FOR SCIENTIFIC PURPOSES	78
---	----

Churakova E. Yu., Sidorova O. V., Amosova I. B., Parinova T. A.

ISLAND FLORA OF THE MARINE DELTA OF THE NORTHERN DVINA RIVER	86
--	----

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Andreev V. P., Sobolev P. S.

COMPARISON OF THE NUCLEOPHILICITY OF N-DONOR LIGANDS IN THE INTERACTION WITH ACIDS OF BRONSTED-LOWRY AND ZINC-TETRAPHENYLPORPHYRIN IN APROTIC SOLVENTS	98
--	----

Misyun F. A., Vapirov V. V., Poromova I. Yu., Gavrilyuk I. O.

MISYUN'S MICROSURGICAL COMPLEX FOR REPRODUCTION AND RESEARCH OF CORNEAL METALLOYSIS II. DEVICES FOR MICROSURGICAL OPERATIONS AND MICRO PHOTO\VIDEO RECORDING	105
--	-----

Komkova O. P., Obraztsova A. M., Sidorova N. A.

ANTILYZOCYME ACTIVITY OF <i>ESCHERICHIA COLI</i> , ALLOCATED AT DIFFERENT STAGES OF SPECIES NATURAL CIRCULATION	110
---	-----

Reviews

Lepesheva I. A.

The book review: Bolgov A. E. Ayrshire in the XXI century	114
---	-----

Jubilation

To the 70th birthday anniversary of E. F. Markovskaya	117
---	-----