

Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ
ПЕТРОЗАВОДСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА

(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 8 (177). Ноябрь, 2018

Главный редактор

A. B. Воронин, доктор технических наук, профессор

Зам. главного редактора

C. Г. Веригин, доктор исторических наук, профессор

Э. В. Ивантер, доктор биологических наук, профессор,

член-корреспондент РАН

B. С. Сюнёв, доктор технических наук, профессор

Ответственный секретарь журнала

H. B. 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.petrsu.ru

Редакционный совет

В. Н. БАРЫШНИКОВ

доктор исторических наук, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия)

В. Н. БОЛЬШАКОВ

доктор биологических наук, профессор, академик РАН,
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН (Екатеринбург, Россия)

Ю. А. ВАСИЛЬЕВ

доктор исторических наук, профессор,
Московский гуманитарный университет
(Москва, Россия)

М. А. ВИТУХНОВСКАЯ

доктор философии, Хельсинкский университет
(Хельсинки, Финляндия)

И. П. ДУДАНОВ

доктор медицинских наук, профессор, член-корреспондент РАН,
Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Россия)

В. Н. ЗАХАРОВ

доктор филологических наук, профессор, Президент
международного общества Достоевского (Москва, Россия)

С. Т. ЗОЛЯН

доктор филологических наук, профессор,
Национальная академия наук Армении (Ереван, Армения)

Ю. ИНОУЭ

кандидат филологических наук, профессор кафедры
русского языка, Университет Дзёти (Токио, Япония)

А. С. ИСАЕВ

доктор биологических наук, профессор,
академик РАН, Московский государственный
университет леса (Москва, Россия)

Т. П. ЛЁННГREN

доктор философии по филологии,
Арктический университет Норвегии (Тромсё, Норвегия)

И. И. МУЛЛОНЕН

доктор филологических наук, профессор,
Карельский научный центр РАН
(Петрозаводск, Россия)

С. А. МЫЗНИКОВ

доктор филологических наук, профессор,
Российский государственный педагогический университет
имени А. И. Герцена (Санкт-Петербург, Россия)

В. А. ПЛУНГЯН

доктор филологических наук, профессор, академик РАН, Институт
русского языка имени В. В. Виноградова РАН (Москва, Россия)

Т. РУСЕН

доктор философии, Гётеборгский университет
(Гётеборг, Швеция)

Е. С. СЕНЯВСКАЯ

доктор исторических наук, профессор,
Институт российской истории РАН (Москва, Россия)

К. СКВАРСКА

доктор философии, Славянский институт
Академии наук Чешской Республики (Прага, Чехия)

А. Ф. ТИТОВ

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН,
Карельский научный центр РАН (Петрозаводск, Россия)

Н. А. ФАТЕЕВА

доктор филологических наук, Институт
русского языка имени В. В. Виноградова РАН
(Москва, Россия)

Редакционная коллегия

А. Е. БОЛГОВ

доктор сельскохозяйственных наук, профессор,
Петрозаводский государственный университет
(Петрозаводск, Россия)

Г. Г. БОРИСОВА

доктор географических наук, профессор,
Уральский федеральный университет имени первого
Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Россия)

В. В. ВАПИРОВ

доктор химических наук, профессор, Петрозаводский
государственный университет (Петрозаводск, Россия)

Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор, Мурманский
государственный арктический университет (Мурманск, Россия)

Т. О. ВОЛКОВА

доктор биологических наук, профессор,
Петрозаводский государственный университет
(Петрозаводск, Россия)

Э. КАЙБЕЙЙНЕН

кандидат биологических наук, Университет Восточной
Финляндии (Йоэнсуу, Финляндия)

Ю. П. КУРХИНЕН

доктор биологических наук,
Университет Хельсинки
(Хельсинки, Финляндия)

Е. Ф. МАРКОВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор,
Петрозаводский государственный университет
(Петрозаводск, Россия)

С. П. МАСЛОВА

доктор биологических наук,
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН (Сыктывкар, Россия)

А. Ю. МЕЙГАЛ

доктор медицинских наук, профессор, Петрозаводский
государственный университет (Петрозаводск, Россия)

Е. Э. МУЧНИК

доктор биологических наук, Институт лесоведения РАН
(с. Успенское, Россия)

Н. Н. НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН, Карельский научный центр РАН
(Петрозаводск, Россия)

Г. П. УРБАНАВИЧЮС

кандидат географических наук, Кольский научный
центр РАН (Апатиты, Россия)

В. В. ЩИПЦОВ

доктор геолого-минералогических наук,
профессор, Карельский научный центр РАН
(Петрозаводск, Россия)

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

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

№ 8 (177). November, 2018

Chief Editor
Anatoliy 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. BARISHNIKOV**

Doctor of Historical Sciences, Professor,
Saint Petersburg State University (Saint Petersburg, Russia)

V. BOL'SHAKOV

Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member, Institute of Plant and Animal
Ecology, Ural division of RAS (Ekaterinburg, Russia)

YU. VASIL'EV

Doctor of Historical Sciences, Professor,
Moscow University for the Humanities (Moscow, Russia)

M. VITUKHOVSKAYA

Doctor of Philosophy, University of Helsinki
(Helsinki, Finland)

I. DUDANOV

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

V. ZAKHAROV

Doctor of Philological Sciences, Professor, President
of the International Dostoevsky Society (Moscow, Russia)

S. ZOLYAN

Doctor of Philological Sciences, Professor,
Armenian National Academy of Sciences
(Erevan, Armenia)

Y. INOUE

Professor, University of Dzeti
(Tokyo, Japan)

A. ISAYEV

Doctor of Biological Sciences, Professor,
the RAS Corresponding Member, Moscow State
Forest University (Moscow, Russia)

T. LÖNNINGREN

Doctor of Philosophy and Philology,
Artic University of Norway (Tromsø, Norway)

I. MULLONEN

Doctor of Philological Sciences, Professor,
Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russia)

S. MIZNIKOV

Doctor of Philological Sciences, Professor,
Herzen State Pedagogical University (Saint Petersburg, Russia)

V. PLUNGIAN

Doctor of Philological Sciences, Professor, The RAS Academician,
Vinogradov Institute of the Russian Language of RAS (Moscow, Russia)

TH. ROSÉN

Doctor of Philosophy, University of Gothenburg
(Göteborg, Sweden)

E. SENYAVSKAY

Doctor of Historical Sciences, Professor,
Institute of Russian History of RAS (Moscow, Russia)

K. SKWARSKA

Doctor of Philosophy, Slavonic Institute
of the Academy of Sciences of Czech Republic
(Prague, Czech Republic)

A. TITOV

Doctor of Biological Sciences, Professor, the RAS Corresponding
Member, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russia)

N. FATEEEVA

Doctor of Philological Sciences,
Vinogradov Institute of the Russian Language of RAS
(Moscow, Russia)

Editorial Board**A. BOLGOV**

Doctor of Agricultural Sciences, Professor,
Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russia)

G. BORISOVA

Doctor of Geographical Sciences, Professor,
Ural Federal University (Ekaterinburg, Russia)

V. VAPIROV

Doctor of Chemistry, Professor,
Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russia)

N. VASILEVSKAYA

Doctor of Biological Sciences, Professor, Murmansk Arctic
State University (Murmansk, Russia)

T. VOLKOVA

Doctor of Biological Sciences, Professor,
Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russia)

E. KAIPIAINEN

Doctor of Philosophy, University of Eastern Finland
(Joensuu, Finland)

YU. KURHINEN

Doctor of Biological Sciences, University of Helsinki
(Helsinki, Finland)

E. MARKOVSKAYA

Doctor of Biological Sciences, Professor,
Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russia)

S. MASLOVA

Doctor of Biological Sciences, Komi Science Centre
of the Ural department of RAS (Syktyvkar, Russia)

A. MEYGAL

Doctor of Medical Sciences, Professor,
Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russia)

E. MUCHNIK

Doctor of Biological Sciences, Institute of Forest Science
of RAS (Uspenskoe, Russia)

N. NEMOVA

Doctor of Biological Sciences, Professor, the RAS Corresponding
Member, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russia)

G. URBANAVICHUS

Candidate of Geographical Sciences, Kola Science Centre
of RAS (Apatity, Russia)

V. SHCHIPTSOV

Doctor of Geological and Mineralogical Sciences, Professor,
Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russia)

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Ивантер Э. В.

Опыт экологического анализа морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих. Сообщение II. Сезонно-возрастная динамика и характер индивидуальной изменчивости интерьерных показателей 7

Данилова Т. А., Данилов Л. Г., Синицына С. М.

Перспективы использования энтомопатогенных нематод против проволочников на картофеле в органическом земледелии Северо-Западного региона РФ 17

Евстратова Л. П., Кузнецова Л. А., Николаева Е. В., Евстратов И. В.

Сочетание методов апикальной меристемы и клонового отбора в оригинальном семеноводстве *Solanum tuberosum L.* 23

Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П., Милянчук Н. П.

Биологические показатели сиговых видов рыб озера Тулос (западная Карелия) 27

Кучко Т. Ю., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А.

Планктонные сообщества озера Охтанъярви (северо-западная Карелия) 33

Лесонен М. А., Шустов Ю. А., Онищенко Н. А., Мамонтова О. В.

Особенности питания озерных рыб у форелевых садков (Республика Карелия) 38

Мучник Е. Э., Браславская Т. Ю., Тихонова Е. В.

Дополнение к лихенобиоте национального парка «Смоленское Поозерье» (Смоленская область) 43

Новичонок Е. В., Придacha В. Б., Николаева Н. Н., Иванова Д. С., Сазонова Т. А.

Реакция карельской берескы на внесение азотных удобрений 48

Пинаевская Е. А., Тарханов С. Н., Паход А. С.

Дендрохронологические исследования роста форм сосны на территории охранной зоны заповедника «Пинежский» 55

Андронова В. И., Еглачева А. В., Чернышева Т. Н., Баккал И. Ю.

Лишайники лиственных древесных растений арборетума Ботанического сада Петрозаводского государственного университета 60

Горбачева Е. А.

Использование биотестирования для оценки загрязнения донных отложений южных районов Баренцева моря 67

Гудина А. Г., Тюкавина О. Н.

Анализ горимости лесов Вельского района Архангельской области 74

Елькина Н. А.

Календарь пыления аллергенных растений г. Петрозаводска 78

Лаврукова О. С., Приходько А. Н., Лябзина С. Н.

Разложение трупов крупных животных в условиях естественных биоценозов севера европейской части России 83

Урбанович Г. П.

Находки новых, редких и охраняемых видов для лихенофлоры заповедника «Пасвик» (Мурманская область) 89

Филимонова Е. И., Глазырина М. А., Лукина Н. В., Раков Е. А.

Malaxis monophyllos (L.) Sw. на промышленных отвахах Среднего Урала и в естественном местообитании 93

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Вапицов В. В., Вапицова Н. В., Насонова С. П.

Физико-химические свойства, биологическая роль и элементный статус по меди жителей северных регионов России 101

Рязанов С. С., Иванов Д. В., Кулагина В. И.

Содержание и подвижность меди, хрома и никеля в гумусовых горизонтах почв Республики Татарстан 105

Юбилеи

К 70-летию со дня рождения Ю. А. Шустова 114

К 60-летию со дня рождения А. В. Коросова 114

К 60-летию со дня рождения В. В. Вапицова 114

Научная информация 115

Contents 118

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 ВИНТИ 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

Журнал индексируется поисковой системой Google Scholar

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

Учредитель и издатель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик А. В. Ананьина. Верстка Ю. С. Марковой

Дата выхода в свет 30.11.2018. Формат 60 × 90 1/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.

10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 80 экз.). Изд. № 208

Индекс 66094. Цена свободная.

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-69487
от 25 апреля 2017 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

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

Ivanter@petrsu.ru

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сообщение II. Сезонно-возрастная динамика и характер индивидуальной изменчивости интерьерных показателей*

Анализируется динамика морфофизиологических признаков на протяжении жизненного цикла различных видов мелких млекопитающих в условиях северной периферии ареала. У мелких лесных грызунов прибыльные весенне-летних генераций характеризуются исключительно высоким темпом генеративного развития и роста и соответствующим увеличением основных интерьерных показателей. Представителям же поздних генераций свойственно плавное нарастание веса внутренних органов к осени, небольшой его спад в зимний период, а затем, уже весной, быстрое созревание и рост, сопровождающийся резким увеличением морфофизиологических индексов. Степень изменчивости интерьерных показателей, как правило, чрезвычайно высока, причем наибольшей вариабельностью отличается величина селезенки, за ней в порядке убывания следуют размеры тимуса, надпочечников, печени, сердца, почек и длина кишечника.

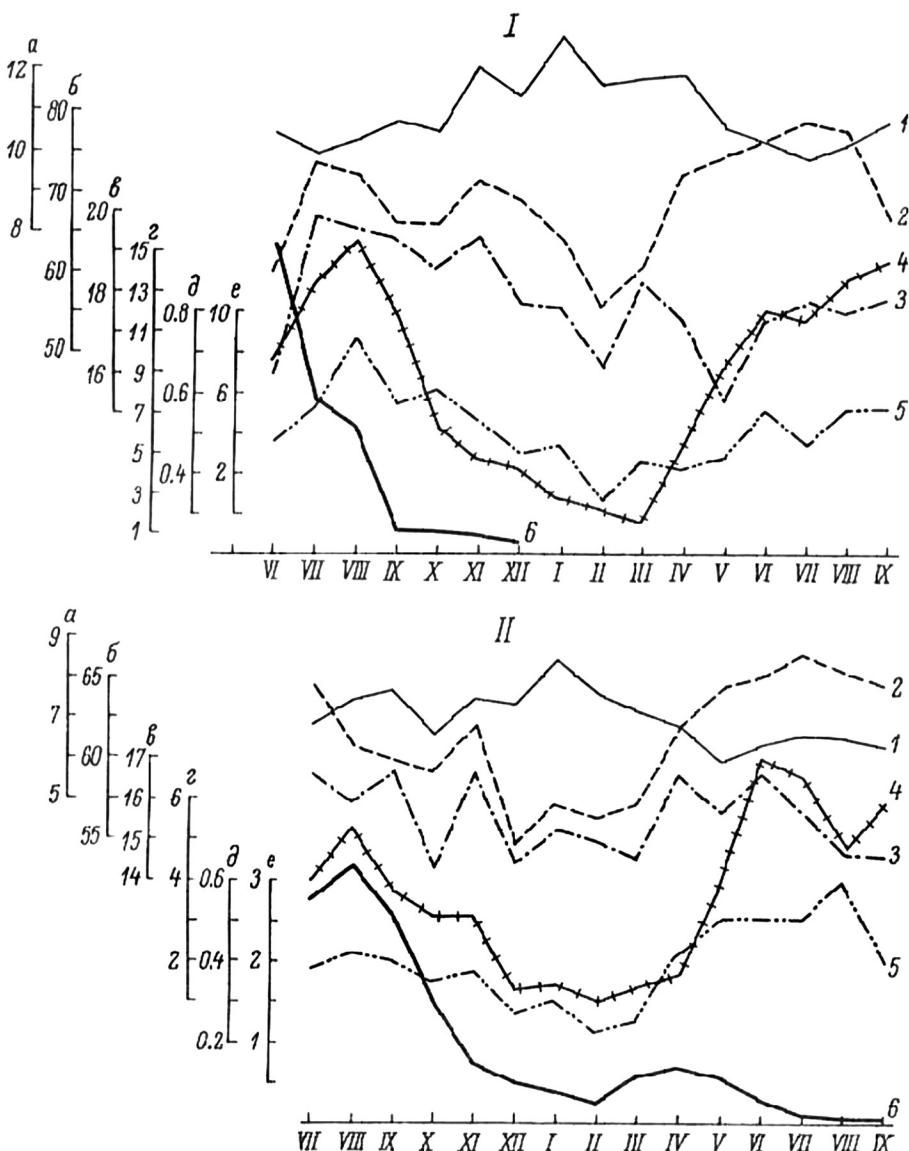
Ключевые слова: динамика морфофизиологических индексов, интерьерные показатели, степень изменчивости

Как показали исследования с применением метода морфофизиологических индикаторов, размеры тела и внутренних органов мелких млекопитающих испытывают закономерные сезонно-возрастные изменения, ход которых в общем аналогичен у землероек и грызунов, но существенно различается у полевок разного времени рождения (рисунок). В динамике веса тела у неполовозрелых зверьков обращает внимание небольшой осенний подъем и начинающееся с конца октября – ноября быстрое падение показателей к середине зимы («зимняя депрессия»). Весенний скачок роста проходит в апреле – мае, то есть приблизительно в те же сроки или немного позднее, чем в других, более южных регионах. Сезонно-возрастные изменения абсолютных размеров внутренних органов в общем совпадают с картиной сезонных колебаний веса тела. С момента появления в уловах и по август – сентябрь наблюдается некоторое увеличение всех показателей, а начиная с предзимнего периода (конец октября – ноябрь) – быстрое снижение, продолжающееся до февраля. Исключение представляет лишь тимус, испытывающий постепенную инволюцию на протяжении всего периода с июня по август. После зимовки размеры тела и всех внутренних органов демонстрируют весьма резкое и довольно синхронное увеличение, в итоге которого соответствующие весовые показатели достигают максимальных величин.

Характер весеннего скачка, испытываемого различными органами, имеет свои особенности. Увеличение сердца проходит особенно стремительно и укладывается у землероек в один, а грызунов –

в два месяца (с конца марта по май – июнь), весовой подъем печени, селезенки, почек и центрального жирового включения более длителен и охватывает два-три месяца (с начала апреля по конец мая – июнь), а весенне увеличение веса надпочечников выражено слабо и протекает с марта по июнь. Неодинакова у разных органов и степень весеннего скачка в росте. Печень и особенно селезенка увеличиваются весьма существенно (у землероек соответственно на 100–250 и 1500–1600 %, грызунов – на 200 и 1500 % по сравнению с зимними показателями), а вес тела, сердца, почек и надпочечников – в несколько меньшей степени (у землероек на 60, 70–90, 80–100 и 50–140 %, а у грызунов – на 70–80, 50–60, 90–100 и 200 %). Что же касается осеннего весового подъема (его не показывает только печень), то наши исследования подтверждают закономерность, подмеченную В. А. Межжериным и Г. Л. Мельниковой, согласно которой предзимнее увеличение органов наблюдается на месяц раньше, чем тела. Летом у взрослых зверьков имеет место относительная стабилизация веса тела и органов, а затем снижение к сентябрю – октябрю.

Относительные размеры внутренних органов землероек и грызунов также демонстрируют близкие по характеру изменения на протяжении жизненного цикла (см. рисунок). При этом сезонно-возрастные колебания индексов печени, надпочечников и селезенки более или менее синхронны как друг с другом, так и с таковыми абсолютных показателей и массы тела; индексы сердца, почек, тимуса и длины кишечника отличаются своеобразным сезонным ритмом.



Сезонно-возрастные изменения размеров внутренних органов обыкновенной бурозубки (*I*) и рыжей полевки (*II*) (в среднем для обоих полов). 1 – сердце; 2 – печень; 3 – почки; 4 – селезенка; 5 – надпочечники; 6 – тимус. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – индекс, $\text{мг}\%$: а – сердце, б – печень, в – почки, г – селезенка, д – надпочечники, е – тимус

В период с июня по июль – август относительная величина большинства внутренних органов несколько увеличивается, а к сентябрю – октябрю падает. В дальнейшем индекс органа или возрастает до октября (жировое тело, надпочечники) – ноября (печень, почки), после чего сначала постепенно, а затем все более быстрым темпом снижается до зимнего минимума, или испытывает падение начиная с июля, без осеннего подъема (селезенка). Зимняя депрессия относительных размеров органов наблюдается в декабре – марте. У печени, селезенки и почек она довольно глубока, а у остальных органов выражена слабее. По-разному проявляется и весенний скачок в росте. Индекс печени демонстрирует резкий подъем в марте – апреле, селезенки и надпочечников – в апреле – мае,

почек – в мае – июне. Величина этого подъема составляет соответственно 30, 480, 13 и 15 % у землероек и 20, 600, 150 и 12 % у грызунов. Относительные размеры остальных органов, хотя и возрастают весной, но в гораздо меньшей степени: например, относительная масса центрального жирового включения у землероек увеличивается всего на 8–11 %. Летом величина индексов продолжает расти, достигая максимума в июле – августе, а к осени (обычно начиная с августа или сентября) падает. Исключением из общей схемы сезонно-возрастных изменений величины органов является сердце, относительные размеры которого возрастают к зиме и уменьшаются к весне и лету, а также тимус, испытывающий почти непрерывную инволюцию от июля к сентябрю.

Анализ сезонно-возрастных изменений размеров кишечника и соотношения его отделов выявил некоторые общие закономерности, связанные с соответствующими изменениями питания животных. Так, у потребителей смешанного корма (в частности, у рыжих и красных полевок) отмечено некоторое увеличение общего индекса кишечника и относительной длины слепой кишки от лета первого года жизни к осени, после чего происходит непрерывное снижение показателей до весны, затем новый рост индексов. Таким образом, в самые ответственные, критические периоды (в молодом возрасте, в переходные сезоны и во время размножения) организм животного «обслуживается» кишечником максимальной длины, что позволяет шире использовать массовые, в том числе и грубые, корма особенно интенсивно потребляемые весной и осенью.

Сезонно-возрастные изменения размеров пищеварительного тракта у зеленоядных полевок проходят в общем по тому же типу, но с некоторыми отличиями, обусловленными спецификой их питания. Что же касается землероек, то у них на протяжении всей жизни проявляется достаточно четкая тенденция к непрерывному снижению относительной длины кишечника с возрастом. Такой характер возрастных изменений, обусловленный прекращением роста кишечника раньше роста тела, имеет важное адаптивное значение: обеспечивает повышенные пищевые потребности молодого организма относительно более длинным кишечным трактом.

С особенностями питания животных связаны и размеры печени. Наиболее четко эта связь прослеживается в своеобразных сезонно-возрастных изменениях относительной величины органа, отражающих динамику накопления запасных питательных веществ на случай нарушения нормального режима кормления. У неполовозрелых прибыльных землероек и грызунов на протяжении всего лета и осени происходит непрерывное снижение индекса печени (см. рисунок), что указывает на значительный расход резервного гликогена в связи с процессами интенсивного роста, ухудшением экологических условий, повышением теплопродукции и перестройкой терморегуляции на «зимний вариант». Весной начинается бурное увеличение размеров печени, обусловленное накоплением питательных веществ для обеспечения предстоящего размножения, а летом – новое падение индекса в связи с быстрым расходованием резерва.

Как известно, грызунов разных сезонных генераций, помимо биологической разнокачественности (различия в продолжительности жизни, скорости полового созревания, темпах роста, смертности, наконец, специфической роли в воспроизводстве и динамике популяции), отличает целый комплекс морфофизиологических признаков, в том числе и своеобразный ход сезонно-

возрастных изменений весовых индексов органов [3], [4], [9] и др. Призванное к быстрому воспроизведству популяции весенне-летнее поколение зверьков характеризуется исключительно высоким темпом генеративного развития и роста, что находит отражение в резком усилении физиологической напряженности организма [13] и соответствующем увеличении основных интерьерных показателей. В отличие от свойственного поздним генерациям грызунов плавного нарастания веса внутренних органов от лета к осени, у особей ранних выводков наблюдается валообразное, без каких-либо спадов, увеличение весовых показателей, параллельное быстрому росту всего тела. Лишь к концу короткой, но «бурной» жизни, в возрасте 3–4 месяцев, у них происходит столь же резкое снижение размеров внутренних органов, знаменующее спад интенсивности метаболизма и быстрый переход в фазу старения.

О масштабах сезонно-возрастных изменений у представителей ранних генераций грызунов могут дать некоторое представление наши материалы по рыжей полевке. Средний прирост абсолютной массы сердца за первые два-три месяца жизни ранних прибыльных составил у нее (от июньских цифр) 43 %, печени – 41, почек – 40, селезенки – 419, надпочечников – 118 %. Увеличение относительных показателей из-за бурного весового роста зверьков, нередко обгоняющего рост органов, выражено гораздо слабее: 4, 6, 5, 220 и 50 % соответственно. Величина осеннего снижения абсолютной массы органов в порядке их перечисления (от летнего максимума) – 5, 30, 10, 56 и 42 %, относительной – 3, 10, 9, 56 и 51 %. Лишь размеры тимуса проявляют у весенних поколений грызунов своеобразную возрастную динамику, свидетельствующую о раннем половом созревании этих животных и таком же быстром их старении: максимальной величины зобная железа достигает еще в гнездовой период жизни, а затем происходит непрерывная ее инволюция, завершающаяся в сентябре в возрасте 3–4 месяцев. Таким образом, ранние прибыльные достигают физиологической старости в 4–5 раз быстрее, чем поздние.

Анализ сезонно-возрастных изменений веса тела и ряда внутренних органов мелких млекопитающих позволяет выделить в постнатальном периоде их полного жизненного цикла шесть достаточно четко выраженных фаз, характеризующихся конкретным «поведением» морфофизиологических показателей, специфическим уровнем обменных процессов и особенностями сезонной экологии отдельных внутрипопуляционных групп животных. Первая фаза начинается с момента выхода молодых из гнезд и заканчивается в августе. В это время у прибыльных землероек и неполовозрелых полевок поздних выводков завершается первый этап послегнездового роста и развития и проходит расселение,

в процессе которого зверьки приспосабливаются к новым условиям самостоятельной жизни. Все это требует высокой напряженности метаболизма и обуславливает увеличение абсолютных и относительных размеров внутренних органов. У прибылых грызунов весенней генерации первая фаза совпадает с периодом резкой интенсификации метаболизма в связи с размножением [13], [18] и др., отсюда и рост интерьера показателей, значительно превышающий по темпам и масштабам аналогичные изменения у поздних прибылых. Вторая фаза приходится на осень. Для нее характерна регрессия морфофизиологических индексов, сопровождающая падение уровня обмена веществ в связи с прекращением роста зверьков, снижением интенсивности расселения и завершением перестройки организма в соответствии с зимними условиями. Как показывают наши исследования, особенно резкое снижение испытывают в осенний период размеры тела, печени, селезенки, надпочечников и тимуса, в то же время масса сердца и длина кишечника вообще не проявляют осенней регressии, можно даже говорить о некотором росте показателей. Аналогичные данные, свидетельствующие об осеннем торможении роста и общем снижении абсолютных и относительных размеров большинства внутренних органов у различных видов землероек и грызунов, приводят и другие авторы [6], [7] и др. Многие из них рассматривают осенние регressive изменения в качестве адаптации к переживанию неблагоприятного переходного периода: уменьшение веса тела и внутренних органов приводит к снижению энергетических потребностей и тем самым увеличивает стойкость зверьков к температурному фактору и недостатку пищи. Тем не менее сокращение интерьера показателей к осени следует, очевидно, считать не первопричиной, а следствием адаптивных физиологических изменений. Третья фаза охватывает зимний период и характеризуется стабилизацией морфофизиологических показателей на самом низком уровне, соответствующем глубокой депрессии метаболизма. Возрастает лишь индекс сердца, что можно объяснить реакцией на падение температуры воздуха и усложнением добывания корма. Гипотеза об увеличении размеров сердца как средстве метаболической акклиматации к сезонным условиям получила недавно новое подтверждение. Параллельно зимней регressии веса внутренних органов отмечается резкое снижение гормональной активности ряда эндокринных желез (надпочечников, щитовидной, паращитовидной), сокращение потребления кислорода на единицу массы тела, уменьшение насыщенности тканей водой, снижение общего числа лейкоцитов, падение двигательной активности и т. п. [10], [11], [12], [14], [15], [16], [17]. В конечном итоге это ведет к снижению энергетических затрат и успешному перезимовыва-

нию зверьков в мелкой и незрелой, вегетативной фазе. Таким образом, адаптация мелких млекопитающих к переживанию трудного зимнего периода сводится к минимизации обменных процессов, приводящей к снижению потребления корма и ограничению подвижности. Страдая от недостатка пищи и испытывая энергетический дефицит, зверьки как бы «сворачивают» свою физиологию, «самоконсервируются» и, стремясь к наиболее экономной с точки зрения энергетики жизни, сводят обменные процессы к минимуму. В частности, уменьшение содержания воды в тканях ведет к снижению клеточного метаболизма и тем самым к оптимальной стабилизации теплообмена. Четвертая фаза – весенний скачок в росте и развитии перезимовавших зверьков, приходящийся в условиях Карелии на апрель – май, характеризуется бурным ростом всех морфофизиологических показателей, особенно веса тела, печени, селезенки, почек, надпочечников и центрального жирового включения, и связан с половым созреванием и выходом животных из зимней депрессии. Весенне-летнее увеличение органов сопровождается резкой интенсификацией обмена веществ, призванной обеспечить размножение животных, нормальное течение беременности и лактацию. Пятая фаза – период относительной стабилизации физиологических функций на высоком уровне, определяющем интенсивное размножение взрослых особей. В соответствии с этим дальнейший рост интерьера показателей притормаживается, и они держатся на постоянном уровне, почти таком же высоком, как у молодых зверьков. Шестая фаза завершает жизненный цикл животных. Она характеризуется явлениями старческой регрессии – снижением уровня метаболизма, замедлением всех физиологических процессов, прекращением половой активности, дегидратацией тканей. Индексы внутренних органов отражают это, но по-разному. Большинство из них демонстрируют отчетливое снижение, однако размеры надпочечников (и соответственно их функциональная активность) увеличиваются, компенсируя тем самым падение реактивности тканей старых животных по отношению к гормональным воздействиям.

Таким образом, общий ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы внутренних органов достаточно точно отражает соответствующую ритмику обменных процессов. При этом особенно четко вырисовываются зимняя депрессия и весенний скачок роста и развития. Следует также подчеркнуть, что сезонно-возрастная динамика относительных показателей имеет в целом автономный характер и в большинстве случаев не проявляет четкой обратной связи с общими размерами тела. Отсюда ясно, что определяющими в сезонно-возрастных изменениях индексов органов являются не только простые физиологические зависимости

между уровнем обмена и массой тела, сколько корректирующее действие экологических факторов, в том числе внутрипопуляционных. Как было показано выше на примере обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, нарушения «правила величины» обнаруживаются и при внутригрупповых сравнениях. Лишь сердце и почки почти во всех половых и возрастных группах показали достаточно четкую и статистически значимую обратную коррелятивную связь с величиной тела. В остальных случаях нередки исключения из «правила рядов» Гессе, свидетельствующие об энергетических тратах, не обусловленных величиной поверхности тела, а связанных с экологическими особенностями животных.

Проведенные исследования выявили достаточно отчетливый половой диморфизм по большинству интеръерных показателей. При этом у разных видов он проявляется в общем одинаково и больше зависит от возраста зверьков, участия их в размножении и сезона года. Это касается и веса тела, характеризующегося более высокими показателями у размножающихся самок, а в группе неполовозрелых, наоборот, у самцов. Половые отличия по индексу сердца достоверны лишь у взрослых животных и выражаются в большей величине у самцов в весенне-летний период и у самок осенью. Это хорошо согласуется с сезонными изменениями двигательной активности особей разного пола: весной и летом более подвижны самцы, а осенью – самки. С другой стороны, взрослые размножающиеся самки отличаются более крупными надпочечниками, печенью, тимусом, центральным жировым включением и большей длиной кишечника, что несомненно связано с интенсификацией их метаболизма, обусловленной беременностью и лактацией. Что же касается почек, то половой диморфизм по их размерам имеет характерные видовые различия: у землероек большим индексом органа отличаются самки, а у полевок – самцы.

Важно подчеркнуть, что отмеченные половые отличия по интеръерным признакам основываются не на половом диморфизме по весу тела, а на меняющихся по сезонам половых различиях в интенсивности обмена веществ. Это явление, получившее название «варьирующего полового диморфизма», может быть истолковано как результат различной реакции самцов и самок на изменение градиента среды, и его с успехом используют для анализа различий в образе жизни особей разного пола, меняющемся по сезонам и в разных экологических условиях.

Четких и однозначных биотических отличий по размерам тела и внутренних органов ни у одного из видов мелких млекопитающих установить не удалось. Скорее всего, их вообще нет, как нет и четких биотических популяций, дифференцируемых по интеръерным признакам. Придерживающийся противоположного взгляда С. В. Пучковский основывает свои выводы на консервированном в формалине материале, и к тому же только по сеголеткам. А между тем давно известна непригодность фиксации в фор-

малине для оценки морфофизиологических вариаций [19]. Не годится для этой цели и примененный С. В. Пучковским метод отлова в канавки.

Иначе обстоит дело с годовыми изменениями величины тела и органов. Как показывают наши данные по обыкновенной бурозубке и рыжей полевке, зверьки, отловленные в одни и те же месяцы разных лет, закономерно и статистически достоверно отличаются по основным интеръерным показателям. Сопоставление этих материалов с экологическими условиями и уровнем численности популяции выявляет связь массы тела и внутренних органов животных с фазами популяционного цикла. При этом колебания массы тела синхронны с изменениями численности зверьков, тогда как динамика большинства интеръерных показателей демонстрирует обратную зависимость от численности популяции, а значит, и от общих размеров животных. Наименьшие значения индексов сердца, печени и почек обычно совпадают с годами, благоприятными по экологическим условиям, характеризовавшимися интенсивной репродукцией, ростом численности и сравнительно высокими показателями массы тела. В то же время максимальные индексы найдены в неблагоприятные годы, отличавшиеся слабыми темпами размножения зверьков, низкой их численностью и соответственно минимальными размерами тела. Таким образом, наблюдающиеся по годам обратные соотношения между численностью зверьков и относительной величиной некоторых внутренних органов (у грызунов эта закономерность проявляется более четко, а у землероек имеет ряд существенных исключений) отражают не столько изменения уровня метаболических процессов в популяции, сколько «правило величины» Гессе, то есть годовые различия по весу тела. Следовательно, лишь размеры зверьков могут служить хорошим и вполне адекватным индикатором состояния популяции, а сами индексы – только в качестве косвенного показателя, как инверсная величина, находящаяся в обратной зависимости от размеров животных. Единственное исключение – индекс надпочечников. Этот показатель, подобно весу тела, демонстрирует прямую связь с интенсивностью размножения и численностью популяции, что вполне согласуется с известными представлениями об участии надпочечников в стресс-регуляции численности животных [22] и др.

Выявление географических различий интеръерных признаков мелких млекопитающих представляет сложную задачу, и не только из-за частой несравнности индексов, приводимых разными авторами (отсутствие единой методики препарирования, взвешивания и измерения органов, разновременность сбора материала, его группировка без учета возраста, пола, физиологического состояния животных и т. д.), но и в связи с фрагментарностью и неполнотой данных, относящихся к тому же к очень немногим, подчас неравномерно распределенным по ареалу географическим пунктам. Тем не менее выполнен ряд

исследований [1], [2], [20] и др., показавших, что у большинства широко распространенных видов млекопитающих индексы внутренних органов закономерно увеличиваются по направлению к северу или северо-востоку параллельно увеличению общих размеров тела и интенсивности обмена веществ. Материалы по рыжей полевке в общем подтверждают это правило, но с определенными коррективами по отдельным показателям. Так, индекс сердца проявляет, пожалуй, более четкое увеличение не с юга на север, а из центра ареала к его границам, в том числе и к южным. Таким образом, решающим оказывается не географическая широта или долгота, а соответствие (или несоответствие) экологических условий потребностям животных. Все, что вызывает интенсификацию обменных процессов, и прежде всего неблагоприятные температуры, независимо от того, обусловлено ли это северным или южным положением региона, связано ли с жизнью в горах и т. д., обязательно ведет к увеличению нагрузки на сердце и соответствующему увеличению весового индекса. Естественно, что в условиях, близких к экологическому оптимуму, обычно совпадающему с центром видового ареала, индекс сердца характеризуется наименьшими числовыми значениями.

Роль печени в качестве энергетического депо организма и ее связь с типом питания животных определяют специфический характер географических изменений ее весового индекса [1], [3]. В целом у всех исследованных нами видов грызунов и землероек отчетливо прослеживается увеличение относительной величины печени по направлению к северу. Крупные размеры печени, связанные с большим количеством депонируемого гликогена, позволяют северным популяциям зверьков компенсировать дополнительныетраты энергии, неизбежные при освоении экстремальной среды обитания. Увеличение печени определяет возможность быстрой мобилизации энергетических резервов и является важной приспособительной особенностью северных популяций животных, позволяющей им успешно переносить капризы погоды и трудности, связанные с добыванием пищи.

Сопоставление данных по рыжей полевке, относящихся к разным пунктам ареала (см. [5]), подтверждает установленную рядом авторов (например, [1]) тенденцию к повышению индекса почек на севере. Аналогичная закономерность прослеживается и при сравнении равнинных и горных популяций вида: с возрастанием высот относительные размеры почек и некоторых других внутренних органов достоверно увеличиваются. Обитание животных в суровых северных или горных условиях ведет к интенсификации метаболизма и сопровождается увеличением размеров почек. Завершая обсуждение данного вопроса, необходимо особо отметить, что вырисовывающееся у изученных видов мелких млекопитающих единство направление географической изменчивости интерьерных признаков – понижение с севера на юг –

находит аналогию в точно таком же градиенте изменений основного и критического обмена [1].

Индивидуальная изменчивость морфофизиологических признаков – одна из наиболее емких динамических характеристик популяции, отражающая всю сложность ее взаимоотношений со средой обитания и постоянную готовность к микроэволюционным преобразованиям. В связи с этим особенно важно правильно оценивать степень варьирования интерьерных показателей, что представляется отнюдь не простой задачей, особенно в свете дискуссий о способах измерения и изучения изменчивости (см. [8] и др.).

Не затрагивая чисто методических аспектов проблемы и оставляя последнее слово за специалистами-математиками, следует тем не менее согласиться с мнением авторов, считающих коэффициент вариации вполне адекватным и объективным критерием, хорошо отражающим фактическое разнообразие совокупности независимо от абсолютной величины признака. Что же касается главного возражения, выдвигаемого обычно против применения коэффициента изменчивости, – чаще всего оно сводится к тому, что, представляя собой процентное отношение среднего квадратичного отклонения (сигма) к среднему арифметическому, оно будто бы всецело зависит от величины последнего, – то его вряд ли можно признать основательным. Здесь уместно напомнить, что данный критерий как раз и был создан для унификации показателей изменчивости разных или разноразмерных признаков путем приведения их к одному масштабу. Отнесением квадратичных отклонений к соответствующим средним мы переводим их в соизмеримые показатели и тем самым освобождаем от влияния величины самого признака. Нельзя забывать, что коэффициент изменчивости – вовсе не альтернатива квадратичному отклонению, по существу это также сигма, только выраженная в процентах к среднему арифметическому. Другое дело, что в качестве знаменателя дроби, наверное, правильнее было бы брать не среднее арифметическое конкретной выборки, а какую-то константную величину (например, генеральную среднюю), соответствующую по масштабам размерности изучаемого признака. Но это уже вне нашей прерогативы и должно быть оставлено за рамками настоящего исследования.

Как было показано выше, у различных видов мелких млекопитающих изменчивость интерьерных показателей имеет свои особенности, тем не менее в характере вариабельности одних и тех же органов намечаются некоторые общие закономерности. Из всех изученных нами морфофизиологических признаков (таблица) наибольшей изменчивостью отличается величина селезенки (у землероек коэффициент вариации в изученных сериях колебался в пределах 29–62 %, у грызунов – 38–127 %), за ней в порядке убывания следуют: размеры тимуса (25–80, 32–92 %), надпочечников (20–46, 27–96 %), печени (7–58, 14–36 %), сердца (8–36, 11–27 %), почек (6–30, 6–27 %) и длина кишечника (10–19, 11–26 %).

**Изменчивость веса тела и индексов внутренних органов мелких млекопитающих
Карелии (коэффициент вариации, %)**

Исследованная группа	n	Масса тела	Сердце	Печень	Почки	Селезенка	Надпочечники	Тимус	Кишечник
Обыкновенная бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	283	12,6	13,4	17,1	10,4	38,3	31,5	61,6	15,8
Самки	255	11,5	19,0	24,0	18,4	46,8	37,3	24,5	11,5
Зимовавшие									
Самцы	127	12,5	13,3	11,8	7,7	62,6	40,2	30,0	19,2
Самки	106	17,9	15,6	16,5	18,1	46,7	33,9	80,0	13,2
Средняя бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	140	17,2	17,4	15,9	11,8	76,3	46,0	41,6	14,1
Самки	106	10,8	15,6	12,7	14,5	74,7	39,5	40,5	14,9
Зимовавшие									
Самцы	20	22,7	35,9	58,3	29,5	59,4	42,7	—	16,9
Самки	19	32,4	18,4	26,7	24,7	29,1	45,6	—	19,4
Малая бурозубка									
Прибыльные									
Самцы	196	12,0	12,4	12,4	10,9	40,2	37,3	43,1	13,6
Самки	157	14,9	9,1	12,4	10,2	45,0	42,6	44,1	9,6
Зимовавшие									
Самцы	54	16,5	7,1	7,3	5,6	62,3	36,2	—	10,1
Самки	33	28,1	19,1	22,7	17,3	61,6	19,5	—	15,8
Лесная мышовка									
Прибыльные (оба пола)	13	44,4	15,6	16,7	5,8	22,0	12,0	43,4	15,8
Зимовавшие самцы	45	10,9	13,1	14,1	9,0	64,7	38,1	72,4	11,5
Рыжая полевка									
Ранние прибыльные									
Самцы	249	17,6	14,2	19,7	10,8	107,8	39,1	51,1	11,4
Самки	153	26,4	16,2	16,4	18,2	91,4	71,8	55,1	12,4
Поздние прибыльные									
Самцы	290	18,1	17,1	16,8	13,2	127,6	31,5	38,7	14,9
Самки	118	21,1	17,6	12,9	19,4	95,0	86,8	32,4	14,7
Зимовавшие									
Самцы	135	11,5	22,0	14,1	14,2	127,0	46,5	80,4	15,2
Самки	66	18,3	26,6	16,2	21,7	83,9	34,6	74,6	26,1
Темная полевка									
Ранние прибыльные									
Самцы	48	22,5	19,9	18,1	14,0	54,8	38,7	87,5	25,2
Самки	35	30,7	22,1	14,9	22,2	53,5	26,8	91,7	15,6
Поздние прибыльные									
Самцы	9	25,1	24,5	36,4	26,6	67,9	32,6	88,5	14,7
Самки	8	9,1	14,9	15,3	13,1	10,3	39,5	77,8	22,5
Зимовавшие									
Самцы	11	20,3	12,9	15,9	13,7	81,0	95,8	48,0	15,1
Самки	9	9,8	11,1	19,1	11,7	58,7	56,9	71,4	23,4

Нетрудно видеть, что в целом интерьерные признаки насекомоядных варьируют в меньшей степени, чем грызунов, но по отдельным показателям эта закономерность нарушается (например, печень, почки и отчасти сердце).

Для одних и тех же органов у одного вида установлены различия в уровне изменчивости в зависимости от пола, возраста, сезона и года исследований. Так, более широкая амплитуда изменчивости обычно наблюдается у старых (зимовавших) особей и бывает больше у самок, чем у самцов. Встречаются, правда, и обратные соотношения (например, в группе зимовавших у средней бурозубки и в некоторых сериях темной и рыжей полевок самцы характеризуются большей вариабельностью, чем самки), но это не нарушает общей закономерности. Что же касается характера сезонно-возрастных колебаний степени изменчивости индексов, то он отражает сезонную динамику фенотипического разнообразия и морфофизиологическую неустойчивость популяции, в том числе разнокачественность и лабильность по уровню метаболизма. В наиболее ответственные («критические») периоды, требующие максимального напряжения обменных процессов, например в период размножения или линьки, индексы органов демонстрируют наибольшую стабильность, а при низкой интенсивности метаболизма (в середине зимы) изменчивость их резко увеличивается.

Нередко сезонные изменения уровня вариабельности того или иного органа (особенно почек) демонстрируют ход, обратный таковому величины самого индекса. Наименьшее варьирование показателей падает на те месяцы, когда размеры органа характеризуются наиболее высокими относительными цифрами (ноябрь – декабрь, март – апрель, июль – август), и наоборот, чем меньше относительная величина органа, тем выше его вариабельность (и по сигме, и по коэффициенту вариации). Эта закономерность достаточно хорошо известна из сравнения одинаковых признаков у разных по величине тела видов и разных признаков в границах одного вида [8], но почти совершенно не исследована в отношении одного и того же признака в пределах популяции. Между тем биологическая интерпретация сезонной динамики степени изменчивости интерьерных признаков интересна как сама по себе, так и в качестве дополнительной характеристики исследуемого процесса. При этом, как справедливо указывал А. В. Яблков, нужно, очевидно, исходить из того, что существование обратной связи между величиной и степенью изменчивости признака является правилом и отражает простые математические зависимости (нормальные элементарные тенденции). Отклонения же свидетельствуют о накладывании на данную тенденцию каких-то более мощных сил (экологических и генетических факторов). С этой

позиции, например, относительные размеры почек выглядят более стабильным, менее подверженным различным воздействиям показателем, чем вес тела или индекс печени.

Рассмотренные выше материалы, безусловно, не исчерпывают всего многообразия проблем, связанных с изучением морфофизиологических механизмов адаптации мелких млекопитающих к условиям существования. В то же время они позволяют высказать некоторые общие положения, касающиеся в основном вопросов, затронутых в данной главе.

Как известно, метаболическая реакция на охлаждение начинается у гомойотермных животных лишь после того, как исчерпываются возможности физической терморегуляции. Физическая терморегуляция требует для своего осуществления меньших затрат энергии, чем изменения теплопродукции, и к тому же адаптирует теплообмен не только к изменениям внешней, но и внутренней температуры. Тем не менее у мелких млекопитающих как животных с высоким потреблением энергии и недостаточно развитыми механизмами физической терморегуляции, сохранение температурного гомеостазиса достигается в основном интенсификацией обменных процессов. Особенно велико значение химической терморегуляции для широко распространенных видов мелких млекопитающих, ареалы которых захватывают несколько ландшафтных зон. Между тем у животных – автохтонов Субарктики приспособления направлены на уменьшение энергетических затрат и связаны с хорошим развитием теплоизолирующих свойств наружных покровов.

Совершенствование энергетически выгодных и биологически целесообразных механизмов физической терморегуляции, по мнению С. С. Шварца, было одним из основных направлений в эволюции адаптаций субарктических гомойотермных животных. Однако достигалось это разными путями. Выявленную многими исследователями высокую устойчивость северных млекопитающих к холодовым нагрузкам (отсюда крайне низкое положение «критической точки» обмена), их способность длительное время поддерживать нормальную температуру тела при низких температурах без дополнительных энергетических затрат нельзя, конечно, объяснить одним лишь повышением теплоизоляционных свойств покровов. Не меньшую роль, очевидно, играют и биохимические адаптации, заключающиеся в способности поверхностных тканей организма к нормальному обмену при температурах, значительно более низких, чем сердцевины тела. Эффективность химической терморегуляции в качестве одного из важнейших компонентов приспособления мелких млекопитающих к низким температурам среди убедительно подтверждают исследования ряда эколого-физиологических показателей различных видов землероек

и грызунов Карелии. Показано, в частности, что, вопреки распространенному мнению, во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не утрачивают своего значения, а на-против, служат важным звеном в цепи гомеостатических реакций, направленных на снижение непроизводительных трат энергии и потери тепла в сложные для жизни зверьков переходные периоды. В свою очередь это приводит к характерным изменениям эколого-физиологических реакций: понижению уровня обмена, установлению постоянной температуры тела, сдвигам в деятельности эндокринной системы и др.

Особенности экологии мелких млекопитающих в значительной мере определяют характер физиологической активности организма. В связи с различной кормовой специализацией и суточным ритмом жизнедеятельности зверьков важное значение приобретают разнообразные адаптивные изменения, затрагивающие различные системы органов. Из-за малых размеров тела и большой относительной величины поверхности теплоотдачи у этих животных наблюдается очень

высокий уровень метаболизма и сердечной деятельности. Большие энергетические потребности и связанный с ними постоянный термический дефицит мелкие млекопитающие компенсируют исключительной лабильностью адаптивных реакций, проявляющейся в закономерной сезонно-возрастной динамике основных морфофизиологических (интерьерных) показателей. Установлено, в частности, что в основе приспособительных реакций, направленных на успешную перезимовку, лежит минимизация обменных процессов, снижение энергозатрат и общее торможение процессов жизнедеятельности.

Однако при всем многообразии конкретных путей и механизмов приспособления видов и популяций к среде обитания всем им, как целостной экологической группе, свойственна единая адаптивная стратегия, реализуемая в виде уникального комплекса морфофизиологических и популяционно-экологических адаптаций, дополняющих друг друга и обеспечивающих мелким млекопитающим общий успех в борьбе за существование.

* Сообщение I опубликовано: Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018. № 3 (172). С. 7–19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок // Труды Института биологии УФАН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 53–60.
- Варшавский А. А. К изучению географической изменчивости интерьерных признаков грызунов // Грызуны: Материалы V Всесоюзного совещания. М., 1980. С. 52–53.
- Ивантер Э. В. Питание и некоторые морфофизиологические особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 68–95.
- Ивантер Э. В. Возрастная структура популяций грызунов и ее адаптивное значение (на примере рыжей полевки Карелии) // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 93–119.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980. С. 64–69.
- Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983. 271 с.
- Рогинский Я. Я. О некоторых результатах применения количественного метода к изучению морфологической изменчивости // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1959. Т. 36. № 1. С. 83–89.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биологии. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Fedyk A. Gross body composition in postnatal development of the bank vole. 2. Differentiation of seasonal generations // Acta theriol. 1974. Vol. 19. No 25. P. 403–427.
- Gebczynska Z. Bioenergetics of a root vole population // Acta theriol. 1970. Vol. 15. P. 33–66.
- Gebczynski M. The rate of metabolism of the lesser shrew (*Sorex minutus*) // Acta theriol. 1971. Vol. 16. No 20. P. 329–339.
- Gebczynski M. Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life // Acta theriol. 1975. Vol. 20. No 29. P. 379–434.
- Gorecki A. Metabolic rate and energy budget in the bank vole // Acta theriol. 1968. Vol. 13. No 20. P. 341–365.
- Huvarinen H. On the seasonal changes in the skeleton of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and their physiological background // Aquilo. Ser. Zool. 1969. Vol. 7. P. 1–32.
- Huvarinen H. Seasonal changes in the morphology of the adrenal cortex and medulla of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Finland // Aquilo. Ser. Zool. 1969. Vol. 9. P. 55–64.
- Kenagy G. J. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community // Ecology. 1973. Vol. 54. No 4. P. 1201–1219.
- Migula P. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole // Acta theriol. 1969. Vol. 14. No 13. P. 254–258.
- Pucek M. Changes in the weight of some internal organs of Micromammalia due to fixing // Acta theriol. 1967. Vol. 12. No 39. P. 545–553.
- Rensch B. Organproportionen und Korpergrosse bei Vogeln und Säugetieren // Zool. Jahrb. Abt. I. 1948. Bd 61. H. 4. S. 337–412.
- Schubarth H. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. // Acta theriol. 1958. Vol. 2. No 9. S. 175–202.
- Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal, 1950. 179 p.
- Trojan P., Wojciechowska B. Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European common vole – *Microtus arvalis* (Pall.) // Ekol. pol. 1967. Vol. A15. No 44. P. 811–817.

Ivanter E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

THE EXPERIENCE OF ECOLOGICAL ANALYSIS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES IN SMALL MAMMALS

Part 2. Seasonal and age dynamics and individual variability of internal features*

The dynamics of morphophysiological features over a life cycle of various small mammals on the northern periphery of the range is investigated. Juvenile small forest rodents of spring and summer generations are characterized by an extremely high pace of the generation development and growth, and a corresponding increase of the main internal features. Late generations members show smooth natural increase in the internal organs weight for the autumn, followed by a small decline in the winter, and fast maturing and growth accompanied with a sharp increase in morphophysiological indexes in the spring. The level of the internal features variability is very high, with spleen size having the greatest variability, followed by the size of thymus, adrenal glands, liver, heart, kidneys, and intestine length.

Key words: morphophysiological features dynamics, growth, development, internal features, variability

* Part I was published in Proceedings of Petrozavodsk State University. 2018. No 3 (172). P. 7–19.

REFERENCES

1. Bol'shakov V. N. Comparative study materials on the geographic variability of the interior characteristics of closely related vole species. *Proceedings of the Institute of Biology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. Sverdlovsk, 1965. Issue 38. P. 53–60. (In Russ.)
2. Warsaw A. A. Study of the rodents' interior characteristics geographical variability. *Rodents. Proc. V All-Union Conf.* Moscow, 1980. P. 52–53. (In Russ.)
3. Ivanter E. V. Nutrition and some morphophysiological features of mouse-like rodents in Karelia. *Ecology of birds and mammals in the northwestern part of the USSR*. Petrozavodsk, 1976. P. 68–95. (In Russ.)
4. Ivanter E. V. The age structure of rodent populations and its adaptive value (using the example of the red-backed vole in Karelia). *Fauna and ecology of birds and mammals in the northwestern taiga of the USSR*. Petrozavodsk, 1978. P. 93–119. (In Russ.)
5. Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals. Leningrad, 1985. 318 p. (In Russ.)
6. Olenev V. G., Pokrovsky A. V., Olenev G. V. Analysis of the features of hibernating generations of mouse-like rodents. *Adaptation of animals to winter conditions*. Moscow, 1980. P. 64–69. (In Russ.)
7. Panteleev P. A. Bioenergy of small mammals. Adaptation of rodents and insectivores to environmental temperature conditions. Moscow, 1983. 271 p. (In Russ.)
8. Roginsky Ya. Ya. On some results of applying a quantitative method to the study of morphological variability. *Arch Anat Histol Embryol*. 1959. Vol. 36. No 1. P. 83–89. (In Russ.)
9. Shvarts S. S., Ishchenko V. G., Ovchinnikova N. A., Olenev V. G., Pokrovsky A. V., Pyastolova O. A. Alternation of generations and lifespan of rodents. *Zhurnal obshchey biologii*. 1964. Vol. 25. No 6. P. 417–433. (In Russ.)
10. Fedyk A. Gross body composition in postnatal development of the bank vole. 2. Differentiation of seasonal generations. *Acta theriol*. 1974. Vol. 19. No 25. P. 403–427.
11. Gebczynska Z. Bioenergetics of a root vole population. *Acta theriol*. 1970. Vol. 15. P. 33–66.
12. Gebczynski M. The rate of metabolism of the lesser shrew (*Sorex minutus*). *Acta theriol*. 1971. Vol. 16. No 20. P. 329–339.
13. Gebczynski M. Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life. *Acta theriol*. 1975. Vol. 20. No 29. P. 379–434.
14. Gorecki A. Metabolic rate and energy budget in the bank vole. *Acta theriol*. 1968. Vol. 13. No 20. P. 341–365.
15. Hyvarinen H. On the seasonal changes in the skeleton of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and their physiological background. *Aquilo. Ser. Zool.* 1969. Vol. 7. P. 1–32.
16. Hyvarinen H. Seasonal changes in the morphology of the adrenal cortex and medulla of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Finland. *Aquilo. Ser. Zool.* 1969. Vol. 9. P. 55–64.
17. Kenagy G. J. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology*. 1973. Vol. 54. No 4. P. 1201–1219.
18. Migula P. Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. *Acta theriol*. 1969. Vol. 14. No 13. P. 254–258.
19. Pucek M. Changes in the weight of some internal organs of Micromammalia due to fixing. *Acta theriol*. 1967. Vol. 12. No 39. P. 545–553.
20. Rensch B. Organproportionen und Korpergrosse bei Vogeln und Säugetieren. *Zool. Jahrb. Abt. I*. 1948. Bd 61. H. 4. S. 337–412.
21. Schubarth H. Zur Variabilität von *Sorex araneus araneus* L. *Acta theriol*. 1958. Vol. 2. No 9. S. 175–202.
22. Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal, 1950. 179 p.
23. Trojan P., Wojciechowska B. Resting metabolism rate during pregnancy and lactation in the European common vole – *Microtus arvalis* (Pall.). *Ekol. pol.* 1967. Vol. A15. No 44. P. 811–817.

Поступила в редакцию 19.02.2018

ТАТЬЯНА АЛЕКСЕЕВНА ДАНИЛОВА

кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
danilovata@bk.ru

ЛЕОНИД ГРИГОРЬЕВИЧ ДАНИЛОВ

доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории микробиологической защиты растений, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
biodan@mail.ru

СВЕТЛАНА МИХАЙЛОВНА СИНИЦЫНА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, старший научный сотрудник отдела производства и переработки продукции растениеводства, Северо-Западный центр междисциплинарных исследований проблем продовольственного обеспечения (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
smsin@bk.ru

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ НЕМАТОД ПРОТИВ ПРОВОЛОЧНИКОВ НА КАРТОФЕЛЕ В ОРГАНИЧЕСКОМ ЗЕМЛЕДЕЛИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО РЕГИОНА РФ

Представлены результаты испытаний биологических препаратов, изготавливаемых на основе энтомопатогенных нематод, – Энтонем-Р, Немабакт и Протонем – в качестве средства защиты картофеля от личинок жуков щелкунов-проводочников и возможности их использования в органическом земледелии Северо-Западного региона России, в том числе и Республике Карелия. Инвазионные личинки этих нематод, являющиеся основой данных препаратов, приспособлены к длительному существованию в почве без питания и совместимы со многими средствами защиты растений. Механизм, с помощью которого энтомопатогенные нематоды способны заражать и размножаться в насекомом-хозяине, включает в себя взаимную связь между нематодами и их симбиотическими бактериями. Высокая вирулентность нематодно-бактериальных комплексов против насекомых-вредителей и безопасность для человека, теплокровных животных, растений являются основой использования энтомопатогенных нематод в качестве эффективных агентов в биологической борьбе с проволочниками, которые относятся к наиболее распространенным вредителям на картофеле в регионе. Применение нематодных препаратов в защите картофеля от проволочников, несомненно, представляет научную и практическую значимость, поскольку создает реальные предпосылки для их применения в органическом земледелии, обеспечивая получение высококачественной экологически безопасной продукции. Результаты полевых и производственных испытаний показали высокую биологическую эффективность нематодных биопрепаратов (от 69,3 до 100 %) против проволочников на картофеле при норме расхода нематод 5 млрд/га инвазионных личинок, вносимых в почву при посадке клубней либо на поверхность почвы под растения в фазе бутонизации. При этом повреждение клубней проволочником в основном отмечается в слабой степени. Новый препарат Протонем, созданный на основе нематод вида *Steinernema feltiae protense*, не уступает по эффективности Немабакту и Энтонему-Р и даже при снижении рекомендованной нормы его расхода до 2,5 млрд инвазионных личинок на гектар имеет достаточно высокую биологическую эффективность – 96,4 %. Ключевые слова: проволочники, картофель, энтомопатогенные нематоды, Немабакт, Энтонем-Р, Протонем, органическое земледелие

В настоящее время в Северо-Западном регионе РФ в системе защиты картофеля от комплекса вредителей, таких как личинки жуков щелкунов – проволочники, колорадский жук, тли – переносчики вирусной инфекции, широко применяется прием обработки посадочного материала рядом инсектицидов на основе действующих веществ из класса неоникотиноидов. Однако, несмотря на достаточно высокую эффективность

этого приема, период защитного действия препаратов, в частности против такого вредителя, как проволочники, ограничивается первой половиной вегетации, практически до начала образования клубней нового урожая, после чего вредоносность фитофагов увеличивается за счет миграции, и период от формирования до уборки урожая остается незащищенным. Этую временную нишу и могут заполнять препараты на основе

энтомопатогенных нематод ЭПН. Нематоды заражают широкий круг насекомых-хозяев (свыше 1000 видов) на всех стадиях их развития, кроме яйца [9]. Широкий спектр хозяев нематод обусловлен высокопатогенными свойствами симбиотических бактерий, вводимых в гемолимфу хозяина после проникновения инвазионных личинок в тело насекомых. Бактерии быстро размножаются и производят различные продукты метаболизма, которые преодолевают иммунную систему насекомых, убивают их и подавляют рост различных грибковых и бактериальных возбудителей заболеваний [8]. Таким образом, нематодам не приходится преодолевать защитные реакции или приспособливаться к жизненному циклу насекомого. При этом высокая вирулентность нематодно-бактериального комплекса против насекомых-вредителей является основой использования ЭПН в качестве эффективных агентов в биологической борьбе [10].

В современных условиях ведения сельскохозяйственного производства особую актуальность приобретают биологизированные системы земледелия, базирующиеся на мероприятиях, при которых основными методами снижения численности вредителей являются экологические, способствующие размножению и повышению активности естественных врагов вредителей. В связи с этим за последнее время возрос интерес к энтомопатогенным нематодам из семейств *Steiner nematidae* (штейнернематиды) и *Heterorhabditidae* (гетерорабдитиды), которые рассматриваются как перспективные биологические агенты для регуляции численности вредных видов насекомых. Биологические препараты, изготавливаемые на основе ЭПН, в основном предназначены для борьбы с различными стадиями развития насекомых, обитающих в почве, и в том числе против различных видов проволочника на картофеле. В нематодных препаратах в качестве действующего начала выступают живые инвазионные личинки, которые, обитая в почве в отсутствие насекомого-хозяина, могут существовать в инактивированном состоянии без питания более двух лет, а также способны активно мигрировать на различную глубину под влиянием биотических и абиотических факторов среды [5].

В РФ на базе ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ВИЗР) совместно с ООО «Биодан» в течение 50 лет осуществляются исследования по изучению особенностей биологии, разработке технологий производства, применения и создания биопрепаратов на основе энтомопатогенных нематод – Энтонем-Ф (основа препарата – нематоды вида *Steinernema feltiae* штамм SRP 18-91) и Немабакт (основа препарата – вид нематод *S. carpocapsae* штамм «agriotos») [7], [14].

Успешно проходит государственные испытания новый подвид природного изолята *Steiner-*

nema feltiae protense из Республики Саха Якутии под названием Протонем [7]. Созданные биологические препараты являются новым видом продукта, допущены к использованию в сельскохозяйственном производстве и позволяют решать проблему защиты растений от насекомых-вредителей, обитающих в почве и на открытой поверхности.

Полевые и производственные испытания нематодных препаратов проведены в различных областях Северо-Западного региона РФ на отечественных и иностранных сортах картофеля. Опыты закладывались на дерново-подзолистой легкосуглинистой почве средней степени окультуренности. Предшественником картофеля служили многолетние травы. Метеорологические условия в период проведения испытаний в 2010–2011 годах характеризовались повышенной теплообеспеченностью и недостатком влаги, которые привели к острой засушливости с середины вегетации растений. Ресурсы тепла и влаги в 2013 году отличались равномерным распределением при повышенных относительно средних многолетних параметрах тепло- и влагообеспеченности. Для 2015 года вышеизложенные показатели распределялись неравномерно и характеризовались прохладным началом вегетации на фоне необычайно продолжительной поздневесеннеи и раннелетней засухи. Наиболее эффективная норма расхода препаратов составляла 5 млрд инвазионных личинок нематод/га. В производственных условиях нематодные препараты применялись на общем фоне внесения инсектицидов согласно технологии возделывания картофеля против комплекса вредителей (ти, колорадский жук и проволочники) и болезней, а в полевых – без использования химических средств защиты. Для уточнения эффективности нематодных препаратов против проволочников гектарную норму вносили в разные сроки – в период посадки клубней и в фазу бутонизации (перед смыканием рядов). В контроле использовали воду без нематод из расчета 100 мл под одно растение. Перед проведением опытов учитывалась численность проволочников (наличие особей/м² до посадки картофеля) в сравнении с порогом вредоносности (не более 5–6 особей/м²). Численность личинок проволочников определяется методом почвенных раскопок на площадках размером 0,25 м² (50 × 50 см) и глубину до 25 см в каждом варианте. Учеты численности проволочников проводятся до внесения нематод и после в период уборки урожая. Поврежденность клубней картофеля личинками вредителя определяется в период уборки урожая путем отбора клубней (не менее 100 шт.) с каждого варианта и расчета процента поврежденных клубней по наличию в них одного или более ходов, проделываемых вредителем.

В зависимости от площади делянки для внесения нематод в почву использовались ранцевые

ручные опрыскиватели «Соло-465» насосного типа с объемом резервуара 6 л либо стандартная лейка с объемом резервуара 8 л. В производственных условиях препараты вносились опрыскивающей аппаратурой Rau с расходом рабочей жидкости 800 л/га.

В исследованиях были использованы общепринятые методы и методики проведения полевых биологических испытаний средств защиты растений в соответствии с ГОСТ 21507-81.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты лабораторно-полевых исследований [4] послужили основой для проведения полевых и производственных испытаний по оценке биологической эффективности и уточнению наиболее эффективного способа применения нематодных препаратов на различных сортах картофеля против личинок жуков-щелкунов (*Elateridae*) – проволочников в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях Северо-Западного региона РФ.

Впервые в регионе полевые испытания *S. feltiae SRP18-91* (Энтонем-Ф) в нормах расхода 500 тыс. и 1 млн инвазионных личинок на 1 м² были проведены в 1998 году в Ленинградской области на высоком фоне численности проволочников. Площадь учетной делянки составляла 50 м² при 3-кратной повторности. Водная суспензия нематод была внесена способом полива под растения картофеля в фазу бутонизации, когда личинки проволочников концентрируются в его корневой зоне. Эффективность действия препарата в условиях умеренно теплого и влажного лета проявилась к началу формирования клубней; к концу вегетации картофеля поврежденных вредителем клубней при испытанных нормах расхода не отмечено, численность личинок проволочников была снижена на 95–100 % (табл. 1). Существенных различий в биологической эффективности нематод при двух нормах расхода не выявлено.

Таблица 1

Эффективность *S. feltiae SRP18-91* в борьбе с проволочниками на картофеле
(Павловское поле ВИЗР, Ленинградская обл., 1998 год)

Вариант	Норма расхода, нематод/м ² , млн	Количество личинок, экз./м ²		Поврежденность клубней проволочником, %	Снижение относительно контроля, %	
		до обработки	через 2 месяца		численности личинок	поврежденности клубней
Нематоды	0,5	15,0	0,2	0	97,9	100
	1,0	13,9	0	0	100	100
Контроль	–	13,9	9,4	23,0	–	–

В 2010 году на опытном поле Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР) в Тосненском районе Ленинградской области на посадках семено-

го картофеля (сорт Елизавета) биологическая эффективность Немабакта составляла 77–83 %, а в 2011 году там же на сорте Памяти Осиповой – 75–79 % (табл. 2).

Таблица 2

Биологическая эффективность нематодных препаратов против проволочников на сортах семенного картофеля (опытное поле филиала ВИЗР, Ленинградская обл.)

Варианты опыта	Число поврежденных клубней, %			Снижение поврежденности клубней (% к контролю)	
	всего	в том числе			
		в слабой степени (1 ход на клубень)	в сильной степени (более 1 хода на клубень)		
Сорт Елизавета (опыт 2010 год)					
Немабакт при посадке клубней	3,00	2,25	0,75	83 ± 4,5(a)	
Немабакт в фазе бутонизации	3,5	2,75	0,75	77 ± 10,4(a)	
Контроль	17,0	4,25	12,7	–	
Сорт Памяти Осиповой (опыт 2011 год)					
Протонем при посадке клубней	0,25 ± 0,25	0,25	–	97,7 ± 1,34(a)	
Протонем в фазе бутонизации	0,5 ± 0,29	0,5	–	96,9 ± 1,82(a)	
Немабакт при посадке клубней	3,8 ± 0,38	2,5	1,25	79,3 ± 2,86(b)	
Немабакт в фазе бутонизации	4,5 ± 0,65	3,25	1,25	75,9 ± 1,8(b)	
Контроль	18,5 ± 1,75	7,8	10,8	–	

Примечание. Значение с разными буквенными индексами достоверно различалось ($p \leq 0,005$).

Применение Протонема на картофеле сорта Памяти Осиповой как при посадке клубней, так и в фазе бутонизации обеспечило биологическую эффективность действия препарата на уровне 96,9–97,7 % [1]. При этом установлено, что Протонем обладает более высокой биологической эффективностью в качестве меры защиты семенного картофеля в отношении проволочников по сравнению с препаратом Немабакт.

С целью определения оптимальных норм применения нематодных препаратов учеными Великолукской государственной академии проведены полевые испытания Немабакта и Протонема на картофеле в качестве биологического приема защиты от проволочников. Эффективность препаратов оценивалась на сортах картофеля отечественной и зарубежной селекции – Наяда и Ред Скарлет при внесении их в виде водной суспензии в период посадки и в фазу бутонизации при различных нормах расхода инвазионных личи-

нок в расчете на 1 м² поверхности почвы [3]. Полученные результаты свидетельствуют о высокой защите картофеля от проволочников. При этом биологическая эффективность Немабакта при разных дозах внесения нематод в фазу бутонизации составляла 99,6, 94,60 и 91,1 %, а Протонема соответственно – 99,6, 96,4 и 89,2 %. Количество клубней, поврежденных проволочником в опыте, от 1,4 до 1,8 % (ГОСТ – 2 %). Однако с уменьшением дозы внесения нематодных препаратов до минимальной (125 тыс. инвазионных личинок в расчете на 1 м² поверхности почвы) происходило достоверное снижение биологической эффективности обоих препаратов.

В 2015 году в КХ «Витязь» Псковской области на семенных посадках картофеля в производственном опыте испытывалась рекомендованная норма применения нематодного препарата Энтонем-Ф (5 млрд нематод/га) при внесении в разные сроки: при посадке и в период бутонизации (табл. 3).

Таблица 3

Биологическая эффективность нематодного препарата Энтонем-Ф против проволочников на семенном картофеле (КХ «Витязь», Псковская обл., 2015 год)

Вариант опыта	Количество проволочников, экз./м ² всего	Повреждено клубней, %		Биологическая эффективность, %	
		в т. ч. по степени повреждения	слабая (1 ход на клубень)	по снижению численности проволочников	по поврежденности клубней
		всего	сильная (более 1 хода на клубень)		
Сорт Ред Скарлетт					
Энтонем-Ф, одна обработка по гребню	0,2	0	0	0	95,0
Энтонем-Ф, одна обработка до смыкания рядов	0,2	0	0	0	95,0
Производственный контроль № 1 (0,5 га рядом с опытным вариантом)	1,8	5,8	4,7	1,1	–
Производственный контроль № 2 (в среднем по сорту)	4,0	14,4	12,0	2,4	–
Сорт Лабелла					
Энтонем-Ф, одна обработка по гребню	0,2	0	0	0	93,3
Энтонем-Ф, одна обработка до смыкания рядов	0	0	0	0	100
Производственный контроль № 1 (0,5 га рядом с опытным вариантом)	0,9	2,0	2,0	0	–
Производственный контроль № 2 (в среднем по сорту)	3,0	4,8	3,7	1,1	–

Анализ полученных результатов свидетельствует о высокой эффективности нематодного препарата Энтонем-Ф против проволочников на изучаемых сортах картофеля независимо от сроков его применения. На обработанной площади не было обнаружено ни одного поврежденного проволочниками клубня картофеля изучаемых сортов и очень низкая численность самих вредителей, в среднем – 0,2 особи/м². Слабая поврежденность картофеля (особенно на сортах Лабелла – 2 % и Ред Скарлетт – 5,8 %) была отмечена также на площади производственного контроля. Вероятнее всего, это может быть следствием ми-

грации части нематод на близлежащую к делянкам площадь производственного контроля [3].

Таким образом, в условиях производственного опыта при применении препарата Энтонем-Ф в норме расхода 5 млрд нематод/га, независимо от срока его внесения (период от посадки до начала бутонизации картофеля), была получена высокая биологическая эффективность против проволочников (от 93,3 до 95,0 %).

Таким образом, проведенные полевые и производственные испытания на картофеле препаратов Немабакт и Энтонем-Ф против личинок жуков щелкунов-проводников свидетельствуют

о высокой биологической эффективности. Новый препарат Протонем не уступает по эффективности нематодным препаратам, допущенным к использованию на картофеле в качестве мер защиты. Кроме того, препараты Немабакт и Протонем показали достаточно высокую биологическую эффективность при снижении рекомендуемой нормы их расхода в 2 раза (из расчета 2,5 млрд/га инвазионных личинок).

Оценка биологической эффективности и уточнение наиболее эффективных способов применения нематод *S. feltiae protense* против личинок проволочников проведена также на картофеле сорта Невский в 2013 году в садоводческом массиве Новинка (Ленинградская

область) [6]. В результате испытаний подтверждена высокая биологическая эффективность (в среднем 74,3 %) этих нематод в борьбе с личинками жуков-щелкунов на картофеле (табл. 4). Причем наибольшая биологическая эффективность применения энтомопатогенных нематод (78,5 %) отмечалась при обработке дна борозды перед посадкой картофеля и опрыскивании растений в фазу бутонизации. На этом же варианте численность проволочников при уборке урожая снижалась на 70,3 % и достигала 1,08 экз./м² против 4,33 на контроле. При этом процент поврежденных клубней проволочником уменьшался в 3,4 раза по сравнению с контрольным вариантом.

Таблица 4

**Биологическая эффективность разных способов применения
Steinernema feltiae protense в борьбе с проволочниками на картофеле сорта Невский
(садоводство Новинка, Ленинградская обл., 2013 год)**

Показатель	Вариант опыта			
	обработка дна борозды перед посадкой картофеля	опрыскивание растений в фазу бутонизации	обработка дна борозды + опрыскивание в фазу бутонизации	контроль (без обработки)
Численность проволочников перед посадкой, экз./м ²	3,5	3,0	3,5	3,0
Численность проволочников при уборке урожая, экз./м ²	1,80	1,2	1,08	4,3
Биологическая эффективность, %	69,3	74,9	78,5	0
Процент поврежденных клубней	5	8	4,75	16
Снижение поврежденности клубней, %	68,8	50,0	70,3	0

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе полевых и производственных испытаний, проведенных в разные годы в Северо-Западном регионе РФ, отработаны оптимальные нормы расхода нематодных препаратов Немабакт и Энтонем-Ф (5 млрд/га инвазионных личинок) при внесении водной суспензии инвазионных личинок ЭПН в почву во время посадки картофеля либо в фазу бутонизации. Результаты полевых и производственных испытаний нематодных биопрепаратов показали высокую биологическую эффективность (от 69,3 до 100 %) против проволочников на картофеле. Установлено также, что служащие в качестве действующего

вещества нематоды в нематодных препаратах Энтонем-Ф (*S. feltiae* штамм SRP18-91), Немабакт (*S. carpocapsae* штамм «agriotos») и Протонем (*S. feltiae protense*) способны эффективно снижать численность личинок щелкунов-проводников, о чем свидетельствуют результаты многолетних их испытаний в условиях Северо-Западного региона России на различных сортах картофеля. При этом препараты, изготавливаемые на основе энтомопатогенных нематод, перспективны для использования в системах органического земледелия в качестве биологических мер защиты картофеля от личинок жуков щелкунов-проводников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агансонова Н. Е., Данилов Л. Г. *Steinernema feltiae protense* subsp. N. – новый перспективный подвид для борьбы с проволочниками на картофеле // Защита и карантин растений. 2013. № 2. С. 30–31.
2. Васильева З. В., Николаева З. В., Павлов И. Н. Один из способов экологизации защиты картофеля от проволочников в условиях Псковской области // Наука об актуальных проблемах и перспективах инновационного развития регионального АПК: Материалы Международной науч.-практ. конф. (14–15 апреля 2016 г.). Великие Луки, 2016. С. 37–41.
3. Волгарев С. А., Данилов Л. Г., Иванова Г. П. Эффективная тактика защиты семенных посадок картофеля от проволочников // Защита и карантин растений. 2017. № 1. С. 27–29.
4. Данилов Л. Г. Восприимчивость щелкунов к заражению нематодами *Neoaplectana carpocapsae* Weiser, 1955, штамм «agriotos» // Бюллетень ВИЗР. 1974. № 30. С. 54–56.
5. Данилов Л. Г., Павлюшин В. А. Состояние, перспективы изучения и практического использования энтомопатогенных нематод (Steinernematidae) и их симбиотических бактерий (*Xenorhabdus*) против насекомых и возбудителей заболеваний растений // Вестник защиты растений. 2015. № 3. С. 10–15.

6. Доброхотов С. А., Анисимов А. И., Данилов Л. Г., Леднев Г. Р. Разработка мер борьбы с проволочниками на картофеле с использованием микробиологических препаратов и горчицы белой // Вестник защиты растений. 2014. № 3. С. 25–32.
7. Иванова Т. С., Данилов Л. Г., Ивакненко О. А. Новый подвид энтомопатогенных нематод семейства Steinernema feltiae protense subsp. N. (Nematoda: Steinernematidae) из Якутии // Паразитология. 2001. 35. № 4. С. 333–337.
8. Akhurst R. J. Morphological and functional dimorphism in *Xenorhabdus* spp. bacteria symbiotically associated with the insect pathogenic nematodes *Neoaplectana* and *Heterorhabditis* // *J. Gen. Microbial.* 1980. Vol. 121. № 2. P. 303–309.
9. Nickle W. R. Taxonomy of nematodes that parasitize insects, and their use as biological control agents // *Biosystematics in Agric.*, Beltsville. Symp. 11. (J. A. Romberger, Eds.). Pub. Allenheld, Osmun and Compani, 1977. P. 37–51.
10. Smart G. C. Entomopathogenic nematodes for the biological control of insects // *J. Nematol.* 1995. Vol. 27. № 4. P. 529–534.

Danilova T. A., North-West Centre of Interdisciplinary Research of Food Supply Problems (St. Petersburg, Russian Federation)

Danilov L. G., All-Russian Institute of Plant Protection (St. Petersburg, Russian Federation)

Sinitsyna S. M., North-West Centre of Interdisciplinary Research of Food Supply Problems (St. Petersburg, Russian Federation)

PROSPECTS OF USING ENTOMOPATHOGENIC NEMATODES AGAINST WIREWORMS ON POTATOES IN ORGANIC AGRICULTURE OF THE NORTHWEST REGION OF THE RUSSIAN FEDERATION

The article presents test results for biological preparations Entonem-F, Nemabact and Protonem, produced on the basis of entomopathogenic nematodes and used as a means of protecting potatoes from click beetle larvae or wireworms for the purposes of organic farming in the northwestern Russia, including the Republic of Karelia. Invasive larvae of the nematodes are microscopic worms adapted to long-term existence in the soil without food and compatible with many means of plant protection. The mechanism by which entomopathogenic nematodes are able to infect and reproduce in the host insect involves a mutual relationship between nematodes and their symbiotic bacteria. High virulence of nematode-bacterial complexes against insect pests and their safety for humans, warm-blooded animals and plants form the basis for using entomopathogenic nematodes as effective biological control agents against wireworms, which are the most common pests on potatoes in the region. The use of nematode preparations for protecting potatoes from wireworms is undoubtedly of scientific and practical importance, as it creates real prerequisites for using such preparations in organic farming, ensuring the production of high-quality environmentally safe products. The results of field and production tests showed high biological efficiency of nematode biopreparations (from 69.3 % to 100 %) against wireworms on potatoes at the nematode rate of 5 billion/ha of invasive larvae introduced into the soil when planting tubers or on the soil surface under the plants in the budding phase. With the use of nematode biopreparations generally weak damage to tubers by wireworms is observed. A new preparation called Protonem on the basis of nematodes of the species *Steinernema feltiae protense* is not inferior in efficiency to preparations Nemabact and Entonem-F and even with a decrease in the recommended supply to 2.5 billion invasive larvae per hectare has a considerably high biological efficiency of 96.4 %.

Key words: wireworms, potato, entomopathogenic nematodes, Entonem-F, Nemabact, Protonem, organic farming

REFERENCES

1. Agananova N. E., Danilov L. G. Steinernema feltiae protense subsp. N as a new promising subspecies to deal with wireworms on potatoes. *Plant protection and quarantine.* 2013. No 2. P. 30–31. (In Russ.)
2. Vasil'eva Z. V., Nikolaeva Z. V., Pavlov I. N. One of the green methods of protecting potatoes from wireworms in the Pskov region. *Materials of the International Scientific-and Practical Conference "Science about current problems and prospects of the innovative development of regional agroindustrial complex" (April 14–15, 2016).* Velikie Luki, 2016. P. 37–41. (In Russ.)
3. Volgarev S. A., Danilov L. G., Ivanova G. P. Effective tactics of protection of seed potato plantings from wireworms. *Plant protection and quarantine.* 2017. No 1. P. 27–29. (In Russ.)
4. Danilov L. G. The susceptibility of beetles to infection by the Agriotes strain of the nematode *Neoaplectana carpocapsae* Weiser, 1955. *Bulletin of All-Russian Institute of Plant Protection.* 1974. No 30. P. 54–56. (In Russ.)
5. Danilov L. G., Pavlyushin V. A. Status, prospects of study and practical use of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae) and their symbiotic bacteria (*Xenorhabdus*) against insects and plant pathogens. *Herald of plant protection.* 2015. No 3. P. 10–15. (In Russ.)
6. Dobroxotov S. A., Anisimov A. I., Danilov L. G., Lednev G. R. Developing measures against wireworms in potatoes using microbial preparations and white mustard. *Herald of plant protection.* 2014. No 3. P. 25–32. (In Russ.)
7. Ivanova T. S., Danilov L. G., Ivakhnenko O. A. A new entomopathogenic nematode Steinernema feltiae protense subsp. n. (Nematoda: Steinernematidae) from Yakutia. *Parasitology.* 2001. Vol. 35. No 4. P. 333–337. (In Russ.)
8. Akhurst R. J. Morphological and functional dimorphism in *Xenorhabdus* spp. bacteria symbiotically associated with the insect pathogenic nematodes *Neoaplectana* and *Heterorhabditis*. *J. Gen. Microbial.* 1980. Vol. 121. № 2. P. 303–309.
9. Nickle W. R. Taxonomy of nematodes that parasitize insects, and their use as biological control agents. *Biosystematics in Agric.*, Beltsville. Symp. 11. (J. A. Romberger, Ed.). Pub. Allenheld, Osmun and Compani, 1977. P. 37–51.
10. Smart G. C. Entomopathogenic nematodes for the biological control of insects. *J. Nematol.* 1995. Vol. 27. № 4. P. 529–534.

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА

доктор сельскохозяйственных наук, профессор, врио директора, Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

ЛАРИСА АНАТОЛЬЕВНА КУЗНЕЦОВА

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехники, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет; заведующий отделом семеноводства картофеля, Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция (Петрозаводск, Российская Федерация)
lar814@yandex.ru

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НИКОЛАЕВА
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры зоотехники, рыбоводства, агрономии и землеустройства Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ln21@mail.ru

ИВАН ВАЛЕРЬЕВИЧ ЕВСТРАТОВ

агроном, Карельская государственная сельскохозяйственная опытная станция (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivevstratov@ya.ru

СОЧЕТАНИЕ МЕТОДОВ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ И КЛОНОВОГО ОТБОРА В ОРИГИНАЛЬНОМ СЕМЕНОВОДСТВЕ *SOLANUM TUBEROSUM L.*

Представлены результаты эффективности сочетания двух основных методов освобождения растений от инфекций в оригинальном семеноводстве картофеля для получения высококачественного посадочного материала в условиях Республики Карелия. В защищенном грунте на основе визуальной оценки миниклубней (полученных от оздоровленных методом апикальной меристемы растений) по показателям их числа и размера проведен клоновый отбор наиболее продуктивных потомств сортов Ладожский и Чародей. Корректность проведения этого отбора подтверждена с использованием кластерного, факторного и пошагового дискриминантного анализов. В открытом грунте при получении первого полевого поколения оценивали продуктивность выделенных клонов и вегетативных потомств без отбора. При этом у отобранных клонов сорта Ладожский продуктивность увеличилась на 33, а сорта Чародей – на 26 %. Таким образом, с помощью математических методов можно повысить результативность отбора лучших клонов на этапе получения миниклубней.

Ключевые слова: картофель, апикальная меристема, клоновый отбор, вегетативное потомство, миниклубни

ВВЕДЕНИЕ

Картофель (*S. tuberosum*) – одна из основных полевых культур, используемых в продовольственных, технических и кормовых целях. Эффективность его выращивания зависит в первую очередь от реализации потенциальных возможностей того или иного сорта, которые поддерживаются в процессе семеноводства культуры. Переход на безвирусное семеноводство обеспечивает повышение урожая картофеля на 20 % и более [1], [7]. Однако при массовом размножении высококачественного посадочного материала с каждым последующим поколением происходят снижение продуктивности и ухудшение других хозяйствственно ценных признаков и свойств сорта из-за накопления вирусов и других инфекций [2]. Наиболее распространенными методами освобождения картофельных растений от инфекций являются метод апикальной меристемы

и клоновый отбор. Каждый из них имеет свои преимущества и недостатки. Первый, широко используемый в оригинальном семеноводстве картофеля, обеспечивает быстрое получение качественного семенного материала. Вместе с тем в культуре тканей возможно изменение сортовых признаков, связанных с накоплением спонтанных соматических мутаций [10]. При последующем вегетативном размножении наблюдаются отклонения от исходного сорта по морфобиологическим признакам и свойствам, теряется сортовая оригинальность [1]. У ряда сортов вирусы являются частью генома растения, и по этой причине их нельзя удалить из живой клетки [6]. Когда возникают проблемы с получением безвирусного материала на основе апикальной меристемы, используют клоновый отбор, позволяющий выделить фенотипически «здравые» растения [9]. При этом в полевых условиях выбраковывают

растения с симптомами поражения вредоносными штаммами вирусов, а также их комбинациями и отбирают растения, толерантные к слабопатогенным штаммам, действующим по принципу «перекрестной защиты» [8]. Наряду с этим визуальный клоновый отбор характеризуется высокой трудоемкостью. Эффективность его использования можно повысить путем предварительного освобождения растений от инфекций методом апикальной меристемы [5].

Цель настоящей работы – изучить результативность проведения клонового отбора на этапе получения миниклубней из меристемного оздоровленного материала картофеля в условиях Республики Карелия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Южной агроклиматической зоне Карелии на протяжении трех вегетационных сезонов, отличающихся неоднородностью метеорологических показателей. Особенностью первого сезона явились повышенные среднемесячные температуры воздуха и дефицит осадков в период клубнеобразования *S. tuberosum*. Во второй год теплообеспеченность на уровне среднемноголетних данных сочеталась с избыточным увлажнением растений в июле и, наоборот, недостаточным – в июне и августе. Третий сезон характеризовался пониженной теплообеспеченностью в июле и августе на фоне избыточного количества осадков в течение всего летнего периода. В целом вариабельность метеорологических показателей явила одной из причин колебания продуктивности растений картофеля.

Почва участка, на котором закладывали опыт, дерново-подзолистая, хорошо окультуренная, на песчаных древнеаллювиальных отложениях. По гранулометрическому составу – легкосуглинистая. По данным агрохимического анализа содержание в почве гумуса (5,7 %) и подвижных форм фосфора (23,4 мг/100 г почвы) – высокое, калия (18,0 мг/100 г почвы) – среднее, кислотность почвенного раствора (рН 5,4) – слабокислая. Таким образом, эдафические условия соответствовали биологическим требованиям культуры.

В опыте использовали сорта картофеля – среднеранний Чародей и среднеспелый Ладожский. Согласно методике исследований ВНИИКХ¹, в лабораторных условиях размножали свободные от инфекций пробирочные растения, которые в дальнейшем выращивали в защищенном грунте для получения миниклубней. Семенной материал разделяли по фракциям: крупная (более 60 мм), средняя (в соответствии с ГОСТ 33996-2016² стандартный размер – по наибольшему поперечному диаметру 9...60 мм), мелкая (менее 9 мм). Основанием для отбора лучших клонов явились максимальное число миниклубней стандартного размера, приходящееся на одно растение.

Выделенные вегетативные потомства на следующий год выращивали в полевых условиях. Опыт был заложен в 4-кратной повторности, в качестве контроля использовали миниклубни вышеуказанных сортов без отбора.

Корректность отбора потомств по результатам визуальной оценки миниклубней устанавливали с привлечением методов многомерного статистического анализа³: факторного (метод главных компонент), кластерного (метод Варде, Евклидово расстояние) и пошагового дискриминантного (метод включения) [4]. Статистическую обработку экспериментальных данных, построение таблиц и графиков проводили на персональном компьютере с использованием программного пакета Excel и компьютерной программы StatGraphics Centurion XV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В защищенном грунте, несмотря на один и тот же генотип сорта, выявлено варьирование продуктивности свободных от инфекций пробирочных растений (табл. 1). Так, у семи отобранных (из 56 изученных) клонов сорта Ладожский общее число миниклубней на одно растение соответствовало 4...8 шт., а у десяти клонов (из 106) сорта Чародей – 5...17 шт. Выделенные клоны картофеля в основном имели миниклубни крупной и средней фракций.

Таблица 1
Распределение миниклубней
отобранных клонов по фракциям (шт.)

№ клона	Крупные	Средние	Мелкие	Всего
13	4	2	0	6
14	0	4	0	4
18	2	5	0	7
25	2	3	2	7
27	4	4	0	8
38	6	2	0	8
56	2	3	0	5
Сорт Чародей				
16	0	6	1	7
22	0	7	0	7
35	9	5	3	17
44	3	5	0	8
47	2	4	0	6
49	5	7	0	12
58	2	4	0	6
69	4	2	0	6
71	4	5	3	12
72	4	1	0	5

Одной из причин неодинаковой продуктивности свободных от инфекций линий могут быть фитогормоны (ауксины, цитокинины и гиббереллины), которые регулируют многие процессы жизнедеятельности растений: прорастание семян, рост, дифференциацию тканей и органов, цветение, созревание плодов и т. п. Так, ауксины богаче всего верхушечные меристемы стебля, гиббереллинами и фторигеном – листья, цитокининами – корни и созревающие семена. Образуясь в одном органе (или его части) растения, фитогормоны обычно транспортируются в другой (или его часть) [3].

При классификации (с использованием кластерного анализа) вегетативных потомств сорта Ладожский были выделены три группы клонов (рис. 1), корректность распределения которых на 92 % поддержана дискриминантным анализом. Основными дискриминаторами, достоверно разделяющими клоны на группы, явились показатели числа миниклубней средней и крупной фракций. Для первой группы свойственно наибольшее число миниклубней средней фракции, второй – средней и мелкой, третьей – средней и крупной фракций. При визуальной оценке для последующего размножения картофеля были отобраны лучшие потомства из трех групп.

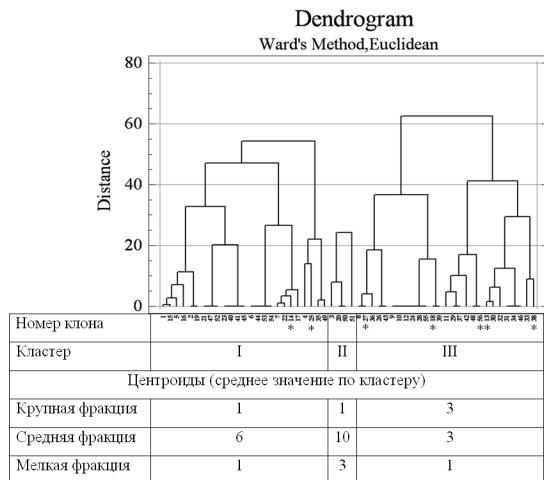


Рис. 1. Группировка клонов сорта Ладожский по числу миниклубней. * – потомства, отобранные в результате клонового отбора

Путем сопоставления данных математической классификации с результатами клонового отбора выявлено их несовпадение. Согласно статистическому анализу, предпочтительнее осуществлять отбор из I и II групп клонов.

С привлечением факторного анализа установлена структура взаимосвязей между переменными: $F_1 = -0,75 K + 0,65 C + 0,52 M$, где К, С, М – число клубней крупной, средней, мелкой фракций соответственно. По нагрузкам на переменные можно сделать следующее предположение: с формированием большего числа миниклубней крупной фракции уменьшается доля таковых средней и мелкой фракций. Между образованием средних и мелких по размеру миниклубней выявлена положительная связь.

Группировка вегетативных потомств сорта Чародей, представленная на рис. 2, выявила наличие двух групп клонов. Корректность выделения этих групп поддержана на 93 % дискриминантным анализом. Были выделены три дискриминатора – число миниклубней крупной, мелкой и средней фракций. К первой группе отнесены клоны с наибольшим числом миниклубней средней и крупной фракций, а ко второй – в основном средней фракции.

Для целей оригинального семеноводства представляет интерес отбор миниклубней стандартного размера из второй группы клонов, однако при визуальной оценке были отобраны отдельные клоны из каждой группы.

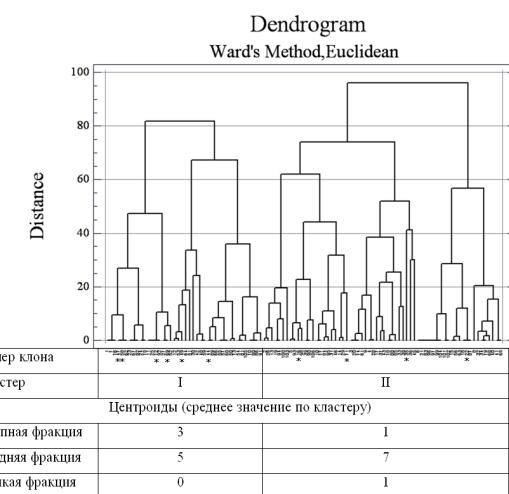


Рис. 2. Группировка клонов сорта Чародей по числу миниклубней. * – потомства, отобранные в результате клонового отбора

С привлечением факторного анализа установлена структура взаимосвязей между переменными: $F_1 = -0,75 K + 0,65 C + 0,52 M$, где К, С, М – число клубней крупной, средней, мелкой фракций соответственно. По нагрузкам на переменные выявлена аналогичная, но более тесная связь между переменными.

В полевых условиях сравнительный анализ продуктивности картофеля (табл. 2) показал, что однократный клоновый отбор обеспечил увеличение продуктивности свободных от инфекций растений, полученных из миниклубней: у сорта Ладожский – на 33 %, у сорта Чародей – на 26 %.

В целом результаты клонового отбора на основе визуальной оценки миниклубней частично соответствуют данным выделения более продуктивных клонов с привлечением методов многомерного статистического анализа: у сорта Ладожский – на 50 %, у сорта Чародей – на 72 %.

Таблица 2
Продуктивность растений из миниклубней в полевых условиях, шт. (г) / растение

Название сорта	Отобранные клонсы		Клонсы без отбора	
	число, шт.	масса, г	число, шт.	масса, г
Ладожский	9	526	6	352
Чародей	12	767	10	564

ВЫВОДЫ

Установлено, что при вегетативном размножении свободных от инфекций растений картофеля число (масса) сформировавшихся миниклубней на растение сильно варьирует. Клоновый отбор лучших потомств с максимальным числом миниклубней стандартного размера повышает эффективность оригинального семеноводства картофеля: в первом полевом поколении продуктивность свободных от инфекций растений увеличивается до 30 % и более. Для повышения результативности отбора целесообразно привлекать методы статистического анализа, позволяющие достоверно выделять лучшие клонсы.

ПРИМЕЧАНИЯ

- ¹ Биотехнологические методы получения и оценки оздоровленного картофеля. М.: Агропромиздат, 1988. 34 с.
- ² ГОСТ 33996-2016 Картофель семенной. Технические условия и методы определения качества. М.: Стандартинформ, 2017.
- ³ Факторный анализ (подход с использованием ЭВМ): Методическое пособие / Сост. В. Н. Харин. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1992. 190 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агур М. О. О повторной вирусной инфекции семенного картофеля, оздоровленного методом апикальной меристемы // Селекция и семеноводство. 1992. № 4–5. С. 59–64.
2. Анисимов Б. В., Усков А. И., Юрлова С. М., Варитев Ю. А. Семеноводство картофеля в России: состояние, проблемы и перспективные направления // Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2007. С. 41–50.
3. Третьяков Н. Н., Овчинникова В. Н., Лузина Т. И., Сувд Ч. Влияние электростатических полей на регенерационные процессы и гормональную систему картофеля в условиях *in vitro* // Известия ТСХА. 2006. № 2 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-elektrostaticeskikh-polej-na-regeneratsionnye-protsessy-i-gormonalnyu-sistemu-kartofelya-v-usloviyah-in-vitro> (дата обращения 15.10.2017).
4. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р., Оледендерфер М. С., Блэшфилд Р. К. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
5. Таранухо Г. И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://agrosbornik.ru/selekcija-i-semenovodstvo/65-2012-06-01-15-45-52/922-2012-06-02-17-21-08.html> (дата обращения 01.06.2018).
6. Нурмисте Б. Х. Метод меристемотканевой культуры в семеноводстве картофеля с точки зрения наследственной вирусной инфекции // Современные проблемы семеноводства картофеля на безвирусной основе / Тр. ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1985. С. 18–23.
7. Гнютова Р. В., Можаева К. А. Вирусные и вироидные болезни картофеля на Дальнем Востоке и методы их диагностики в семеноводстве // Известия ТСХА. 2010. № 2. С. 35–43.
8. Трускинов Э. В. Стратегия и тактика борьбы с вирусными болезнями растений на примере картофеля // Живые и биокосные системы. 2014. № 9 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.jbks.ru/archive/issue-9/article-4> (дата обращения 01.06.2018).
9. Ханс Росс. Селекция картофеля. Проблемы и перспективы / Пер. с англ. В. А. Лебедева. М.: Агропромиздат, 1989. 142 с.
10. Шмыглья В. А. и др. Оздоровленный картофель: а безвирусный ли он? // Картофель и овощи. 1991. № 6. С. 41–42.

Evstratova L. P., Karelian State Agricultural Experimental Station (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kuznetsova L. A., Petrozavodsk State University, Karelian State Agricultural Experimental Station
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Nikolaeva E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Evstratov I. V., Karelian State Agricultural Experimental Station (Petrozavodsk, Russian Federation)

COMBINATION OF APICAL MERISTEM AND CLONAL SELECTION IN ORIGINAL POTATO SEED PRODUCTION

The paper presents the results of studying two main methods of healing plants from infections during original potato seed production for obtaining high-quality planting material in the Republic of Karelia. Clonal selection of the most productive generations of the Ladojsky and Charodey potato varieties was conducted in protected ground on the basis of the visual assessment of mini-tubers (obtained from apical meristem-improved plants) in terms of their number and size. The correctness of this selection was confirmed by using specific methods of multivariate statistical analysis. While obtaining the first field generation in open ground the productivity of selected clones and vegetative generation was evaluated without selection. The productivity of the Ladojsky and Charodey variety selected clones increased by 33 % and 26 %, respectively. Thus, with the help of mathematical methods it is possible to increase the efficiency of the best clones selection at the stage of obtaining mini-tubers.

Key words: potato, apical meristem, clonal selection, vegetative reproduction, mini-tubers

REFERENCES

1. Agur M. O. Recurrent viral infections of potato plants treated by the apical meristem method. *Selektsiya i semenovodstvo*. 1992. No 4–5. P. 59–64. (In Russ.)
2. Anisimov B. V., Uskov A. I., Yurlova S. M., Varitsev Y. A. Potato seed production in Russia: current state, problems, and future directions. *Kartofolevodstvo Rossii: aktual'nye problemy nauki i praktiki*. Moscow, 2007. P. 41–50. (In Russ.)
3. Tretyakov N. N., Ovchinnikov V. N., Luzina T. I., Suvd Ch. In vitro impact of electrostatic fields on regenerative processes and potato hormonal system. *Proceedings of Moscow Timiryazev Agricultural Academy*. 2006. No 2. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-elektrostaticeskikh-polej-na-regeneratsionnye-protsessy-i-gormonalnyu-sistemu-kartofelya-v-usloviyah-in-vitro> (accessed 15.10.2017). (In Russ.)
4. Kim Dzh.-O., M'juller Ch. U., Klekka U. R., Oledenderfer M. S., Bljeshfild R. K. Factor, discriminant, and cluster analysis. Moscow, 1989. 215 p. (In Russ.)
5. Tarankhoo G. I. Selection and seed-growing of agricultural crops. Available at: <http://agrosbornik.ru/selekcija-i-semenovodstvo/65-2012-06-01-15-45-52/922-2012-06-02-17-21-08.html> (accessed 01.06.2018). (In Russ.)
6. Nurmiste B. H. Meristematic culture method in potato seed production and hereditary viral infections. *Sovremennye problemy semenovodstva kartofelya na bezvirusnoy osnove*. Proceedings of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences. Vladivostok, 1985. P. 18–23. (In Russ.)
7. Gnutova R. V., Mozhaeva K. A. Viral and viroid diseases of potatoes in the Far East and methods of their diagnostics in seed production. *Proceedings of Moscow Timiryazev Agricultural Academy*. 2010. No 2. P. 35–43. (In Russ.)
8. Truskinov E. V. Strategy and tactics of combating viral diseases of plants: the case of potatoes. *Zhyvye i biokosnye sistemy*. 2014. № 9. Available at: <http://www.jbks.ru/archive/issue-9/article-4> (accessed 01.06.2018) (In Russ.)
9. Ross H. Breeding potatoes. Problems and prospects. Moscow, 1989. 142 p. (In Russ.)
10. Shmyglya V. A., Kinyakin N. F., Postnikov D. A., Nikolayeva O. I., Salcedo-Kardeas L. V. Improved potato varieties: are they virus-free? *Kartofel'i ovoshchi*. 1991. No 6. P. 41–42. (In Russ.)

Поступила в редакцию 01.10.2018

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»; профессор кафедры зоотехнии, рыбоводства и агрономии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

ilmast@karelia.ru

ОЛЬГА ПАВЛОВНА СТЕРЛИГОВА

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (Петрозаводск, Российская Федерация)

o.sterligova@yandex.ru

НИКОЛАЙ ПЕТРОВИЧ МИЛЯНЧУК

стажер-исследователь лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (Петрозаводск, Российская Федерация)

milyanchuk90@mail.ru

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИГОВЫХ ВИДОВ РЫБ ОЗЕРА ТУЛОС
(западная Карелия)***

В северных пресноводных экосистемах сиговые рыбы являются ценными промысловыми видами. Актуальность работы определяется снижением их запасов в результате хозяйственной деятельности человека. Целью исследования являлись изучение биологии сиговых видов рыб оз. Тулос (Республика Карелия) и оценка водоема с точки зрения его рыбохозяйственного использования. Проанализировано состояние экосистемы озера. Показано, что водоем относится к альфа-олиготрофному типу. Рыбное население озера представлено 14 видами. Рыбы семейства Coregonidae представлены европейской ряпушкой *Coregonus albula* и сигом обыкновенным *C. lavaretus*. Ряпушка озера Тулос относится к мелкой форме, темп роста которой близок к аналогичным показателям для мелкой ряпушки из других озер Карелии. В водоеме по числу жаберных тычинок обитают 2 экологические формы сига: среднетычинковая (ж. т. 29–37) и многотычинковая (ж. т. 47–60). Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Отмечено, что сложность ихтиофауны северных экосистем достигается не только числом видов, но и обилием различных экологических форм. Для сохранения видового разнообразия рыбного населения данного водоема целесообразно ввести на нем регламентированное рыболовство.

Ключевые слова: пресноводные экосистемы, биологическое разнообразие, ихтиофауна, сиговые виды рыб, экологическая форма

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения биологического разнообразия в настоящее время является одной из наиболее значимых, поскольку в результате хозяйственной деятельности происходят резкие изменения природных экосистем. Установлено, что наиболее чувствительным к негативному воздействию человека (нерациональный промысел, гидростроительство, интродукция новых видов, техногенное загрязнение и др.) является рыбное население [3], [6], [8]. В условиях наметившихся тенденций ускоренной трансформации водоемов Карелии под влиянием естественных и антропогенных факторов изучение структуры и состояния

ихтиофауны озерных экосистем имеет важное значение. При этом резкое снижение численности ценных сиговых и лососевых видов рыб в северных водоемах способствует разработке мероприятий по их охране и восстановлению запасов.

Целью исследования являлись изучение биологии сиговых видов рыб оз. Тулос и оценка водоема с точки зрения рыбохозяйственного использования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для написания статьи послужили результаты ихтиологических исследований в 2015–2018 годах на озере Тулос (Республика

Карелия). Оно ($63^{\circ}30'$ с. ш., $30^{\circ}80'$ в. д.) расположено в западной части Карелии в приграничной зоне. Водоем принадлежит к бассейну Ладожского озера. Площадь водосбора составляет 832 км^2 , общая площадь озера – $109,2 \text{ км}^2$. Высота расположения водоема над уровнем моря – 157 м. Максимальная глубина – 40 м, средняя – 13 м¹. Через озеро протекает река Тула. До 1960-х годов на водоеме проводился сплав леса [9]. Воды озера имеют низкую минерализацию (10 мг/л), относятся к смешанному сульфатно-гидрокарбонатному классу группы Na. По ионному составу вода близка к атмосферным осадкам. Активная реакция среды слабокислая, значение pH колеблется в пределах 6,2–6,6 [2]. Оз. Тулос характеризуется относительно низким содержанием органического вещества (цветность 40 град., перманганатная окисляемость 8,7–8,9 мгО₂/л). Данный водоем относится к олиготрофному типу с чертами альфа-олиготрофного [5]. Антропогенное влияние на оз. Тулос практически не улавливается. Единственное, что может быть отмечено, это слабое закисление водоема за счет атмосферных осадков, обусловленное главным образом трансграничным переносом воздушных масс.

В фитопланктоне озера Тулос выявлено 20 видов водорослей. Наиболее разнообразно представлены диатомовые, золотистые и зеленые водоросли. Суммарная численность фитопланктона оз. Тулос составила 478 тыс. кл/л, биомасса – $0,46 \text{ г/м}^3$. В зоопланктоне пелагиали водоема отмечено 24 вида с невысокой общей численностью 1,0 тыс. экз./м³ и биомассой $0,02 \text{ г/м}^3$, в литорали – соответственно 1,3 и 0,06. В составе донных биоценозов выявлено 17 таксонов. Численность и биомасса макрозообентоса незначительны и составляют в литорали 2086 экз./м² и $1,2 \text{ г/м}^2$, в профундации 290 экз./м² и $0,21 \text{ г/м}^2$ соответственно [2].

Основой работы послужили как собственные сборы авторов в летне-осенний период, так и данные литературы. Опытный лов рыбы проводили стандартным набором жилковых сетей (длина 30 м, высота 1,5–3,0 м, ячей 14–60 мм). Сетные порядки выставлялись в разных участках озера (литораль, пелагиаль) и на различных глубинах. Камеральную обработку ихтиологического материала проводили по общепринятым методикам [4], [12]. Анализировались следующие показатели: длина и масса тела, пол, степень зрелости гонад, плодовитость. Возраст рыб определяли по чешуе. У всех выловленных сигов подсчитывались жаберные тычинки на 1-й жаберной дуге.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

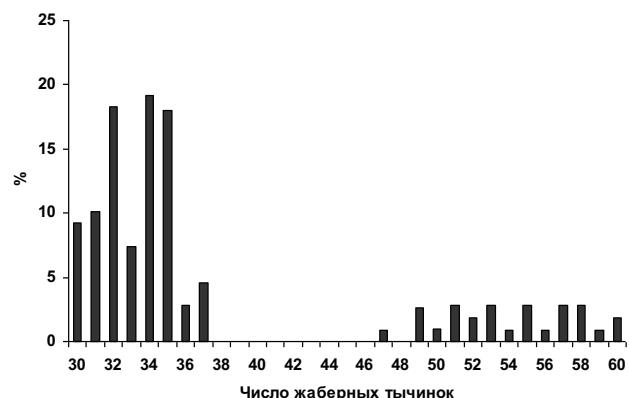
Рыбное население озера Тулос представлено 14 видами рыб (8 семейств). По сравнению с ранее полученными данными², в состав ихтиофауны водоема следует включить налима, уклейку и подкаменщика. Наиболее многочисленные виды в озере – окунь и сиг, реже встреча-

ются щука, елец, ерш и единично уклейка, подкаменщик. Все выловленные рыбы относятся, по Г. В. Никольскому [7], к 4 фаунистическим комплексам. По числу видов доминировали рыбы boreального равнинного комплекса (окунь, ерш, плотва, щука, язь, елец) – 43 %, на арктический пресноводный комплекс (ряпушка, сиг, налим) приходилось 21 %, на понтический пресноводный (лещ, уклейка) – 15 %, boreальный предгорный (лосось, хариус, подкаменщик) – 21 %. Оз. Тулос можно отнести к водоемам сигово-ряпушкового типа, где значительную роль играют рыбы арктического пресноводного комплекса. Особая ценность оз. Тулос заключается в том, что в водоеме обитают разные экологические формы сига. Эти популяции крайне уязвимы и при возрастающем антропогенном воздействии легко могут исчезнуть, что уже отмечено для некоторых озер Карелии и ряда стран Западной Европы [16], [18].

С давних пор при разделении видов и внутривидовых форм у сигов используется число жаберных тычинок. Схемы деления представителей рода *Coregonus* разными авторами по числу жаберных тычинок на видовые группы подробно описаны Химберг [17], однако, как ни велика их таксономическая значимость, нельзя построить систему сигов только по одному этому признаку, на что также указывали многие исследователи [12], [13], [19]. Следует отметить, что в водоемах стран Балтийского и Северного морей обитает два вида сиговых рыб: европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) и сиг *Coregonus lavaretus* (L.) [12]. В настоящее время в некоторых водоемах данного региона из сиговых рыб встречаются также пелядь *Coregonus peled* (Gmel.), омуль *Coregonus autumnalis* (Pall.), чир *Coregonus nasus* (Pall.), муксун *Coregonus muksun* (Pall.) и нельма *Stenodus leucichthys* (Güld.), ареал которых значительно расширился за счет акклиматизационных работ [14].

Сиг. В оз. Тулос по числу жаберных тычинок обитают 2 формы сига *Coregonus lavaretus* (L.): среднетычинковая (ж. т. 29–37) и многотычинковая (ж. т. 47–60) (рисунок). Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Основу уловов (80 %) составляли среднетычинковые сиги с числом жаберных тычинок от 29 до 37 (в среднем 34). Размеры сига колебались от 13,5 до 21 см, в среднем 17,0 см, масса от 25 до 120 г, в среднем 52 г. Возрастной состав уловов представлен особями от 1+ до 5+ лет. Доминировали рыбы в возрасте 2+…3+ (86 %). Соотношение полов близко к 1:1, при этом неполовозрелые особи составили около 6 %. Данные по линейно-весовому росту сига представлены в табл. 1. В условиях озера Тулос двухлетки имеют длину тела 14 см и массу 30 г; трехлетки – 16 см и 43 г; четырехлетки – 19 см и 66 г; пятилетки – 20 см и 87 г. Сиги этой формы созревают в массе в возрасте 2+ лет,

единично в 1+. Самая маленькая половозрелая самка сига в возрасте 1+ имела длину 13,5 см, массу 25 г, абсолютную плодовитость 994, относительную 40. Самая крупная половозрелая самка среднетычинкового сига в оз. Тулос имела возраст 4+ лет, абсолютную плодовитость 2760 икринок, относительную – 31 (табл. 2). Многотычинковых сигов с числом жаберных тычинок от 47 до 60, в среднем 54, в опытных уловах выловлено 20 %. Длина (ас) сигов варьировала от 18,8 до 39,2 см, масса – от 73 до 800 г. Рыбы имели возраст от 2+ до 8+ лет (табл. 3). Обнаружены половозрелые самцы в возрасте 5+..6+ лет и самки 7+ лет. Абсолютная плодовитость самки в возрасте 7+ лет составила 16040 икринок, относительная – 27, в возрасте 8+ лет – 17600 и 24 соответственно. По сравнению с многотычинковыми сигами оз. Лексозеро, оз. Ниук и оз. Сямозеро темп роста сига оз. Тулос несколько выше (см. табл. 3) [1], [10].



Линейно-весовой рост среднетычинкового сига оз. Тулос

Таблица 1

Возраст	Длина (ас), см		Масса, г		Число рыб, шт.
	колебания	среднее	колебания	среднее	
1+	13,5–14,8	14,2	25–34	30	10
2+	14,8–17,6	16,1	33–63	43	96
3+	16,6–19,6	18,5	50–80	66	39
4+	19,6–21,0	20,4	82–94	87	10
5+	–	23,0	–	120	2

Таблица 2

Абсолютная (АП) и относительная (ОП) плодовитость среднетычинкового сига оз. Тулос

Возраст	Длина (ас), см	Масса, г	АП		ОП		Число рыб, шт.
			колебания	среднее	колебания	среднее	
1+	13,5	25,0	–	994	–	40	2
2+	16,0	42,0	747–2360	1300	20–46	30	23
3+	18,4	64,4	1573–1900	1740	24–31	27	7
4+	20,5	88,0	2731–2780	2756	30–32	31	3

Таблица 3

Сравнительные данные по росту многотычинкового сига в некоторых водоемах Карелии

Водоем	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	N	Источник
	Длина (ас), см								
Тулос	19,4	20,0	28,2	29,0	32,6	34,9	38,6	41	наши данные
Сямозеро	22,7	24,8	26,1	27,3	28,6	29,7	32,7	2175	наши данные
Ниук	20,6	24,9	26,0	28,0	29,4	30,3	31,2	235	[10]
Лексозеро	–	18,5	23,8	27,0	30,0	31,4	32,6	–	[1]
Масса, г									
Тулос	83	–	248	307	450	563	725	41	наши данные
Сямозеро	135	178	207	243	277	324	418	2175	наши данные
Ниук	92	168	190	250	310	336	360	235	[10]
Лексозеро	–	74	150	250	321	370	439	–	[1]

Ряпушка. Ареал европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) охватывает бассейны Балтийского и Северного морей, она встречается на Кольском полуострове в бассейнах Баренцева и Белого морей. На восток ареал ряпушки простирается до Печоры. К настоящему времени зарегистрировано около 1000 озер, населенных естественными популяциями европейской ряпушки в ее исходном ареале [15]. В подавляющем большинстве ряпушки – типичный планктонофаг, образует озерно-речные и типично озерные формы, которые обычно преобладают. Ряпушке, как и всей группе лососевидных, свойственна высокая пластичность. Во многих водоемах встречается две формы ряпушки: мелкая и круп-

ная. Подобное деление в пределах одного вида сиговых и лососевых рыб наблюдается довольно часто. Подавляющее большинство естественных популяций представлено мелкой ряпушкой. Ряпушка оз. Тулос относится к мелкой форме. Размеры ее колебались от 8,4 до 14,5 см, масса – от 6 до 25 г. Возрастной состав представлен от 1+ до 4+. Нерестится ряпушка в возрасте 1+, что типично для популяций мелкой ряпушки Карелии. Наименьшая абсолютная плодовитость, 330 икринок, отмечена у особей в возрасте 1+ при длине тела 8,4, массе 6 г (табл. 4). Темп роста ряпушки оз. Тулос близок к аналогичным показателям для мелкой ряпушки из других озер Карелии [15].

Таблица 4

Абсолютная (АП) и относительная (ОП) плодовитость ряпушки
в некоторых водоемах Карелии

Возраст	Длина (ас), см	Масса, г	АП		ОП		Число рыб, шт.
			колебания	среднее	колебания	среднее	
Оз. Юля-Толвоярви							
1+	17,2	54,0	4000–7900	5300	70–135	100	11
2+	19,0	78,0	5500–8300	6700	65–100	85	24
3+	21,3	117,0	–	8700	–	75	2
Оз. Ала-Толвоярви							
2+	18,8	81,0	5200–9500	6700	60–100	81	15
3+	20,2	107,0	7600–10000	8700	70–90	80	8
4+	22,4	153,0	–	12000	–	75	2
Оз. Сариарви							
2+	18,8	80,0	5400–7500	6600	80–100	85	8
3+	20,4	107,0	6000–9000	7000	60–100	70	5
Оз. Тулос							
1+	8,4	6,0	–	330	–	54	3
2+	11,3	14,0	850–990	920	61–71	65	7
3+	12,0	17,0	730–1630	1160	49–90	68	12
4+	13,8	22,0	1380–1550	1450	64–70	67	3
Оз. Инари							
3+	18,5	52,0	3830–6050	5220	83–136	100	11
4+	20,5	60,0	6450–8100	7300	108–139	120	4
Оз. Онежское							
1+	10,8	9,0	486–1256	900	54–140	100	36
2+	12,5	16,0	870–2670	1200	62–133	75	38
3+	13,2	20,0	973–2850	1670	65–142	83	37
4+	14,8	26,0	1050–3120	1900	52–120	73	44
Оз. Сямозеро							
1+	14,8	38,6	3900–6800	5450	105–175	141	31
2+	17,6	60,4	7800–9650	8000	95–170	127	30
3+	20,8	100,0	9800–11500	10230	80–120	102	11

На оз. Тулос ранее лов рыбы проводился круглый год³. В настоящее время водоем облавливается только рыбаками-любителями. Как показали наши исследования, улов на единицу усилия колебался в августе – сентябре (2015–2018 годы) в пределах 234–967 г, составляя в среднем для северной части озера 563 г на сеть в сутки. Для сравнения на озерах ландшафтного заказника «Толвоярвский» (озера всегда облавливались только рыбаками-любителями) улов составил для Толвоярви – 670 г, Ала-Толвоярви – 374 г, Сариярви – 586 г, Юля-Толвоярви – 766 г на сеть в сутки, то есть данные очень близки.

Используя показатели зависимости ихтиомассы от лимнологических характеристик озер и расчеты с использованием *P/B*-коэффициента для рыб зоны тайги [5], делаем вывод, что величина рыбопродукции в оз. Тулос составляет 10 кг/га, что согласуется со средними значениями для данной природной зоны. Установлено, что уровень антропогенного воздействия на живую природу особенно возрос в последнее десятилетие. В настоящее время четко прослеживается тенденция дальнейшего усиления этого процесса. Поэтому изучение и сохранение биологического разнообразия всего комплекса природных объектов, видов и популяций животных и растений представляется весьма актуальным. Применительно к рыбам сохранение разнообразия этой группы животных возможно только при условии охраны всей водной экосистемы. Рыбы, находясь на верхнем трофическом уровне, отражают все

изменения водных экосистем. Следует отметить, что сложность северных сообществ достигается не столько числом видов, сколько обилием различных экологических форм, которые в биоэнергетическом отношении эквивалентны видам. Поэтому большое разнообразие форм у сиговых рыб можно рассматривать как результат развития северных экосистем по пути усложнения связей [12], [13]. Наличие нескольких подвидов сигов, обитающих в одном водоеме, является характерным для арктических и субарктических пресноводных экосистем [10], [11], [12], [19].

ВЫВОДЫ

Исследования показали, что рыбы семейства Coregonidae в озере представлены европейской ряпушкой и сигом обыкновенным. Ряпушка озера Тулос относится к мелкой форме. По числу жаберных тычинок в водоеме обитают среднетычинковая и многотычинковая формы сига. Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Для сохранения видового разнообразия исследуемого водоема целесообразно ввести на нем регламентированное рыболовство. Доказано, что запрет на лов рыбы приводит к увеличению рыб старшего возраста и возрастанию конкуренции внутри рыбной части сообщества. Неконтролируемый лов способен быстро обловить водоем, а на восстановление сиговых популяций потребуется десятилетие, так как растут рыбы в северных водоемах крайне медленно.

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2017-0045, Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» проект № 0221-2018-0002; проекта РФФИ № 18-04-00163а.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 700 с.

² Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии. Петрозаводск, 1915. 303 с.

³ Там же.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Б. М., Покровский В. В., Смирнов А. Ф., Урбан В. В. Озеро Лексозеро // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск, 1959. С. 434–445.
2. Власова Л. И., Ильмант Н. В., Карпекчко В. А. и др. Гидрологические, гидрохимические, гидробиологические и ихтиологические особенности территории планируемого национального парка «Тулос» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 143–154.
3. Дегубадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
4. Дегубадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
5. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
6. Криксунов Е. А., Бобров А. Е., Бурменский В. А. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Общая биология. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
7. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 182 с.
8. Новоселов А. П. Биологическое разнообразие и хозяйственное значение ихтиофауны континентальных водоемов Архангельской области // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI: Сб. науч. тр. Вып. 337. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 270–285.
9. Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
10. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
11. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л., 1954. 324 с.
12. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

13. Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 2. С. 156–174.
14. Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
15. Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.
16. Eckmann R. A review of the populationdynamics of coregonids in European alpine lakes // Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011. 2013. P. 3–24.
17. Himberg K. J. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg, 1970. P. 219–250.
18. Sandlund O. T., Hesthagen T., Brabrand A. Coregonid introductions in Norway: well-intended and successful, but destructive // Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011. 2013. P. 345–362.
19. Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1979. № 57. P. 1–95.

Ilmast N. V., Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

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

Milyanchuk N. P., Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

BIOLOGICAL INDICATORS OF COREGONID FISH SPECIES IN LAKE TULOS (Western Karelia)*

Coregonid fish are valuable commercial species in northern freshwater ecosystems. The relevance of the work is determined by the decrease in their stocks as a result of human activities. The aim of the study was to study the biology of coregonid species in Lake Tulos (Republic of Karelia) and assess the lake in terms of its fisheries management. The assessment of the lake ecosystem is given. It is shown that the reservoir belongs to the alpha-oligotrophic type. The fish population of the lake is represented by 14 species. The paper presents the data on the state of coregonid species in the water body. The fish of the family Coregonidae in Lake Tulos are represented by European vendace *Coregonus albula* and whitefish *C. lavaretus*. The vendace of Lake Tulos belongs to the small form, with the growth rate close to that of the small forms from other lakes in Karelia. In terms of the number of gill rakers, two ecological forms of whitefish inhabit the lake: a medium-rakered form (29–37 rakers) and a densely rakered form (47–60 rakers). The fishes differ significantly by all biological indicators. It is noted that the complexity of the ichthyofauna of northern ecosystems is achieved not only by the number of species, but also by the abundance of various ecological forms. To preserve the species diversity of this water body fish population it is advisable to introduce regulated fishing on it.

Key words: freshwater ecosystems, biological diversity, ichthyofauna, coregonid species, ecological form

* The research was carried out with the financial support from the federal budget as part of the Program of the Russian Academy of Sciences Presidium “Biodiversity of Natural Systems and Biological Resources of Russia” (state assignment No 0221-2017-0045, project No 0221-2018-0002) and the Russian Foundation for Basic Research project No 18-04-00163a.

REFERENCES

1. Aleksandrov B. M., Pokrovsky V. V., Smirnov A. F., Urban V. V. Lake Leksozero. *Ozera Karelii. Priroda, ryby i rybnoe khozyaystvo*. Petrozavodsk, 1959. P. 434–445. (In Russ.)
2. Vlasova L. I., Ilmast N. V., Karpechko V. A. et al. Hydrological, hydrochemical, hydrobiological and ichthyological features of the territory of the planned national park Tulos. *Inventarizatsiya i izuchenie biologicheskogo raznoobraziya v prigranichnykh s Finlyandiey rayonakh Respubliki Kareliya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 1998. P. 143–154. (In Russ.)
3. Dgebudze Yu. Yu. Alien Species in the Holarctic: some results and prospects for research. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2014. No 1. P. 2–8. (In Russ.)
4. Dgebudze Yu. Yu., Chernova O. F. Bony fish scales as diagnostic and recording structure. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2009. 315 p. (In Russ.)
5. Kitayev S. P. Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2007. 395 p. (In Russ.)
6. Kriksunov E. A., Bobylev A. E., Burmenskiy V. A. Resource availability and its role in the development of invasive processes. *General biology*. 2010. Vol. 71. No 5. P. 436–451. (In Russ.)
7. Nikolsky G. V. Species structure and patterns of fish variability. Moscow, Pishevaya promyshlennost' Publ., 1980. 182 p. (In Russ.)
8. Novoselov A. P. Biological diversity and economic significance of the continental waters ichthyofauna in the Arkhangelsk region. *Issledovaniya po ikhtiologii i smezhnym disciplinam na vnutrennikh vodoemakh v nachale XXI veka: Sbornik nauchnykh trudov*. Issue 337. St. Petersburg, Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2007. P. 270–285. (In Russ.)
9. Lakes of Karelia: reference book. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2013. 464 p. (In Russ.)
10. Perovzansky V. Ya. Fish from the reservoirs of Kostomuksha iron ore deposit area (ecology, reproduction and use). Petrozavodsk, Karelia Publ., 1986. 216 p. (In Russ.)
11. Pravdin I. F. Whitefish in the water bodies of the Karelo-Finnish SSR. Moscow, Leningrad, 1954. 324 p. (In Russ.)
12. Reshetnikov Yu. S. Ecology and systematics of whitefish. Moscow, Nauka Publ., 1980. 301 p. (In Russ.)
13. Reshetnikov Yu. S. Current problems of studying whitefish. *Voprosy ikhtiolozii*. 1995. Vol. 35. No 2. P. 156–174. (In Russ.)
14. Sterligova O. P., Ilmast N. V. Invasive species in the aquatic ecosystems of Karelia. *Voprosy ikhtiolozii*. 2009. Vol. 49. No 3. P. 372–379. (In Russ.)
15. Sterligova O. P., Ilmast N. V., Savosin D. S. Cyclostomata and fish of Karelia's freshwaters. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2016. 224 p. (In Russ.)
16. Eckmann R. A review of the populationdynamics of coregonids in European alpine lakes. *Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011*. 2013. P. 3–24.
17. Himberg K. J. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. *Biology of Coregonid Fishes*. Winnipeg, 1970. P. 219–250.
18. Sandlund O. T., Hesthagen T., Brabrand A. Coregonid introductions in Norway: well-intended and successful, but destructive. *Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011*. 2013. P. 345–362.
19. Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. 1979. No 57. P. 1–95.

ТАМАРА ЮРЬЕВНА КУЧКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

kuchko@petrsu.karelia.ru

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»; профессор кафедры зоотехники, рыбоводства и агрономии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

ilmast@petrsu.karelia.ru

ЯРОСЛАВ АЛЕКСАНДРОВИЧ КУЧКО

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (Петрозаводск, Российская Федерация)

y-kuchko@mail.ru

ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ОЗЕРА ОХТАНЬЯРВИ (северо-западная Карелия)*

Впервые проведена инвентаризация современного состояния сообществ фито- и зоопланктона озера Охтанъярви, которое благодаря своему географическому положению входит в состав Зеленого пояса Фенноскандии. Изучены видовое разнообразие, соотношение основных таксономических групп, структура доминирующих видов гидробионтов, их численность и биомасса в литоральной и пелагической зонах озера. Результаты исследований показали, что по уровню количественного развития фитопланктона в летний период 2013 года воды озера Охтанъярви можно отнести к 3-му классу качества, разряду За («достаточно чистая»), что соответствует β-мезосапробный зоне по шкале сапробности. Среднее значение индекса сапробности, рассчитанного по количественному соотношению индикаторных видов зоопланктона, позволяет отнести озеро к олигосапробному классу (2-й класс качества, чистые природные воды). Озеро Охтанъярви можно рассматривать в качестве удобного контрольного объекта при мониторинге состояния окружающей среды на приграничных территориях.

Ключевые слова: мониторинг, пресноводная экосистема, фитопланктон, зоопланктон, видовой состав, численность, биомасса, трофический статус

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Охтанъярви расположено в северной части Калевальского района Республики Карелия, географические координаты центра озера 65°13'42" с. ш., 30°46'38" в. д. [5]. Относится к верховой части водосбора реки Кеми бассейна Белого моря. Благодаря своему географическому положению входит в состав Зеленого пояса Фенноскандии, протянувшегося по обе стороны вдоль российско-финляндско-норвежской границы [2].

Гидробиоценозы озера практически не изучались, в немногочисленных источниках приводятся отдельные сведения о зоопланктоне озерно-речной системы р. Писта – оз. Верхнее Куйто, к которой относится оз. Охтанъярви (1970 и 1976 годы). По уровню количественного развития зоопланктона исследованные водные объекты данной системы

(реки Писта, Войница, Куржма, оз. Корпиярви) относятся к олиготрофному типу.

Работа проводилась в рамках проекта «Интеллектуальное управление ресурсами Зеленого пояса Фенноскандии» (IntellGreenBelt) (2013–2014 годы) с целью развития сети ООПТ, рыболовства, различных форм туризма.

Целью исследования являлась оценка современного состояния сообществ фито- и зоопланктона озера Охтанъярви, расположенного на территории Зеленого пояса Фенноскандии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Комплексные гидробиологические исследования проводились на озере Охтанъярви в июле – августе 2013 года. Озеро ледниково-тектонического происхождения, его длина – 11,4 км,

ширина – 4,0 км, площадь – 23 км², высота над уровнем моря – 167,2 м. Площадь водосбора составляет 360 км². На озере насчитывается до 10 небольших островов, за исключением острова Охта, который расположен в его юго-западной части и имеет площадь 0,72 км². Наибольшая глубина озера – 25 м, средняя глубина – 8 м. Берега по большей части каменисто-песчаные, местами встречаются заболоченные участки. Воды озера характеризуются слабокислой реакцией (рН – 6,6), общая минерализация составляет 16 мг/л, содержание СО₂ колеблется в среднем около 1,7 мг/л, насыщение кислородом составляет 90 %.

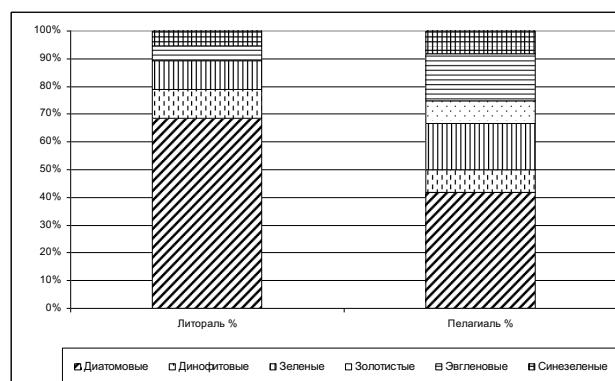
Пробы фито- и зоопланктона отбирались на 7 гидробиологических станциях, выбор которых обуславливался морфометрическими особенностями водоема, отдельно обследовались прибрежная (литораль) и центральная (пелагиаль) части. В пелагиали пробы отбирались батометром Руттнера объемом 2 л, в литорали на глубинах до 1,0 м – мерным ведром. Водоросли концентрировались осадочным методом через мембранные фильтры с диаметром пор 0,95–1,02 мкм, пробы зоопланктона процеживались через планктонную сеть с диаметром ячеи 90 мкм. Обработка проб фито- и зоопланктона проводилась согласно принятым в гидробиологической практике методам [9], [13], [14]. Оценка качества воды выполнялась по методу Пантле – Букка в модификации Сладечека [1], [8], [15] и в соответствии с эколого-санитарной классификацией [10]. Трофический статус водоема оценивался по шкале трофности по С. П. Китаеву [6]. При определении организмов использовался ряд руководств [11], [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований в фитопланктоне озера Охтанъярви обнаружено 22 вида водорослей 6 систематических групп: диатомовые (Bacillariophyta) – 13, золотистые (Chrysophyta) – 1, синезеленые (Cyanophyta) – 1, зеленые (Chlorophyta) – 2, эвгленовые (Euglenophyta) – 2, динофитовые (Dinophyta) – 3 (табл. 1). В целом по водоему наибольшего видового разнообразия достигают диатомовые водоросли, на долю которых приходится 59 % от всего видового состава. В литоральной и пелагической зонах отмечается различие в соотношении числа видов по систематическим отделам водорослей (см. табл. 1, рисунок). Повышенное видовое разнообразие гидробионтов в прибрежье по сравнению с центральной частью водоема обычно обусловлено большим разнообразием экологических ниш и наличием «краевого эффекта». К числу массовых в литорали относились виды рода *Tabellaria*, в пелагиали – представители рода *Trachelomonas*. Крупноразмерная динофитовая водоросль *Ceratium hirundinella*, а также пеннатные диатомовые водоросли *Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria flocculosa*, *Navicula cryptocephala* и несколько других видов были обнаружены только в литоральной зоне озера, золотистая *Dinobryon duvergens* и эвгленовая *Trachelomonas hispida* – только в пелагической.

Таблица 1
Видовой состав фитопланктона
оз. Охтанъярви

Отдел / Таксон	Литораль	Пелагиаль
Синезеленые (Cyanophyta)		
<i>Oscillatoria limosa</i> (Dilv.) Ag.	+	+
Диатомовые (Bacillariophyta)		
<i>Aulacoseira distans</i> Ehr.	+	+
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	+	–
<i>Cyclotella planctonica</i> Bruntnhaler	+	+
<i>Cymbella cymbiformis</i> (Kütz.) V. H. var. <i>cymbiformis</i>	+	–
<i>Cymbella helvetica</i> Kütz. var. <i>helvetica</i>	+	–
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	+	+
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	+	–
<i>Navicula</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	+	–
<i>Navicula radiosua</i> Kütz. var. <i>radiosa</i>	+	+
<i>Navicula</i> Ehr. f. <i>tuscula</i> (incl. f. <i>minor</i> Hust.)	+	–
<i>Eunotia pectinalis</i> (Dillw.) Rabenh. var. <i>pectinalis</i>	+	–
<i>Epitemia</i> sp.	+	–
Золотистые (Chrysophyta)		
<i>Dinobryon divergens</i> Imh.	–	+
Зеленые (Chlorophyta)		
<i>Chamydomonas monadina</i> Stein.	+	+
<i>Cosmarium phaseolum</i> Breb.	+	+
Динофитовые (Dinophyta)		
<i>Glenodinium quadridens</i> (Stein.) Sch.	+	–
<i>Peridinium goslaviense</i> Wolosz.	–	+
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh.	+	–
Эвгленовые (Euglenophyta)		
<i>Trachelomonas rugulosa</i> Stein.	+	+
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl.	–	+
Суммарное число видов	19	12



Таксономическая структура фитопланктона
в пелагиали и литорали озера

Количественные показатели фитопланктона приводятся в табл. 2. В прибрежной части основной фон фитопланктона создается за счет развития диатомовых водорослей, на долю которых приходится 92 % от общей численности и 63 % биомассы (*Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Aulocoseira distans*, виды рода *Navicula*). В пелагической части озера количественно преоб-

ладают эвгленовые водоросли, создающие 86 % численности и 93 % биомассы фитопланктона (*Trachelomonas rugulosa*, *T. hispida*). Показатели численности фитопланктона в литорали и пелагии озера Охтанъярви составляют соответственно 65,0 и 61,0 тыс. кл/л, биомассы – 0,212 и 0,447 г/м³, что позволяет отнести водоем к ультраолиготрофному типу по шкале трофности.

Количественные показатели фитопланктона оз. Охтанъярви

Отдел	Литораль				Пелагиаль			
	численность		биомасса		численность		биомасса	
	тыс. кл/л	%	г/м ³	%	тыс. кл/л	%	г/м ³	%
Bacillariophyta	60,0	92	0,134	63	5,5	9	0,009	2
Chrysophyta	–	–	–	–	0,5	1	0,0002	<1
Chlorophyta	1,5	2	0,003	2	1,0	2	0,003	1
Cyanophyta	1,5	2	0,005	2	–	–	–	–
Dinophyta	1,5	2	0,066	31	1,5	2	0,017	4
Euglenophyta	0,5	1	0,004	2	52,5	86	0,418	93
Всего	65,0	100	0,212	100	61,0	100	0,447	100

Индекс сапробности, рассчитанный по численности индикаторных видов фитопланктона ($S = 1,75$ для литорали и $S = 1,71$ для пелагии), позволяет отнести воды озера к 3-му классу качества, разряду За («достаточно чистая»), что соответствует β-мезосапробный зоне по шкале сапробности.

В составе планктонной фауны отмечено 28 видов коловраток и ракообразных, из них Rotifera – 7 видов, Cladocera – 14 видов, Copropoda – 7 видов (табл. 3).

В целом планктонный комплекс оз. Охтанъярви представлен обычными обитателями северных водоемов. Среди коловраток наибольшей численности достигают *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina* и *Conochilus unicornis* – обычные представители ротаторного северного планктонного комплекса. Повсеместно, но в небольших количествах встречаются *Keratella cochlearis* и *Bipalpus hudsoni*.

Основу пелагического планктонного комплекса ракообразных составляют широко распространенные в озерах Карелии представители северной фауны (*Holopedium gibberum*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cristata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Thermocyclops oithonoides*), а также ряд эвритопных организмов, отличающихся широкой экологической валентностью (*Mesocyclops leuckarti*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*). В литоральной зоне, несмотря на слабое развитие высшей водной растительности (тростник, камыш, кубышка, рдесты), достаточно широко представлены придонно-бентические и фитофильные формы. Это главным образом организмы, нуждающиеся в субстрате для периодического прикрепления: *Sida crystallina*, *Scapholeberis mucronata*, а также ряд хидорид и хищные *Polyphemus pediculus* и *Megacyclops viridis*. Ценоз прибойной каменистой литорали представляет собой обедненный в видовом составе пелагический комплекс зоопланктона открытых участков озера.

Таблица 2

Таблица 3
Видовой состав зоопланктона
оз. Охтанъярви

Систематическая группа / Вид	Литораль	Пелагиаль
Класс Rotifera Коловратки		
1. <i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	–	+
2. <i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	–	+
3. <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+
4. <i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+	+
5. <i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	+	+
6. <i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	–	+
7. <i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	+	+
Класс Crustacea Ракообразные		
Надотряд Copepoda Веслоногие раки		
Отряд Calaniformes		
8. <i>Heterocope appendiculata</i> Sars	+	+
9. <i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	–	+
10. <i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe)	–	+
Отряд Cyclopiformes		
11. <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+	+
12. <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	+
13. <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	–
14. <i>Megacyclops viridis</i> (Jur.)	+	–
Надотряд Cladocera Ветвистоусые раки		
15. <i>Sida crystallina</i> (O. F. Muller)	+	–
16. <i>Limnosida frontosa</i> Sars	–	+
17. <i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	+	+
18. <i>Daphnia cristata</i> Sars	+	+
19. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Muller)	–	+
20. <i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Muller)	+	+
21. <i>Acroporus harpae</i> (Baird)	+	–
22. <i>Alonopsis elongatus</i> Sars	+	–
23. <i>Pleuroxus truncatus</i> (O. F. Muller)	+	–
24. <i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Muller)	+	–
25. <i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O. F. Muller)	+	+
26. <i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird	+	+
27. <i>B. (E.) cf. kessleri</i> Uljanin	–	+
28. <i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	+	+
Всего видов	20	21

Количественные показатели зоопланктона в литорали и пелагиали по группам приведены в табл. 4.

Как в пелагической, так и в прибрежной части по численности и биомассе абсолютно доминируют кладоцеры. В пелагиали основа биомассы создается главным образом за счет *Holopedium gibberum* и видов pp. *Bosmina* и *Daphnia* (90 %). На долю циклопид (*M. leuckarti*, *Th. oithonoides*) и каланид (*E. gracilis*, *H. appendiculata*) приходится 5 и 4 % соответственно. Коловратки играют незначительную роль в образовании биомассы зоопланктона, их средний удельный вес составляет 1 %. По численности доминируют ветвистоусые ракообразные (55 %) и коловратки (23 %). Индекс видового разнообразия составляет 2,1 бит/экз., индекс сапробности – 1,42.

В зоне зарослевой литорали, на участках, защищенных от прямого ветрового и волнового воздействия, создаются особые условия для развития зоопланктона. При стечении благоприятных кормовых и температурных факторов биомасса зоопланктона может создаваться за счет массового развития 1–2 видов (так называемые

вспышки численности), что отражается на ее повышенных величинах. Данное явление было отмечено нами на литоральных станциях, где за счет массового развития крупных кладоцер *Polyphemus pediculus* и *Sida crystallina* средняя биомасса зоопланктона составила 2,296 г/м³, а удельный вес этих видов колебался от 75 до 84 %. На долю остальных групп зоопланктона (веслоногие ракообразные и коловратки) приходилось менее 1 % по биомассе (см. табл. 4). В таких локациях создаются благоприятные кормовые условия для гидробионтов других трофических уровней, в первую очередь молоди рыб. Индекс видового разнообразия составляет 1,6 бит/экз., индекс сапробности – 1,48.

По уровню количественного развития зоопланктона озеро Охтанъярви в целом можно охарактеризовать как олиготрофный водоем с биомассой менее 1 г/м³ с наличием отдельных β-мезотрофных участков в прибрежной зоне [6]. По величине индекса сапробности по зоопланктону водоем можно отнести к олигосапробному классу (2-й класс качества, чистые природные воды).

Таблица 4

Количественные показатели зоопланктона оз. Охтанъярви

Отдел	Литораль				Пелагиаль			
	численность		биомасса		численность		биомасса	
	тыс. экз./м ³	%	г/м ³	%	тыс. экз./м ³	%	г/м ³	%
Rotifera	0,81	3	0,006	<1	3,02	23	0,007	1
Cladocera	22,78	95	2,28	99	7,20	56	0,568	89
Cyclopiformes	0,52	2	0,009	<1	2,13	17	0,033	5
Calaniformes	0,03	<1	0,001	<1	0,54	4	0,027	5
Всего	24,14	100	2,296	100	12,89	100	0,635	100

ВЫВОДЫ

Полученные данные позволяют отнести озеро Охтанъярви к водоемам с высоким качеством воды, сопоставимым по гидробиологическим и гидрохимическим показателям с карельскими водоемами, имеющими различный природоохраненный статус, – озера Каменное, Урозеро, Мунозеро [3], [4], [7].

Озеро обладает достаточно высоким рекреационным потенциалом, учитывая благопри-

ятный ландшафт и наличие в составе ихтиофауны видов, представляющих интерес для любительского и спортивного рыболовства (сиг, щука, окунь). Отсутствие промышленных, хозяйственно-бытовых стоков и малонаселенность района расположения позволяют рассматривать озеро Охтанъярви в качестве удобного контрольного объекта при мониторинге состояния окружающей среды на приграничных территориях.

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств бюджета на выполнение государственного задания, проект № 0221-2017-0045; Программы Президиума РАН, проект № 0222-2018-0002, проект РФФИ № 18-04-00163.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.
- Зеленый пояс Фенноскандии / Под ред. А. Н. Громцева, О. Л. Кузнецова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 116 с.
- Ильмас Н. В., Китаев С. П., Кучко Я. А., Павловский С. А. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 90 с.
- Ильмас Н. В., Стерлигова О. П., Кучко Я. А. Рыбохозяйственное использование малых водоемов Карелии (на примере Урозера) // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Материалы 1-й Междунар. конф. (11–15 сентября 2017 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. С. 506–510.

5. Каталог озер Карелии / Под ред. Н. Н. Филатова, А. В. Литвиненко. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 290 с.
6. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 390 с.
7. Кучко Я. А., Кучко Т. Ю., Ильмас Н. В. Зоопланктон как показатель состояния экосистемы озера Каменное // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 6 (143). С. 22–26.
8. Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1974. 60 с.
9. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
10. Оксюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29. № 4. С. 62–76.
11. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 1–8, 10, 11, 13, 14 / Под ред. М. М. Голлербаха. Л.: Наука, 1986.
12. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
13. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы / Под ред. В. Д. Федорова, В. И. Капкова. М.: ПИМ, 2006. 367 с.
14. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод / Под ред. Ю. Ю. Лурье. М.: СЭВ, 1976. 185 с.
15. Sladecek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. 17. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol. 1973. № 7. P. 1–18.

Kuchko T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Il'mast N. V., Karelian Research Centre of RAS; Petrozavodsk State University
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Kuchko Ya. A., Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

PLANKTON COMMUNITIES OF LAKE OKHTANYARVI (Northwestern Karelia)*

Inventory of the current state of phyto- and zooplankton communities of Lake Okhtanyarvi was carried out for the first time. The lake, thanks to its geographical location, is a part of the Green Belt of Fennoscandia. Species diversity, the ratio of the main taxonomic groups, the structure of the dominant hydrobiotic species, their abundance and biomass in the littoral and pelagic zones of the lake have been studied. The results of the research showed that according to the level of phytoplankton quantitative development in the summer of 2013, the waters of Lake Okhtanyarvi can be attributed to the third class of quality, category 3a ("sufficiently clean"), which corresponds to the β-mesosaprobic zone by the scale of saprobity. The average value of the saprobity index, calculated from the quantitative ratio of indicator zooplankton species, makes it possible to attribute the lake to the oligosaprobic class (second class of quality, pure natural waters). Lake Okhtanyarvi can be considered a convenient control water body for monitoring the state of the environment in the border areas.

Key words: monitoring, freshwater ecosystem, phytoplankton, zooplankton, species composition, abundance, biomass, trophic status

* Financial support for the research was provided from the budget for the execution of the state assignment (project No 0221-2017-0045), the Program of the Russian Academy of Sciences Presidium (project No 0222-2018-0002), and the Russian Foundation for Basic Research project No 18-04-00163.

REFERENCES

1. Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. Biodiversity of algae – environment indicators. Tel Aviv, Pilis Studio Publ., 2006. 498 p. (In Russ.)
2. Green Belt of Fennoscandia: illustrated popular science edition. (A. N. Gromtsev, O. L. Kuznetsov, Eds.). Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2014. 116 p. (In Russ.)
3. Il'mast N. V., Kitaev S. P., Kuchko Ya. A., Pavlovskij S. A. Hydroecology of polytypic lakes of the southern Karelia. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2008. 90 p. (In Russ.)
4. Il'mast N. V., Sterligova O. P., Kuchko Ya. A. Fishery use of small reservoirs in Karelia (the case of Lake Urozero). *Proceedings of the First International Conference "Lakes of Eurasia: Problems and Solutions" (11–15 September, 2017)*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2017. P. 506–510. (In Russ.)
5. Catalog of lakes in Karelia. (N. N. Filatov, A. V. Litvinenko, Eds.). Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2001. 290 p. (In Russ.)
6. Kitaev S. P. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2007. 390 p. (In Russ.)
7. Kuchko Ya. A., Kuchko T. Yu., Il'mast N. V. Zooplankton as indicator of Lake Kamennoye ecosystem condition. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2014. No 6 (143). P. 22–26. (In Russ.)
8. Makrushin A. V. Biological analysis of water quality. Leningrad, Zoologicheskiy Institut AN SSSR Publ., 1974. 60 p. (In Russ.)
9. Methodical recommendations for collecting and processing materials in hydrobiological research on fresh-water reservoirs. Zooplankton and its production. Leningrad, GosNIORKh Publ., 1984. 33 p. (In Russ.)
10. Oksjuk O. P., Zhukinskij V. N., Braginskij L. P. Complex ecological classification of land surface water quality. *Gidrobiologicheskiy zhurnal*. 1993. Vol. 29. No 4. P. 62–76. (In Russ.)
11. Key to freshwater algae of the USSR. Vol. 1–8, 10, 11, 13, 14. (M. M. Gollerbach, Ed.). Leningrad, Nauka Publ., 1986. (In Russ.)
12. Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in the European Russia. Vol. 1. Zooplankton. (V. R. Alekseev, S. Ya. Tsalolikhin, Eds.). Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK Publ., 2010. 495 p. (In Russ.)
13. Practical hydrobiology. Freshwater ecosystems. (V. D. Fedorov, V. I. Kapkov, Eds.). Moscow, PIM Publ., 2006. 367 p. (In Russ.)
14. Unified methods for research on water quality. Part 2. Methods for biological analysis of water. (Yu. Yu. Lurye, Ed.). Moscow, SEV Publ., 1976. 185 p. (In Russ.)
15. Sladecek V. System of water quality from the biological point of view. *Arch. 17. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* 1973. No 7. P. 1–18.

Поступила в редакцию 19.03.2018

МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА ЛЕСОНЕН

аспирант кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

manika007@rkmail.ru

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШУСТОВ

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

shustov@petrsu.ru

НИКИТА АЛЕКСАНДРОВИЧ ОНИЩЕНКО

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, директор Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

neo@sampo.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МАМОНТОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

olga.mamontova.73@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ОЗЕРНЫХ РЫБ У ФОРЕЛЕВЫХ САДКОВ (Республика Карелия)

Представлен сравнительный анализ питания озерных рыб (окунь, плотва, ерш, лещ) у форелевых ферм в Республике Карелия. Выявлено, что в зоне садков у некоторых рыб существенно изменяется пищевой рацион. Установлено, что окунь в период открытой воды в озере Вохтозере в 2013–2015 годах и окунь в Кондопожской губе Онежского озера в 2016 году с традиционного потребления организмов зоопланктона и зообентоса переходят на питание плавающей у садков в большом количестве мелкой аборигенной рыбой, что существенно увеличивает наполнение желудков рыб. Дополнительным источником питания окуня и плотвы в Вохтозере стал также форелевый корм, вымываемый течением из садков. Таким образом, впервые для российских водоемов установлено, что антропогенное влияние подобного рода существенно меняет пищевые цепи естественных экосистем.

Ключевые слова: озера Карелии, озерные рыбы, пищевой рацион, индексы наполнения желудков

ВВЕДЕНИЕ

В мировой литературе, посвященной аквакультуре, имеется много сведений о том, что садковые линии, установленные в водоемах для товарного выращивания различных видов рыб, привлекают внимание аборигенных рыб. Причем поведение последних в зоне садков существенно изменяется, а распределение иногда носит достаточно сложный сезонный характер [8], [9], [11]. Местных рыб в первую очередь привлекают остатки кормов, выносимых течением из садков. Так, например, установлено, что на лососевых фермах теряется 5–20 % корма, который становится концентрированным кормовым ресурсом для многих видов диких рыб, скапливающихся вокруг ферм [10]. А плотоядные средиземноморские ставриды, питающиеся в обычных условиях молодью рыб и ракообразными, почти полностью переходят на питание гранулами потерянного корма, когда образуют скопления вокруг садков [8].

В то же время в отечественной литературе изучению экологии озерных рыб в зоне рыбоводных ферм уделяется мало внимания. Имеются лишь некоторые сведения о том, что нерест сигов может быть нарушен из-за загрязнения нерестилищ отходами жизнедеятельности от «садковых» рыб [1]. Какие-либо литературные источники о питании озерных рыб в зоне садков форелевых хозяйств нам неизвестны. Имеются только устные сообщения рыбоводов о том, что у садков без проблем можно выловить на удочку или в жаберные сети озерных рыб, концентрирующихся в этом месте озера. Также на оз. Имандре в районе стока теплых вод от АЭС ихтиологи отмечали скопления многих аборигенных видов рыб под садками, питающихся потерянным гранулированным кормом. Здесь же, в теплой воде, на потерянных кормах для садковых рыб прижился теплолюбивый карп.

Ранее исследования поведения и расселения озерных рыб в оз. Вохтозере за 2011–2013 годы

[7] показали, что в летний период наиболее массовые аборигенные виды рыб – окунь и плотва – концентрируются у садков. В то же время такое поведение для аборигенных видов рыб, даже таких массовых, как плотва и окунь, в обычных карельских озерах, в том числе и в Вохтозере, не свойственно. В лучшем случае рыбы образуют небольшие стайки, но обычно держатся разрозненно.

В данной статье представлены результаты исследования питания окуня и плотвы в оз. Вохтозере, расположенному на юге Карелии, и окуня, ерша, плотвы и леща в Кондопожской губе Онежского озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Вохтозеро принадлежит к бассейну Ладожского озера [3]. Отлов окуней проводился в период открытой воды в трех точках: непосредственно у садков, в 100–200 метрах от садков на мелководном участке и самой удаленной точке от садкового хозяйства в 4,5 км. Нами также исследовалось питание небольшого количества плотвы в 2015 году. Всего было исследовано в Вохтозере в период с 2013 по 2015 год 183 окуня.

В Кондопожской губе Онежского озера рыб отлавливали сетями непосредственно у форелевых садков (окунь, плотва и лещ), которые были размещены в шхерной зоне на больших глубинах – в пределах 15–25 м; а также в 200 м от садков на таких же глубинах (окунь и плотва). Для сравнения питания окуней в разных участках Кондопожской губы мы также представляем материалы по питанию окуня на мысе Чажнаволок Кондопожской губы в августе 2014 года, где окуней отлавливали на мелководье (глубины около 3 м). Всего было отловлено на мысе Чажнаволок за летний период 2014 года 19 окуней. А в шхере Кондопожской губы Онежского озера за период весна – осень 2016 года 234 окуня.

Для отлова рыб применяли жаберные сети и крючковые снасти (спиннинги, донные бортовые удочки). Для изучения питания рыб сразу после отлова их измеряли, извлекали желудки и фиксировали 96 % спиртом. Дальнейшую обработку проводили в камеральных условиях. При изучении питания рыб использовали комплексные индексы: Р – доля организмов в массе, %; F – встречаемость организмов в желудке, %; IR – индекс относительной значимости, % [5], [6]. Расчитывали также процент пустых желудков и общий индекс наполнения в процентах (‰).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Вохтозеро

Окунь. Наши исследования показали (табл. 1), что в Вохтозере, в самом удаленном месте от садков (4,5 км), основу питания окуней составляют представители зообентоса: личинки и куколки хирономид, нимфы поденок, личинки ручейников и стрекоз, моллюски, водяные ослики, доля

которых по всем показателям – встречаemости (F – 79,0 %), массе (P – 67,6 %) и относительной значимости (IR – 86,3 %) – достаточно высока. В пищевом комке также обнаружены организмы зоопланктона (*Daphnia sp.*, *Bjisma sp.*, *Cyclops sp.*, *Leptodora kindti*, *Bythotrephes longimanus*, *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*), рыба (мелкие окуни), индекс относительной значимости которых не превышал 10 %. Рыбы в желудках окуней составляли меньшую долю: IR не превышал 5 %. Форелевый корм практически отсутствовал, так как только у одного окуня в желудке была найдена гранула корма, что, по-видимому, может свидетельствовать о том, что в эту зону окуни, обитающие у садков, практически не доплывают. Пустые желудки рыб составляют всего 7 %. Таким образом, на этом удаленном от садков участке оз. Вохтозера питание окуней носит традиционный для данного вида характер¹ [4].

Совершенно другая картина в отношении питания окуней складывается в зоне форелевых садков. Во-первых, доля зообентоса значительно снижается (IR в пределах 2,1–12,1 %), но существенно увеличивается доля зоопланктона, рыбы, а также форелевого корма. Наибольшее количество форелевого корма в желудках отмечено не у садков, а на участке в 100–200 м от садков (IR – 25 %). Причем именно на этом участке у рыб зарегистрированы и самые высокие средние индексы наполнения желудков (110,9 ‰), которые были практически в два раза выше, чем у садков (41,9 ‰) или в самой удаленной точке от садков (49,6 ‰). В то же время нами отмечен как непосредственно у садков, так и в зоне 100–200 м достаточно высокий процент пустых желудков у рыб (практически одна треть).

Объяснение таким результатам, с нашей точки зрения, можно дать следующее. Форель в садках, установленных в Вохтозере, кормят только два раза в сутки. Поэтому только во время питания форели (полчаса утром и полчаса вечером) у озерных рыб имеется возможность питаться гранулами форелевого корма, выносимыми из садков через крупноячеистую дель. В другое время суток у окуней практически нет возможности обнаружить утерянный садковый корм у садков. Те рыбы, которым все же удалось наполнить свой желудок форелевым кормом или мелкой рыбой, уходят от садков «на отдых» в мелководную зону на расстояние 100–200 м от садков. Мы уже отмечали, что именно здесь, а не у садков, мы обнаружили наибольшее количество окуней с форелевым кормом. Именно в этом месте нами были установлены наиболее высокие показатели питания рыб этим нетрадиционным кормом. Так, у рыб, отловленных в 100–200 м от садков в июне 2014 года, были следующие показатели: Р – 75 %, F – 43 % и IR – 90 %. В августе 2015 года эти показатели были также высокими: Р – 86 %, F – 56 %, IR – 97 % соответственно.

Зоопланктон у садков в рационе окуней также стал составлять весьма значительную часть – по

всем индексам – от 46,6 % (P) и до 57,0 % (IR). Известно, что форелевые хозяйства влияют на сообщество зоопланктона [2]. В результате этого влияния озера из олиготрофного статуса со средней биомассой 0,5 г/м² переходят к мезотрофному типу со средней биомассой около 1 г/м². Возможно, и в нашем случае в результате значительного увеличения биомассы зоопланктона у садков роль последнего в питании рыб также стала возрастать.

Если в самой дальней точке озера от садков рыба в желудках окуней составляла весьма скромную долю (IR менее 5 %), то в зоне садков она также существенно возрастает: по показателю индекса относительной значимости – до 40 % у садков и 56 % в 100–200 м от садков. Ранее мы

установили, что в зоне садков в летний период концентрируется рыба, поэтому возможности у окуня использовать этот корм также возрастают.

По-видимому, существенное увеличение индекса наполнения желудков у окуней в зоне садков, по сравнению с естественными условиями обитания (более чем в два раза), объясняется наличием гранул форелевого корма у садков, увеличением численности зоопланктона и высокой концентрацией массовых видов рыб.

Плотва в оз. Вохтозере, по-видимому, также питается форелевым кормом. Так, из 5 экз. плотвы, отловленной нами в июне 2015 года, в двух кишечниках обнаружены гранулы корма, доля которых в массе составляла 95 и 70 % соответственно.

Таблица 1

Питание окуня в оз. Вохтозере (май – сентябрь 2013–2015 годов)

Показатель	Место отлова рыб								
	Непосредственно у садков			В зоне садков (100–200 м)			В самом дальнем месте от садков (4,5 км)		
	P	F	IR	P	F	IR	P	F	IR
Состав пищи: Зообентос	6,4	14,0	2,1	14,7	30,0	12,1	67,6	79,0	86,3
Зоопланктон	46,6	51,0	57,0	13,9	17,5	6,7	18,4	30,2	9,0
Рыба	38,9	41,9	39,1	42,7	47,5	55,6	13,9	20,8	4,7
Форелевый корм	8,1	9,3	1,8	28,7	32,5	25,6	0,1	1,9	<0,01
Средний индекс наполнения желудков, %	42			111			50		
Пустые желудки, %	34			33			7		
Количество рыб, экз.	66			60			57		

Онежское озеро

Окунь. В Кондопожской губе Онежского озера на исследованных нами разных по своим гидрологическим условиям участках состав пищи окуня также неодинаков (табл. 2). Если на мелководной зоне мыса Чахнаволок окунь предпочитают питаться организмами зоопланктона и бентоса, то в глубоководной шхерной зоне, где расположены форелевые садки, в пищевом рационе существенно увеличивается доля озерных рыб (окунь, ерш, карповые). Соответственно и индексы наполнения желудков у рыб также увеличиваются, причем на хищничество у садков окунь переходит уже при меньших размерах. По-видимому, при большом скоплении озерных рыб у садков окуням (даже мелким – всего 11 см длиной) удается активно питаться рыбой. В отличие от питания окуней у садков в оз. Вохтозере (см. табл. 1) здесь в пищевом рационе окуней форелевый корм всегда отсутствовал. Объяснений этому факту у нас пока нет.

Ерши в Кондопожской губе непосредственно у форелевых садков (33 экз.), а также в зоне 100–200 м (26 экз.) питается практически одинаково, потребляя в первую очередь различные бентос-

ные организмы. Единственные различия – в желудках ершей у садков достаточно большая доля икры рыб (30 % по весу), а в 200 м зоне – много воздушных насекомых (30 % по весу). Рыба в желудках ершей практически отсутствует (не более 5 % по весу); также ни в одном желудке не обнаружен форелевый корм.

Плотва в Кондопожской губе и у садков (52 экз.), и в 100–200 м зоне (22 экз.) питается в основном растительными остатками, нитчатыми водорослями и детритом, который по IR-индексу относительной значимости составляет 95 и 93,5 % соответственно. В пищеварительном тракте редко встречаются организмы зоопланктона (9 и 14 % по весу) и зообентоса (5 и 3 % соответственно). Форелевый корм полностью отсутствует в рационе плотвы.

Лещи в Кондопожской губе (достаточно скромных размеров – от 53 до 124 г) были пойманы только у садков (8 экз.). В желудках рыб находились естественные корма – зообентос (личинки и куколки хирономид, моллюски и личинки стрекоз) в пределах 70 % по весу и воздушные насекомые (30 %). Форелевый корм в питании лещей также отсутствовал полностью.

Таблица 2
Питание речного окуня в Кондопожской губе Онежского озера

Показатели	Место и сроки отлова рыбы		
	Мыс Чахнаволок Лето 2014 года	Шхеры Кондопожской губы Весна – осень 2016 года	
		Садки	200 м от садков
Состав пищи:	P, %	P, %	P, &
Зоопланктон	45	9,6	8
Зообентос	39	48	57
Воздушные насекомые	5	6,6	17
Рыба (все виды)	11	35,8	18
Пустые желудки, %	11	24	23
Миним. длина рыб при переходе на хищничество, см	16,6	11	13,4
Длина рыб АВ, см	17,6 (16,3–23)	15 (9,5–25,5)	15 (9,3–22,2)
Вес рыб, г	74 (50–136)	27,5 (10–238)	24 (10,9–60)
Общий индекс наполнения, % ₀₀₀	60 (0–288)	133 (0–1286)	99 (0–600)
Кол-во рыб, экз.	19	143	91

ВЫВОДЫ

Исследования питания озерных рыб (окунь, плотва, ерш, лещ) у форелевых ферм в Карелии показали, что в зоне садков у некоторых рыб существенно изменяется пищевой рацион. Так, окунь в период открытой воды в оз. Вохтозере (2013–2015 годы) и в Кондопожской губе Онежского озера (2016 год) с традиционного потребления организмов зоопланктона и зообентоса переходит на питание плавающей у садков в большом количестве мелкой аборигенной рыбой, что существенно увеличивает наполнение

желудков. Дополнительным источником питания окуня и плотвы в Вохтозере стал также форелевый корм, вымываемый течением из садков. В то же время все виды онежских рыб (окунь, ерш, плотва и лещ) даже у садков продолжают питаться только естественными кормами; форелевый корм ни у одной из исследованных рыб отмечен не был.

Таким образом, впервые для российских водоемов установлено, что антропогенное влияние подобного рода существенно меняет пищевые цепи естественных экосистем.

ПРИМЕЧАНИЕ

¹ Атлас пресноводных рыб России. Т. 2. М.: Наука, 2003. 253 с.; Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 461 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Кучко Я. А., Павловский С. А. Гидроэкология разнотипных озер южной Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 92 с.
2. Кучко Я. А. Зоопланктон озер Кедровозеро, Тарасмозеро (бас. Р. Лижмы) и Малой Лижемской губы Онежского озера // Контроль состояния и регуляция функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. С. 49–55.
3. Онищенко И. Н., Рыжков Л. П., Онищенко Н. А. Вохтозеро – водоем садкового рыбоводства // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2013. № 2 (131). С. 23–26.
4. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск, 1986. 216 с.
5. Попова О. А., Решетников Ю. А. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
6. Решетников Ю. С., Попова О. А. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 112–129.
7. Рыжков Л. П., Онищенко И. Н., Онищенко Н. А., Шустов Ю. А. Особенности распределения аборигенных озерных рыб в зоне влияния форелевой фермы // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 2 (139). С. 23–29.
8. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms // Marine Environmental Research. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
9. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavala-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez Jimenez J., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish // Marine Environmental Research. 2009. Vol. 68. P. 89–96.

10. Gowen R. J., Bradbury N. B. The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review // Oceanography and Marine Biology – An Annual Review. 1987. Vol. 25. P. 563–575.
11. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area // *Gulf of Fos, (France)*. 2001. Vol. 24. P. 273–280.

Lesonen M. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Shustov Yu. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Onishchenko N. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Mamontova O. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

FEATURES OF LAKE FISH FEEDING NEAR TROUT CAGES (the case of the Republic of Karelia)

The article presents a comparative analysis of lake fish (perch, roach, ruff and bream) nutrition near trout farms in the Republic of Karelia. The study revealed that in the cage zone, the diet of some fish changes significantly. It was established that in Lake Vokhtozero (during the open water period from 2013 to 2015) and in Kondopoga Bay of Lake Onega (in 2016) perch switched from traditional consumption of zooplankton and zoobenthos to feeding on small aboriginal fish floating near the cages in large quantities, which significantly increased fish stomach fullness. In Lake Vokhtozero, trout feed washed out of the cages by the current also was an additional source of food for perch and roach. Thus, it was the first study on Russian water bodies to establish that this kind of anthropogenic influence significantly changes the food chains of natural ecosystems.

Key words: lakes of Karelia, lake fish, dietary composition, stomach fullness indices

REFERENCES

1. Il'mast N. V., Kitaev S. P., Kuchko Ya. A., Pavlovskij S. A. Hydroecology of different types of lakes in South Karklia. Petrozavodsk, 2008. 92 p. (In Russ.)
2. Kuchko Ya. A. Zooplankton of lakes Kedrozero and Tarasmozero (the Lzhma river basin) and Small Lzhma Bay of Lake Onega. *State control and regulation of biosystem functions at different levels of organization*. Petrozavodsk, 1993. P. 49–55. (In Russ.)
3. Onishenko I. N., Ryzhkov L. P., Onishenko N. A. Vokhtozero – a cage culture fish-pond. *Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural & Engineering Sciences*. 2013. No 2 (131). P. 23–26. (In Russ.)
4. Pervozvanskiy V. Ya. Fish of Kostomuksha iron ore deposit ponds (ecology, reproduction and use). Petrozavodsk, 1986. 216 p. (In Russ.)
5. Popova O. A., Reshetnikov Ju. A. About complex indexes in studying fish nutrition. *Voprosy ikhiologii*. 2011. Vol. 51. No 5. P. 712–717. (In Russ.)
6. Reshetnikov Yu. S., Popova O. A. Methods of field ichthyological research and the results accuracy. *Proceedings of the Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography*. 2015. Vol. 156. P. 112–129. (In Russ.)
7. Ryzhkov L. P., Onishenko I. N., Onishenko N. A., Shustov Yu. A. Features of native lake fish distribution in the zone affected by trout farming. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2014. No 2 (139). P. 23–29. (In Russ.)
8. Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J. A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J., Gimenez-Casalduero F., Martinez-Lopez F. J., Dempster T. Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms. *Marine Environmental Research*. 2007. Vol. 63. P. 1–18.
9. Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J. T., Arechavalal-Lopez P., Martinez-Rubio L., Lopez Jimenez J., Martinez Lopez F. J. Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish. *Marine Environmental Research*. 2009. Vol. 68. P. 89–96.
10. Gowen R. J., Bradbury N. B. The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review*. 1987. Vol. 25. P. 563–575
11. Letourneur Y., Darnaude A., Salen-Picard C., Harmelin-Vivien M. Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area. *Gulf of Fos, (France)*. 2001. Vol. 24. P. 273–280.

Поступила в редакцию 03.04.2018

ЕВГЕНИЯ ЭДУАРДОВНА МУЧНИК

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов, Институт лесоведения РАН (с. Успенское, Российская Федерация)

*eugenia@lichenfield.com***ТАТЬЯНА ЮРЬЕВНА БРАСЛАВСКАЯ**

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Российская Федерация)

*t.braslavskaya@gmail.com***ЕЛЕНА ВЛАДИМИРОВНА ТИХОНОВА**

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Российская Федерация)

tikhonova.cepl@gmail.com

ДОПОЛНЕНИЕ К ЛИХЕНОБИОТЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ» (Смоленская область)*

Национальный парк «Смоленское Поозерье» расположен на западе Среднерусской возвышенности, к северу от г. Смоленска (Смоленская область). К моменту настоящего исследования список лихенобиоты национального парка включал 138 видов лишайников, 2 из которых считаются сомнительными. Летом 2017 года в процессе геоботанических описаний пробных площадей в различных растительных сообществах «Смоленского Поозерья» собраны более 60 лихенологических образцов. При идентификации этих сборов выявлены около 40 видов лишайников, среди которых 14 новых для территории национального парка «Смоленское Поозерье», в том числе 7 новых для Смоленской области: *Cladonia rei*, *C. symphycarpa*, *Lecania cyrtellina*, *Lepraria finkii*, *Peltigera praetextata*, *P. rufescens* и *Menegazzia terebrata*. Последний вид редок на всей территории России, занесен в Красную книгу Российской Федерации, рекомендуется к занесению в следующее издание Красной книги Смоленской области. Таким образом, для территории национального парка на сегодня известны 150 видов лишайников (еще 2 являются сомнительными). Для более полного выявления лихенобиоты территории необходимы дальнейшие исследования.

Ключевые слова: лишайники, лихенобиота, редкие виды, Красная книга РФ, Смоленское Поозерье, Смоленская область

ВВЕДЕНИЕ

Национальный парк (НП) «Смоленское Поозерье» образован 15 апреля 1992 года, в 2002 году включен во Всемирную сеть биосферных резерватов ЮНЕСКО. Парк занимает площадь 146 237 га в Демидовском и Духовщинском районах Смоленской области. Территория располагается в западной части Среднерусской возвышенности (бассейн р. Западная Двина), преимущественно в Ельшанско-Аржатском зандрово-моренном районе¹. В пределах парка находятся несколько рек и 35 озер, большинство из них ледникового происхождения. Климат – умеренно-континентальный, довольно влажный из-за влияния атлантических циклонов. Территория относится к подзоне хвойно-широколиственных (подтаежных) лесов [13]. Большая часть парка (74 %) покрыта лесами, из них: с доминированием берескы (41,2 %), ели (13,8 %), сосны (12,5 %), осины (14 %), ольхи серой (9,3 %), дуба (6,5 %) и липы (2,4 %)².

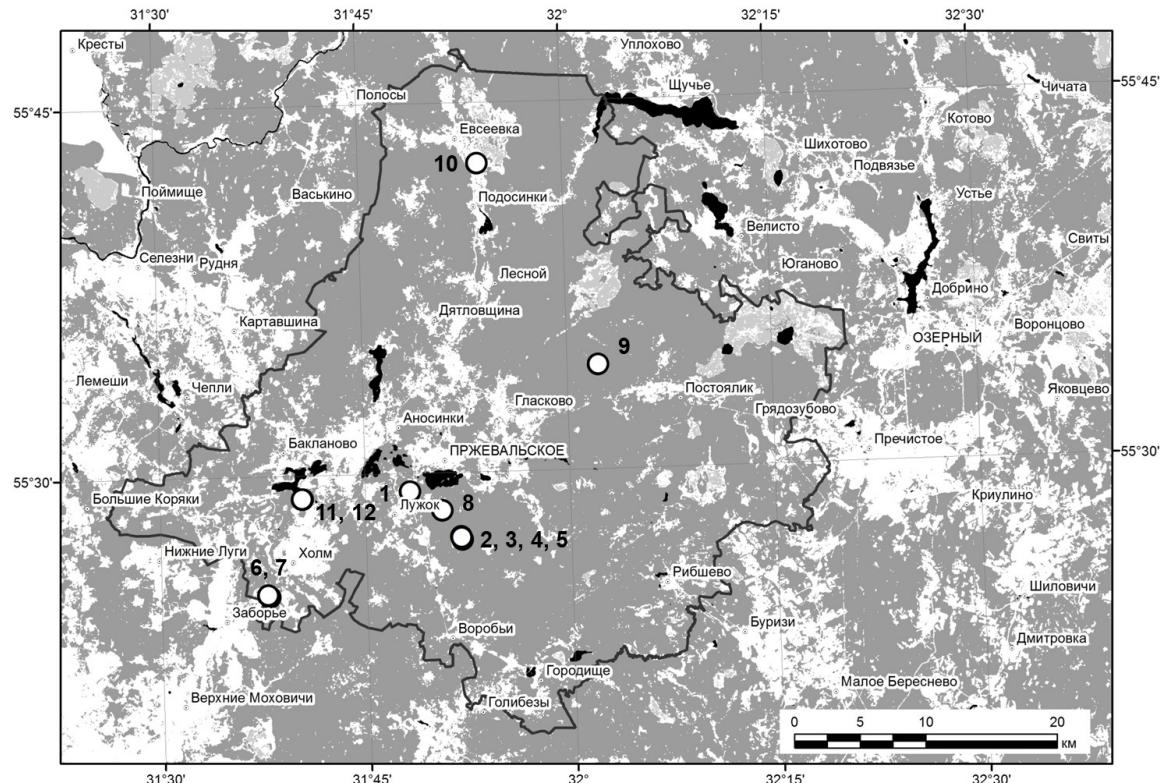
В целом Смоленская область пока остается одной из малоизученных в лихенологическом отношении. Сведения о лихенобиоте региона исчерпываются немногочисленными трудами А. А. Еленкина³ и М. П. Томина⁴, датируемыми началом XX века, двумя статьями 60-х годов [3], [4] и единичными, весьма краткими современными материалами [2], [5], [6], [7]. Согласно обобщению И. С. Жданова [6] (с учетом его же более поздней публикации [7]), с территории НП «Смоленское Поозерье» были известны 138 видов лишайников (2 из которых, по мнению автора, являются сомнительными).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы лихенологических материалов выполнены Т. Ю. Braslavskaya и Е. В. Tихоновой в июле 2017 года на пробных геоботанических площадях в пределах территории Демидовского района. Были обследованы средневозрастные и постагрогенные молодые леса на песчаных и легкосуглинистых

почвах, вырубки после ветровала на песчаных почвах, а также наименее нарушенные на территории НП «Смоленское Поозерье» старовозрастные леса на суглинистых почвах. Места заложения пробных площадей (рисунок, таблица) были выбраны в предполевой период с использованием картографических материалов, совмещенных с картами

стадий восстановительных сукцессий по спутниковым изображениям разных лет в геоинформационной системе ArcGIS 9.3 [10]. Географические координаты описаний регистрировали с использованием навигатора Garmin GPSMap 64st. Стадии зарастания сельхозугодий выделены по работе Е. В. Белорусцевой [1].



Пункты лихенологических сборов на территории НП «Смоленское Поозерье» в 2017 году

Описание пунктов сбора лихенологических материалов в НП «Смоленское Поозерье»

№ пункта	Координаты	Растительное сообщество	Дата сбора	Коллектор(ы)
1	55°29'17.7" с.ш. 31°48'16.2" в.д.	осиново-березовый лес разнотравный с ольхой серой	03.07.2017	Е. В. Тихонова
2	55°27'19.4" с.ш. 31°52'0.1" в.д.	сосново-березовое редколесье злаково-разнотравное (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	04.07.2017	Е. В. Тихонова
3	55°27'17.6" с.ш. 31°52'1.6" в.д.	сосново-мелколиственное редколесье разнотравное (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	04.07.2017	Т. Ю. Braslavskaya
4	55°27'22.5" с.ш. 31°51'56.3" в.д.	сосново-мелколиственное редколесье разнотравное (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	04.07.2017	Т. Ю. Braslavskaya
5	55°27'24.8" с.ш. 31°51'54.9" в.д.	сегетальное травяное сообщество (1-я стадия зарастания бывшей пашни)	04.07.2017	Е. В. Тихонова
6	55°25'8.3" с.ш. 31°37'52.9" в.д.	сосняк мертвопокровно-разнотравный (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	07.07.2017	Т. Ю. Braslavskaya
7	55°25'12.4" с.ш. 31°37'43.4" в.д.	сосняк лишайниково-зеленомошный (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	07.07.2017	Е. В. Тихонова
8	55°28'29.8" с.ш. 31°50'35.8" в.д.	старовозрастный ельник чернично-кисличный с сосной, бересой и осиной	08.07.2017	Е. В. Тихонова
9	55°34'14.9" с.ш. 32°02'17.2" в.д.	старовозрастный сложный смешанный лес неморальнотравный	10.07.2017	Е. В. Тихонова
10	55°42'32.8" с.ш. 31°53'46.6" в.д.	сосновое редколесье злаково-разнотравное (2-я стадия зарастания бывшей пашни)	13.07.2017	Т. Ю. Braslavskaya
11	55°29'4.2" с.ш. 31°40'21.8" в.д.	вырубка (со сжиганием порубочных остатков) давностью не более 3 лет, на месте бересово-соснового леса	14.07.2017	Е. В. Тихонова, Т. Ю. Braslavskaya
12	55°29'4.5" с.ш. 31°40'24.2" в.д.	вырубка (со сжиганием порубочных остатков) давностью не более 3 лет, на месте бересово-соснового леса	14.07.2017	Т. Ю. Braslavskaya

Всего собрано более 60 образцов лишайников, которые были идентифицированы Е. Э. Мучник на базе Института лесоведения РАН с помощью общепринятых лихенологических методик [15]. Проверка правильности определений проведена в лаборатории бриологии и лихенологии Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Идентифицированные образцы находятся в гербарии Е. Э. Мучник. Номенклатура приведенных ниже видов соответствует постоянно обновляемой сводке A. Nordin et al. [19], для р. *Lepraria* использована номенклатура монографии J. C. Lendemer [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Идентифицировано около 40 видов лишайников, 14 из которых являются новыми для территории национального парка, а 7 впервые приводятся для Смоленской области в целом (в списке помечены «*»). В списке после латинского названия вида приводится информация о пунктах сборов (нумерация и описание растительных сообществ, даты сборов и коллекторы соответствуют данным о пробных площадях в таблице) и субстратах, на которых собран вид. Для видов, новых для Смоленской области, даются некоторые заметки по распространению в России, в основном согласно сводке «Список лихенофлоры России» [14] и некоторым другим источникам.

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. – 1, на корке осины.

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. – 5, на почве.

Cladonia mitis Sandst. – 3, 4, 7, на почве.

C. phyllophora Hoffm. – 2, 3, 5, 6, на почве.

**C. rei* Schaer. – 2, 4, 5, 7, 10, 11, на почве. Вид чрезвычайно широко распространен на всей территории России; предпочитает открытые местообитания, в том числе антропогенные [18]. В Смоленской области, очевидно, не выявлен ранее из-за недостаточного уровня обследований открытых местообитаний.

C. subulata (L.) F. H. Wigg. – 12, на почве.

**C. symphyocarpa* (Flörke) Fr. – 5, на почве. Вид распространен на всей территории России, но встречается рассеянно [16], тяготея в основном к открытым сухим местообитаниям с карбонатными (чаще) или песчаными (реже) почвами [18].

**Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sanst. – 1, на корке молодой рябины. Вид рассеянно распространен на севере (исключая Арктику) и в центре европейской части России, на Северном Урале, в Западной и Южной Сибири, на севере Дальнего Востока. Обитает на тонких стволах или ветвях лиственных деревьев, преимущественно тополевых и рябины [11].

**Lepraria finkii* (B. de Lesd.) R. C. Harris – 9, на корке липы у основания. Вид очень широко распространен на территории России, часто в списках фигурирует как *L. lobificans* Nyl. Произрастает на корке деревьев (особенно на

мшистых основаниях), замшелых камнях, почве [17]. Виды рода *Lepraria* пока очень слабо изучены на территории Смоленской области, поскольку достоверное определение многих из них требует химических анализов.

Melanelia subaurifera (Nyl.) O. Blanco & al. – 1, на ветке ели.

**Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. – 9, на корке липы. Вид распространен на севере (исключая Арктику) и в центре европейской части России, на Кавказе, в Южной Сибири и на юге Дальнего Востока; везде редок, занесен в Красную книгу Российской Федерации [10]. Кроме того, данный вид рассматривается в качестве специализированного вида-индикатора старовозрастных и малонарушенных лесных сообществ на территории Северо-Запада европейской части России⁵. Согласно нашим исследованиям [12], вид сохраняет свои индикаторные свойства в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России и рассматривается в качестве индикатора биологически ценных лесных ландшафтов.

**Peltigera praetextata* (Sommerf.) Zopf – 8, на замшелом валеже; 9, на мхах у основания липы. Вид широко распространен на территории России, обитает на почве, мхах, растительных остатках как в лесных, так и в открытых местообитаниях [8].

**P. rufescens* (Weiss) Humb. – 2, 4, 7, на почве. Вид широко распространен на территории России, обитает на почве, мхах, растительных остатках, предпочтая открытые, хорошо освещенные местообитания [8].

Ramalina farinacea (L.) Ach. – 1, на корке осины; 9, на корке липы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, список лихенобиоты НП «Смоленское Поозерье» на сегодняшний день включает 150 видов (еще 2 являются сомнительными) и, безусловно, является неполным для такой обширной и разнообразной в фитоценотическом отношении территории. Для выявления лихенобиоты парка необходимы дальнейшие исследования. Вид *Menegazzia terebrata* рекомендуется занести в качестве дополнения в имеющийся список охраняемых видов лишайников Смоленской области⁶, организовать дополнительные поиски его на территории парка, особо уделив внимание участкам старовозрастных лесов, и, в случае выявления популяций этого вида, обеспечить изучение и мониторинг их состояния.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят благодарность сотрудникам национального парка «Смоленское Поозерье» за помощь в организации и содействие исследованиям. Особая признательность лаборатории бриологии и лихенологии Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН за предоставленную возможность работы с лихенологическим гербарием (LE-L).

* Исследование Е. Э. Мучник выполнялось в рамках государственного задания № 0121-2016-0002. Исследование Т. Ю. Braslavskoy и Е. В. Tихоновой – в рамках государственного задания № 0110-2018-0008, при финансовой поддержке РФФИ 16-54-00142 (сбор полевых материалов, формирование баз данных), 17-05-01129 (ДЗ).

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Национальный парк «Смоленское Поозерье»: Справочно-информационное издание / Под ред. А. С. Кочергина. 2-е изд., перераб. и доп. Смоленск: Маджента, 2006. 80 с.

- ² Лесохозяйственный регламент национального парка «Смоленское Поозерье». М.: Филиал ФГУП «Рослесинфорт» «Заплеспроект», 2015. 190 с.
- ³ Еленкин А. А. Флора лишайниковъ Средней Россії. Юрьев: Типографія К. Маттисена, 1906–1911. Ч. 1–4. 682 с.
- ⁴ Томин М. П. Материалы к лишайниковой флоре Смоленской губернии // Зап. С.-х. инст. им. Петра I в Воронеже. 1918. С. 105–128.
- ⁵ Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С. Лишайники // Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России: Учеб. пособие / Отв. ред.: Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне виделов. СПб., 2009. С. 93–138.
- ⁶ Приказ Департамента Смоленской области по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира и среди их обитания от 29.05.2012 № 119 «Об утверждении перечней (списков) видов грибов, лишайников и растений, занесенных в Красную книгу Смоленской области и исключенных из Красной книги Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012 г.)» [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://oopt.aari.ru/rbdata/2409/plant> (дата обращения 20.02.2018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белорусцева Е. В. Мониторинг состояния сельскохозяйственных угодий Нечерноземной зоны Российской Федерации // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2012. Т. 9. № 1. С. 57–64.
- Бязров Л. Г. *Cladonia zoppii* Vain. – новый вид для лихенофлоры России // Новости систематики низших растений. Т. 35. СПб.: Наука, 2001. С. 124–126.
- Бязров Л. Г. Синузии эпифитных лишайников некоторых типов лесных биогеоценозов Смоленской области // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 1969. Т. 74. Вып. 6. С. 115–124.
- Бязров Л. Г., Голубкова Н. С. Редкие и интересные виды лишайников, новые для Смоленской области // Новости систематики низших растений. Л.: Наука, 1967. Т. 4. С. 300–305.
- Жданов И. С. Эпилитные лишайники национального парка «Смоленское Поозерье» // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований: Тр. междунар. совещ., посвящ. 120-летию со дня рождения В. П. Савича (Санкт-Петербург, 24–27 окт. 2006 г.). СПб.: Изд-во СПбГЭТУ, 2006. С. 98–102.
- Жданов И. С. К флоре лишайников национального парка «Смоленское Поозерье» // Историко-культурное наследие и природное разнообразие: опыт деятельности охраняемых территорий: Материалы юбилейной научно-практик. конф., посвящ. 15-летию нац. парка «Смоленское Поозерье» (Смоленск, 8–10 июня 2007). Смоленск, 2007. С. 59–62.
- Жданов И. С. О некоторых интересных находках лишайников в Центральной России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 2009. Т. 114. Вып. 6. С. 73–75.
- Заварзин А. А. К характеристике рода *Peltigera* на территории России (предварительный список и ключ для определения таксонов) // Труды Первой Российской лихенологической школы. Апатиты, 06–12.08.2000. Петрозаводск, 2001. С. 46–66.
- Королева Н. В., Тихонова Е. В., Ершов Д. В., Салтыков А. Н., Гаврилюк Е. А., Пугачевский А. В. Оценка масштабов зарастания нелесных земель в национальном парке «Смоленское Поозерье» за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. 2018. № 2. С. 83–96.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / Отв. ред. Л. И. Бардунов, В. С. Новиков. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Макаревич М. Ф. Род *Lecania* (Massal.) Zahlbr. – Лекания // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузиевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л.: Наука, 1971. С. 255–270.
- Мучник Е. Э. Лишайники как индикаторы состояния лесных экосистем центра европейской России // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5. № 3 (19). С. 65–76.
- Растительность и почвы национального парка «Смоленское Поозерье» / Под ред. Г. Н. Копчик, Н. А. Березиной. М.: НИАП-Природа, 2003. 307 с.
- Список лихенофлоры России / Сост. Г. П. Урбанович; Отв. ред. М. П. Андреев. СПб.: Наука, 2010. 194 с.
- Степанчикова И. С., Гагарина М. П., Андреев Л. В., Гимельбрант Д. Е. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций // Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 204–219.
- Трасс Х. Х. Сем. Cladoniaceae – Кладониевые // Определитель лишайников СССР. Вып. 5: Кладониевые – Акаропоровые. Л.: Наука, 1978. С. 7–79.
- Leendremer J. C. A monograph of the crustose members of the genus *Lepraria* Ach. s. str. (Stereocaulaceae, Lichenized Ascomycetes) in North America north of Mexico // Opuscula Philolichenum. 2013. Vol. 11. P. 27–141.
- Nordic Lichen Flora. Vol. 5. Cladoniaceae (T. Ahti, S. Stenroos, R. Moberg, Eds.). Uppsala: Uppsala University, 2013. 117 p.
- 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. Version 29. April 2011. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 20.02.2018).

Muchnik E. E., Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences
(Uspenskoye, Russian Federation)

Braslavskaya T. Yu., Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy
of Sciences (Moscow, Russian Federation)

Tikhonova E. V., Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy
of Sciences (Moscow, Russian Federation)

ADDITIONS TO LICHEN BIOTA OF SMOLENSK LAKELAND NATIONAL PARK (Smolensk Region)

Smolensk Lakeland National Park is located in the west of the Central Russian Upland, to the north of the city of Smolensk (Smolensk region). At the time of this study, the lichen list of the national park included 138 lichen species, 2 of which are considered doubtful. In the summer of 2017, more than 60 lichen specimens were collected in the process of geobotanical survey on vegetation

plots in various plant communities of Smolensk Lakeland National Park. When identifying this collection, about 40 lichen species were determined, including 14 species new to the territory of the National Park, among which 7 were new to the Smolensk region: *Cladonia rei*, *C. symphytes*, *Lecania cyrtellina*, *Lepraria finkii*, *Peltigera praetextata*, *P. rufescens* and *Menegazzia terebrata*. The last species is rare all over Russia, listed in the Red Data Book of the Russian Federation, and recommended for inclusion into the next edition of the Red Data Book of the Smolensk region. Thus, 150 species of lichens (with 2 more classified as doubtful) are known today in the territory of Smolensk Lakeland National Park. For a more complete identification of the lichen flora of the territory further research is needed.

Key words: lichens, lichen flora, rare species, Red Data Book of the Russian Federation, Smolensk Lakeland National Park, Smolensk region

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to our colleagues from Smolensk Lakeland National Park for their assistance in organizing and facilitating the research. We express special gratitude to the Laboratory of Bryology and Lichenology at the V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (RAS) for the given opportunity to work with the lichen herbarium (LE-L).

* E. E. Muchnik's study was conducted under state assignment No 0121-2016-0002 to the RAS Institute of Forest Science. T. Yu. Braslavskaya and E. V. Tikhonova's study was conducted under state assignment No 0110-2018-0008 to the RAS Center for Forest Ecology and Productivity with the financial support from the Russian Foundation for Basic Research (project No 16-54-00142, collection of field materials and formation of databases; project No 17-05-01129, RSD).

REFERENCES

1. Belorustseva E. V. Monitoring the state of agricultural land in the non-Chernozem zone of the Russian Federation. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*. 2012. Vol. 9. No 1. P. 57–64. (In Russ.).
2. Biazrov L. G. *Cladonia zoppii* Vain. is a new species for lichen flora of Russia. *Novosti sistemmatiki nizshikh rasteniy*. St. Petersburg, Nauka Publ., 2001. Vol. 35. P. 124–126. (In Russ.).
3. Biazrov L. G. Epiphytic lichen synusiae in some types of forest biogeocenoses of the Smolensk region. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1969. Vol. 74. Issue 6. P. 115–124. (In Russ.).
4. Biazrov L. G., Golubkova N. S. Rare and interesting lichen species new to the Smolensk region. *Novosti sistemmatiki nizshikh rasteniy*. Leningrad, Nauka Publ., 1967. Vol. 4. P. 300–305. (In Russ.).
5. Zhidanov I. S. Epilitic lichens of Smolensk Lakeland National Park. *Lichen flora of Russia: state and perspective of exploration. Proceedings of the international conference dedicated to the 120-th anniversary of V. P. Savicz*. Saint-Petersburg, October 24–27, 2006. St. Petersburg, 2006. P. 98–102. (In Russ.).
6. Zhidanov I. S. Lichen flora of Smolensk Lakeland National Park. *Istoriko-kul'turnoe nasledie i prirodnoe raznoobrazie: opyt deyatel'nosti okhranyaemykh territoriy: Materialy yubil. nauchno-prakt. konf., posvyashch. 15-letiyu nats. parka "Smolenskoye Poozerye" (Smolensk, 8–10 iyunya 2007)*. Smolensk, 2007. P. 59–62. (In Russ.).
7. Zhidanov I. S. Some interesting lichens discovered in Central Russia. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2009. Vol. 114. Issue 6. P. 73–74. (In Russ.).
8. Zavarzin A. A. Some characteristics of the genus *Peltigera* in Russia (preliminary list and taxonomic key). *Proceedings of the First Russian Lichenological Field Meeting*. Petrozavodsk, 2001. P. 46–66. (In Russ.).
9. Koroleva N. V., Tikhonova E. V., Ershov D. V., Saltykov A. N., Gavril'yuk E. A., Pugachevsky A. V. 25 Years of reforestation on non-forest lands in Smolenskoye Poozerye National Park assessed from Landsat. *Lesovedenie*. 2018. No 2. P. 83–96. (In Russ.).
10. Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow, 2008. 855 p. (In Russ.).
11. Makarevich M. F. Genus *Lecania* (Massal.) Zahlbr. Handbook of the lichens of the USSR. *Pertusariaceae, Lecanoraceae and Parmeliaceae*. Leningrad, 1971. Issue 1. P. 255–270. (In Russ.).
12. Muchnik E. E. Lichens as indicators of forest ecosystems in the center of European Russia. *Lesotekhnichesky zhurnal*. 2015. Vol. 5. No 3 (19). P. 65–76. (In Russ.).
13. Vegetation and soils of Smolensk Lakeland National Park. (G. N. Koptzik, N. A. Berezina, Eds.). Moscow, 2003. 307 p. (In Russ.).
14. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg, 2010. 194 p. (In Russ.).
15. Stepanchikova I. S., Gagarina L. V. Collection, identification and storage of lichen collections. *Lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods for studying lichens*. (M. P. Andreev, D. E. Gimel'brant, Eds.). Moscow, St. Petersburg, 2014. P. 228–229. (In Russ.).
16. Trass H. H. Family *Cladoniaceae*. Handbook of the lichens of the USSR. *Cladoniaceae – Acarosporaceae*. Leningrad, 1978. Issue 5. P. 7–79. (In Russ.).
17. Lendemer J. C. A monograph of the crustose members of the genus *Lepraria* Ach. s. str. (Stereocaulaceae, Lichenized Ascomycetes) in North America north of Mexico. *Opuscula Philolichenum*. 2013. Vol. 11. P. 27–141.
18. Nordic Lichen Flora. Vol. 5. *Cladoniaceae*. (T. Ahti, S. Stenroos, R. Moberg, Eds.). Uppsala, Uppsala University, 2013. 117 p.
19. Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Version 29. April 2011. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 20.02.2018).

Поступила в редакцию 13.03.2018

ЕЛЕНА ВАЛЕНТИНОВНА НОВИЧОНОК

кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
enovichonok@inbox.ru

ВЛАДИСЛАВА БОРИСОВНА ПРИДАЧА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
pridacha@krc.karelia.ru

НАДЕЖДА НИКОЛАЕВНА НИКОЛАЕВА

кандидат биологических наук, ученый секретарь, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
nnikol@krc.karelia.ru

ДИАНА СЕРГЕЕВНА ИВАНОВА

старший биолог лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
dszapevalova@mail.ru

ТАТЬЯНА АРКАДЬЕВНА САЗОНОВА

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Петрозаводск, Российская Федерация)
alt@rambler.ru

РЕАКЦИЯ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ НА ВНЕСЕНИЕ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ*

Гипотеза о том, что формирование узорчатой древесины карельской березы связано с появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне ствола, подчеркивает значение плодородия почвы в этом процессе. Исследования структурно-функциональных показателей карельской березы проводили при воздействии азотнокислого аммония на растениях карельской березы контрольной (без внесения азота) и опытной (40 г азота на дерево) групп. Показано, что в ответ на внесение азотных удобрений увеличиваются площадь листа и отношение надземной биомассы к подземной, вследствие чего возрастают транспирационные расходы растения. Для предотвращения развития водного стресса, обусловленного, вероятно, комплексным воздействием азотного удобрения и атмосферной засухи, происходит снижение устьичной проводимости и интенсивности транспирации. Одновременно с этим отмечается уменьшение интенсивности фотосинтеза, что, возможно, приведет к снижению количества поступающих сахаров и уменьшению их пула во флоэме и паренхиме и будет отрицательно сказываться на формировании узорчатой древесины карельской березы.

Ключевые слова: карельская береза, влияние азота, атмосферная засуха, показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа, анатомическая структура листа, морфология листа

ВВЕДЕНИЕ

Карельскую березу (*Betula pendula* var. *carelica* [Merckl.] Hämet Ahti) считают экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) [3]. Она широко известна благодаря высокодекоративной узорчатой текстуре ее древесины. Для древесины карельской березы характерно изменение в ориентации расположения всех прозенхимных структурных элементов. Формирование узорчатой древесины связано с интенсивным развитием паренхимы, уменьшением размеров трахеальных элементов и сокращением количества сосудов [3], [15].

В связи с высокой декоративной ценностью древесины карельской березы все большую значимость приобретает ее искусственное выращивание в коммерческих целях. Для успешного решения этой задачи важно понять степень и направление влияния факторов среды на формирование узорчатой древесины карельской березы.

Одна из наиболее актуальных и широко разрабатываемых сейчас гипотез формирования аномальной по строению древесины карельской березы связывает этот процесс с появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне ствола [1], [2], [3], [15], [18]. Поступление

сахаров напрямую зависит от скорости фотосинтеза, которая кроме всего прочего определяется уровнем освещения [6].

Хорошо известна положительная связь между скоростью фотосинтеза и содержанием азота в листе [7]. В то же время есть данные, показывающие, что повышение содержания азота в почве и/или листе растений не приводит к изменению скорости фотосинтеза или же при определенных условиях, в частности водном стрессе, она может даже снижаться [13], [20].

Невозможность использовать весь пул притающейся сахарозы в рамках нормального камбимального роста у карельской берескы связана с относительным дефицитом азота: имеет место значительное превышение количества поступающих в ствол сахаров над уровнем азотного питания [3]. Это предположение подтверждается тем, что ареал карельской берескы приурочен к зонам с относительно невысоким уровнем плодородия почвы. В зонах с высокоплодородными почвами она не встречается [3].

Таким образом, наблюдения за ареалом карельской берескы и положения представленной выше гипотезы указывают на важную роль эдификаических условий (в частности азотсодержащие соединения) в формировании аномального строения древесины карельской берескы.

Целью нашей работы было оценить влияние внесения азотных удобрений на физиологические, морфологические и анатомические признаки листа карельской берескы. Полученные результаты помогут лучше понять закономерности формирования аномальной древесины, могут иметь практическую ценность для подбора и корректировки почвенных условий при искусственном выращивании карельской берескы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в условиях лесного питомника «Вилга» (южная Карелия, $61^{\circ}83'N$, $34^{\circ}15'E$). Объектом исследования служили 8-летние деревья карельской берескы (*B. pendula* Roth var. *carelica*), произрастающие на двух участках: 1) контроль – без внесения удобрений, 2) опыт – с внесением азотокислого аммония (NH_4NO_3). Внесение NH_4NO_3 в количестве 40 г (N) на дерево проводили однократно в последнюю декаду июня 2013 и 2014 годов. Удобрения вносили в приствольный круг радиусом 50 см в виде 8 л раствора. Под контрольные растения вносили такое же количество воды. Супесчаные почвы экспериментальных участков характеризовались оптимальной для роста древесных растений кислотностью (рНводн. 5,3) и невысоким содержанием питательных элементов [4].

В начале эксперимента (май 2013 года) все растения имели сходные биометрические показатели. Средняя высота деревьев составила

$354,9 \pm 77,9$ см, диаметр ствола у основания – $38,6 \pm 10,4$ мм.

Измерение биометрических показателей деревьев

В начале (май) и конце (сентябрь) вегетационного периода у деревьев измеряли высоту ствола. Прирост лидирующего побега за сезон определяли как разницу между высотой ствола, измеренной в начале и конце вегетационного периода. Для определения распределения биомассы по фракциям (корни, ветви, ствол и почки) деревья выкапывали в конце вегетационного сезона 2014 года. После высушивания при $80^{\circ}C$ до абсолютно сухой массы проводили взвешивание каждой фракции.

Измерение показателей CO_2/H_2O -обмена листа

Измерения проводили в июле 2014 года в окончание вегетации (с 11 до 14 часов) на неотделенных листьях в средней части кроны дерева. Устьичную проводимость (g_s , моль $m^{-2} s^{-1}$), интенсивность фотосинтеза (A , мкмоль $m^{-2} s^{-1}$) и транспирации (E , мкмоль $m^{-2} s^{-1}$), внутриклеточную концентрацию CO_2 (C_i , мкмоль CO_2 моль воздуха $^{-1}$) измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США). Измерения проводили по единой методике в стандартной листовой камере с источником света Li-Cor 6400-02B LED (Li-Cor Inc.) при освещенности 1600 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$, концентрации CO_2 400 мкмоль моль $^{-1}$, температуре воздуха $23^{\circ}C$ и интенсивности потока воздуха 400 мкмоль s^{-1} .

Метеорологические параметры внешней среды регистрировали с помощью системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc.) и регистратора температуры и относительной влажности воздуха ТРВ-2 (ООО НПО «Спектр», Россия). В период проведения измерений окончание вегетации значения интенсивности ФАР, температуры и дефицита давления водяного пара в воздухе в среднем составили 1600 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$, $27^{\circ}C$ и 1,93 кПа соответственно (рис. 1). Полевая влажность почвы корнеобитаемого слоя (0–20 см), вычисленная по отношению массы воды к массе сухой почвы, составила 16–20 %.

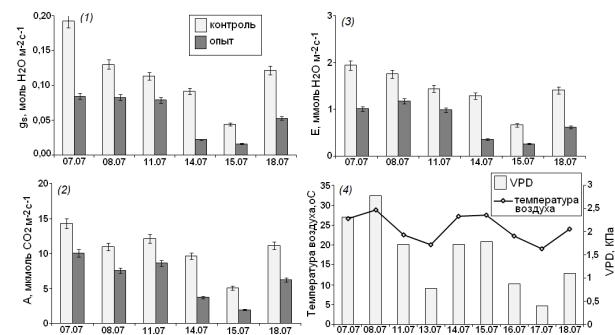


Рис. 1. Динамика устьичной проводимости (1), интенсивности фотосинтеза (2) и транспирации (3) листьев контрольных и опытных растений карельской берескы, полуденных значений температуры воздуха и дефицита давления водяных паров (4) в отдельные дни наблюдений

Фотосинтетическую эффективность использования воды (WUE) вычисляли по отношению интенсивности фотосинтеза к транспирации [19]. Водный потенциал (Ψ , МПа) облиственных побегов определяли с использованием камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Для определения содержания воды в листе (CB) и водного дефицита листа ($BД$, %) отрезанные листья взвешивали для измерения их свежей массы (W_f), затем ставили на насыщение и определяли массу при насыщении (W_s). Далее листья высушивали до постоянной массы и вычисляли сухую массу листьев (W_d). $BД$ и CB определяли по формулам:

$$BД = (W_s - W_f) / (W_s - W_d) * 100;$$

$$CB = (W_f - W_d) / (W_s - W_d) * 100.$$

Измерение содержания азота, морфологических и анатомических показателей листа

Листья были отобраны с трех деревьев в каждой группе в последней декаде июля 2014 года. Концентрацию азота в листе определяли с помощью метода Кельдаля. Измерения были проведены в 3-кратной аналитической повторности.

Для определения площади листа и удельной листовой поверхности (SLA) с каждого растения было взято по 20 листьев. Площадь листа определяли на отсканированных изображениях с помощью программы ImageJ. SLA рассчитывали по отношению площади листа к его сухой массе.

Девять листьев с трех деревьев каждой группы были отобраны для изучения анатомической структуры. Отбирали завершившие рост первый, третий и пятый листья от основания удлиненного побега в 3-кратной повторности. Материал заливали эпоксидной смолой. Поперечные срезы получали на ультратоме (LKB-Ultrotome IV, Швеция). Изображения структуры листьев были получены с помощью светового микроскопа AxioImager A1 (Carl Zeiss, Германия) с камерой ProgRes C10plus (Jenoptic, Германия) и обработаны с помощью программного обеспечения ImageJ в 10 повторностях. Определяли толщину листа, толщину верхнего и нижнего эпидермиса, толщину палисадного и губчатого мезофилла, площадь ксилемы и флоэмы центральной жилки листа.

Статистическая обработка данных

Однофакторный дисперсионный анализ был проведен для определения влияния внесения NH_4NO_3 на структурно-функциональные показатели листа карельской бересклеты. Для определения взаимосвязи параметров CO_2/H_2O -обмена листа был проведен корреляционный анализ. Множественный регрессионный анализ был проведен для исследования влияния физиологических показателей листа на скорость фотосинтеза. Достоверность различий средних арифметических оценивали с помощью критерия t Стьюдента. Анализ данных проводился с использованием программы STATISTICA (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прирост лидирующего побега за вегетационный сезон в среднем составил $33,5 \pm 2,0$ см у контрольных деревьев и $28,7 \pm 3,1$ см у опытных деревьев. Внесение азотных удобрений привело:

- к увеличению содержания азота в листе у опытных растений по сравнению с контрольными на 36 %. Содержание азота в листе у контрольных растений в среднем составило $1,82$ г m^{-2} , у опытных – $2,48$ г m^{-2} ;
- к изменению соотношения биомассы различных органов деревьев карельской бересклеты. У опытных деревьев увеличилась доля надземной фракции. У контрольных деревьев отношение надземной биомассы к подземной составило 2,3, у опытных – 3,2. При этом наблюдалось увеличение массы ветвей в основном за счет снижения массы корней (рис. 2).

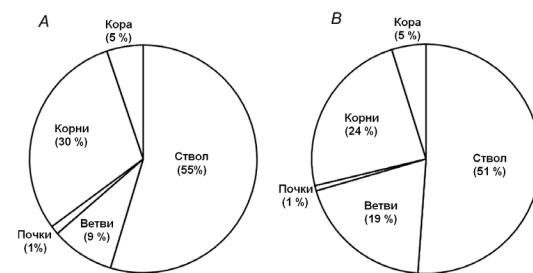


Рис. 2. Распределение биомассы по фракциям у деревьев карельской бересклеты в контроле (A) и опыте (внесение NH_4NO_3) (B)

Внесение азотсодержащих удобрений оказало влияние на A , E , gs и Ψ (см. рис. 1, табл. 1). В среднем у опытных деревьев по сравнению с контрольными значения A снизились на 38 %, E – на 44 %, gs – на 47 %. Значения Ψ при экспериментальном воздействии, напротив, увеличились на 8 %. Значения показателей оводненности листа (CB , $BД$) и Ci не изменились при внесении азотных удобрений (см. табл. 1).

Таблица 1

Результаты однофакторного дисперсионного анализа: влияние удобрения азотом (NH_4NO_3) на показатели CO_2/H_2O -обмена листа карельской бересклеты и средние значения (± стандартная ошибка) этих показателей у контрольных и опытных растений

Параметры	F	p	η^2	Контроль	Опыт
gs [моль $H_2O m^{-2} s^{-1}$]	11,0	***	47,8	$0,12 \pm 0,004$	$0,06 \pm 0,002$
E [ммоль $H_2O m^{-2} s^{-1}$]	13,2	***	52,3	$1,4 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,03$
A [мкмоль $CO_2 m^{-2} s^{-1}$]	10,0	***	45,4	$10,7 \pm 0,2$	$6,7 \pm 0,2$
Ci [мкмоль CO_2 моль $^{-1}$]	2,2	ns	15,6	$218,8 \pm 2,01$	$194,1 \pm 3,08$
Ψ [МПа]	14,2	***	54,1	$-1,33 \pm 0,2$	$-1,22 \pm 0,2$
$BД$ [%]	0,4	ns	3,5	$18,5 \pm 0,8$	$19,3 \pm 0,7$
CB	0,3	ns	2,6	$1,86 \pm 0,04$	$1,89 \pm 0,05$
WUE [мкмоль CO_2 ммоль $^{-1} H_2O$]	2,6	ns	17,9	$7,5 \pm 0,07$	$8,6 \pm 0,14$

Примечание. Здесь и далее в табл. 2, 3, 4 приведены:
* ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), *** ($p < 0,001$), ns – не значимо ($p > 0,05$).

Анализ зависимости показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа между собой у контрольных растений показал наличие достоверной связи между следующими показателями: $A - g_s$, $A - Ci$, $A - E$, $E - g_s$, $E - Ci$ и $g_s - Ci$. Однако у опытных растений отсутствует достоверная зависимость A , E и g_s от Ci (табл. 2). Результаты множественного регрессионного анализа показали зависимость A от g_s в контроле и от g_s и WCD в опыте (табл. 3).

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между показателями $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа контрольных и опытных (внесение NH_4NO_3) растений карельской берескы

Параметры	Коэффициент корреляции	
	Контроль	Опыт
$A - g_s$	0,96*	0,94*
$A - Ci$	0,74*	-0,02 ^{ns}
$A - E$	0,94*	0,87*
$A - \Psi$	0,06 ^{ns}	-0,15 ^{ns}
$A - ВД$	0,09 ^{ns}	0,77*
$A - CB$	-0,13 ^{ns}	-0,57 ^{ns}
$E - g_s$	0,93*	0,97*
$E - Ci$	0,76*	0,28 ^{ns}
$E - \Psi$	0,19 ^{ns}	-0,11 ^{ns}
$E - ВД$	-0,0 ^{ns}	0,46 ^{ns}
$E - CB$	-0,34 ^{ns}	-0,66 ^{ns}
$g_s - \Psi$	0,24 ^{ns}	-0,13 ^{ns}
$g_s - ВД$	0,07 ^{ns}	0,56 ^{ns}
$g_s - CB$	-0,30 ^{ns}	-0,64 ^{ns}
$g_s - Ci$	0,87*	0,26 ^{ns}
$Ci - \Psi$	0,29 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
$Ci - ВД$	-0,03 ^{ns}	-0,55 ^{ns}
$Ci - CB$	-0,33 ^{ns}	-0,18 ^{ns}

Таблица 3

Результаты множественного регрессионного анализа взаимосвязи A с g_s , Ci , Ψ , $ВД$ и CB

		g_s	Ci	Ψ	$ВД$	CB
Контроль						
R	0,99					
В-коэффициент	115,428	-0,133	4,077	-0,935	11,257	
β -коэффициент	1,841	-0,845	0,681	-0,887	0,851	
p -уровень	*	ns	ns	ns	ns	
Опыт						
R	0,98					
В-коэффициент	77,069	-0,004	0,351	0,411	0,975	
β -коэффициент	0,744	-0,058	0,060	0,357	0,082	
p -уровень	*	ns	ns	*	ns	

Примечание. R – множественный коэффициент корреляции, В – стандартизованный, β – нестандартный регрессионные коэффициенты.

У опытных деревьев по сравнению с контрольными отмечалось увеличение площади и толщины листа (табл. 4). Параллельно с последним увеличилась толщина нижнего эпидермиса, палисадной и губчатой паренхимы. Но при этом у опытных деревьев уменьшилась толщина верхнего эпидермиса. Также у опытных деревьев увеличилось отношение палисадной к губчатой паренхиме. Значения SLA и площади ксилемы и флоэмы центрального проводящего пучка листа не изменились при внесении азотных удобрений (см. табл. 4).

Таблица 4

Средние значения (\pm стандартная ошибка) морфологических и анатомических показателей листа карельской берескы у контрольных и опытных (внесение NH_4NO_3) растений

Показатель	Контроль	Опыт
$SLA [\text{см}^2 \text{г}^{-1}]$	$198,4 \pm 10,3$	$199,4 \pm 7,3^{ns}$
Площадь листа [см^2]	$10,9 \pm 0,4$	$15,4 \pm 0,5^*$
Толщина листа [мм]	$138,9 \pm 0,8$	$159,4 \pm 1,0^*$
Толщина верхнего эпидермиса [мкм]	$13,5 \pm 0,2$	$12,3 \pm 0,2^*$
Толщина нижнего эпидермиса [мкм]	$8,6 \pm 0,1$	$9,6 \pm 0,1^*$
Толщина палисадной паренхимы [мкм]	$46,7 \pm 0,5$	$57,6 \pm 0,6^*$
Толщина губчатой паренхимы [мкм]	$60,2 \pm 0,7$	$70,8 \pm 0,8^*$
Отношение палисадной паренхимы к губчатой	$0,80 \pm 0,01$	$0,84 \pm 0,01^*$
Площадь ксилемы [$\text{мкм} \times 10^3$]	$21,8 \pm 1,2$	$23,4 \pm 1,2^{ns}$
Площадь флоэмы [$\text{мкм} \times 10^3$]	$21,4 \pm 1,1$	$25,3 \pm 1,7^{ns}$

ОБСУЖДЕНИЕ

Внесение азотных удобрений привело к увеличению площади листа и отношения надземной биомассы к подземной. Эти изменения способствовали увеличению транспирационных расходов и, на фоне атмосферной засухи, отмеченной в период проведения измерений, усилинию напряжения водного статуса дерева. При этом напряжение водного статуса, вероятно, усугубляется вследствие характерного для карельской берескы аномального строения проводящих тканей осевых органов, которое проявляется в свилеватости структурных элементов древесины, значительном уменьшении количества сосудов и волокнистых трахеид [3]. Эти особенности строения проводящих тканей затрудняют транспорт воды по растению. Для предотвращения развития водного стресса, обусловленного воздействием азотного удобрения на фоне атмосферной засухи, происходит снижение устьичной проводимости. Регуляция потерь воды через изменение gs является одним из основных механизмов поддержания водного баланса растений [17], [20]. На увеличение напряжения водного статуса у деревьев при внесении удобрений также указывает тенденция к увеличению WUE . Хорошо известно, что повышение WUE является

адаптацией к ограничению доступности воды в почве [8]. Ранее было показано увеличение *WUE* у растений *Betula papyrifera* как при водном стрессе, так и при увеличении содержания азота в почве [19]. Параллельно со снижением *gs* у опытных деревьев было отмечено снижение транспирации.

На предотвращение развития водного стресса направлены изменения анатомической структуры листа, которые отмечались у опытных растений: увеличение толщины листа и толщины нижнего эпидермиса, увеличение отношения палисадной к губчатой паренхиме. В литературе отмечается, что увеличение толщины нижнего эпидермиса направлено на защиту тканей листа от водного стресса [5]. Увеличение отношения палисадной к губчатой паренхиме было связано в основном с большей степенью увеличения толщины палисадного мезофилла. Эти изменения в анатомической структуре листа также связаны с повышением устойчивости к водному стрессу [5]. Компактное расположение слоев палисадного мезофилла приводит к усиленной механической прочности паренхимы и защищает листья от лишней потери воды [5], [12], [16].

Таким образом, ответная реакция карельской берескы (снижение *gs*, *E* и изменения анатомии листа) направлена на сохранение водного статуса дерева. Сходный ответ на внесение азотсодержащих удобрений в почву на фоне низкой почвенной влажности был показан для *Betula pendula* с нормальным строением древесины ствола [20].

Усиление устьичного контроля и снижение транспирационных расходов привело к сохранению оводненности тканей: у опытных деревьев значения показателей *ВД* и *СВ* в листе были сходными с таковыми у контрольных деревьев. Поддержанием оводненности листьев на постоянном уровне у опытных и контрольных растений может быть объяснено отсутствие зависимости между *A*, *E*, *gs*, *Ci* и показателями оводненности листьев (*Ψ*, *СВ*, *ВД*) (исключение составляет зависимость между *A* и *СВ*, отмеченная для опытных растений). Поддержанию оводненности тканей листа карельской берескы может способствовать дополнительный пул воды, который накапливается в массивной паренхиме коры [15].

Увеличение содержания азота в листе и/или почве потенциально должно увеличивать интенсивность фотосинтеза за счет увеличения количества фотосинтетических белков (в том числе RuBisCO и фотосинтетических пигментов), поскольку большая часть азота листа инвестируется в фотосинтетический аппарат [9]. Кроме этого, отмеченные нами изменения анатомической структуры листа, вызванные внесением удобрения, свидетельствуют о более высоком фото-

синтетическом потенциале опытных растений по сравнению с контрольными. Более толстые листья у опытных деревьев обладают большим фотосинтетическим потенциалом и потенциально способны иметь более высокую интенсивность фотосинтеза на единицу площади листа [10], [14]. Увеличение доли палисадной паренхимы в структуре листа и соответственно отношения толщины палисадной к губчатой паренхиме у опытных деревьев также свидетельствует о более высоком фотосинтетическом потенциале листа, так как при таких изменениях увеличивается плотность хлоропластов на единицу листового объема [11]. Однако этот потенциал у опытных деревьев не реализуется вследствие снижения устьичной проводимости в условиях экспериментального воздействия на фоне атмосферной засухи, что, в свою очередь, вызывает уменьшение интенсивности фотосинтеза. Множественный регрессионный анализ показал, что основным фактором, оказывающим влияние на *A* как у контрольных, так и опытных деревьев, является *gs*. При этом у опытных деревьев *A* зависит также от *СВ*. Это связано с усилением водного напряжения деревьев, получающих азотное питание.

Ранее было высказано предположение, что формирование узорчатой древесины карельской берескы происходит только при определенном соотношении поступающих сахарозы (образуется в процессе фотосинтеза) и азотистых соединений (поступают из почвы) [3]. Формирование аномальной древесины связано с появлением избытка сахарозы в проводящей флюэме на фоне недостаточного поступления элементов азотного питания. Высокие концентрации сахарозы приводят к изменениям в развитии клеток камбимальной зоны, вызывая образование клеток запасающей паренхимы. Избыточное накопление ассимилятов в тканях ствола способствует образованию аномальной древесины [3]. В соответствии с вышеизложенным и на основе полученных нами данных можно предположить, что внесение азотных удобрений в почву будет отрицательно сказываться на формировании рисунка древесины карельской берескы. Отмеченное нами снижение интенсивности фотосинтеза при внесении азота на фоне атмосферной засухи приведет к уменьшению синтеза сахаров и, возможно, снижению избытка сахарозы во флюэме и камбимальной зоне. Однако для получения более точных выводов необходимы длительные полевые эксперименты по внесению азотных удобрений в почву с последующим анализом изменения структуры древесины. Полученные результаты могут иметь практическую значимость для корректировки условий произрастания карельской берескы при ее искусственном выращивании.

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (проект № 0220-2017-0002) и частично при финансовой поддержке РФФИ (проект 17-04-01087-а). Исследования проведены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской берескы в период камбияльного роста // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 3. С. 410–419.
2. Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. В., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской берескы // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 4. С. 301–310.
3. Новицкая Л. Л. Карельская береска: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
4. Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Николаева Н. Н. Влияние обеспеченности бором на рост *Betula pendula* var. *carelica*, *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pubescens* // Известия вузов. Лесной журнал. 2011. № 6. С. 7–16.
5. Bacelar E., Correia C., Moutinho-Pereira J., Gonçalves B. C., Lopes J. I., Torres-Pereira J. M. Sclerophyll and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 233–239.
6. Boardman N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol.* 1977. Vol. 28. P. 355–77.
7. Evan J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 1989. Vol. 78. P. 9–19.
8. Field C., Merino J., Mooney H. A. Compromises between water use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*. 1983. Vol. 60. P. 384–389.
9. Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.* 2004. Vol. 117. P. 481–494.
10. Jinwen L., Jingping Y., Pinpin F., Junlan S., Dongsheng L., Changshui G., Wenyue C. Responses of rice leaf thickness, SPAD readings and chlorophyll a/b ratios to different nitrogen supply rates in paddy field. *Field Crop Res.* 2009. Vol. 114. P. 426–432.
11. Kröber W., Heklau H., Bruehlheide H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biol.* 2015. Vol. 17. P. 373–383.
12. Marchi S., Tognetti R., Minnoccia A., Borgatti M., Sebastiani L. Variation in mesophyll anatomy and photosynthetic capacity during leaf development in a deciduous mesophyte fruit tree (*Prunus persica*) and an evergreen sclerophyllous Mediterranean shrub (*Olea europaea*). *Trees*. 2008. Vol. 22. P. 559–571.
13. Munger G. T., Rodney E. W., Borders B. E. Effects of competition control and annual nitrogen fertilization on gas exchange of different-aged *Pinus taeda*. *Can. J. Forest Res.* 2003. Vol. 33. P. 1076–1083.
14. Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*. 2001. Vol. 82. P. 453–469.
15. Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The Role of Sucrose in Regulation of Trunk Tissue Development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29.
16. Oliveira I., Meyer A., Afonso S., Gonçalves B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 229. P. 226–232.
17. Pereira J. S., Chaves M. M., Fonseca F., Araújo M. C., Torres F. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiol.* 1992. Vol. 11. P. 381–389.
18. Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IWA J.* 2018. P. 1–21.
19. Wang J. R., Hawkins C. D. B., Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecol. Manag.* 1998. Vol. 112. P. 233–244.
20. Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiol.* 1995. Vol. 16. P. 153–159.

Novichonok E. V., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Pridacha V. B., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nikolaeva N. N., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Ivanova D. S., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sazonova T. A., Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

KARELIAN BIRCH RESPONSIVENESS TO NITROGEN TREATMENT*

The hypothesis that the formation of the figured pattern in Karelian birch wood is related to excess sucrose in the conducting phloem and cambial zone of the trunk highlights the significance of soil fertility in this process. The present studies were conducted on Karelian birch plants grown under two different regimes of nitrogen treatment (0 and 40 g N tree⁻¹). The fertilization resulted in an increase in leaf area and the above ground to below ground biomass ratio. The development of water stress, probably due to the combined effect of nitrogen treatment and atmospheric drought, is prevented through a decrease in stomatal conductance and transpiration rate. At the same time, there is a decrease in the rate of photosynthesis, which leads to a decrease in the amount of produced sucrose. In this regard, we assume that the nitrogen treatment of the soil will have a negative impact on figured wood formation in Karelian birch.

Key words: Karelian birch, nitrogen treatment, atmospheric drought, leaf CO₂/H₂O-exchange parameters, leaf anatomical structure, leaf morphology

* The study was carried out under state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (project No 0220-2017-0002). This study was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No 17-04-01087-a). The research was carried out using the equipment of the Core Facility of the RAS Karelian Research Centre.

REFERENCES

1. Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62. P. 381–389. (In Russ.)
2. Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 64. P. 616–624. (In Russ.)
3. Novitskaya L. L. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk, Verso Publ., 2008. 144 p. (In Russ.)
4. Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Nikolaeva N. N. Effect of boron on the growth of *Betula pendula* var. *carelica*, *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pubescens*. *Lesnoy zhurnal*. 2011. Vol. 6. P. 7–16. (In Russ.)
5. Bacelar E., Correia C., Moutinho-Pereira J., Gonçalves B. C., Lopes J. I., Torres-Pereira J. M. Sclerophyll and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 233–239.
6. Boardman N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol*. 1977. Vol. 28. P. 355–77.
7. Evan J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*. 1989. Vol. 78. P. 9–19.
8. Field C., Merino J., Mooney H. A. Compromises between water use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*. 1983. Vol. 60. P. 384–389.
9. Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.* 2004. Vol. 117. P. 481–494.
10. Jinwen L., Jingping Y., Pinpin F., Junlan S., Dongsheng L., Changshui G., Wenyue C. Responses of rice leaf thickness, SPAD readings and chlorophyll a/b ratios to different nitrogen supply rates in paddy field. *Field Crop Res.* 2009. Vol. 114. P. 426–432.
11. Kröber W., Heklau H., Brügelheide H. Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biol.* 2015. Vol. 17. P. 373–383.
12. Marchi S., Tognetti R., Minnoccia A., Borghi M., Sebastiani L. Variation in mesophyll anatomy and photosynthetic capacity during leaf development in a deciduous mesophyte fruit tree (*Prunus persica*) and an evergreen sclerophyllous Mediterranean shrub (*Olea europaea*). *Trees*. 2008. Vol. 22. P. 559–571.
13. Munger G. T., Rodney E. W., Borders B. E. Effects of competition control and annual nitrogen fertilization on gas exchange of different-aged *Pinus taeda*. *Can. J. Forest Res.* 2003. Vol. 33. P. 1076–1083.
14. Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*. 2001. Vol. 82. P. 453–469.
15. Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The Role of Sucrose in Regulation of Trunk Tissue Development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29.
16. Oliveira I., Meyer A., Afonso S., Gonçalves B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 229. P. 226–232.
17. Pereira J. S., Chaves M. M., Fonseca F., Araújo M. C., Torres F. Photosynthetic capacity of leaves of *Eucalyptus globulus* (Labill.) growing in the field with different nutrient and water supplies. *Tree Physiol.* 1992. Vol. 11. P. 381–389.
18. Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IWAJ*. 2018. P. 1–21.
19. Wang J. R., Hawkins C. D. B., Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes. *Forest Ecol. Manag.* 1998. Vol. 112. P. 233–244.
20. Wendler R., Millard P. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiol.* 1995. Vol. 16. P. 153–159.

Поступила в редакцию 24.09.2018

ЕКАТЕРИНА АЛЕКСАНДРОВНА ПИНАЕВСКАЯ
младший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова РАН (Архангельск, Российская Федерация)
aviatorov8@mail.ru

СЕРГЕЙ НИКОЛАЕВИЧ ТАРХАНОВ
доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова РАН (Архангельск, Российская Федерация)
tarkse@yandex.ru

АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ ПАХОВ
младший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лавёрова РАН (Архангельск, Российская Федерация)
aleksander.pakhoff@yandex.ru

ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РОСТА ФОРМ СОСНЫ НА ТЕРРИТОРИИ ОХРАННОЙ ЗОНЫ ЗАПОВЕДНИКА «ПИНЕЖСКИЙ»*

Традиционным методом оценки состояния лесов является дендрохронологический анализ. При проведении мониторинга лесных насаждений важными являются исследования на особо охраняемых природных территориях. Проведены исследования по изучению роста форм сосны с разным типом апофиза в кустарничково-сфагновых сосновках Пинежского района Архангельской области. Выделены формы сосны по типу апофиза семенных чешуй шишек: «выпуклый» и «плоский» тип. Проведен учет разных форм сосны в кустарничково-сфагновых сосновках. Установлено, что сосна с выпуклым типом имеет большие средние значения по высоте и диаметру ствола, высоте поднятия живой ветви, протяженности и диаметру кроны, чем форма с плоским. Индивидуальная изменчивость по морфоструктурным показателям разных форм сходна и соответствует низкому – очень высокому уровню. Установлены достоверные различия по морфоструктурным признакам шишек между сосной с выпуклым и плоским типом по длине и массе шишки, длине и высоте апофиза. Среднее значение радиального прироста сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй ниже, чем у формы с выпуклым. Сосна с выпуклым типом преобладает по величине радиального прироста на всем временном ряду по сравнению с плоским. У разных форм по типу апофиза установлены близкие значения по показателю чувствительности. Выявлены значительные и высокие корреляционные связи между приростом (в относительных индексах) и среднегодовой температурой, приростом и температурой начала вегетации. В динамике радиального прироста форм сосны с разным типом апофиза прослеживается цикличность, близкая к солнечному циклу.

Ключевые слова: сосна, морфоструктурные показатели, тип апофиза, дендрохронологический анализ, северная тайга, кустарничково-сфагновые сосновки

ВВЕДЕНИЕ

Традиционный метод оценки состояния лесов – дендрохронологический анализ. Прирост деревьев является универсальным и обобщающим признаком состояния древостоя [3].

Сосна (*Pinus sylvestris* L.) на Европейском Севере России произрастает повсеместно. В пределах своего ареала сосна произрастает в различных экологических условиях и различается по морфологическим, эколого-физиологическим признакам и лесоводственным свойствам. Высокая наследственная изменчивость сосны по характеру роста и развития – общебиологическая закономерность [5].

В связи с сокращением площади естественных лесных насаждений возникла необходимость комплексной оценки и сохранения природного генетического разнообразия, что в настоящее время повысило внимание к формовому разнообразию сосны обыкновенной [6]. Ценными являются исследования формовой структуры и роста разных жизненных форм основного лесообразующего вида на особо охраняемых природных территориях. Территория Пинежского заповедника основана для изучения таежных комплексов, но исследования камбимального роста разных форм не проводились.

Цель исследования – изучение роста форм сосны по типу апофиза в сосновках кустарничково-

сфагновых Пинежского района Архангельской области.

Задачи: выявить особенности по морфоструктурным показателям вегетативной и генеративной сфер у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек; изучить динамику радиального прироста у разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв; дать краткую характеристику влияния экологических факторов на рост форм сосны по типу апофиза.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований расположен на юго-востоке Беломорско-Кулойского плато. Исследования проведены в низкобонитетных (*V_a*), низкополнотных (0,5), разновозрастных (от 50 до 150 лет) и чистых по составу сосновых кустарничково-сфагновых на болотных верховых торфяных почвах охранной зоны заповедника «Пинежский» (северная тайга).

На двух пробных площадях у деревьев в возрасте 130–140 лет определены морфометрические показатели ствола и кроны: высота и диаметр ствола на высоте 1,3 м, высота прикрепления первой живой ветви, абсолютная протяженность и диаметр кроны. Для изучения временной динамики роста были отобраны керны древесины форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек: *f. gibba* – «выпуклый» (40 деревьев) и *f. plana* – «плоский» (40 деревьев) тип апофиза [9]. Форма апофиза является морфологическим маркером и определяется генотипом дерева. Отобраны образцы из 10 шишек урожая прошлого года с каждого дерева и определены длина и масса шишек (в сухом состоянии), длина, ширина, высота апофиза, рассчитан индекс формы апофиза шишек [1] у разных форм сосны. Обработка материала проведена при помощи дендрохронологического анализа с использованием пакета современных компьютерных программ на основе статистических методов [2], [3], [4], [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для определения общей структуры северо-таежной популяции сосны и оценки формового разнообразия на особо охраняемой природной территории проведен учет разных форм *Pinus sylvestris* L. в кустарничково-сфагновых сосновых. Установлено, что узокронная (65 %) форма доминирует по численности над ширококронной (35 %). По типу апофиза семенных чешуй шишек доминирует сосна с выпуклым (75 %) типом над сосной с плоским (25 %). По габитусу кроны обычная сосна (80 %) преобладает над болотной формой (20 %).

Установлено, что сосна с выпуклым типом имеет большие средние значения по высоте (6,0 м) и диаметру (9,2 см) ствола, высоте под-

нятия живой ветви (3,2 м), протяженности (2,8 м) и диаметру (2,8 м) кроны, чем форма с плоским (соответственно 5,7 м, 8,9 см, 3,0 м, 2,7 м, 2,7 м). Однако статистически достоверных различий средних значений при критических значениях *t*-критерия между выборками деревьев разных форм не установлено (*t* < *t_{0,05}*) (рис. 1). Индивидуальная изменчивость по морфоструктурным показателям разных форм сходна и соответствует низкому – очень высокому уровню (*C.V.* = 9–57 %). Ранее нами было установлено, что сосна с выпуклой формой апофиза семенных чешуй (*f. gibba* Christ) на 11 % превосходит по высоте ствола деревья с плоской (*f. plana* Christ) в притундровых лесах [8].

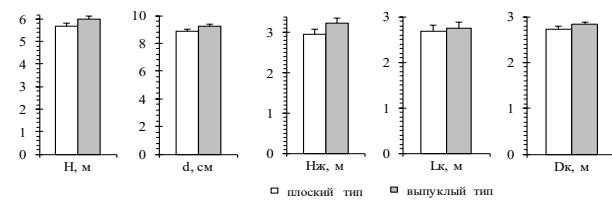


Рис. 1. Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) разных форм сосны.
H – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м,
Нж – высота до первой живой ветви,
Лк – протяженность кроны, Dк – диаметр кроны

Показателем продуктивности и роста является оценка состояния генеративной сферы сосны. Выявлены достоверные различия по морфоструктурным показателям шишек между сосновой с выпуклым и плоским типом по длине (выпуклый – 29 мм; плоский – 27 мм; *t* = 2,61; *t_{0,05}* = 1,99) и массе (выпуклый – 1,9 г; плоский – 1,7 г; *t* = 2,79; *t_{0,05}* = 1,99) шишек, длине (выпуклый – 7,0 мм; плоский – 6,6 мм; *t* = 2,04; *t_{0,05}* = 1,99) и высоте (выпуклый – 2,5 мм; плоский – 2,1 мм; *t* = 8,40; *t_{0,001}* = 3,42) апофиза (рис. 2). Отношение высоты апофиза к его ширине (ИФАШ) имеет большие значения у сосны с выпуклым типом по сравнению с плоским (*t* > *t_{0,05}*).

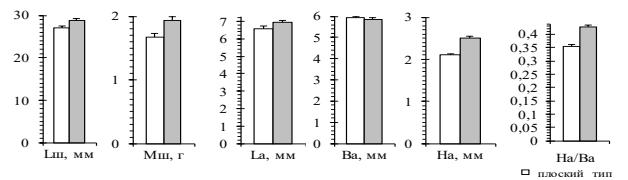


Рис. 2. Морфоструктурные показатели шишек (среднее арифметическое значение с ошибкой) разных форм сосны. Lш, Mш – длина и масса шишки соответственно; La, Ba, Ha – длина, ширина и высота апофиза соответственно; Ha/Ba – индекс формы апофиза шишки (ИФАШ)

Среднее значение радиального прироста сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй ниже, чем у формы с выпуклым типом (*t* > *t_{0,05}*) (таблица). Изменчивость радиального прироста

(в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) сосны характеризуется повышенным и высоким уровнем. В древесно-кольцевом анализе принято для устранения влияния возрастного фактора проводить расчет индекса прироста, который показывает реак-

цию деревьев на условия внешней среды. Установлены одинаковые значения относительных значений радиального прироста у выделенных форм, что указывает на их сходную отзывчивость на климатические и другие экологические факторы.

Изменчивость радиального прироста разных форм сосны

Тип апофиза	Абсолютная величина радиального прироста, мм			Индекс радиального прироста (I), %		
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	min–max	C.V., %	\bar{x}	min–max	C.V., %
Выпуклый	$0,43 \pm 0,02$	0,25–0,93	26	101	86–146	8
Плоский	$0,30 \pm 0,02$	0,14–0,56	33	101	71–167	10

Примечание. \bar{x} – среднее арифметическое значение; $s_{\bar{x}}$ – ошибка среднего арифметического; min–max – диапазон варьирования признака; C.V. – коэффициент вариации.

Для двух выделенных форм по типу апофиза характерна типичная кривая «большого роста», когда величина радиального прироста уменьшается с возрастом (рис. 3). Сосна с выпуклым типом преобладает над формой с плоским типом на всем временном ряду. Наблюдается синхронность в динамике радиального прироста у форм с раз-

ным типом апофиза. Максимальные значения прироста для обеих форм отмечаются в молодом возрасте (до 20–30 лет). В возрасте 30–40 лет фиксируется период с нерезкими колебаниями величины радиального прироста. В возрасте 60–80 лет у форм с выпуклым и плоским типом наблюдается снижение величины радиального прироста.

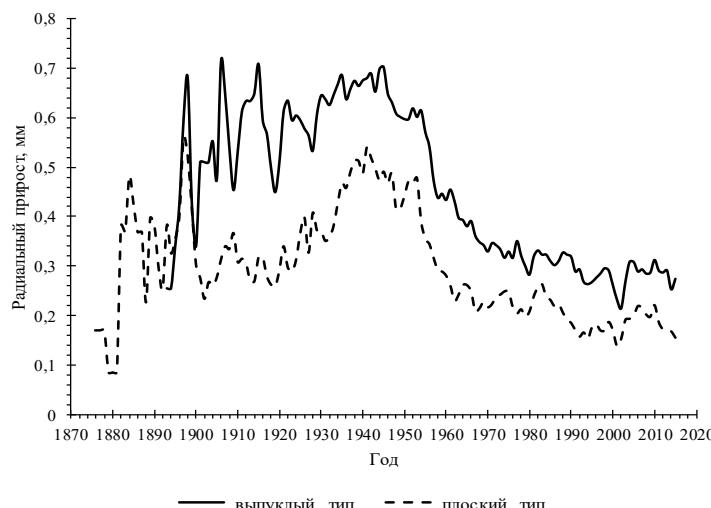


Рис. 3. Древесно-кольцевые кривые радиального прироста разных форм сосны

В последние десятилетия широко исследуется влияние экологических условий, антропогенных и других факторов на рост деревьев [11], [12], [13], [15]. Хотя изучению влияния климатических условий на радиальный прирост сосны в северной тайге был посвящен целый ряд работ, но исследования по влиянию экологических факторов на рост и выявлению связей между приростом и климатическими показателями разных форм не проводились. Ранее исследовались влияния климатических параметров на формирование радиального прироста сосновы крайне северотаежных лесов. Установлено положительное влияние летних температур на рост сосновы в условиях постоянного избыточного увлажнения почв [7].

У форм сосновы с разным типом апофиза в сняках кустарничково-сфагновых на территории охранной зоны заповедника «Пинежский» рассчитан показатель чувствительности (величина изменчивости прироста от климатических условий) и установлены близкие значения по этому показателю ($K_s = 19–22\%$). Это указывает на сходство в реакциях выделенных форм сосновы на условия внешней среды. Выявлены значительные и высокие корреляционные связи между приростом (в относительных индексах) и среднегодовой температурой, приростом и температурой начала вегетации у сосновы с выпуклым ($r = 0,56–0,64$) и плоским ($r = 0,80–0,86$, $t_r > t_{0,05}$) типом апофиза. У сосновы с выпуклым

типов апофиза по максимальным значениям кривых «нормы прироста» (5-летнее сглаживание) установлены циклы 6,3 лет, минимальным – 5,8 лет. У формы с плоским типом по максимальным значениям прироста цикл составил 13,6 года, а по минимальным – 12,6 года (рис. 4). Это указывает, что колебания радиального прироста форм

сосны с разным типом апофиза близки к солнечному циклу. При визуальном анализе графиков прироста (в относительных индексах) разных форм сосны и чисел Вольфа выявлены совпадения в колебаниях (последние 30 лет), что указывает на более четкую зависимость между приростом и фазами солнечной активности (рис. 4).

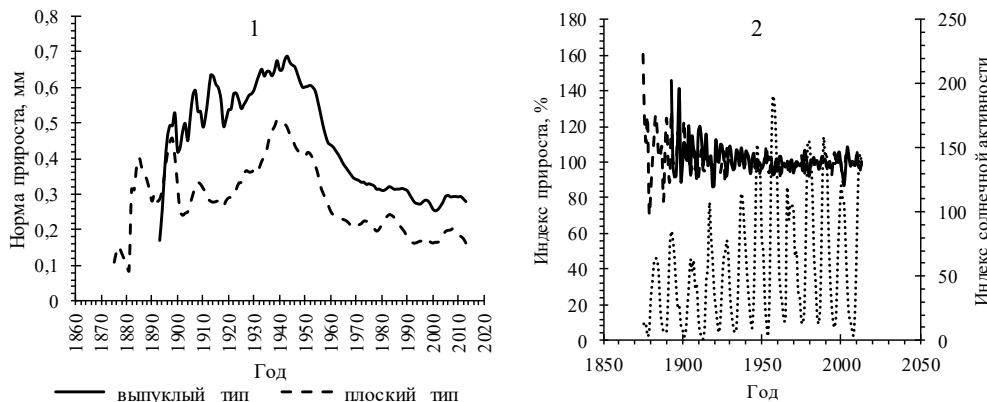


Рис. 4. Цикличность в динамике радиального роста (1) и связь относительных значений прироста с числами Вольфа (2) у разных форм сосны

Солнечная активность оказывает влияние на формирование прироста деревьев, но это воздействие нестабильно и может быть связано с действием комплекса астрофизических факторов [10].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Пинежского заповедника как уникального резервуара биологического разнообразия исследовано состояние сосновок в условиях длительного избыточного увлажнения почв. Определена частота встречаемости некоторых альтернативных форм, и установлено, что в северо-

западных сосновках кустарничково-сфагновых преобладает узкокронная форма, *f. gibba* и «обычная» сосна. Выявлено, что сосна с выпуклым типом превосходит в росте форму с плоским по морфометрическим показателям ствола, короны (на 3–6 %) и шишки (на 5–19 %). Сосна с выпуклым типом апофиза семенных чешуй превосходит форму с плоским по величине радиального прироста в 1,4 раза. Доминирование сосны с выпуклым типом наблюдается на всем временном ряду роста по диаметру ствола. Определено сходство в реакциях разных наследственных форм сосны на состояние окружающей среды.

* Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦКИА РАН (проект № 0409-2015-0141).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Видякин А. И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356–362.
- Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных явлений. Л.: Наука, 1979. 231 с.
- Матвеев С. М. Дендроиндикация динамики состояния сосновых насаждений Центральной лесостепи. Воронеж: ВГУ, 2003. 269 с.
- Матвеев С. М., Румянцев Д. Е. Дендрохронология. Воронеж: ВГЛТА, 2013. 139 с.
- Молотков П. И., Паттай И. Н., Давыдова Н. И., Щепотьев Ф. Л., Ирошиников А. И., Мосин В. И. и др. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.
- Пименов А. В. Биоразнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири: Автореф. д-ра биол. наук. Томск, 2016. 41 с.
- Пинаевская Е. А. Влияние климатических параметров на формирование радиального прироста сосны на северной границе ареала Европейского Севера России // Вестник КрасГАУ. 2018. № 2. С. 208–214.
- Пинаевская Е. А., Тарханов С. Н. Закономерности роста форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разной формой апофиза семенных чешуй на северной границе ареала Европейской части России // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2 (2). С. 483–487.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 172 с.
- Румянцев Д. Е., Черакшев А. В. Анализ динамики радиального прироста в 445-летней древесно-кольцевой хронологии сосны из Прибайкальского национального парка // Лесохозяйственная информация. 2018. № 1. С. 41–49.

11. Соломина О. Н., Бушуева И. С., Долгова Е. А., Золотокрылин А. Н., Кузнецова В. В., Кузнецова Т. О. и др. Засухи Восточно-Европейской равнины по гидрометеорологическим и дендрохронологическим данным. М.; СПб.: Нестор-История, 2017. 360 с.
12. Щекалев Р. В., Тарханов С. Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэroteхногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение. 2007. № 2. С. 45–50.
13. Briffa K. R. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees // Quaternary Science Reviews. 2000. Vol. 19. P. 87–105.
14. Cook E. R. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Tucson: University of Arizona, 1985. 171 p.
15. Schweingruber F. H. Tree Rings and environment. Dendrochronology. Berne; Stuttgart; Vienna: Paul Haupt: Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996. 609 p.

Pinaevskaya E. A., N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
(Arkhangelsk, Russian Federation)

Tarkhanov S. N., N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
(Arkhangelsk, Russian Federation)

Pakhov A. S., N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
(Arkhangelsk, Russian Federation)

DENDROCHRONOLOGICAL RESEARCH OF PINE GROWTH FORMS IN THE TERRITORY OF THE PINEZHSKIY RESERVE SECURITY ZONE*

Dendrochronological analysis is a traditional method of assessing the state of forests. When monitoring forest plantations, studies in specially protected natural areas are important. Studies have been carried out to examine the growth of pine forms with different types of apophysis in the shrub and sphagnum pine forests of the Pinezhskiy district of the Arkhangelsk Region. Pine forms with different types of cone seed scales apophysis were distinguished: a “convex” type and a “flat” type. Various forms of pine were recorded in the shrub and sphagnum pine forests. It was established that a convex type pine has larger average values for the height and diameter of the trunk, the height of the living branch rising, and the length and diameter of the crown than a flat form. Significant differences in the morphostructural features of cones – specifically, in the length and weight of the cone, as well as the length and height of apophysis – were found between convex and flat type pines. The average radial growth value of a pine with a flat type of seed scales apophysis is lower than that of a convex type. A convex type pine predominates in terms of radial growth over the entire time series as compared to a flat type. Significant and high correlation links between radial growth (in relative indices) and average annual temperature, growth and the temperature of the beginning of vegetation were revealed.

Key words: pine, morphostructural indices, apophysis type, dendrochronological analysis, northern taiga, shrub and sphagnum pine forests

* This work was carried out under state assignment to the Federal Center for Integrated Arctic Research (project No 0409-2015-0141).

REFERENCES

1. Vidyakin A. I. Variation in the cone apophysis form in the populations of Scots pine in the eastern European part of Russia. *Russian Journal of Ecology*. 1995. No 5. P. 356–362. (In Russ.)
2. Lovelius N. V. Variability of tree growth. Dendroindication of natural processes and anthropogenic phenomena. Leningrad, 1979. 231 p. (In Russ.)
3. Matveev S. M. Dendroindication of the pine forests dynamics in the central forest-steppe. Voronezh, 2003. 269 p. (In Russ.)
4. Matveev S. M., Rumyantsev D. E. Dendrochronology. Voronezh, 2013. 139 p. (In Russ.)
5. Molotkov P. I., Patlay I. N., Davydova N. I., Shchepot'ev F. L., Iroshnikov A. I., Mosin V. I. et al. Selection of forest species. Moscow, 1982. 224 p. (In Russ.)
6. Pimenov A. V. Biodiversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in contrasting ecotopes of southern Siberia: author's abstract of doctoral dissertation (Biology). Tomsk, 2016. 41 p. (In Russ.)
7. Pinaevskaya E. A. The influence of climatic parameters on the formation of radial growth of the pine on the northern border of the area of the European North of Russia. *Vestnik KrasGAU*. 2018. No 2. P. 208–214. (In Russ.)
8. Pinaevskaya E. A., Tarkhanov S. N. Growth regularities of *Pinus sylvestris* L. with different forms of seed scales apophysis on the areal northern border of European Russia. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2016. Vol. 18. No 2 (2). P. 483–487. (In Russ.)
9. Pravdin L. F. Scots pine. Variability, intraspecies taxonomy and selection. Moscow, 1964. 172 p. (In Russ.)
10. Rumyantsev D. E., Cherkashhev A. V. Tree-ring analysis of 445-year chronology of Scots pine from Baikal National Park. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya*. 2018. No 1. P. 41–49. (In Russ.)
11. Solomina O. N., Bushueva I. S., Dolgova E. A., Zolotokrylin A. N., Kuznetsova V. V., Kuznetsova T. O. et al. Droughts of the East European Plain according to hydrometeorological and tree-ring data. Moscow, St. Petersburg, 2017. 360 p. (In Russ.)
12. Shchekalev R. V., Tarkhanov S. N. Radial increment of *Pinus sylvestris* under aerotechnogenic pollution in the Northern Dvina River basin. *Lesovedenie*. 2007. No 2. P. 45–50. (In Russ.)
13. Briffa K. R. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*. 2000. Vol. 19. P. 87–105.
14. Cook E. R. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Tucson, University of Arizona, 1985. 171 p.
15. Schweingruber F. H. Tree Rings and environment. Dendrochronology. Berne, Stuttgart, Vienna, Paul Haupt, Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996. 609 p.

ВЕРА ИВАНОВНА АНДРОСОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

vera.androsova28@gmail.com

АРИНА ВЯЧЕСЛАВОВНА ЕГЛАЧЕВА

кандидат биологических наук, ведущий специалист управления благоустройства и экологии, Администрация Петрозаводского городского округа (Петрозаводск, Российской Федерации)

arinev@mail.ru

ТАТЬЯНА НИКОЛАЕВНА ЧЕРНЫШЕВА

магистр по направлению подготовки «Биология» Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российской Федерация)

tatyanka.chernysheva.94@mail.ru

ИРИНА ЮРЬЕВНА БАККАЛ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Российская Федерация)

bakkal@binran.ru

ЛИШАЙНИКИ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

АРБОРЕТУМА БОТАНИЧЕСКОГО САДА

ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА*

В результате обследования 37 видов и внутривидовых таксонов лиственных древесных растений арборетума Ботанического сада ПетрГУ было выявлено 83 вида лишайников. Исследованные лиственные древесные растения представлены как адвентивными интродуцированными видами и внутривидовыми таксонами (32), так и аборигенными (5 видов), находящимися на краю своего ареала в Карелии, но введенными в культуру (интродуцированными) на территории арборетума. Наибольшее число видов лишайников обнаружено на стволах и ветвях *Quercus rubra* (31) и *Acer platanoides* (25). Среди выявленных видов 2 вида занесены в Красную книгу Республики Карелия, 4 впервые указываются для территории Ботанического сада и 2 – для территории Петрозаводского городского округа. В настоящее время на коллекционных насаждениях арборетума Ботанического сада ПетрГУ обнаружено 112 видов лишайников.

Ключевые слова: эпифитные лишайники, лиственные и хвойные древесные растения, интродуцированные виды, арборетум, дендрарий

ВВЕДЕНИЕ

Арборетум Ботанического сада Петрозаводского государственного университета, образованного в 1951 году, находится на территории Петрозаводского городского округа и занимает площадь в 21 га (6 % от общей площади сада), на которой произрастают более 200 видов интродуцированных древесных растений. Первые посадки в арборетуме относятся к 50–60-м годам XX века, возраст древесных растений составляет 40–70 лет.

В настоящее время для территории Ботанического сада ПетрГУ отмечено 260 видов лишайников [1], [6], [8], [9], [10], [15], [16]. Однако история изучения лишайников главным образом связана с исследованиями естественной природной территории сада [1], [9]. Лихенологические исследования в арборетуме Ботанического сада начались

только в 2014 году, и первым их итогом стал список видов, включающий 80 лишайников, обнаруженных на 22 видах интродуцированных хвойных древесных растений [1]. Из приведенного списка лишайников хвойных растений арборетума 12 видов не указывались ранее для территории Ботанического сада, а 8 видов были новыми для территории Петрозаводского городского округа [8], что говорит о высоком потенциале данной территории в отношении видового разнообразия лишайников. Продолжение инвентаризации видового состава лишайников арборетума является актуальным и вносит вклад в изучение лихенобиоты Петрозаводского городского округа.

Цель данной работы – выявление видового состава лишайников интродуцированных лиственных древесных растений арборетума Ботанического сада ПетрГУ.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены в 2014–2017 годах на территории европейского, североамериканского и азиатского секторов арборетума Ботанического сада ($61^{\circ}51'58''N$ $34^{\circ}23'30''E$) ПетрГУ, который расположен в пределах флористического района *Karelia onegensis*. В ходе работы обследованы стволы и ветви адвентивных лиственных древесных растений (32 вида и внутривидовых таксона, 16 родов, 11 семейств, 230 деревьев), а также аборигенных древесных растений, находящихся на краю своего ареала распространения на территории Карелии и введенных в культуру (5 видов, 5 родов, 4 семейства, 120 деревьев – *Acer platanoides* L., *Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti, *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L.). Всего было собрано около 800 образцов лишайников.

Определение видов лишайников выполнено по общепринятым методикам с применением стандартных реактивов, определителей и микроскопической техники [7] на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ. Определение накипных стерильных образцов проведено при помощи метода тонкослойной хроматографии [14] в лаборатории кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ. Образцы цитируемых видов лишайников хранятся в гербарии ПетрГУ (PZV).

Информация о видовом составе лишайников была занесена в общую базу данных Ботанического сада ПетрГУ «Калипсо», связанную с электронной картой, отражающей локализацию коллекционных насаждений на территории арборетума [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате исследования лихенобиоты 37 видов и внутривидовых таксонов лиственных древесных растений арборетума Ботанического сада ПетрГУ выявлено 83 вида лишайников. В представленном списке виды лишайников располагаются в алфавитном порядке с указанием форофита, на котором они были обнаружены. Использованы следующие обозначения: «*» – новый вид для территории Ботанического сада ПетрГУ; «!» – виды, занесенные в Красную книгу Карелии [4]. Названия видов даны в соответствии с последними сводками Nordin et al. [13]. Для образцов стерильных лишайников даны сведения о вторичных метаболитах.

- *Alectoria sarmentosa* (Ach.) Ach. – на стволе *Quercus rubra*.
- *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid – на стволе *Acer negundo*.
- **Anisomeridium polypori* (Ellis et Everh.) M. E. Barr – на стволе *Populus ×canadensis*.
- *Arthonia didyma* Körb. – на стволе *Quercus mongolica*.
- *Arthonia mediella* Nyl. – на стволах *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Fraxinus pennsylvanica*, *F. americana*, *Juglans mandshurica*.

- *Athallia pyracea* (Ach.) Arup et al. – на стволах *Acer negundo*, *Syringa josikaea*.
- *Bacidia beckhausii* Körb. – на стволе *Acer platanoides*.
- *Bacidia circumspecta* (Norrsl. et Nyl.) Malme – на стволе *Ulmus laevis*.
- *Bacidia subincompta* (Nyl.) Arnold – на стволах *Acer platanoides*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Quercus rubra*.
- *Biatora helvola* Körb. ex Hellb. – на стволе *Acer negundo*.
- *Biatora ocelliformis* (Nyl.) Arnold – на стволах *Acer platanoides*, *Quercus rubra*.
- *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. – на ветвях *Juglans mandshurica*, *Quercus rubra*, *Crataegus altaica*.
- *Bryoria furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. – на стволах и ветвях *Juglans mandshurica*, *Sorbus discolor*, *S. sibirica*.
- *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. – на стволах и ветвях *Acer tataricum* subsp. *ginnala*, *Berberis amurensis*, *Fraxinus americana*, *F. pennsylvanica*, *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Syringa josikaea*.
- *Bryoria implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. – на стволах *Acer tataricum* и *Syringa komarovii*.
- ! *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. – на стволах и ветвях *Acer tataricum*, *A. tataricum* subsp. *semenovii*, *Padus asiatica*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Syringa josikaea*.
- *Bryoria vrangiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. – на стволах и ветвях *Amelanchier spicata*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Quercus rubra*.
- *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd – на стволе *Quercus rubra*.
- *Buellia erubescens* Arnold – на ветвях *Amelanchier alnifolia* и *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*.
- *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr. – на стволах и ветвях *Acer platanoides* и *Syringa josikaea*.
- *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. – на стволах и ветвях *Acer tataricum* и *Syringa josikaea*.
- *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau – на стволах и ветвях *Acer tataricum*, *Ulmus laevis*, *Corylus avellana* ‘*Atropurpurea*’.
- * *Catillaria nigroclavata* (Nyl.) J. Steiner – на стволе *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach. – на ветвях *Betula pendula* var. *carelica* и *B. ermanii*.
- *Chaenotheca chrysoccephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. – на стволе *Aesculus hippocastanum*.
- *Chrysotrichia candelaris* (L.) J. R. Laundon – на *Ulmus laevis*.
- *Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Glück – у основания ствола *Betula pendula* var. *carelica* и *Juglans mandshurica*.
- *Cladonia botrytes* (K.G. Hagen) Willd. – у основания ствола *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. – у основания стволов *Amelanchier spicata*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Juglans mandshurica*, *Quercus robur*, *Q. rubra*.
- *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. – у основания стволов *Juglans mandshurica*, *Crataegus altaica*, *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*. Образцы содержат комплекс фумарпротоцетратовой кислоты.
- *Cladonia coniocraea* (Flörke) Spreng. – у основания стволов *Acer negundo*, *A. platanoides*, *A. tataricum*, *Betula grossa*, *B. pendula* var. *carelica*, *B. platyphylla* subsp. *mandshurica*, *Crataegus altaica*, *Juglans mandshurica*, *Padus maackii*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Tilia amurensis*, *T. cordata*, *Ulmus laevis*.
- *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm. – у основания ствола *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Cladonia crispata* (Ach.) Flot. – у основания стволов *Quercus robur*.

- *Cladonia digitata* (L.) Hoffm. – у основания стволов *Acer platanoides*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Quercus rubra*.
- *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. – у основания стволов деревьев *Acer platanoides*, *A. tataricum*, *Betula ermanii*, *B. grossa*, *B. pendula* var. *carelica*, *Crataegus altaica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Juglans mandshurica*, *Padus maackii*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Tilia amurensis*.
- *Evernia mesomorpha* Nyl. – на стволах и ветвях *Acer platanoides*, *A. tataricum*, *A. tataricum* subsp. *ginnala*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Padus asiatica*, *Quercus rubra*, *Q. robur*, *Syringa josikaea*, *S. komarovii*, *Ulmus laevis* и деревьев рода *Sorbus*.
- *Evernia prunastri* (L.) Ach. – на стволах *Acer tataricum*, *Betula ermanii*, *B. platyphylla* subsp. *mandshurica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Quercus rubra*, *Q. robur*, *Sorbus discolor*, *S. sibirica*.
- *Fuscidea pusilla* Tønsberg – на стволах *Acer platanoides* и *Tilia cordata*. Образцы содержат диварикатовую кислоту.
- *Fuscidea arboricola* Coppins et Tønsberg – на стволах *Aesculus hippocastanum*. Образцы содержат фумаро-протоцетратовую иprotoцетратовую кислоты.
- *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy – на стволах *Quercus rubra* и *Q. robur*.
- *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – на стволах и ветвях всех исследованных лиственных деревьев.
- *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav. – на стволах и ветвях *Acer negundo*, *A. platanoides*, *A. tataricum*, *A. tataricum* subsp. *semenovii*, *Amelanchier spicata*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Crataegus altaica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Padus maackii*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Sorbus sibirica*, *Syringa josikaea*, *S. komarovii*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*.
- *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Mey. – на стволе *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr. – на стволах *Acer platanoides*, *Amelanchier spicata*, *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sandst. – на стволе *Ulmus laevis*.
- *Lecania naegelii* (Hepp) Diederich et van den Boom – на стволах *Fraxinus pennsylvanica* и *Viburnum lantana*.
- *Lecanora albella* (Nyl.) Th. Fr. – на стволах *Quercus robur* и *Q. rubra*.
- *Lecanora allophana* Nyl. – на стволах *Acer platanoides*.
- *Lecanora chlarotera* Nyl. – на стволах *Acer negundo* и *Aesculus hippocastanum*.
- *Lecanora phaeostigma* (Körb.) Almb. – на стволах и ветвях *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*.
- *Lecanora populincola* (DC.) Duby – на стволах и ветвях деревьев *Quercus mongolica*.
- *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach. – на стволах *Acer negundo*.
- *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. – на стволах *Acer platanoides*, *A. tataricum*, *A. tataricum* subsp. *ginnala*, *A. tataricum* subsp. *semenovii*, *Berberis amurensis*, *Betula grossa*, *Corylus sieboldiana* var. *mandshurica*, *Padus maackii*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *Syringa josikaea*, *Viburnum lantana*, деревьев рода *Populus*.
- *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr. – на стволах *Betula pendula* var. *carelica*.
- *Melanelia glabratula* (Lamy) Sandler et Arup – на стволах *Quercus mongolica*.
- *Melanelia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al. – на ветвях *Syringa josikaea*.
- * *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco et al. – на ветвях *Amelanchier alnifolia*.
- *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al. – на стволах и ветвях всех исследованных лиственных видов деревьев.
- *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl. – на ствалах *Betula pendula* var. *carelica* и *Acer platanoides*.
- *Parmelia sulcata* Taylor – на ствалах и ветвях почти всех исследованных деревьев.
- *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. – на ствалах почти всех исследованных деревьев.
- *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Arnold – на ствалах *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*.
- *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon – у основания ствала *Acer platanoides*.
- *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl – на ствалах *Acer platanoides*.
- *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. – на ствалах *Populus × canadensis*.
- *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv. – на ствалах *Acer tataricum*, *A. tataricum* subsp. *semenovii*, *Quercus rubra*, *Sorbus discolor*, *Syringa josikaea*, *Ulmus laevis*, *Viburnum lantana*, *Corylus avellana* ‘*Atropurpurea*’.
- *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürmr. – на ствалах *Acer tataricum* subsp. *semenovii*, *Betula ermanii*, *Corylus avellana*, *Crataegus korolkowii*, *Quercus rubra*, *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica*, *S. discolor*, *Syringa josikaea*, *Fraxinus pennsylvanica*.
- *Physcia aipolia* var. *alnophila* (Vain.) Lyngé – на ствалах *Acer tataricum* subsp. *semenovii*.
- *Physcia stellaris* (L.) Nyl. – на ствалах большинства исследованных лиственных видов деревесных.
- *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. – на ствалах *Acer negundo*, *A. platanoides*, *A. tataricum*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Sorbus discolor*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *Viburnum lantana*.
- ! *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Hoffm. – на ствалах *Quercus robur*, *Sorbus discolor*, *S. aucuparia* subsp. *sibirica*.
- *Rinodina archae* (Ach.) Arnold – на ствалах и ветвях *Corylus avellana*, *Corylus avellana* ‘*Atropurpurea*’, *Viburnum lantana*.
- *Rinodina cf. laevigata* (Ach.) Malme. – на ствалах и ветвях *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Viburnum lantana*.
- *Scolicosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda – на ствалах *Acer platanoides*, *Amelanchier spicata* и деревьев рода *Populus*.
- *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale – на ствалах и ветвях *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Betula ermanii*, *B. pendula* var. *carelica*, *Syringa komarovii*, *Corylus avellana* ‘*Atropurpurea*’.
- *Usnea dasypoga* (Ach.) Nyl. – на ствалах и ветвях большинства исследованных лиственных пород.
- *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. – на ствалах *Acer tataricum*, *A. tataricum* subsp. *ginnala*, *Betula pendula* var. *carelica*, *Juglans mandshurica*, *Quercus robur*, *Q. rubra*.
- *Usnea subfloridana* Stirt. – на ствалах *Acer tataricum*, *A. tataricum* subsp. *semenovii*, *Amelanchier spicata*, *Berberis amurensis*, *Betula ermanii*, *Juglans mandshurica*, *Quercus rubra*, *Syringa komarovii*, *Tilia amurensis*, *T. cordata* и деревьев рода *Sorbus*.
- *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai – на ствалах и ветвях большинства исследованных деревьев.
- *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. – на ствole *Syringa josikaea*.
- *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. – на ствалах *Crataegus korolkowii*, *Juglans mandshurica*, *Malus × scheideckeri*, *Quercus robur*, *Q. rubra*, *Sorbus discolor*, *Syringa josikaea*, *S. komarovii*, *Tilia amurensis* и деревьев рода *Populus*.
- *Xanthoria polycarpa* Rieber – на ствалах *Quercus rubra* и *Ulmus laevis*.
- *Xylopsora friesii* (Ach.) Bendiksby et Timdal – на ствалах *Quercus rubra* и *Q. robur*.

На исследованных лиственных древесных растениях европейского, североамериканского и азиатского отделов арборетума всего было обнаружено 83 вида лишайников. Выявленные виды принадлежат к 20 семействам и 39 родам. Ведущее положение по числу видов занимают семейства *Parmeliaceae* (24), *Ramalinaceae* (9) и *Cladoniaceae* (8), что подчеркивает бореальные черты выявленной лихенофлоры. Семейства *Physciaceae* и *Lecanoraceae* включают по 6 видов, остальные семейства представлены 1–5 видами. Ведущее положение по числу видов в изученном видовом составе лишайников интродуцированных лиственных древесных растений занимают рода *Cladonia* (9 видов, 12 %), *Lecanora* (7 видов, 9 %) и *Bryoria* (5 видов, 6 %).

Среди выявленных лишайников преобладают виды накипной жизненной формы (38 видов, 45 %). Доля участия листоватых (23, 28 %) и кустистых (22, 27 %) лишайников в видовом составе немного ниже, однако именно виды этих жизненных форм наиболее часто встречаются на стволах и ветвях коллекционных насаждений арборетума Ботанического сада. Наиболее распространенными видами, встречающимися на стволах и ветвях исследованных лиственных деревьев арборетума, являются листоватые лишайники *Hypogymnia physodes*, *Melanohalea olivacea*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *Vulpicida pinastri*, *Xanthoria parietina*, а также кустистые – *Evernia prunastri*, *Evernia mesomorpha*, *Usnea hirta* и *U. subfloridana*. Среди накипных лишайников наиболее часто встречаются виды *Arthonia mediella*, *Lecanora symmicta* и виды рода *Rinodina*. В комплевых частях стволов лиственных древесных растений обычны лишайники *Cladonia cespitosa*, *C. coniocraea*, *C. digitata* и *C. fimbriata*.

Наибольшее число видов лишайников обнаружено на стволах лиственных деревьев рода *Acer* (40), *Quercus* (31) и *Betula* (28). Среди представителей рода *Betula* на стволах и ветвях аборигенного вида *Betula pendula* var. *carelica*, отличающегося извилистостью стволов и грубой и шероховатой коркой, выявлено больше всего видов лишайников (23), а наименьшее число видов (9) отмечено на *Betula platyphylla* subsp. *mandshurica*, отличающейся гладкой поверхностью стволов.

На лиственных видах *Quercus rubra*, *Betula pendula* var. *carelica* и *Acer platanoides* отмечено самое высокое видовое разнообразие лишайников, наименьшее зарегистрировано на коре *Corylus sieboldiana* var. *mandshurica*, *Padus asiatica* и *Berberis amurensis* (таблица).

Полученные результаты были сопоставлены с результатами исследования интродуцированных древесных растений в усадебных парках Псковской области Северо-Запада России [3]. Число обнаруженных авторами лишайников на

таких древесных видах, как *Tilia cordata* (118), *Quercus robur* (89), *Acer platanoides* (75), *Fraxinus pennsylvanica* (75) и *Ulmus laevis* (30), значительно превышает полученное нами, что, вероятнее всего, объясняется относительно небольшим возрастом посадок на территории Ботанического сада ПетрГУ в сравнении с исследованными парками Псковской области.

В представленном списке видов лишайников лиственных древесных растений 4 вида (*Anisomeridium polypore*, *Catillaria nigroclavata*, *Fuscidea arboricola*, *Melanohalea exasperatula*) не указывались ранее для территории Ботанического сада ПетрГУ [1], [6], [8], [9], [15], [16]. Виды *Melanohalea exasperatula* и *Fuscidea arboricola* ранее не были отмечены для территории Петрозаводского городского округа. Кроме того, в недавней сводке новых находок лишайников для территории Петрозаводского городского округа [8] приводятся еще 3 новых вида, обнаруженных впервые на интродуцированных лиственных древесных растениях дендрария (*Arthonia mediella*, *Bacidia beckhausii*, *Fuscidea pusilla*), и еще 2 вида (*Lecania cyrtellina*, *Bryoria implexa*) ранее были известны для территории города только из исторических коллекций финских исследователей второй половины XIX и первой половины XX века [8], [16].

На лиственных древесных растениях арборетума обнаружены 2 вида лишайников, занесенных в Красную книгу Республики Карелия [4] с категорией статуса редкости – 3 (LC): *Bryoria nadvornikiana* и *Ramalina dilacerata*.

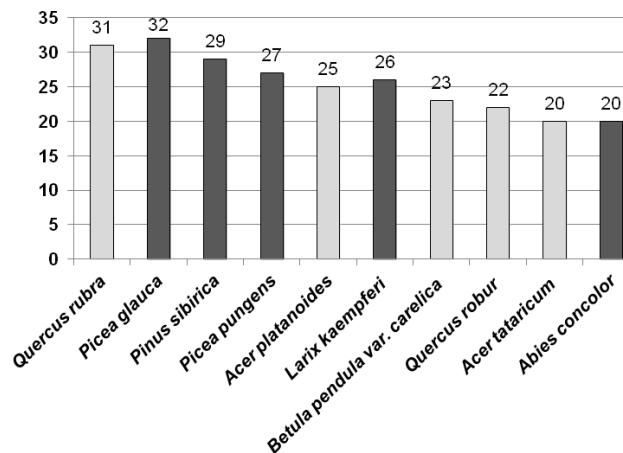
Таким образом, согласно результатам исследования видового разнообразия лишайников арборетума Ботанического сада ПетрГУ, на коллекционных древесных насаждениях обнаружено 112 видов, среди которых 15 являются новыми для территории сада и 12 – новыми для территории Петрозаводского городского округа [1], [6], [8], [9], [15], [16]. Сравнение видового состава лишайников введенных в культуру хвойных и лиственных древесных растений арборетума Ботанического сада ПетрГУ показало, что среди 112 выявленных эпифитов 29 встречаются только на хвойных, 32 – только на лиственных и 51 вид лишайников является общим. Коэффициент видового разнообразия Жаккара для изученных лихенообиот равен 0,5. Так, например, виды *Buellia disciformis*, *Caloplaca cerina*, *Candelariella vitellina*, *Lecania cyrtellina*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria candelaria*, *X. parietina* были встречены только на лиственных древесных растениях дендрария, а лишайники *Calicium pinastri*, *Chaenotheca brunneola*, *Pseudevernia furfuracea*, *Violella fucata* – только на хвойных. Лишайники *Arthonia mediella*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Lecanora symmicta*, *Melanohalea olivacea*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Platismatia glauca*, *Vulpicida pinastri* широко распространены на всех изученных древесных растениях.

Число видов лишайников на лиственных
древесных растениях арборетума
Ботанического сада ПетрГУ

№ п. п.	Вид дерева	Число видов лишайников
1	<i>Quercus rubra</i> L.	31
2	* <i>Acer platanoides</i> L.	25
3	* <i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> (Merckl.) Hämet-Ahti	23
4	<i>Quercus robur</i> L.	22
5	<i>Syringa josikaea</i> J.Jacq. ex Rchb.f.	22
6	<i>Acer tataricum</i> L.	20
7	<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	20
8	<i>Sorbus aucuparia</i> subsp. <i>sibirica</i> (Hedl.) Krylov	20
9	<i>Acer platanoides</i> 'Schwedler'	19
10	<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) K Koch	17
11	<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	17
12	<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall	16
13	* <i>Ulmus laevis</i> Pall.	14
14	<i>Acer negundo</i> L.	14
15	<i>Amelanchier alnifolia</i> (Nutt.) Nutt. Ex M.Roem.	14
16	<i>Syringa komarowii</i> C.K.Schneid	14
17	<i>Acer tataricum</i> subsp. <i>semenovii</i> (Regel et Herder) A.E.Murray	13
18	<i>Crataegus altaica</i> (Loudon) Lange	12
19	<i>Sorbus discolor</i> (Maxim.) Maxim.	12
20	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	11
21	<i>Betula ermanii</i> Cham.	11
22	<i>Corylus avellana</i> 'Atropurpurea'	11
23	<i>Padus maackii</i> (Rupr.) Kom. et Aliss.	11
24	<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	11
25	* <i>Tilia cordata</i> Mill.	10
26	<i>Populus × canadensis</i> Moench	10
27	<i>Betula grossa</i> Siebold et Zucc.	9
28	<i>Betula platyphylla</i> subsp. <i>mandshurica</i> (Regel) Kitag.	9
29	<i>Fraxinus americana</i> L.	9
30	<i>Acer tataricum</i> subsp. <i>ginnala</i> (Maxim.) Wesm.	8
31	<i>Crataegus korolkowii</i> Regel ex C.K.Schneid.	8
32	<i>Viburnum lantana</i> L.	8
33	* <i>Corylus avellana</i> L.	7
34	<i>Berberis amurensis</i> Rupr.	7
35	<i>Malus × scheideckeri</i> (hort. ex Spath) Zabel	7
36	<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i> (Maxim.) C.K.Schneid.	6
37	<i>Padus asiatica</i> Kom.	6

Примечание. * – аборигенный интродуцированный вид; названия видов приведены согласно сводке «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>).

На рисунке представлено распределение хвойных и лиственных древесных видов, вносящих основной вклад в изученную лихенобиоту, по числу обнаруженных на них лишайников. Среди лиственных древесных растений наибольшее число видов лишайников было обнаружено на *Quercus rubra*, среди хвойных – на *Picea glauca* (Moench) Voss. Наибольшее сходство по составу лихенобиоты зарегистрировано для *Quercus rubra* и *Q. robur* (19 общих видов), а также для *Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière и *Pinus sibirica* Du Tour (14). Среди хвойных древесных видов *Larix kaempferi* ближе всего по видовому составу лишайников к исследованным лиственным породам. Среди лиственных древесных наибольшим сходством видового состава лишайников с хвойными характеризуется *Acer tataricum*.



Число видов лишайников на древесных растениях арборетума Ботанического сада ПетрГУ

Таким образом, на коллекционных насаждениях арборетума Ботанического сада ПетрГУ на сегодняшний день выявлено 112 видов лишайников, что составляет 43 % от всех видов лишайников, известных для территории Ботанического сада ПетрГУ. На лиственных древесных растениях Ботанического сада выявлено 83 вида лишайников, что совсем незначительно превышает число видов на хвойных (80) [1]. Однако, согласно известным данным, видовое разнообразие эпифитных лишайников на лиственных древесных растениях в искусственных насаждениях обычно значительно выше такового на хвойных [3], [5]. Корка лиственных деревьев, особенно старых, более устойчивая, грубая, с низкой кислотностью, вследствие чего является более благоприятным субстратом для заселения лишайников по сравнению с коркой хвойных видов [12], [13]. В связи с этим представляет интерес продолжение исследований видового разнообразия лишайников на территории арборетума Ботанического сада ПетрГУ, а также мониторинг его изменений с увеличением возраста деревьев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в идентификации стерильных видов лишайников И. С. Степанчиковой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), В. Н. Тараковой и А. В. Сониной (Петрозаводский государственный университет).

* Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ за счет проекта 5.8740.2017/8.9 (Базовая часть Госзадания).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрюсова В. И., Чернышева Т. Н., Еглачева А. В. Лишайники интродуцированных хвойных растений дендрария Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. 2017. Т. 12. С. 115–121 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=4022> (дата обращения 12.09.2018). DOI: 10.15393/j4.art.2017.4022.
2. Еглачева А. В., Андрюсова В. И., Шредерс М. А., Чернышева Т. Н., Королева А. Ю. Инвентаризация и точечное картирование древесных растений в европейском и американском секторах арборетума Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. 2015. Т. 10. С. 294–302 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=3142> (дата обращения 12.09.2018). DOI: 10.15393/j4.art.2015.3142.
3. Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Лихенобиота усадебных парков Псковской области. Псков: АНО «ЛОГОС», 2009. 180 с.
4. Красная книга Республики Карелия / Науч. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
5. Малышева Н. В., Связева О. А. Краткосрочный биомониторинг лихенофлоры парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 190–198.
6. Серапионова О. И., Сонина А. В. Эпилитные лишайники в скальных сообществах на территории Ботанического сада ПетрГУ // Hortus Botanicus. 2017. Т. 12. С. 113–124 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=4482> (дата обращения 12.09.2018). DOI: 10.15393/j4.art.2017.4482.
7. Степанчикова И. С., Гагарина Л. В. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций // Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 204–219.
8. Таракова В. Н., Андрюсова В. И., Сонина А. В. Дополнения к лихенофлоре Петрозаводского городского округа // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=25411> (дата обращения 14.10.2018). DOI: 10.17513/spno.25411.
9. Таракова В. Н., Сонина А. В. Лихенологические исследования на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. Т. 4. 2006. С. 1–5 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://hortus.karelia.ru/bgm/hb.html> (дата обращения 14.10.2018).
10. Таракова В. Н., Сонина А. В., Андрюсова В. И. Лишайники // Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированные списки видов). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. С. 158–174.
11. Barkman J. J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands van Gorcum Co N.Y., 1958. 628 p.
12. Gustafsson L., Eriksson I. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen Populus tremula with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry // J. Appl. Ecol. 1995. Vol. 32. P. 412–424.
13. 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. 2016. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 01.03.2018).
14. Orange A., James P. W., White F. J. Microchemical methods for the identification of lichens. British Lichen Society, London, 2001. 101 p.
15. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The present lichen flora of the city of Petrozavodsk // Folia Cryptogamica Estonica. 2013. No 50. P. 57–66. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2013.50.08>.
16. Tarasova V. N., Androsova V. I., Sonina A. V., Ahti T. The lichens from the City of Petrozavodsk in the Herbarium of the Botanical Museum, University of Helsinki // Folia Cryptogamica Estonica. 2015. No 52. P. 41–50. DOI: <http://dx.doi.org/10.12697/fce.2015.52.06>.

Androsova V. I., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Eglacheva A. V., Petrozavodsk City Administration (Petrozavodsk, Russian Federation)
Chernisheva T. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Bakkal I. Yu., Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
(St. Petersburg, Russian Federation)

LICHENS OF DECIDUOUS TREES IN THE ARBORETUM OF PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY BOTANIC GARDEN*

The present study reports 83 lichens on 37 species of deciduous species in the Botanic Garden's arboretum of Petrozavodsk State University (the Republic of Karelia). The studied deciduous trees were represented by both adventitious introduced species (32) and aboriginal species (5) located on the edge of their range in Karelia, but introduced into culture in the territory of the arboretum. The largest number of lichen species was found on the trunks and branches of *Quercus rubra* (31) and *Acer platanoides* (25). Among the recorded lichens, 2 species are listed in the Red Book of the Republic of Karelia, while 4 are new for the territory of the Botanic Garden and 2 – for the territory of the city of Petrozavodsk. In total, 112 species of lichens were found on the trees growing in the arboretum of PetrSU's Botanic Garden.

Key words: epiphytic lichens, deciduous trees, coniferous trees, introduced trees, botanic garden, arboretum, middle boreal zone

ACKNOWLEDGMENTS

The authors express their deep gratitude to I. S. Stepanchikova (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg), V. N. Tarasova and A. V. Sonina (Petrozavodsk State University) for their help in the identification of sterile lichen species.

* The research was carried out with the financial support from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation as part of the project 5.8740.2017/8.9 (basic part of the state assignment).

REFERENCES

1. Androsova V. I., Chernysheva T. N., Egla cheva A. V. Lichens of coniferous introduced trees in the arboretum of the Botanic Garden of Petrozavodsk State University. *Hortus Botanicus*. 2017. Vol. 12. P. 115–121. Available at: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=4022>. DOI: 10.15393/j4.art.2017.4022 (accessed 12.09.2018). (In Russ.)
2. Egla cheva A. V., Androsova V. I., Shreders M. A., Chernysheva T. N., Koroleva A. Yu. Inventorying and pinpoint mapping of woody plants in the European and North American sectors of the arboretum of PetrSU Botanic Garden. *Hortus Botanicus*. 2015. Vol. 10. P. 294–302. Available at: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=3142> (accessed 12.09.2018). DOI: 10.15393/j4.art.2015.3142. (In Russ.)
3. Istomin N. B., Li hacheva O. V. Lichens of country estate parks in the Pskov Region. Pskov, 2009. 180 p. (In Russ.)
4. Red Data Book of the Republic of Karelia (E. V. Ivanter, O. L. Kuznetsov, Eds.). Petrozavodsk, 2007. 368 p. (In Russ.)
5. Malysheva N. V., Svyazeva O. A. Short-term biomonitoring of lichen flora of the RAS Komarov Botanical Institute park (Saint-Petersburg). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2009. Vol. 43. P. 190–198. (In Russ.)
6. Serapionova O. I., Sonina A. V. Epilithic lichens in the rock communities of PetrSU's Botanic Garden. *Hortus Botanicus*. 2017. Vol. 12. P. 113–124. Available at: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=4482> (accessed 12.09.2018). DOI: 10.15393/j4.art.2017.4482. (In Russ.)
7. Stepanchikova I. S., Gagarina L. V. Collecting, defining and storing lichenological collections. *Flora of lichens in Russia: Biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens*. Moscow, St. Petersburg, 2014. P. 204–219. (In Russ.)
8. Tarasova V. N., Androsova V. I., Stepanchikova I. S., Sonina A. V. New records of lichens in the territory of Petrozavodsk. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2016. No 5. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=25411> (accessed 14.10.2018). DOI: 10.17513/spno.25411. (In Russ.)
9. Tarasova V. N., Sonina A. V. Investigation of lichens in the territory of the Botanical Garden of Petrozavodsk State University. *Hortus Botanicus*. Vol. 4. 2006. P. 1–5. Available at: <http://hortus.karelia.ru/bgm/hb.html> (accessed 14.10.2018). (In Russ.)
10. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I. Lichens. *Plants and lichens of the city of Petrozavodsk (annotated lists of species)*. Petrozavodsk, 2010. P. 158–174. (In Russ.).
11. Barkman J. J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen, Netherlands van Gorcum Co N. Y., 1958. 628 p.
12. Gustafsson L., Eriksson I. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen Populus tremula with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry // *J. Appl. Ecol.* 1995. Vol. 32. P. 412–424.
13. Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. 2016. Available at: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (accessed 01.03.2018).
14. Orange A., James P. W., White F. J. Microchemical methods for the identification of lichens. British Lichen Society, London, 2001. 101 p.
15. Tarasova V. N., Sonina A. V., Androsova V. I., Ahti T. The present lichen flora of the city of Petrozavodsk. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2013. No 50. P. 57–66. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2013.50.08>.
16. Tarasova V. N., Androsova V. I., Sonina A. V., Ahti T. The Lichens from the City of Petrozavodsk in the Herbarium of the Botanical Museum, University of Helsinki. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2015. No 52. P. 41–50. DOI: <http://dx.doi.org/10.12697/fce.2015.52.06>.

Поступила в редакцию 02.03.2018

ЕЛЕНА АНАТОЛЬЕВНА ГОРБАЧЕВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории прикладной экологии и токсикологии, Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича (Мурманск, Российская Федерация)
gorbach@pinro.ru

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕСТИРОВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНЫХ РАЙОНОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Приведены результаты биотестирования вытяжек донных отложений, отобранных в южных районах Баренцева моря. В качестве тест-объектов использовали культуру одноклеточной водоросли *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin и личинок жаброногого рака *Artemia salina* L. Эксперименты показали более высокую чувствительность к загрязняющим веществам, присутствующим в донных отложениях исследованных районов моря, личинок *A. salina*. По данным биотестирования, донные отложения южной части Баренцева моря характеризуются низким уровнем загрязнения. Токсичные донные отложения регистрировались преимущественно в Западном Прибрежном районе, что указывает на более высокую загрязненность среды на этом участке. Результаты биотестов согласуются с опубликованными данными химико-аналитических исследований. Отмечены отличия в оценках качества донных отложений Западного Прибрежного района, полученных методами биотестирования и биоиндикации. Проведенные исследования подтвердили перспективность использования методов биотестирования для оценки уровня загрязнения донных отложений морских акваторий с относительно низкими уровнями содержания поллютантов.

Ключевые слова: биотестирование, донные отложения, Баренцево море, токсичность, загрязнение, *Phaeodactylum tricornutum*, *Artemia salina*

ВВЕДЕНИЕ

Баренцево море характеризуется более высоким уровнем загрязнения, чем другие моря Российской Арктики [2], [4]. Это обусловлено его близостью к европейским промышленным центрам, свободным водообменом с северо-европейскими морями и активной хозяйственной деятельностью на акватории и побережье.

Загрязняющие вещества, поступающие в водоем, аккумулируются донными отложениями. Уровень накопления поллютантов в донных отложениях значительно выше, чем в водной толще. Донные отложения могут выступать в качестве источника вторичного загрязнения водоема при изменении физико-химических условий на границе «вода – донные отложения» и взмучивания, вследствие гидрологических процессов, деятельности водных животных, проведения дноуглубительных и других работ на водном объекте.

Биотестирование, наряду с химико-аналитическим методом и биоиндикацией, используется для оценки качества донных отложений. С помощью химического анализа определяют уровень содержания в донных отложениях отдельных загрязняющих веществ. Биоиндикация, изучая изменения видового состава, численности, биомассы донных организмов и накопление поллютантов индикаторными видами, позволяет оценить результаты воздействий на бентосные

сообщества. Биотестирование характеризует качество донных отложений по такому показателю, как токсичность, на основе унифицированной экспериментальной оценки реакции водных организмов (тест-объектов) на токсическое воздействие [11]. Токсичность – это интегральный показатель, учитывающий воздействие на организм всего комплекса загрязняющих веществ, присутствующих в среде, и их синергетические и антагонистические влияния.

Цель работы – оценка уровня загрязнения донных отложений южных районов Баренцева моря методом биотестирования и сравнение полученных результатов с опубликованными данными химико-аналитических исследований и биоиндикации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы донных отложений были отобраны в рейсах научно-исследовательских судов в Баренцевом море в 2009–2014 годах (рис. 1). Отбор проб производили дночерпательем Ван-Вина с площадью захвата 0,1 м². Донные отложения замораживали до минус 18 °C и хранили до начала тестирования не более 2 месяцев.

Для анализа гранулометрического состава донных отложений использовали водноситовой метод. Изучали содержание в донных отложениях мелкозернистой фракции (> 0,063 мм), песка (от 0,063 до 2 мм) и гравия (от 2 до 63 мм).

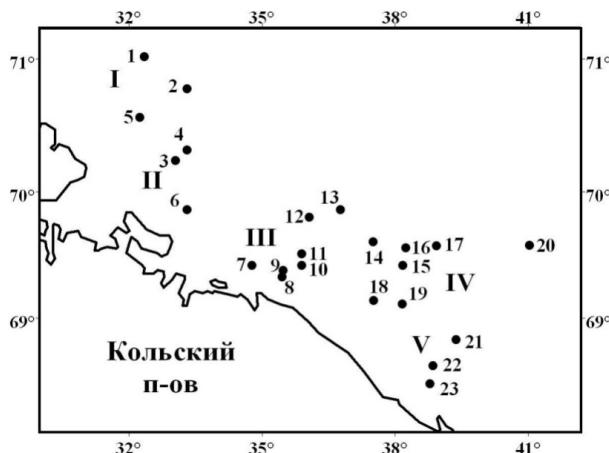


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в Баренцевом море. I – Финмаркенская банка, II – Рыбачья банка, III – Западный Прибрежный район, IV – Мурманское мелководье, V – Восточный Прибрежный район

Токсичность донных отложений оценивали на основании биотестирования их водных вытяжек. Перед приготовлением вытяжки пробу донных отложений высушивали при температуре 20–25 °С до воздушно-сухого состояния. Затем каждую пробу донных отложений смешивали с водой из условно чистого района моря в соотношении 1:4 по объему и встряхивали в течение 2 ч. После перемешивания суспензии давали отстояться. Полученную надосадочную жидкость сливали и центрифугировали в течение 10 мин при скорости 4000 об./мин.

В качестве тест-объектов использовали культуру морской одноклеточной водоросли *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin и личинок солоноватоводного жаброногого рака *Artemia salina* L. Эти тест-организмы рекомендованы для определения токсичности морских вод и донных отложений, сточных вод разной степени солености и отработанных буровых растворов, сбрасываемых в морские воды¹.

Водоросль *Ph. tricornutum* выращивали на питательной среде Гольдберга в модификации Кабановой, приготовленной на основе фильтрованной и пастеризованной морской воды соленостью 34 %. При постановке экспериментов руководствовались методическими рекомендациями². В качестве регистрируемого показателя выбрали изменение численности водоросли. Количество клеток водоросли подсчитывали в камере Горяева, вычисляли процентное отношение числа клеток в вытяжке и числа клеток в контроле.

Воздействие водных вытяжек донных отложений на *A. salina* изучали по выживаемости личинок. Тестирование проводили в соответствии с методикой³. Выживаемость раков оценивали как процентное отношение конечного количества выживших особей к их начальному количеству в каждом варианте опыта.

Длительность опытов составляла 96 ч. Результаты обрабатывали методами математической

статистики: рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Водную вытяжку донных отложений считали нетоксичной для *Ph. tricornutum*, если в конце эксперимента численность клеток водоросли в ней составляла ≥ 90 %, слаботоксичной – 89–65 %, среднетоксичной – 64–50 %, высокотоксичной – 49–0 % от контроля. Для личинок *A. salina* вытяжка донных отложений являлась нетоксичной при выживаемости раков в конце опыта 90–100 %, слаботоксичной – 89–65 %, среднетоксичной – 64–50 %, высокотоксичной – 49–0 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Район исследований был условно разделен на три участка: западный (юго-восточная часть Финмаркенской и северо-восточная часть Рыбачьей банок) – станции 1–6, центральный (Западный Прибрежный район) – станции 7–13 и восточный (Мурманское мелководье и центральная часть Восточного Прибрежного района) – станции 14–23.

Западный участок. По данным гранулометрического анализа содержание мелкодисперсной фракции (< 0,063 мм) в донных отложениях западного участка изменялось в диапазоне от 20,7 до 73,1 % (таблица). Мелкодисперсная фракция преобладала только в донных осадках, отобранных на станции 4. На остальных станциях преобладающей фракцией являлась песчаная, которая была представлена песком мелкой и средней крупности.

Гранулометрический состав донных отложений, %

№ стан- ции	Фракции, мм			№ стан- ции	Фракции, мм		
	< 0,063	0,063–2	2–63		< 0,063	0,063–2	2–63
1	20,7	78,8	0,5	13	21,4	78,5	0,1
2	49,6	49,5	0,9	14	6,9	91,5	1,6
3	48,4	51,6	0	15	2,8	97,1	0,1
4	73,1	26,8	0,1	16	17,6	82,3	0,1
5	39,1	60,6	0,3	17	5,2	94,7	0,1
6	28,4	71,0	0,6	18	21,4	78,5	0,1
7	11,8	87,8	0,4	19	28,4	70,6	1,0
8	6,6	92,2	1,2	20	19,5	79,7	0,8
9	15,8	81,3	2,9	21	0,6	84,6	15,0
10	38,4	61,6	0	22	–	–	–
11	25,3	70,0	4,7	23	0,3	96,6	3,1
12	28,8	70,6	0,6				

Результаты биотестирования показали, что вытяжки донных отложений станций 1–4 и 6 в течение всего эксперимента не оказывали негативного воздействия на рост водоросли *Ph. tricornutum* (рис. 2А). В них наблюдалась стимуляция размножения клеток водоросли (численность увеличивалась до 130–245 % по сравнению с контролем).

Особо следует остановиться на динамике численности водоросли *Ph. tricornutum* в вытяжке донных отложений станции 5. В 1-е сут эксперимента численность водоросли здесь снижалась до 87 %, но уже на 2-е сут возрастала до 114 %, на 3-и и 4-е сут – до 150 % по сравнению с контролем. Так как в конце опыта количество клеток

водоросли в вытяжке превышало контрольный уровень, то ее можно считать нетоксичной для водоросли. Вероятно, концентрации загрязняющих веществ в вытяжке донных отложений станции 5 уже чувствительны для *Ph. tricornutum*, но культура водоросли смогла приспособиться к изменившимся условиям среды.

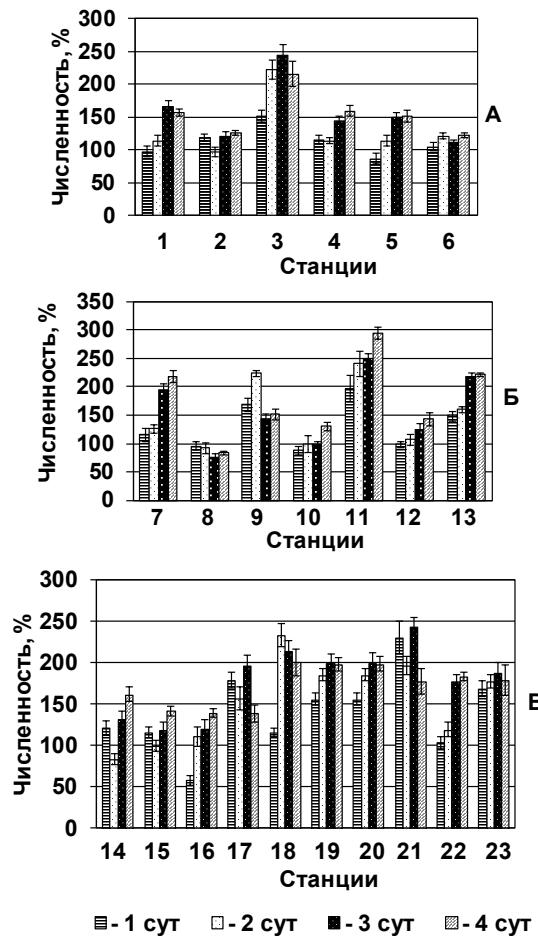


Рис. 2. Динамика численности водоросли *Ph. tricornutum* (% от контроля) в вытяжках донных отложений. А – западный, Б – центральный, В – восточный участки

Исследования на личинках *A. salina* показали слабую токсичность вытяжки донных отложений станции 4, на которой в конце эксперимента выживаемость раков не превышала 80 % (рис. 3А). В вытяжках из донных отложений станций 1–3, 5 и 6 выживаемость раков в течение всей экспозиции сохранялась на уровне 95–100 %, и их можно считать нетоксичными для личинок *A. salina*.

Центральный участок. В составе донных отложений центрального участка содержание мелкодисперсной фракции изменялось в диапазоне от 6,6 до 38,4 % (см. таблицу). Преобладающей фракцией на всех станциях являлся песок мелкой и средней крупности.

Результаты экспериментов на водоросли *Ph. tricornutum* (рис. 2Б) позволили характеризовать как слаботоксичную лишь вытяжку донных отложений станции 8 (количество клеток водо-

росли на 3-и и 4-е сутки опыта составляло 75 и 84 % по сравнению с контролем соответственно). В вытяжке донных отложений станции 10 в начале экспозиции отмечали кратковременное снижение численности *Ph. tricornutum* до 88 %, сменившееся в дальнейшем восстановлением и стимуляцией, ее следует рассматривать как нетоксичную для водоросли. Только стимуляцию размножения клеток *Ph. tricornutum* (численность увеличивалась до 140–290 % по сравнению с контролем) наблюдали в вытяжках донных отложений, отобранных на станциях 7, 9 и 11–13.

Для личинок *A. salina* токсичными оказались четыре из семи исследованных проб (рис. 3Б). В вытяжках донных отложений станций 11 и 12 выживаемость раков составила 43 и 1 % соответственно, и их можно отнести к остротоксичным. Слаботоксичными можно считать вытяжки донных отложений станций 8 и 13, в которых выживаемость личинок *A. salina* снижалась до 81 и 68 % соответственно. В вытяжках донных отложений станций 7, 9 и 10 выживаемость раков была близка к контрольной – 97–100 %.

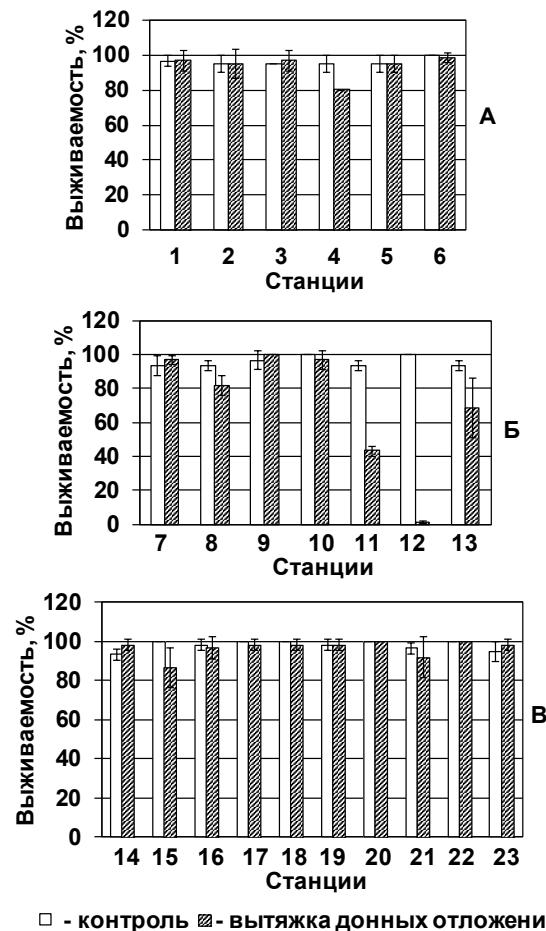


Рис. 3. Выживаемость личинок *A. salina* в вытяжках донных отложений. А – западный, Б – центральный, В – восточный участки

Восточный участок. В составе донных отложений, отобранных на восточном участке,

преобладала песчаная фракция – 70,1–97,1 % (см. таблицу). Она была представлена преимущественно песком мелкой и средней крупности. Содержание мелкодисперсной фракции варьировало в интервале от 0,3 до 28,4 %.

Результаты биотестирования на водоросли *Ph. tricornutum* представлены на рис. 2В. Снижение численности *Ph. tricornutum* наблюдали лишь в начале экспозиции в вытяжках донных отложений станций 14 и 16 до 83 и 58 % по сравнению с контролем соответственно. К концу эксперимента количество клеток *Ph. tricornutum* в вытяжках донных отложений станций 14 и 16 возрастало и превосходило контрольный уровень на 40–60 %, что позволяет считать их нетоксичными для водоросли. В вытяжках донных отложений станций 15 и 17–23 отмечали только стимуляцию роста культуры *Ph. tricornutum* (численность клеток водоросли достигала 140–240 % по сравнению с контролем).

Результаты экспериментов с личинками *A. salina* (рис. 3В) показали слабую токсичность для них вытяжки донных отложений станции 15 (выживаемость раков снижалась до 87 %). В вытяжках из донных отложений остальных станций, расположавшихся на восточном участке, выживаемость раков сохранялась на уровне 92–100 %, и их можно характеризовать как нетоксичные для личинок *A. salina*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты биотестирования свидетельствуют об относительно низких уровнях загрязнения донных отложений исследованных районов Баренцева моря. Токсичными для тест-объектов являлись лишь 26 % изученных проб. Причем среди токсичных донных отложений преобладали слаботоксичные. Наиболее чувствительны к загрязняющим веществам, присутствующим в донных отложениях южных районов Баренцева моря, оказались личинки *A. salina*.

В подавляющем большинстве экспериментов в течение всей экспозиции регистрировали стимуляцию роста водоросли *Ph. tricornutum*, что может быть обусловлено увеличением содержания в вытяжках биогенных элементов. В донных отложениях происходит регенерация и накопление биогенов, и их повышенные концентрации могут наблюдаться в вытяжках и при отсутствии загрязнения. Эффект стимуляции роста одноклеточных водорослей из-за увеличения содержания в среде биогенных элементов отмечают при тестировании вытяжек из донных отложений, почв и отходов, а также сточных вод [9], [10], [12]. Благоприятное воздействие биогенов, вероятно, способствовало снижению чувствительности биотеста на водоросли *Ph. tricornutum* к действию токсикантов, содержащихся в вытяжках донных отложений.

В составе донных отложений исследованных районов Баренцева моря преобладала песчаная фракция. Содержание мелкодисперсной фрак-

ции снижалось в направлении с запада на восток. Мелкодисперсные донные осадки (алевриты и пелиты) способны аккумулировать более значительные количества загрязняющих веществ, чем грубодисперсные (пески), обладающие пониженными адсорбционными характеристиками. Вместе с тем снижение доли токсичных проб на участках в направлении с запада на восток не наблюдалось. Токсичные донные отложения отмечали преимущественно в центральной части района исследований – Западном Прибрежном районе. Три пробы донных отложений, отобранных на этом участке, оказались токсичными для личинок *A. salina*, одна – для личинок *A. salina* и водоросли *Ph. tricornutum*. Причем две пробы донных отложений были отнесены к остротоксичным для раков.

С помощью биотестирования можно оценить лишь общую токсичность исследуемых проб, но невозможно выявить химические соединения, присутствие которых стало причиной негативного воздействия на тест-организмы. Поллютанты поступают в район исследований вместе с водами Мурманского Прибрежного течения в результате атмосферного переноса и хозяйственной деятельности на акватории и побережье. Мурманское Прибрежное течение является продолжением Норвежского Прибрежного течения, рассматриваемого в настоящее время в качестве одного из наиболее значимых источников загрязнения прибрежных районов Баренцева моря металлами, хлорорганическими соединениями, нефтяными углеводородами и др. [4]. Более высокий уровень накопления токсичных соединений в донных отложениях Западного Прибрежного района может быть обусловлен как дополнительным поступлением их из местных источников загрязнения, так и особенностями гидродинамических условий и рельефа дна, определяющих аккумуляцию поллютантов.

Результаты биотестирования указывают на относительно низкое накопление токсикантов в донных отложениях южных районов Баренцева моря в целом и более значительное загрязнение Западного Прибрежного района, что согласуется с опубликованными данными химического анализа. Исследование загрязненности донных отложений Баренцева моря в 1998–2014 годах показало, что в 2005–2014 годах в Западном Прибрежном районе регистрировали пробы с более высоким содержанием мышьяка, свинца, ди-хлордифенилтрихлорэтана (ДДТ) и его метаболитов, в Восточном Прибрежном районе единично отмечали повышенное накопление ртути [8]. В целом результаты химико-аналитических исследований указывают на низкий уровень загрязнения донных отложений открытых районов Баренцева моря. Средние концентрации тяжелых металлов, таких как медь, цинк, хром, кобальт, свинец, кадмий и ртуть, ниже, чем их кларки

в донных отложениях Мирового океана, и соответствуют региональным фоновым уровням [15]. Накопление нефтепродуктов в донных отложениях варьирует в интервале от следовых величин до 80 мгк/г сухой массы [4], что существенно ниже фонового уровня характерного Западно-Арктического шельфа – 340 мкг/г сухой массы [2]. Вместе с тем содержание никеля в донных отложениях изменяется в диапазоне от 7,7 до 56,7 мкг/г сухой массы и зачастую превышает фоновый уровень – 30 мкг/г сухой массы [15]. В открытых районах Баренцева моря повсеместно присутствуют полихлорированные бифенилы (ПХБ), гексахлорциклогексан (ГХЦГ), ДДТ и его метаболиты. Согласно классификации Норвежского государственного агентства по контролю загрязнения (Statens forurensningsstilsyn, SFT) [14], по содержанию ГХЦГ и ПХБ донные отложения Баренцева моря можно считать незагрязненными, по уровню аккумуляции ДДТ – умеренно загрязненными [15].

Негативное воздействие вытяжек донных отложений на тест-организмы может быть обусловлено как повышенным содержанием в них какого-либо отдельного поллютанта, так и синергическим действием нескольких загрязняющих веществ. Использование методов биотестирования позволяет учитывать токсичность всех поллютантов, накопленных в среде, в том числе и тех загрязняющих веществ, химико-аналитическое определение которых не проводилось.

Несмотря на присутствие на ряде участков токсичных (по данным биотестирования) донных отложений, в это же время в бентосных сообществах Западного Прибрежного района не наблюдалось изменений, которые можно было бы связать с негативным воздействием антропогенного пресса. Результаты исследований указывают на благополучное состояние сообществ макрообентоса в Западном Прибрежном районе [1]. Согласно этим данным, донные сообщества района отличаются высоким видовым разнообразием – средняя величина индекса Шеннона, рассчитанного по численности, составляла 4,2–5,6 бит/особь (максимальные значения отмечены на прибрежных мелководьях и отражают многообразие условий обитания гидробионтов). В ненарушенных экосистемах информационное биоразнообразие, рассчитанное по численности видов, обычно находится в пределах 2–5 бит/особь [3]. На долю плотоядных в бентосных сообществах Западного Прибрежного района приходится 9–11 % биомассы [1], что также характерно для стабильных, ненарушенных сообществ Баренцева моря [6], [7]. Основу фауны сообществ составляют многощетинковые черви и моллюски, биомасса невысокая – 42–49 г/м² [1]. Состояние донных сообществ в открытых районах всей южной части Баренцева моря рассматривается как благополучное [13].

Отличия в оценках качества донных отложений Западного Прибрежного района, полученные разными методами, могут быть связаны с неравномерным распределением токсикантов в донных отложениях. Характерной особенностью антропогенного загрязнения донных отложений является неоднородность в пространстве – так называемая пятнистость⁴. Неравномерное распределение поллютантов в донных отложениях обусловлено рядом факторов – локализацией и характером источников загрязнения, динамикой вод, гранулометрической дифференциацией осадка, геохимическими свойствами элементов и др. [5]. Несмотря на то что химико-аналитические исследования [8], изучение бентосных сообществ [1] и токсичности донных отложений проводились на одних и тех же участках Западного Прибрежного района, расстояние между станциями отбора проб могло достигать нескольких сотен метров и более. Результаты биотестирования лучше согласуются с данными химико-аналитических исследований, характеризующими загрязненность на большем количестве станций в течение длительного периода и позволяющими представить более полную картину накопления поллютантов в донных отложениях Западного Прибрежного района. Биотестирование и исследование донных сообществ проводились на значительно меньшем количестве станций, что, принимая во внимание неравномерное распределение поллютантов в донных осадках, могло стать одной из причин разной оценки экологической ситуации в Западном Прибрежном районе, полученной этими методами. Так, состояние донных сообществ исследовалось только на четырех станциях, которые исключительно сложны для проведения мониторинговых работ по причине высокой гетеротопности природной среды и пестроты состава и распределения донных сообществ [1]. Следует учитывать, что, по данным биотестов, чувствительными к загрязняющим веществам, аккумулированным в донных отложениях исследованной акватории, оказались представители ракообразных (личинки жабronогого рака *A. salina*). На долю ракообразных в исследованных бентосных сообществах Западного Прибрежного района приходится только 12–13 % видового состава и несколько процентов суммарной биомассы [1]. Кроме того, поллютанты могли накапливаться в донных отложениях постепенно, и гидробионты, возможно, успели адаптироваться к достигнутым уровням загрязнения среды.

ВЫВОДЫ

По данным биотестирования, донные отложения южной части Баренцева моря характеризуются низким уровнем загрязнения. Токсичные донные отложения регистрировались преимущественно в Западном Прибрежном районе, что

указывает на более высокую загрязненность среды на этом участке. Результаты биотестирования согласуются с опубликованными данными химико-аналитических исследований. Вместе с тем в представленных в литературе сведениях о сообществах макрообентоса Западного Прибрежного района и южных районов Баренцева моря в целом отмечено их благополучное и не нарушенное состояние. Основным фактором, определившим отличия в оценках качества дон-

ных отложений Западного Прибрежного района, полученных с использованием методов биотестирования и биоиндикации, вероятно, является неравномерное распределение поллютантов в донных отложениях. Результаты проведенных исследований еще раз подтвердили перспективность использования методов биотестирования для оценки уровня загрязнения донных отложений морских акваторий с относительно низкими уровнями содержания поллютантов.

ПРИМЕЧАНИЯ

- ¹ Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых растворов. М.: РЭФИА: НИА–Природа, 2002. 118 с.
- ² ГОСТ Р 53910-2010 Вода. Методы определения токсичности по замедлению роста морских одноклеточных водорослей *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin и *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve. М.: Стандартинформ, 2010. 41 с.
- ³ ГОСТ Р 53886-2010 Вода. Методы определения токсичности по выживаемости морских ракообразных. М.: Стандартинформ, 2010. 35 с.
- ⁴ РД 52.24.635–2002 Проведение наблюдений за токсическим загрязнением донных отложений в пресноводных экосистемах на основе биотестирования. СПб.: Гидрометеоиздат, 2002. 29 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Восточная часть Баренцева моря: экологические исследования района Штокмановского ГКМ и инфраструктурных объектов / Под. общ. ред. В. В. Миносяна, О. В. Титова. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2015. 282 с.
2. Гуревич В. И. Современный седиментогенез и геэкология Западно-Арктического шельфа Евразии. М.: Научный мир, 2002. 134 с.
3. Денисенко С. Г. Информационная мера Шенона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Исследование фауны морей. 2006. Вып. 56 (64). С. 35–46.
4. Ильин Г. В. Распространение загрязняющих веществ в шельфовых морях Российской Арктики // Геология и геэкология континентальных окраин Евразии. Вып. 1. М.: ГЕОС, 2009. С. 124–163.
5. Котельянец Е. А., Овсянкий Е. И., Орехова Н. А., Коновалов С. К. Влияние геохимических характеристик донных отложений шельфовой зоны Украины на распределение тяжелых металлов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2013. Т. 27. С. 312–317.
6. Кузнецов А. П. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море // Труды института океанологии АН СССР. 1970. Т. 88. С. 50–80.
7. Кузнецов А. П. Экология донных сообществ Мирового океана (трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука, 1980. 244 с.
8. Новиков М. А., Жилин А. Ю. Динамика уровней загрязнения донных отложений Баренцева моря в последние десятилетие // Природные опасности: связь науки и практики: Материалы II Междунар. научно-практик. конф., Саранск 23–24 апреля 2015 г. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2015. С. 319–325.
9. Олькова А. С. Биотестирование в научно-исследовательской и природоохранной практике России // Успехи современной биологии. 2014. Т. 43. № 6. С. 614–622.
10. Проблемы химического загрязнения вод Мирового океана. Т. 5. Экологово-токсикологические аспекты загрязнения морской среды / Под. ред. С. А. Патина. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 116 с.
11. Соколова С. А., Старцева А. И. Экотоксикологические исследования в Двинском заливе Белого моря // Комплексные исследования экосистемы Белого моря: Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО, 1984. С. 94–104.
12. Щеголькова Н. М., Козлов М. Н., Данилович Д. А., Канцерова Т. А. Сравнительная оценка методов биотестирования речных и очищенных вод // Вода и экология: проблемы и решения. 2001. № 2. С. 2–8.
13. Anisimova N. A., Jørgensen L. L., Lyubin P. A., Manushin I. E. Mapping and monitoring of benthos in the Barents Sea and Svalbard waters: Results from the joint Russian-Norwegian benthic programme 2006–2008 // IMR-PINRO Joint Report Series. 2010. № 1. Р. 5–114.
14. Molvær J., Knutzen J., Magnusson J., Rygg B., Skei J., Sørensen J. Klassifisering av miljøkvalitet i fjorder og kystfjordvann. Veileddning // SFT Veileddning. 1997. Vol. 97. No 3. P. 1–36.
15. The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation (T. Jakobsen, V. K. Ozhigin, Eds.). Trondheim, Tapir Acad. Press. 2011. 825 p.

Gorbacheva E. A., Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (Murmansk, Russian Federation)

BIOASSAY FOR SEDIMENT POLLUTION ESTIMATION IN THE SOUTHERN AREAS OF THE BARENTS SEA

The results of an elutriate bioassay of sediment from the southern areas of the Barents Sea are presented. Unicellular *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin alga and brine shrimp *Artemia salina* L. larvae were used as test objects. Experiments revealed a higher sensitivity of *A. salina* larvae to pollutants present in the sediment from the studied sea areas. According to the bioassay data, sediments in the southern part of the Barents Sea show a low pollution level. Toxic sediments were mostly found in the western coastal area, which points to a highly polluted marine environment in this area. The bioassay results are consistent with the published data

of chemical analytical studies. Differences were noted in the quality estimations of the sediments in the western coastal area obtained by bioassay and bioindication methods. The research results confirmed the potential of bioassay for sediment pollution level estimation in sea areas with a relatively low level of pollutants.

Key words: bioassay, bottom sediments, the Barents Sea, toxicity, pollution, *Phaeodactylum tricornutum*, *Artemia salina*

REFERENCES

1. Eastern part of the Barents Sea: ecological investigations of the Shtokman gas and condensate field area and infrastructure facilities. (V. V. Minosyan, O. V. Titov, Eds.). Murmansk, 2015. 282 p. (In Russ.)
2. Gurevich V. I. Recent sedimentogenesis and environment on the Arctic shelf of Western Eurasia. Moscow, 2002. 134 p. (In Russ.)
3. Denisenko S. G. Shannon's information measuring and its application to the estimation of biodiversity (by the example of marine zoobenthos). *Explorations of the fauna of the seas*. 2006. Issue 56 (64). P. 35–46. (In Russ.)
4. Il'lin G. V. Pollutants distribution in the Russian Arctic shelf seas. *Geology and geoecology of Eurasian continental margins*. Issue 1. Moscow, 2009. P. 124–163. (In Russ.)
5. Kotelyanec E. A., Ovsyanyj E. I., Orehova N. A., Konovalov S. K. Influence of the geochemical characteristics of bottom sediments in Ukraine's shelf zone on the distribution of heavy metals. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. 2013. Vol. 27. P. 312–317. (In Russ.)
6. Kuznetsov A. P. Patterns of the bottom invertebrate trophic group distribution in the Barents Sea. *Trudy instituta okeanologii AN SSSR*. 1970. Vol. 88. P. 50–80. (In Russ.)
7. Kuznetsov A. P. Ecology of the bottom communities in the World Ocean (trophic structure of the marine bottom fauna). Moscow, 1980. 244 p. (In Russ.)
8. Novikov M. A., Zhilin A. Yu. Dynamics of contamination levels of the Barents Sea bottom sediments over the last decade. *Proc. II Int. Conf. "Natural hazards: links between science and practice"*. Saransk, 2015. P. 319–325. (In Russ.)
9. Ol'kova A. S. Bioassay in Russian research and environmental practices. *Biology Bulletin Reviews*. 2014. Vol. 43. No 6. P. 614–622. (In Russ.)
10. Problems of the World Ocean chemical pollution. Vol. 5. Ecological and toxicological aspects of marine pollution. (S. A. Patin, Ed.). Leningrad, 1985. 116 p. (In Russ)
11. Sokolova S. A., Startseva A. I. Ecotoxicological investigations in the Dvina Bay of the White Sea. *Complex studies of the White Sea ecosystem: collected papers*. Moscow, 1984. P. 94–104. (In Russ)
12. Shegolkova N. M., Kozlov M. N., Danilovich D. A., Kancerova T. A. Comparative evaluation of bioassay methods for river and treated water studies. *Voda i ekologiya: problemy i resheniya*. 2001. No 2. P. 2–8. (In Russ)
13. Anisimova N. A., Jørgensen L. L., Lyubin P. A., Manushin I. E. Mapping and monitoring of benthos in the Barents Sea and Svalbard waters: Results from the joint Russian-Norwegian benthic programme 2006–2008. *IMR-PINRO Joint Report Series*. 2010. № 1. P. 5–114.
14. Molvær J., Knutzen J., Magnusson J., Rygg B., Skei J., Sørensen J. Klassifisering av miljøkvalitet i fjorder og kystfarvann. *SFT Veiledning*. 1997. Vol. 97. No 3. P. 1–36.
15. The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation (T. Jakobsen, V. K. Ozhigina, Eds.). Trondheim, Tapir Acad. Press, 2011. 825 p.

Поступила в редакцию 21.06.2018

АЛЕКСАНДРА ГЕННАДЬЕВНА ГУДИНА
аспирант кафедры лесоводства и лесоустройства Высшей школы естественных наук и технологий, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
aleksandra-oblova@yandex.ru

ОЛЬГА НИКОЛАЕВНА ТЮКАВИНА
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры биологии, экологии и биотехнологии Высшей школы естественных наук и технологий, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
o.tukavina@narfu.ru

АНАЛИЗ ГОРИМОСТИ ЛЕСОВ ВЕЛЬСКОГО РАЙОНА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Вельский район Архангельской области, согласно статистическим данным, находится на первом по количеству лесных пожаров месте на протяжении 5 лет. Горимость лесов характеризовали относительной площадью пожаров (га на 1000 га), частотой пожаров (шт. на 1000 га) и средней площадью пожара в год (га). Рассмотрены факторы, влияющие на показатели горимости лесов: природная пожарная опасность, доля сосновых насаждений, продолжительность пожароопасного периода. Проанализировано распределение пожаров по целевому назначению и категориям защитных лесов, типам леса, по срокам возникновения, по дням недели и причинам возникновения. Наибольшей горимостью характеризуется зеленая зона. Наибольшая площадь выгорания характерна для сосновых долгомошных. Наибольшее число лесных пожаров приходится на середину июля и на выходные дни. Следовательно, если исключить молнии как единственный природный источник возникновения лесных пожаров, основным виновником пожаров в Вельском районе является человек. В связи с этим необходимо проводить большую работу с населением, устанавливать аншлаги и стенды, организовывать места отдыха и постоянно контролировать их, особенно в праздничные дни; в пожароопасный период перекрывать доступ в лес, устанавливая шлагбаумы.

Ключевые слова: лесные пожары, Архангельская область, пожароопасность, горимость

ВВЕДЕНИЕ

На территории Вельского района одним из основных факторов, вызывающих ослабление и гибель насаждений, являются лесные пожары. Охрана лесов от пожаров осуществляется с учетом их биологических и региональных особенностей, она включает комплекс организационных, правовых и других мер, направленных на предупреждение их возникновения и эффективную ликвидацию возгорания.

Потенциальная пожарная опасность и фактическая горимость лесов зависят от многих природных и антропогенных факторов. Наиболее значимыми факторами являются: породный и возрастной состав насаждений, накопление сухостоя и захламленности, тип леса или тип вырубки, развитость транспортной инфраструктуры, посещаемость лесов населением и культура поведения, отсутствие противопожарного обустройства территории, отсутствие дорог, большое удаление от населенных пунктов, трудности доставки технических средств на пожары, особенно тяжелой землеройной техники, оперативность обнаружения и тушения лесных пожаров.

Анализ данных о горимости лесов в течение пожароопасного периода позволит спланировать

оперативную работу лесопожарных служб, минимизировать материальные затраты и систематизировать работу лесопожарной техники, не допуская ее простой.

Целью работы являются анализ горимости лесов Вельского района Архангельской области за 5–7 лет и разработка рекомендаций, позволяющих принять профилактические меры по борьбе с лесными пожарами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исходными данными для анализа горимости лесов являлись акты лесных пожаров за 2010–2017 годы на территории Вельского района, а также статистические данные ГАУ Архангельской области «Единый лесопожарный центр» и АИС «Лесной Диспетчер».

Горимость лесов охарактеризована следующими показателями: относительной площадью пожаров (га на 1000 га), частотой пожаров (шт. на 1000 га) и средней площадью пожара в год (га) [4]. К факторам, влияющим на показатели горимости лесов, которые можно оценить, отнесем природную пожарную опасность, долю сосновых насаждений, продолжительность пожароопасного периода. Проанализировано

распределение пожаров по целевому назначению и категориям защитных лесов, типам леса, по срокам возникновения, по дням недели и причинам возникновения.

При обработке данных пользовались пакетом Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Территория Вельского района Архангельской области относится к Вельскому лесничеству, в состав которого входят 13 участковых лесничеств, 5 из которых разделены на участки.

Большая часть земель лесного фонда Вельского района относится к 4-му и 5-му классам пожарной опасности, соответственно 37,4 % и 43,3 %, где пожары возможны в периоды длительных засух. Наиболее опасные в пожарном отношении участки леса 1-го и 2-го классов занимают 12,2 % площади земель. В большинстве случаев преобладают низовые, беглые лесные пожары. Вероятность возникновения пожаров в лесах Вельского лесничества более высокая по сравнению с другими лесничествами области (рис. 1).

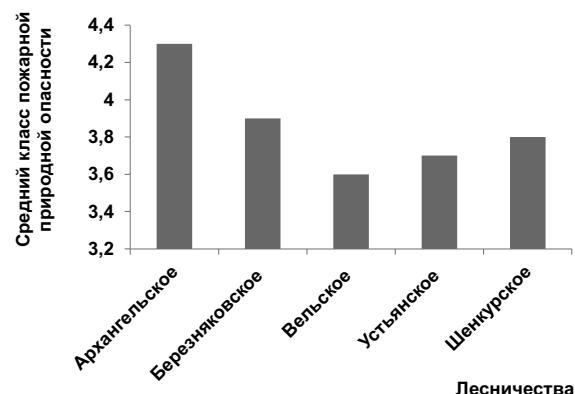


Рис. 1. Распределение лесничеств Архангельской области по классам природной пожарной опасности

Относительная площадь пожаров в Вельском районе на одном уровне с Архангельской областью (табл. 1). Однако частота пожаров в 2 раза больше по сравнению со средней по области. По классу пожарной опасности горимость в Вельском районе более высокая по сравнению со средней по области, что может объясняться большей долей сосновых насаждений.

Таблица 1

Среднегодовые показатели фактической горимости лесов за 2011–2017 годы

Субъект	Площадь пожара, га	Число пожаров, шт.	Относительная площадь пожаров, га на 1000 га	Частота пожаров, шт. на 1000 га	Средняя площадь одного пожара в год, га	Класс природной пожарной опасности	Доля сосновых насаждений, %
Архангельская область	2888	396	0,10	0,01	7,29	3,9	28,7
Вельский район	64,28	18	0,08	0,02	3,57	3,6	30,3

За период с 2011 по 2017 год на территории Вельского лесничества было зафиксировано 108 лесных пожаров на общей площади 225 га. При этом средняя площадь одного пожара составила 2,1 га. Наиболее пожароопасный период – с 2011 по 2012 год – связан с погодными условиями, недостаточной профилактикой, а также недостаточной комплектацией лесных участков средствами пожаротушения.

Общая площадь лесничества составляет 789 044 га. Из них 26 % лесов относится к защитным и ценным, 4 % леса выполняют функции защиты природных и иных объектов, 0,4 % составляют зеленые зоны, 12 % – эксплуатационные леса (Лесной план Архангельской области). Относительная площадь пожаров в зеленых зонах на порядок больше других категорий лесов (табл. 2). По сравнению с эксплуатационными лесами превышение составляет 198 раз. Следующей категорией по наибольшей относительной площади пожаров являются леса, выполняющие функции защиты природных и иных объектов,

и защитные леса. Та же динамика отмечается и в частоте пожаров. Наибольшая частота пожаров отмечается в зеленых зонах, что в 8–72 раза больше по сравнению с другими категориями лесов. Средняя площадь одного пожара наибольшая в зеленой зоне (11 га), наименьшая в эксплуатационных и защитных лесах (2,2 га). Следовательно, наибольшая горимость отмечается в зеленой зоне, которая характеризуется высокой рекреационной нагрузкой. Это указывает на то, что основной фактор в возникновении пожаров – антропогенный.

Наиболее распространенными в Вельском лесничестве являются сосняки средневозрастные брусничных и черничных типов. Наибольшей площадью, пройденной пожарами, характеризуются сосняки долгомошные (табл. 3). Стоит отметить, что сосняк лишайниковый относится к 1-му классу природной пожарной опасности, сосняк брусничный – ко 2-му классу, сосняк черничный – к 3-му классу, а сосняк долгомошный – к 4-му классу [2]. Большая площадь выгорания

в сосновках долгомошных по сравнению с черничными и брусничными может быть обусловлена удаленностью от населенных пунктов, плохой

транспортной обеспеченностью и доступностью, что снижает оперативность тушения лесных пожаров.

Среднегодовые показатели фактической горимости лесов разного целевого назначения за 2011–2017 годы

Целевое назначение лесов			
	Относительная площадь пожаров, га на 1000 га	Частота пожаров, шт. на 1000 га	Средняя площадь одного пожара в га
Задитные леса	0,13	0,07	2,0
Леса, выполняющие функции защиты природных и иных объектов	0,70	0,09	7,5
Зеленые зоны	7,90	0,72	11
Ценные леса	0,05	0,01	6,5
Эксплуатационные леса	0,04	0,02	2,4

Среднегодовая площадь пожара в зависимости от типа леса, 2011–2017 годы

Тип леса	Площадь, пройденная пожаром, га	Площадь пожара, %
Сосняк черничный	12,2	19
Сосняк брусничный	12,9	20
Сосняк лишайниковый	8,4	13
Сосняк долгомошный	19,3	30
Сосняк сфагновый	10,3	16
Сосняк кисличный	1,3	2
Сосняк травяно-болотный	–	–

В среднем пожароопасный сезон на территории Архангельской области (по фактической горимости) наступает после таяния снежного покрова и просыхания напочвенного покрова. Среднегодовая продолжительность его составляет 120–130 дней, со второй половины мая до сентября (рис. 2).

Наибольшее число лесных пожаров приходится на середину июля, что обусловлено сильной засушливостью этого периода. Однако конец мая не самый безопасный в пожарном отношении месяц, так как подсохшая прошлогодняя трава является легко воспламеняющимся материалом [3].

Большее количество лесных пожаров приходится на выходные дни, когда повышается активность посещения лесов и поселений (рис. 3). В связи с этим увеличивается также количество неучетных возгораний.

Официальными причинами пожаров за приведенный выше период (согласно составленным актам) являются: удар молний, неосторожное обращение с огнем (сжигание шпал), неконтролируемый пал травы, незатушенные костры,

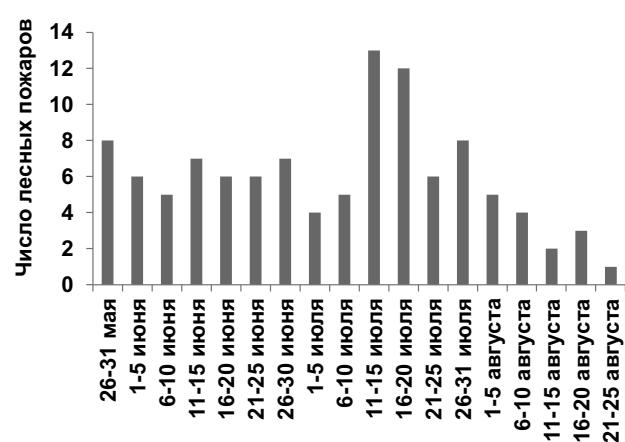


Рис. 2. Распределение лесных пожаров по срокам возникновения в Вельском районе, 2011–2017 годы

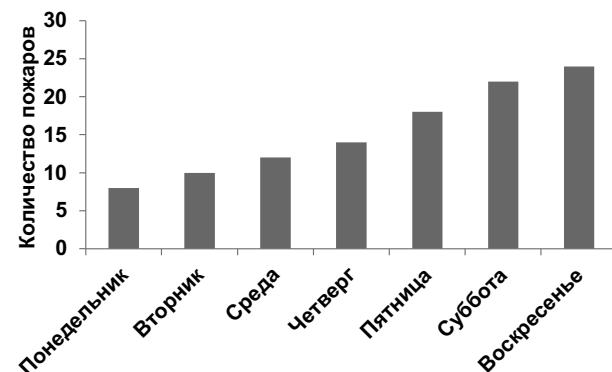


Рис. 3. Распределение лесных пожаров по дням недели, 2011–2017 годы

но чаще всего причины пожара не установлены (табл. 4). Достаточно распространены в Вельском районе пожары от гроз в июле – августе (в отдельные годы более 40 %), остальная часть приходится на человеческий фактор, в основном это палы сухой травы (в мае) и не-потушенные костры. Процент пожаров с невыявленными причинами остается высоким, что связано с трудностями по установлению причин их возникновения [1]. Пожары с невыясненными причинами приурочиваются к обширным лесным территориям.

Таблица 4
Причины возникновения пожаров, %

Причины	Год				
	2013	2014	2015	2016	2017
Нарушение правил пожарной безопасности в лесах населением и лесозаготовителями	35	30	41	52	46
Грозы	29	15	19	43	28
Ж/д транспорт и ЛЭП	1	6	7	2	3
Не установлены	35	49	33	3	11

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вероятность возникновения пожаров в лесах Вельского лесничества более высокая по сравнению с другими лесничествами области в связи с особенностями лесного фонда данной территории. Наибольшей горимостью характеризуется зеленая зона. Большая площадь выгорания в сосновых долгомошных по сравнению с черничными и брусничными обусловлена факторами, снижающими оперативность тушения лесных пожаров. Наибольшее число лесных пожаров приходится на середину июля и на выходные дни.

Следовательно, если исключить молнии как единственный природный источник возникновения лесных пожаров, существовавший еще в доисторические времена [1], основным виновником пожаров в Вельском районе является человек, его неосторожное обращение с огнем, вызванное небрежностью, халатностью, несознательным отношением к лесу. В связи с этим необходимо проводить большую работу с населением, устанавливать аншлаги и стенды, организовывать места отдыха и постоянно контролировать их, особенно в праздничные дни; в пожароопасный период перекрывать доступ в лес, устанавливая шлагбаумы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вакуров А. Д. Лесные пожары на Севере. М.: Наука, 1975. 100 с.
2. Каницкая Л. В. Лесная пирология: Учеб. пособие. Иркутск: БГУЭП, 2013. 206 с.
3. Мелехов И. С. Лесные пожары и борьба с ними. Архангельск: Северное краевое изд-во, 1935. 80 с.
4. Ольховка И. Э., Залесов С. В. Лесопожарное районирование лесов Курганской области и рекомендации по их противопожарному обустройству // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 5. С. 687–695.

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

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

INFLAMMABILITY OF THE VELSK FORESTRY IN THE ARKHANGELSK REGION

The article analyzes forest inflammability in the Velsky district of the Arkhangelsk Region, since this area, according to statistics, leads the list of regions with the largest number of forest fires per 5 years. Forest inflammability was characterized by a relative fire area (hectares burned per 1000 ha), the frequency of fires (number of fires per 1000 ha) and an average fire area (ha) per year. The following factors affecting the parameters of forest inflammability were considered: natural fire hazard, percentage of pine plantations, and fire season duration. The distribution of fires was analyzed by purpose, categories of protective forests, types of forest, period of occurrence, days of the week, and causes of occurrence. The green belt was shown to be characterized by the highest inflammability. The largest burnout areas are characteristic for polytric pine forests. Most of the forest fires occur in mid-July and on weekends. Therefore, if you exclude lightning as the only natural source of forest fires, human behavior turns out to be the main cause of fires in the Velsky district. In this regard, it is necessary to carry out extensive outreach work with the population, set up local information boards and stands, organize and constantly monitor recreation places, especially on holidays, as well as block access to forests by installing barriers during the fire danger season.

Key words: forest fires, Arkhangelsk Region, fire danger, inflammability

REFERENCES

1. Vakurov A. D. Forest fires in the European North of Russia. Moscow, 1975. 100 p. (In Russ.)
2. Kanitskaya L. V. Forest pyrology: a textbook. Irkutsk, 2013. 206 p. (In Russ.)
3. Melekhov I. S. Forest fires and fire-fighting. Arkhangelsk, 1935. 80 p. (In Russ.)
4. Ol'khovka I. E., Zalesov S. V. Forest fire zoning in the Kurgan Region and recommendations on fire-fighting arrangements. Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 2013. No 5. P. 687–695. (In Russ.)

НАДЕЖДА АЛЕКСАНДРОВНА ЕЛЬКИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

z_nat2003@mail.ru

КАЛЕНДАРЬ ПЫЛЕНИЯ АЛЛЕРГЕННЫХ РАСТЕНИЙ г. ПЕТРОЗАВОДСКА

Представлены результаты многолетнего аэропалинологического мониторинга на территории г. Петрозаводска с применением гравиметрического метода. Продолжительность сезона пыления в Петрозаводске составляет в среднем 18 декад с начала апреля до окончания сентября. Максимальное содержание в воздухе города пыльцевых зерен, обладающих аллергенными свойствами, зафиксировано в мае – июне – от 50 до 71 % от общего количества аллергенной пыльцы за сезон наблюдения. В аэропалинологическом спектре Петрозаводска аллергенными свойствами обладает пыльца растений 8 древесных и 6 травянистых таксонов: *Alnus* Mill., *Betula* L., *Pinus* L., *Populus* L., *Salix* L., *Ulmus* L., *Fraxinus* L., *Tilia* L., *Plantago* L., *Chenopodium* L., *Rumex* L., *Artemisia* L., *Urtica* L., *Poaceae* Barnh. По результатам исследований составлен календарь пыления аллергенных растений для Петрозаводска. Городской календарь пыления может быть использован врачами-аллергологами для уточнения причин возникновения поллиноза, а также для составления рекомендаций по озеленению городской территории.

Ключевые слова: аэропалинология, аллергенная пыльца, календарь пыления, г. Петрозаводск, поллиноз

ВВЕДЕНИЕ

Поллиноз (сенная лихорадка) чаще всего проявляется в весенне-летний и осенний периоды. Заболевание сезонно и связано с палинацией определенных видов растений. Повсеместно отмечается рост аллергических заболеваний, в том числе поллиноза. В разных странах мира поллинозами страдает от 0,2 до 40 % населения [13]. Поллиноз способен значительно влиять на качество жизни и часто требует дорогостоящего, длительного лечения [8]. Во флоре любого региона имеется ряд видов растений, продуцирующих аллергенную пыльцу, а на урбанизированных территориях часто встречаются интродуцированные или заносные виды растений, пыльца которых также проявляет аллергенную активность. Календарь пыления растений с аллергенной пыльцой, составленный для определенной климатогеографической зоны, позволит более точно сопоставлять начало палинации растений на конкретной территории с началом заболевания и установить группу пыльцевых аллергенов, на которые реагирует пациент.

С конца 80-х годов прошлого столетия создана международная аэропалинологическая служба для слежения за качественным и количественным составом пыльцевого дождя и составления прогнозов пыления наиболее распространенных аллергенных растений. До 2004 года аэропалинологическая станция МГУ (Москва) была единственной на территории Российской Федерации, производившей постоянный мониторинг по стандартной международной методике. В настоящее время ведутся исследования пыльцевых

спектров атмосферы и опубликованы календари пыления аллергенных растений для Москвы, Новосибирска, Рязани, Барнаула, Петрозаводска и других городов РФ [4], [7], [10], [11], [16], [17]. В Республике Карелия (Петрозаводск) аэропалинологический мониторинг начат с 2005 года [5], [6] и продолжается по настоящее время. На территории города представлено около трети видов флоры Карелии [1]. Уникальной особенностью города является сохранение на его территории мест произрастания многих аборигенных лесных, луговых, болотных, прибрежно-водных, скальных растений и ряда редких видов растений карельской флоры. В то же время многообразие вторичных экотопов – промышленных, транспортных, рудеральных, сегетальных, культурных и т. д. – дает возможность широкого распространения в городе адвентивных видов, расселения новых заносных и дичающих из культуры видов растений [12].

Цель исследования – проанализировать данные многолетнего аэропалинологического мониторинга в Петрозаводске и представить календарь пыления растений, продуцирующих аллергенную пыльцу.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В статье представлены результаты аэропалинологического мониторинга на территории Петрозаводска с 2009 по 2016 год и составлен календарь пыления растений, которые продуцируют пыльцу, обладающую аллергенными свойствами. Для выполнения исследования использованы методы аэропалинологического

и цитологического анализа [9]. Для улавливания пыльцевых зерен был использован гравиметрический метод, как наиболее удобный и простой. Гравиметрический пыльцеуловитель не требует подключения к электросети и может применяться практически везде. Несмотря на то что гравиметрический метод не позволяет оценить содержание пыльцы в единице объема воздуха, он дает точное представление о качественном составе пыльцевого спектра и динамике содержания пыльцевых зерен в воздушной среде, сроках начала и окончания пыления аллергенных растений.

Гравиметрический пыльцеуловитель Дюрама – это конструкция из двух металлических пластин диаметром 23 см, расположенных друг над другом на расстоянии 11,5 см. На нижней пластине на невысокой подставке находится улавливающая поверхность – предметное стекло с нанесенной на него тонким слоем смеси вазелина и воска. В соответствии с рекомендациями [9] прибор был установлен на высоте примерно 5 м на крыше нежилого сооружения в микрорайоне Древлянка Петрозаводска (пр. Лесной) на удалении не менее 0,5 км от парков и лесных массивов. Наблюдения проводились ежегодно с начала марта до конца октября. Замену стекла проводили один раз в 10 дней. За весь период наблюдения было исследовано более 190 аэропалинологических проб.

Каждая проба была препарирована с применением глицерин-желатины с сафранином. Все живые пыльцевые зерна окрашиваются сафранином в розовый цвет различной интенсивности, что значительно облегчает обнаружение, определение и подсчет пыльцевых зерен в препарате. Подсчет и идентификацию пыльцевых зерен в препаратах проводили под световым микроскопом (МИКМЕД-6) при увеличении х400. Нативные пыльцевые зерна близких видов под световым микроскопом очень схожи, и чаще всего таксономическая принадлежность пыльцы при аэропалинологических исследованиях может быть определена до рода, а в некоторых случаях – только до семейства [9].

В пробах определяли таксономическую принадлежность пыльцевых зерен и их количество. Для получения нормированных данных содержание пыльцы каждого таксона пересчитывали на 1 см². Для адекватной оценки содержания пыльцы в пробе необходимо исследовать не менее 20 % общей площади препарата [9], [15].

Из стандартного списка для аэропалинологического наблюдения [9], [14] были исключены некоторые таксоны, представители которых не произрастают или редки в Петрозаводске, а также растения, пыльцевые зерна которых в воздухе города фиксируются не ежегодно и в малых количествах (менее 1 п. з./см²/декада).

Календарь пыления аллергенных растений представлен в виде таблицы, где изменения со-

держания пыльцы в воздухе Петрозаводска за декаду показаны в градациях серого.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что пыльца растений, вызывающая поллиноз, обладает следующими свойствами: относится к анемофильным видам, широко распространенным в данном регионе; продуцируется в больших количествах; легкая, летучая, не превышающая в диаметре 35 мкм; имеет выраженные аллергенные свойства [9], [14].

Согласно литературным данным и нашим исследованиям, пыльца представителей 8 родов древесных растений (*Alnus* Mill., *Betula* L., *Pinus* L., *Populus* L., *Salix* L., *Ulmus* L., *Fraxinus* L., *Tilia* L.), 5 родов травянистых растений (*Plantago* L., *Chenopodium* L., *Rumex* L., *Artemisia* L., *Urtica* L.), а также семейства *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss) имеет выраженные аллергенные свойства, которые способны быть причиной поллиноза на изучаемой территории [2], [5].

Аэропалинологические наблюдения в Петрозаводске показали, что основной состав пыльцевого спектра в различные годы меняется несущественно, однако сроки, интенсивность и характер пыления могут значительно варьироваться. Сезон пыления чаще всего начинается с начала апреля (реже с конца марта) и продолжается до середины (реже до окончания) сентября. В различные годы наблюдения сроки наступления и продолжительность палинации изучаемых растений могут варьировать в среднем на 1–2 декады.

Общее количество пыльцевых зерен в разные сезоны пыления может отличаться в 1,5–2 раза. Минимальное количество пыльцы зафиксировано в 2009 году (5737 п. з./см²), максимальное – в 2012 году (11911 п. з./см²). В среднем суммарное количество пыльцы в сезоне пыления составляет 7000–8000 п. з./см².

В составе аэропалинологического спектра Петрозаводска всегда преобладает аллергенная пыльца (в среднем 89 %). На долю пыльцы древесных растений приходится 80 %. Помимо аллергенной пыльцы в пробах ежегодно фиксируется небольшое количество пыльцевых зерен, не имеющих выраженной аллергенной активности (*Picea*, *Apiaceae* и *Asteraceae* (кроме рода *Artemisia*)) – в среднем 6 %, а также поврежденные и пыльцевые зерна с неустановленной таксономической принадлежностью (около 5 %).

Пыльца растений 6 таксонов составляет основу аэропалинологического спектра: *Pinus*, *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Artemisia*, *Poaceae*. Средняя доля пыльцевых зерен растений данных таксонов составляет 84 % от общей суммы аллергенной пыльцы. Доминирующее положение занимает *Pinus* – 33 % и *Betula* – 32 %, доля пыльцы *Alnus* составляет 9 %, *Salix* и *Poaceae* – по 4 %, а меньше всего – 1,7 % – *Artemisia* (рис. 1).

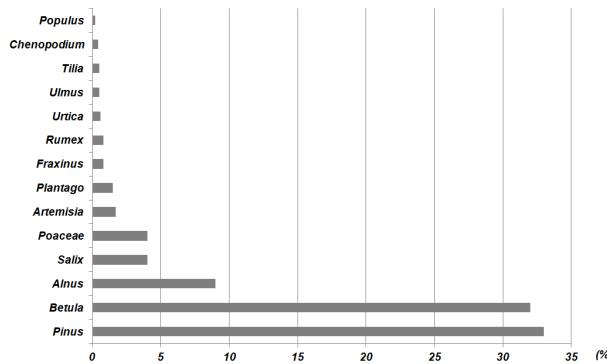


Рис. 1. Доля пыльцы растений различных таксонов в аэропалинологическом спектре г. Петрозаводска (в %)

Пыльцевые зерна *Betula*, *Alnus* и *Pinus* появляются в воздухе Петрозаводска на 1–4 декады раньше, чем начинается их пыление на территории города. Цветение бересклета, ольхи и раскрытие микростробил сосны в регионах Российской Федерации, расположенных южнее Республики Карелия [6], начинается в более ранний период. Благодаря летучести пыльца данных древесных растений способна перемещаться с воздушными массами на значительные расстояния [3]. Таким образом, наличие небольшого количества пыльцы растений указанных таксонов в ранний весенний период в аэропалинологическом спектре можно связать именно с этим фактом. Для растений остальных таксонов начало пыления практически совпадает со сроками их цветения.

Исходя из качественного и количественного состава пыльцы сезон пыления аллергенных растений на территории Петрозаводска можно разделить на три периода. Первый – весенний – период продолжается с начала пыления до конца мая, второй период – летний – с июня до окончания июля, третий – летне-осенний – с августа до окончания пыления аллергенных растений.

В первый период сезона пыления (апрель – май) в спектре встречается пыльца только древесных растений. Доминируют сережкоцветные. В среднем на первый период пыления приходится 22 % от общего количества аллергенной пыльцы за сезон наблюдения. Первыми в спектре одновременно фиксируется пыльца ольхи и бересклета. Количество пыльцевых зерен бересклета в среднем составляет около 40 % от всей пыльцы весеннего периода (рис. 2). Доля пыльцы ольхи – 35 %. Максимальные значения, как правило, достигаются в 3-й декаде мая. Чуть позднее фиксируется появление пыльцевых зерен различных видов ив (в среднем 15 %), а затем ясения (в среднем 3 %). Пыльца растений таких родов, как вяз, сосна и тополь (осина), присутствует в спектре в данный период в количестве, не превышающем 1 %. К наступлению 2-го периода пыления пыльцевые зерна ольхи выбывают из спектра, тогда как пыльца бересклета начинает более активно поступать в воздушную среду в связи с наступлением массового цветения на территории города.

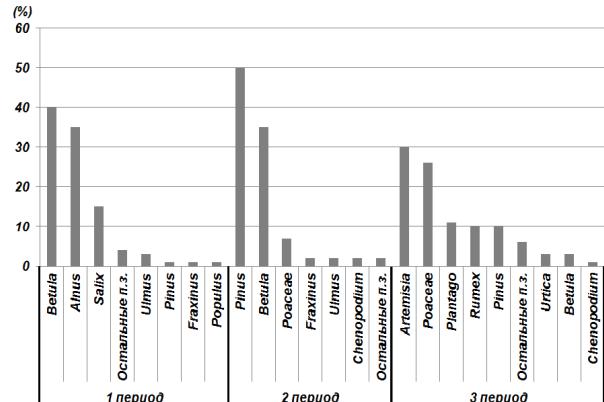


Рис. 2. Таксономическая характеристика периодов сезона пыления в г. Петрозаводске

Второй период сезона пыления (июнь – июль) более разнообразен в таксономическом отношении. В пыльцевом спектре появляется пыльца травянистых растений. В этот период количество аллергенной пыльцы в воздухе увеличивается более чем в 3 раза (в среднем 68 % от общегодовой суммы). Доминирует пыльца сосны (в среднем 50 % от суммы пыльцы второго периода), а доля бересклета составляет 35 % (см. рис. 2).

Ежегодно регистрируются два пика содержания пыльцевых зерен в воздухе (1-я и 3-я декады июня), что связано с продолжающимся массовым пылением бересклета, а затем раскрытием микростробил сосны и началом пыления злаков, подорожника, мари и мари. Кроме того, в незначительном количестве зафиксирована пыльца интродуцентов – вяза, ясения, цветущих на территории города в начале лета. Конец июня – период самого интенсивного пыления различных представителей семейства злаков. Кроме того, в пробах воздуха увеличивается количество пыльцевых зерен подорожника, мари, появляется пыльца щавеля, крапивы. К наступлению 1-й декады июля количество пыльцы древесных растений снижается, хотя они по-прежнему составляют основу спектра.

С наступлением третьего периода пыления (август – сентябрь) количество аллергенной пыльцы в воздухе города резко снижается и составляет в среднем 10 % от общегодовой суммы. Доминирует пыльца травянистых растений. Пыльцевые зерна полыни появляются в 1-ю декаду августа, ее доля ежегодно составляет не менее 30 % от суммы пыльцевых зерен третьего периода (см. рис. 2). Травы в спектре представлены также пыльцой злаков (в среднем 26 %), подорожника и щавеля (в среднем 11 % и 10 % соответственно). В незначительных количествах присутствует пыльца мари – около 1 %. Содержание пыльцевых зерен древесных растений в этот период уже невелико. Регистрируются только пыльцевые зерна сосны (до 10 %) и бересклета (до 3 %). Сезон пыления заканчивается, как правило, в конце сентября с наступлением заморозков и холодов.

Длительность нахождения в воздушной среде пыльцевых зерен растений различных таксонов

составляет от 1 до 16 декад. Продолжительность пыления таких растений, как липа, вяз, ясень, составляет в среднем 1–3 декады. На территории Петрозаводска эти роды представлены 1–3 видами, зацветающими одновременно. Длительность пыления таксонов *Populus*, *Rumex*, *Salix* может продолжаться до 8 декад. Зацветание растений происходит поочередно, но без специальной обработки, невозможной в случае аэропалинологического мониторинга, пыльцевые зерна близкородственных видов трудноразличимы под световым микроскопом и чаще всего определяются как единый палинотип. Пыльца злаков может оставаться в составе

спектра еще дольше (7–12 декад), в том числе и за счет того, что цветение данных растений после скашивания газонов и дворовых территорий может возобновляться. Самое продолжительное время в воздухе Петрозаводска присутствует пыльца бересклета и сосны (11–16 декад), что, по-видимому, можно связать с большой пыльцевой продуктивностью данных растений, хорошими аэродинамическими свойствами пыльцевых зерен, а также подъемом пыльцы ветром с поверхности почвы [3], [11], [15].

Результатом многолетних аэропалинологических исследований стал календарь пыления аллергенных растений для Петрозаводска (рис. 3).

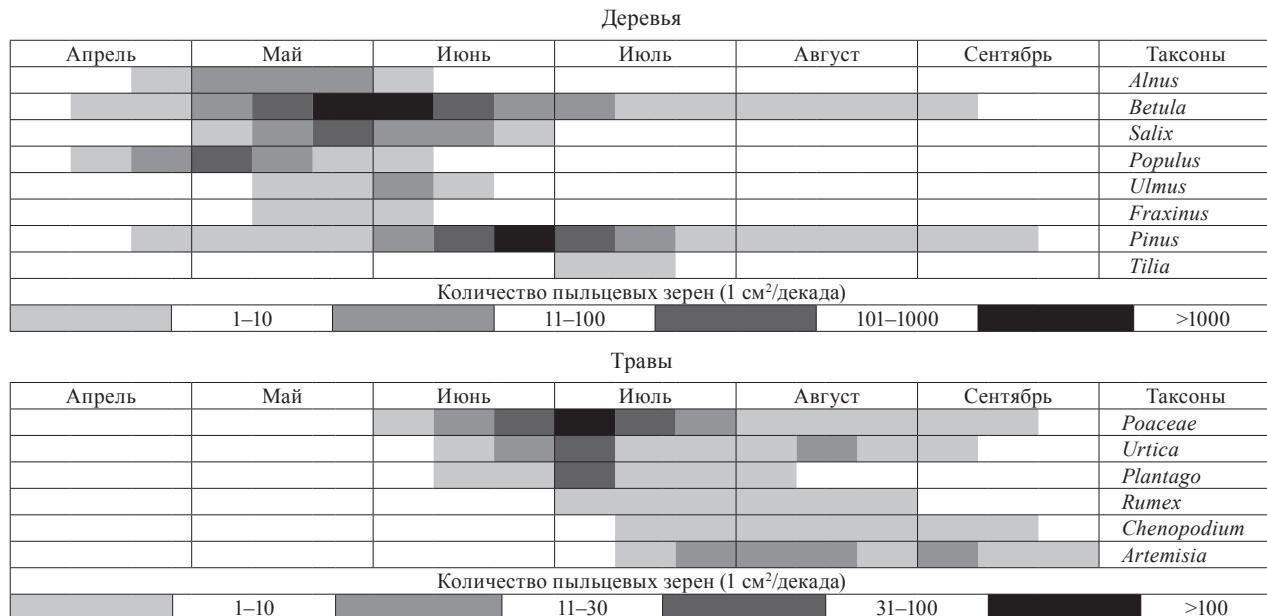


Рис. 3. Календарь пыления аллергенных растений для г. Петрозаводска (2009–2016 годы)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аэропалинологические исследования позволяют установить не только систематическую принадлежность пыльцевых зерен, но и сроки появления, динамику содержания пыльцы в воздухе по периодам пыления и месяцам сезона наблюдения. Многолетний мониторинг воздушной среды Петрозаводска показал, что состав пыльцевого спектра практически не меняется, однако сроки, интенсивность и характер пыления растений могут значительно варьировать. В течение полуго-да в атмосфере города присутствуют пыльцевые зерна, обладающие аллергенными свойствами. Максимальное содержание пыльцы в атмосфере наблюдается в мае и (или) июне. Количество аллергенной пыльцы в данные месяцы составляет не менее 50 % от общего количества за сезон на-

блодения, но может достигать и больших величин (71 %). Второй по насыщенности атмосферы аллергенной пыльцой месяц – июль (в среднем 20 %). Самое низкое содержание пыльцы в атмосфере наблюдается в сентябре (в среднем 2 %). Большинство видов растений, которые продуцируют аллергенную пыльцу, – аборигенные и повсеместно произрастают в Петрозаводске и в его окрестностях.

Локальный календарь пыления дает возможность врачам-аллергологам более точно диагностировать поллинозы на территории Петрозаводска и близлежащих населенных пунктов. Кроме того, озеленение и благоустройство городской территории с учетом знаний об аллергенных растениях будет способствовать улучшению качества жизни пациентов и более эффективной профилактике аллергических заболеваний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипина Г. С., Венжик Ю. В., Тойвонен И. М. Конспект флоры сосудистых растений г. Петрозаводска. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 110 с.
2. Беклемишев Н. Д., Ермекова Р. К., Могикевич В. С. Поллинозы. М.: Медицина, 1985. 240 с.
3. Головко В. В. Экологические аспекты аэропалинологии: Аналит. обзор / СО РАН. Ин-т химической кинетики и горения; ГПНТБ. Новосибирск, 2004. 107 с.

4. Головко В. В., Кученогий К. П., Бизин М. А., Попова С. А. Изменчивость счтной и массовой концентрации пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля летом в окрестностях г. Новосибирска // Оптика атмосферы и океана. 2013. № 3. С. 196–202.
5. Елькина Н. А. Состав и динамика пыльцевого спектра воздушной среды г. Петрозаводска. СПб., 2008. С. 11–13.
6. Елькина Н. А. Аэропалинологические исследования. Состав и динамика пыльцевого спектра воздушной среды г. Петрозаводска. LAP – Lambert Academic publishing, раздел «Экология», 2011. 156 с.
7. Именитова А. С., Пупышева С. А., Жукова И. А. Анализ таксономического состава и динамики аэропалинологического спектра Северо-Востока Русской равнины // Научно-методический электронный журнал «Концепт». 2016. Т. 15. С. 871–87 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://e-koncept.ru/2016/96088.htm> (дата обращения 12.10.2018).
8. Клиническая аллергология и иммунология. Руководство для практикующих врачей / Под ред. Л. А. Горячкиной, К. П. Кашкина. М.: Миклоп, 2009. С. 351–362.
9. Мейер-Меликян Н. Р., Северова Е. Э., Гапочка Г. П., Полевова С. В., Бовина И. Ю. Принципы и методы аэропалинологических исследований. М.: Изд-во МГУ, 1999. 49 с.
10. Ненашева Г. И. Аэропалинологический мониторинг алергенных растений г. Барнаула: Монография / Ин-т водн. и экол. проблем СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. 132 с.
11. Посевина Ю. М., Иванов Е. С., Северова Е. Э. Палиноэкологическая оценка качества атмосферного воздуха // Вестник РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2010. № 5. С. 15–22.
12. Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированные списки видов) / Под ред. Г. С. Антипиной. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 208 с.
13. Терехова Е. П. Современные методы лечения сезонной аллергии: роль антигистаминных препаратов // Аллергология и иммунология. 2017. № 1 (7). С. 28–35.
14. Allergy service Guide in Europe. (S. Nilsson, F. Th. M. Spieksma, Eds.). Swedish Museum of Natural History, 1994. 124 p.
15. Emberlin J. Aerobiology, aerodynamics and pollen sampling // Postepy Dermatologii i Alergologii XX. 2003. No 4. P. 196–199.
16. Severova E., Volkova O. Variations and trends of Betula pollen seasons in Moscow (Russia) in relation to meteorological parameters // Aerobiologia. 2017. Vol. 33. Issue 2. P. 253–264.
17. Volkova O., Severova E., Nosova M. Six years of observation of airborne and deposited pollen in central European Russia: first results // Grana. 2016. Vol. 55. Issue 4. P. 311–318.

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

POLLEN CALENDAR OF ALLERGENIC PLANTS IN PETROZAVODSK

The article presents the results of long-term aeropaliynological monitoring in the territory of Petrozavodsk using the gravimetric method. The average duration of the pollen season in Petrozavodsk is 18 decades – from the beginning of April to the end of September. The maximum content of allergen pollen in the city air was recorded in May and June – from 50 % to 71 % of the annual amount of allergenic pollen. In the aeropaliynological spectrum of Petrozavodsk, the pollens of the following 8 trees and 6 herbaceous taxa have allergenic properties: *Alnus* Mill., *Betula* L., *Pinus* L., *Populus* L., *Salix* L., *Ulmus* L., *Fraxinus* L., *Tilia* L., *Plantago* L., *Chenopodium* L., *Rumex* L., *Artemisia* L., *Urtica* L. and *Poaceae* Barnh. Based on the results of the study, an average pollen calendar for Petrozavodsk was compiled. The local pollen calendar can be used by allergists to clarify the reasons for pollinosis, as well as to draw up recommendations on the greening of urban areas.

Key words: aeropaliynology, allergenic pollen, pollen calendar, Petrozavodsk, pollinosis

REFERENCES

1. Antipina G. S., Venzhik Yu. V., Tojvonen I. M. Summary of the vascular flora in Petrozavodsk. Petrozavodsk, 2001. 110 p. (In Russ.)
2. Beklemishev N. D., Ermekova R. K., Mogilevich V. S. Pollinosis. Moscow, 1985. 240 p. (In Russ.)
3. Golovko V. V. Ecological aspects of aeropaliynology: analytical review. Novosibirsk, 2004. 107 p. (In Russ.)
4. Golovko V. V., Kuchengij K. P., Bizin M. A., Popova S. A. Variability of the number and mass concentration of the pollen component of the summer atmospheric aerosol around the city of Novosibirsk. *Atmospheric and Oceanic Optics*. 2013. No 3. P. 196–202. (In Russ.)
5. El'kina N. A. Composition and dynamics of pollen spectrum in the air environment of Petrozavodsk. St. Petersburg, 2008. P. 11–13. (In Russ.)
6. El'kina N. A. Aeropaliynological research. Composition and dynamics of pollen spectrum in the air environment of Petrozavodsk. LAP – Lambert Academic publishing. Ecology Series, 2011. 156 p. (In Russ.)
7. Imenitova A. S., Pupysheva S. A., Zhukova I. A. Analysis of the taxonomic composition and dynamics of the aeropaliynological spectrum in the north-east of the Russian Plain. *Nauchno-metodicheskiy elektronnyy zhurnal “Koncept”* [Scientific and methodological electronic journal “Концепт”]. 2016. Vol. 15. P. 871–875. Available at: <http://e-koncept.ru/2016/96088.htm> (accessed 12.10.2018) (In Russ.)
8. Clinical allergology and immunology. A guide for practicing physicians. (L. A. Gorjachkina, K. P. Kashkin, Eds.). Moscow, 2009. P. 351–362. (In Russ.)
9. Mejer-Melikjan N. R., Severova E. E., Gapochka G. P., Polevova S. V., Bovina I. Yu. Principles and methods of aeropaliynological research. Moscow, 1999. 49 p. (In Russ.)
10. Nenashova G. I. Aeropaliynological monitoring of allergenic plants in Barnaul: monograph. Novosibirsk, 2013. 132 p. (In Russ.)
11. Posevina Yu. M., Ivanov E. S., Severova E. E. Palynoecological assessment of air quality. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2010. No 5. P. 15–22. (In Russ.)
12. Plants and lichens of Petrozavodsk (annotated lists of species). (G. S. Antipina, Ed.). Petrozavodsk, 2010. 208 p. (In Russ.)
13. Terehova E. P. Modern methods of treating seasonal allergies: the role of antihistamines. *Allergology and Immunology*. 2017. No 1 (7). P. 28–35. (In Russ.)
14. Allergy Service Guide in Europe. (S. Nilsson, F. Th. M. Spieksma, Eds.). Swedish Museum of Natural History, 1994. 124 p.
15. Emberlin J. Aerobiology, aerodynamics and pollen sampling. *Postepy Dermatologii i Alergologii XX*. 2003. No 4. P. 196–199.
16. Severova E., Volkova O. Variations and trends of Betula pollen seasons in Moscow (Russia) in relation to meteorological parameters. *Aerobiologia*. 2017. Vol. 33. Issue 2. P. 253–264.
17. Volkova O., Severova E., Nosova M. Six years of observation of airborne and deposited pollen in central European Russia: first results. *Grana*. 2016. Vol. 55. Issue 4. P. 311–318.

Поступила в редакцию 12.03.2018

ОЛЬГА СЕРГЕЕВНА ЛАВРУКОВА

кандидат медицинских наук, доцент кафедры анатомии, топографической анатомии и оперативной хирургии, патологической анатомии, судебной медицины Медицинского института, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
olgalavrukova@yandex.ru

АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ ПРИХОДЬКО

начальник ГБУЗ Республики Карелия «Бюро судебно-медицинской экспертизы» (Петрозаводск, Российская Федерация)
andrey_prihodko@list.ru

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
slyabzina@petrsu.ru

РАЗЛОЖЕНИЕ ТРУПОВ КРУПНЫХ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННЫХ БИОЦЕНОЗОВ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ*

Статья посвящена изучению процесса разложения трупа крупного животного (домашней свиньи *Sus scrofa domesticus* L.). Работа проводилась в условиях естественных биоценозов севера Европейской части России. Проанализировано изменение тканей объектов при их декомпозиции, роль некробионтов, участвующих в деструкции органического материала. Во всех случаях выделено несколько стадий разложения и установлено, что изменение тканей, характерное для каждой из них, приводит к хорошо выраженному последовательному заселению некрофильными насекомыми. Прослеженная последовательность разрушения трупа применима только к телам, имеющим доступ для данной группы животных.

Ключевые слова: труп, разложение, стадии, некробионты, сукцессия, судебная энтомология

ВВЕДЕНИЕ

Мертвое тело на самом деле далеко не так мертвое, как кажется: в нем живут и развиваются микроорганизмы, некробионты. Разлагающийся труп представляет собой специфическую экосистему, эволюционирующую во времени. Комплекс процессов, происходящих в организме после смерти, обладает широким диапазоном переменных, связанных как с самим трупом, так и со средой, окружающей его.

Исследования, посвященные разложению трупов крупных животных, в большей части рассматриваются в контексте судебной энтомологии, в задачи которой входит подробное изучение видового состава некробионтов в различных типах биоценозов, морфологическое состояние тканей трупа, изменяющихся в процессе разложения, и сукцессия насекомых. Например, многочисленные исследования, проведенные в Европе [16] и США [11], дают возможность использовать энтомологические данные в судебно-медицинской практике для определения давности наступления смерти и доказательств вероятности перемещения трупа. Имеющиеся сведения по судебно значимым аспектам биологии и экологии некрофильных членистоногих севера Европейской части России – Ленинградской области и Карелии [1], [3] – также позволяют применять энтомологический способ

и устанавливать продолжительность постмортального интервала в экспертных случаях [4], [6].

Целью данной работы являлось изучение процесса разложения трупов крупных животных, его стадий и соответствующей им смены состава некрофильных насекомых в условиях естественных биоценозов севера Европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в течение 2015–2017 годов на севере Европейской части России, в южной Карелии (Прионежский район, Лососинное, 61.3° с. ш., 34.0° в. д.). Район характеризуется преобладанием старых (до 140 лет) еловых лесов с елью обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирской (*P. obovata* Ldb.), в подросте преобладают береза повислая, ольха серая. Открытые биоценозы представлены большей частью болотами, меньше – влажноразнотравными лугами, которые, как правило, граничат с ельниками.

Для изучения некрофильных насекомых использовали десять трупов домашней свиньи (*Sus scrofa domesticus* L.) массой 45–100 кг. Умерщвление животных производилось на скотобойне без нарушения анатомической целостности кожных покровов. Тушки были размещены на влажноразнотравных лугах (рис. 1А, Б, В) и в ельниках черничных (рис. 1Г, Д, Е) в различные сезоны года (таблица).

Характеристика трупных приманок и дата закладки в исследуемых биотопах

Биотоп	Масса трупа	Дата закладки
Влажноразнотравный луг	80	05.06.2015
	82	20.06.2015
	75	06.06.2017
	90	19.07.2017
	55	16.08.2017
Ельник черничный	75	05.06.2015
	100	21.06.2016
	65	31.05.2017
	45	21.07.2017
	70	29.08.2017



Рис. 1. Объекты исследования, размещенные в разных биотопах района исследования: А, Б, В – влажноразнотравные луга, Г, Д, Е – ельники черничные

Методика постановки опытов описана нами ранее [2]. Приманку помещали в металлическую клетку ($120 \times 80 \times 60$ см, размер ячей сверху и сбоку 10 см, снизу 20 см), которая прочно фиксировалась с помощью длинных прутьев. Только такие меры защиты позволяют уберечь приманку от позвоночных падальщиков и провести длительные эксперименты.

Наблюдения за изменением состояния тканей трупа проводили систематически. Фиксировали состояние участков поверхности тела, включая естественные отверстия, слизистые поверхности, наличие и характер запахов, исходящих от трупа, состояние ранних, а затем и поздних трупных явлений, таких как гниение, признаки выраженного действия влаги, следы воздействия животных, скелетирование и др.

Для отлова летающих насекомых, привлеченных запахом разлагающейся органики, использовали пирамидальную ловушку; для сбора напочвенных насекомых – пол-литровые банки, заполненные наполовину водой, которые размещали на расстоянии до 0,5 м от трупа.

Сбор материала проводили в весенне-осенний период 2015–2017 годов. В течение периода исследования вели количественный учет, собирая около 5–10 % от всех присутствующих

некрофильных насекомых на трупе, его ложе и пойманных в ловушки. Исключением являлись муравьи, которые находились в большом количестве, учитывалось только их присутствие. Сбор проводили регулярно, три раза в неделю, в течение месяца после закладки и в дальнейшем один раз в неделю. Наблюдения велись до полного разложения. Личинок насекомых (двукрылых, жестокрылых), собранных с трупа, доращивали в лабораторных условиях в термостате на кусочках куриной или говяжьей печени, рыбе либо на фрагментах гниющей органики, собранной непосредственно с приманки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При разложении трупов крупных животных в условиях естественных биоценозов прослеживается последовательная смена четырех стадий с характерными для каждой изменениями тканей трупа, которым соответствует определенный видовой состав некробионтов.

Первая стадия – преобладание микробного разложения, начинается с момента биологической смерти и продолжается в чистом виде до развития гнилостной эмфиземы. Экосистема трупа в это время состоит в основном из бактерий, обитающих и в живом человеческом организме, процесс разрушения трупа происходит за счет его гниения. Данную стадию, в зависимости от внешнего вида трупных тканей, можно подразделить на этап «свежего» трупа (рис. 2А), когда гниение визуально незаметно, и этап развития ранних гнилостных изменений. Первые признаки путрификации в виде появления не резко выраженного трупного запаха и зеленоватого окрашивания кожи живота наблюдались при расположении трупа на лугу к концу 2-х суток с момента наступления смерти, в лесу – к 3–4-м суткам (рис. 2Б). Появление трупного запаха связано с тем, что микроорганизмы, существующие в кишечнике, после наступления смерти продолжают жизнедеятельность (к ним добавляются и анаэробы) и выделяют гнилостные газы, в состав которых входит и сероводород. Кроме того, газы, проникнув через стенки кишечника и в кровеносные сосуды, соединяясь с гемоглобином крови, миоглобином мышц, образуют сульфогемоглобин и сульфмиоглобин, обуславливающие грязно-зеленый цвет кожных покровов трупа и его внутренних органов. Накопление газов в кишечнике и брюшной полости трупа сопровождалось увеличением объема живота и некоторым напряжением передней брюшной стенки, определяемым пальпаторно в среднем уже через 24 часа после наступления смерти.

Первую кладку мух р. *Lucilia* регистрировали через несколько часов, а в последующий день появились *Protophormia terraenovae* и превалировали в большом количестве – около 74 % от общего состава (рис. 3А). Самки их активно откладывали яйца на слизистые участки, забираясь глубоко внутрь носовой и ротовой полостей либо

около ресниц. Все это позволяло личинкам младших возрастов быстро перейти на питание мягкими тканями трупа. Со временем видовой состав увеличивался – на приманках и в ловушках регистрировали мух *Calliphora spp.* и *Cyathomyia mortuorum*.



Рис. 2. Изменение состояния трупа в процессе разложения:
А – «свежий» труп, Б – зеленоватое окрашивание кожи живота передней брюшной стенки, В – отложения яиц и личинки двукрылых на поверхности трупа, Г – трупная эмфизема, Д – частичное скелетирование, Е – практически полная утилизация тканей тела

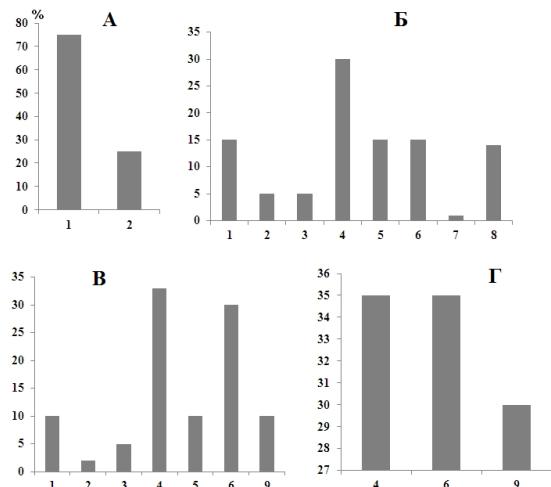


Рис. 3. Присутствие основных видов насекомых-некробионтов на разных стадиях разложения:
А – преобладание микробного разложения, Б – активное разложение трупа насекомыми, В – позднее разложение, Г – скелетирование. 1 – *Protophormia terraenovae*, 2 – *Lucilia spp.*, 3 – *Muscina assimilis*, 4 – *Piophilidae*, 5 – *Sciodrepoides watsoni*, 6 – *Necrobia violacea*, 7 – *Silphidae*, 8 – *Athet aeneipennis*, 9 – *A. subtilis*

Вторая стадия – активное разрушение трупа насекомыми. В начале данной стадии, примерно с 4–6-х суток посмертного периода, трупы стали увеличиваться в размерах («гигантский труп») за счет раздутия их гнилостными газами (трупная эмфизема) (рис. 2Г). Голова без резкой границы переходила в туловище, веки раздувались гни-

lostными газами. Глазные яблоки выпирали из орбит, приобрели грязно-красную окраску, а увеличенный вследствие гниения язык не помещался в полости рта. Под давлением гнилостных газов у самцов увеличивался половой член и мошонка. Из отверстий носовых ходов, а затем и рта выделялась грязно-красная гнилостная жидкость, из зияющего заднепроходного отверстия – каловые массы. Кожные покровы похрустывали при ощупывании за счет накопления гнилостных газов в подкожной жировой клетчатке, на всем протяжении приобрели зеленоватую окраску, на некоторых участках определялась гнилостная венозная сеть. Появление ее объясняется присутствием молекул сульфогемоглобина в застоявшейся крови, что придает коже вид, характерный для трупа, находящегося в стадии активного гниения. По мере нарастания в теле давления газов на поверхности кожи, особенно живота, появились надрывы, после чего большие участки кожи отделялись и провисали, едва удерживаясь на распадающейся основе. На некоторых участках тела наблюдалась отслойка эпидермиса и появление пузырей, заполненных грязно-красной гнилостной зловонной жидкостью. Через несколько дней с момента образования пузыри разрывались, образуя участки, лишенные поверхностного слоя кожи. На 3-й неделе посмертного периода ткани осклизнялись, при потягивании – легко разрывались. Разжижение тканей трупа наблюдалось раньше в нижележащих частях тела. Кожа и мышцы расплывались и сползали с костей, превращаясь в зловонную тягучую жидкую массу. За ними стекали разжиженные внутренние органы. В конце концов, на 4-й неделе посмертного периода, когда газы покинули труп, а разжиженные, пенистого вида ткани вытекли из анального и других отверстий организма, посмертных разрывов кожи на других его частях, он стал полностью открытым окружающей среде.

В течение всего периода наблюдалось увеличение количества посетителей трупа, в конце этой стадии достигшее максимума. Большинство присутствующих двукрылых откладывали яйца или отрождали личинок, постепенно заполняя всю поверхность туловища (рис. 2В). Среди имаго двукрылых доминировали *Parapiophila vulgaris*, *Fannia spp.*, *Hydrotaea spp.*. Численность мух *P. terraenovae* в этот период была невысокой, но их личинки преобладали среди других (рис. 3Б). Доступ некрофильных насекомых во внутреннюю полость способствовал очень быстрой утилизации мягких тканей, и через неделю от трупа оставались лишь отдельные фрагменты (шерсть, кости). В этот период в ложе встречались личинки щелкунов (*Prosternon tessellatum*).

На этой стадии широко представлены различные трофические группы насекомых: некро-, сапро-, зоофагов и паразитоидов, такое разнообразие приводило к быстрой утилизации мягких тканей. Кроме того, личинки двукрылых выделяли пищеварительные ферменты и активно перемещались, делая в трупе многочисленные

отверстия. Все это приводило к его размягчению и нарушению целостности. Жесткокрылые появлялись на трупе на два-три дня позже, чем двукрылые, и в процессе разложения также наблюдалась смена их видового состава. Появление жуков было связано как с состоянием трупных тканей, так и присутствием других посетителей, которые непосредственно являются для них пищей. Например, жуков из родов *Oiceoptoma*, *Tachinus*, *Geotrupes* привлекали слегка подгнившие мягкие ткани, а представителей из родов *Philonthus* отлавливали, когда на трупе биомасса личинок двукрылых была наибольшей. Однако некоторые виды жуков (*Necrobia violacea*, *Arocatus nigrita*, *Sciodrepoides watsoni*, *Atheta aeneipennis*) и мух (*Stearibia nigriceps*), а также муравьи на трупах находились в течение всего периода разложения.

На данной стадии экосистема трупа проявляла себя особенно бурно: он превратился в эпицентр жизнедеятельности микробов и насекомых, а также представлял значительный интерес для позвоночных – падальщиков. Следует обратить внимание на тот факт, что в этот период микробы «перемешиваются» между собой – прилетающие мухи не только откладывают яйца, но и приносят с собой «свои» бактерии, а уносят «чужие». Разжиженные ткани, вытекающие наружу, осуществляют бактериальный обмен между мертвым организмом и почвой, на которой он лежит, и все больше представителей танатомикробиома начинают обнаруживаться в окружающей почве. Кроме того, мухи привлекают хищников – жуков, клещей, муравьев, ос и пауков, которые питаются их яйцами и личинками. В целом стадия характеризуется быстрым уничтожением основной массы тканей трупа личинками мух, жизнедеятельность которых на трупе продолжалась 1–1,5 месяца.

Третья стадия – позднего разложения – продолжалась до окончания летнего сезона. Трупы находились в состоянии частичного скелетирования с сохранением подсохшей кожи и костей, соединенных между собой связочным аппаратом. Наблюдалось постепенное уничтожение остатков всех тканей, кроме костной (рис. 2Д). Цвет костей варьировал от светло-желтого до коричневато-желтого, на ощупь они были влажными, тяжелыми, на их суставных поверхностях была частично сохранина хрящевая ткань в виде легко отслаивающихся фрагментов. На некоторых костях наблюдались фрагменты мягких тканей в состоянии жировоска.

На этой стадии численность и разнообразие нектробионтов на лугу постепенно снижались, тогда как в лесу количественные показатели продолжали оставаться высокими еще около месяца. Процессы деструкции наружных покровов и сухожилий происходили за счет насекомых, питающихся обезвоженными органическими веществами: личинок жуков (рр. *Thanatophilus*, *Creophilus*, *Philonthus*) и двукрылых (*Stearibia nigriceps*). К концу этой стадии численно преобладали *Parapiophila vulgaris*, *Necrobia violacea* и *Atheta subtilis* (рис. 3В). В поздний период обильная плесень на останках привлекала *Tachinus laticollis* и жуков из р. *Atheta*.

Четвертая стадия – полного скелетирования – самая продолжительная среди всех, длится годы и оканчивается полным разрушением костей. Ее можно разделить на этап разрушения органических веществ кости (коллагена) и этап разрушения минеральной основы кости (гидроксиапатита и соединений кальция), который начинается после разложения всех ее органических веществ и продолжается до полного разрушения. В наших экспериментах на трупах, расположенных на лугу, и в течение двух лет наблюдений не завершилась полная утилизация трупных останков свиньи, и в ложе оставались клочки шерсти, кости скелета и черепа, ребра (рис. 2Е). На костях отсутствовали какие-либо мягкие ткани, кости были сухими, легкими, относительно хрупкими на ощупь.

На последних этапах в утилизации участвовала лишь небольшая группа некробионтов, на следующий год на останках шерсти, роговых частях, костях регистрировали жуков и их личинок из сем. Cleridae, Nitidulidae, Histeridae. В почве ложа трупа присутствовали личинки и puparia мух *Stearibia nigriceps*, *Parapiophila vulgaris* (рис. 3Г). Напротив, личинок мясных мух на останках и ложе трупа никогда не регистрировали. Это малочисленные виды насекомых, которые питались остатками от предыдущих групп насекомых (частями куколок, экскрементами и т. п.), и их диагностическое значение мало. Большее значение в этот довольно длительный временной промежуток приобретают специфические группы микроорганизмов, отвечающих за утилизацию коллагена в составе костей и минерализацию кальция (диагенез костных останков).

ОБСУЖДЕНИЕ

Естественное разрушение трупа – необратимый процесс, продолжительный во времени и непрерывный. В настоящее время существует большое количество точек зрения на то, сколько стадий он в себя включает. Например, Н. F. Howden [13] выделял всего лишь 2 стадии, М. E. Fuller [8] – 3, Н. B. Reed [20], L. F. Jiron и V. M. Cortin [14], Lamia A. A. Galal с соавт. [9] – 4 стадии разложения. Другие авторы предлагают выделять 5 стадий, в основном за счет деления какой-то из вышеописанных стадий на две. Наконец, J. A. Payne [9] предлагал 6 стадий разложения трупа. М. И. Марченко [3], проводя большое количество экспериментов с трупами животных (собак) в умеренной зоне (Ленинградская область), предложил выделять пять этапов биологического разложения. Продолжительность каждой стадии сильно варьирует в зависимости от доступности трупа для насекомых, позвоночных падальщиков и условий окружающей среды.

Еще Пьер Меньян [18] указывал на тот факт, что процесс разложения трупа в значительной степени зависит от присутствия насекомых, и каждая его стадия может характеризоваться наличием определенной их группы. У тел, недоступных для насекомых, разложение протекает в совершенно иной форме, чем у тех, к которым они могут проникнуть. Насекомые значительно ускоряют

деструкцию мертвых органики за счет воздействия секрецируемых ими пищеварительных соков, питания личинок. С помощью механических процессов туннелирования и закапывания насекомые изменяют состояние аэрации внутри трупа, что, в свою очередь, влияет на распространение бактерий и соотношение аэробной и анаэробной микроФлоры. Поэтому необходимо подходить к процессу деструкции трупа комплексно, учитывая и микробиологическую его составляющую, и воздействие на ткани комплекса насекомых-некробионтов. Эти знания имеют тем большее значение, что определение давности наступления смерти по характеру и выраженности гнилостных изменений можно проводить только ориентировочно, тогда как использование насекомых в качестве вещественного доказательства позволяет уточнять продолжительность постмортального интервала.

Сообщество некрофильных насекомых, отмеченное в наших экспериментах, не отличается от других регионов по структуре и доминированию отрядов. В исследуемых районах Центральной Европы, Северной Америки, Китая и др. основу составляют идентичные семейства двукрылых и жесткокрылых, но с географическими особенностями состава региона [7], [12], [15], [16], [17].

У большинства посетителей отмечена меж- и внутривидовая конкуренция за субстрат, им

необходимо как можно быстрее найти труп и его монополизировать. Эти признаки имеют важное значение в судебной медицине, и на физиологических характеристиках доминирующих видов насекомых основана методика определения постмортального интервала [10]. Необходимо также учитывать и местонахождение: некробионтный состав на трупах, найденных в помещениях, отличается от внешней среды [5]. Изучение фауны на трупах крупных животных позволило значительно дополнить состав сообщества, выявленный ранее по югу Карелии [1].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексность процесса разложения особенно прослеживается в природных условиях, где в него включаются микроорганизмы, грибы, водоросли, насекомые, позвоночные животные, а также абиотические факторы. Прослеженная нами стадийность биологического разложения, конечно, не охватывает всех его вариантов и применима только к трупам, имеющим доступ для насекомых, но без доступа позвоночных падальщиков. В иных случаях возможны и другие варианты его декомпозиции, такие как гниение в чистом виде (микробиологическое разложение), формы с участием микроорганизмов, насекомых и позвоночных животных, воздействие факторов, вызывающих консервацию экосистемы трупа.

* Статья подготовлена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках государственного задания 17.7416.2017/8.9. Выполнено в рамках реализации Программы развития опорного университета ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет» на период 2017–2021 годов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лябзина С. Н. Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 4 (117). С. 10–19.
- Лябзина С. Н., Приходько А. Н., Лаврукова О. С. Метод изучения некрофильных насекомых на трупах крупных животных // Принципы экологии. 2016. № 2. С. 91–98.
- Марченко М. И. Влияние климатических факторов на продолжительность биологического разложения трупа насекомыми-некробионтами в условиях Северо-Запада Европейской части России // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 63. № 4. С. 557–568.
- Попов В. Л., Лаврукова О. С., Приходько А. Н., Лябзина С. Н. Установление времени заселения трупа некрофильной мухой *Protophormia terraenovae* (Diptera, Calliphoridae) для определения продолжительности постмортального интервала // Вестник судебной медицины. 2016. № 3. С. 4–8.
- Приходько А. Н., Лаврукова О. С., Лябзина С. Н., Горбач В. В. Судебно-медицинское значение определения видового состава некрофильных двукрылых // Судебно-медицинская экспертиза. 2016. № 59 (5). С. 53–55.
- Приходько А. Н., Лябзина С. Н., Попов В. Л., Лаврукова О. С. Практика использования данных судебно-энтомологической экспертизы для определения давности наступления смерти при расследовании убийств // Современные проблемы науки и образования. 2018. № 2 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.science-education.ru/article/view?id=27550> (дата обращения 20.09.2018).
- Bygarski K., LeBlanc H. N. Decomposition and arthropod succession in Whitehorse, Yukon territory, Canada // Journal of Forensic Sciences. 2013. Vol. 58. No 2. P. 413–418.
- Fuller M. E. The insect inhabitants of carrion a study in animal ecology // Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research. Australia. 1934. Vol. 82. P. 9–62.
- Galal Lamia A. A. et al. An initial study on arthropod succession on exposed human tissues in assuit, Egypt // Mansoura Journal Forensic Medicine and Clinical Toxicology. 2009. Vol. XVII. No 1. P. 55–74.
- Catts E. P., Goff M. L. Forensic entomology in criminal investigations // Annual Review of Entomology. 1992. Vol. 37. P. 253–272.
- Goff M. L. Estimation of postmortem interval using arthropod development and successional patterns // Forensic Science Review. 1993. Vol. 5. P. 81–94.
- Grassberger M., Frank C. Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat // Journal of Medical Entomology. 2004. Vol. 41. P. 511–523.
- Howden H. F. The species of Acoma Casey having a three-segmented antennal club (Coleoptera: Scarabaeidae) // The Canadian Entomologist. 1958. No 90. P. 337–401.
- Jiron L. F., Cortin V. M. Insect succession in the decomposition of a mammal in Costa Rica // Journal of the New York Entomological Society. 1981. Vol. 89. No 3. P. 158–165.
- Lu Z., Wan L., Yang Y. et al. A checklist of beetles (Insecta, Coleoptera) on pig carcasses in the suburban area of southwestern China: a preliminary study and its forensic relevance // Journal of Forensic and Legal Medicine. 2016. Vol. 41. P. 42–48.
- Matuszewski S., Frątczak K., Konwerski S., Szafarowicz M. Effect of body mass and clothing on carrion entomofauna // International Journal of Legal Medicine. 2016. Vol. 130. P. 221–232.

17. Matuszewski S., Szafarowicz M., Jarmusz M. Insects colonising carcasses in open and forest habitats of Central Europe: search for indicators of corpse relocation // *Forensic Science International*. 2013. Vol. 231. P. 234–239.
18. Megnin J. P. La faune des cadavres: application de l'entomologie à la médecine légale: Encyclopédie Scientifique des Aides-Mémoires. Paris: Masson et Gauthiers-Villars, 1894. 224 p.
19. Payne J. A., King E. W. Insect succession and decomposition of pig carcasses in water // *Journal of Georgia Entomology Society*. 1972. No 7. P. 153–162.
20. Reed H. B. A study of dog carcass communities in Tennessee with special reference to the insects // *American Midland Naturalist*. 1958. Vol. 59. P. 213–245.

Lavrukova O. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Prikhod'ko A. N., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia (Petrozavodsk, Russian Federation)

Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

DECOMPOSITION OF LARGE ANIMALS UNDER CONDITIONS OF NATURAL BIOECENOSES IN NORTHERN EUROPEAN RUSSIA*

The article deals with studying the process of large animal body decomposition (domestic pig *Sus scrofa domesticus* L.). The work was carried out under conditions of natural biocenoses in Northern European Russia. Changes in the tissues of objects during their decomposition and the role of necrobionts involved in the destruction of organic material were analyzed. In all cases, several stages of decomposition were identified, and it was established that the tissue change specific for each of them leads to a well-expressed successive colonization of a decomposing body by necrophilous insects. The traced sequence of corpse destruction is applicable only to the bodies that have access to this group of animals.

Key words: corpse, decomposition, stages, necrobionts, succession, forensic entomology

* The article was written with the financial support from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation under state assignment 17.7416.2017/8.9. The research was carried out as part of the Development program for PetrSU as a flagship regional university for the period between 2017 and 2021.

REFERENCES

1. Lyabzina S. N. Arthropod community of necrobionts in southern Karelia. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2011. No 4 (117). P. 10–19. (In Russ.)
2. Lyabzina S. N., Prichodko A. N., Lavrukova O. S. Method of studying necrophilic insects on the corpses of large size animals. *Principles of Ecology*. 2016. No 2. P. 91–98. (In Russ.)
3. Marchenko M. I. Effect of climatic factors on duration of the biological decomposition of a cadaver by necrobiont insects in Northwestern European Russia. *Entomologicheskoe obozrenie*. 1992. Vol. 63. No 4. P. 557–568. (In Russ.)
4. Popov V. L., Lavrukova O. S., Prikhodko A. N., Lyabzina S. N. Timing of settlement of a corpse by necrophilic fly *Protophormia terraenovae* (Diptera, Calliphoridae) to determine the duration of postmortem interval. *Vestnik sudebnoy meditsiny*. 2016. No 3. P. 4–8. (In Russ.)
5. Prikhod'ko A. N., Lavrukova O. S., Lyabzina S. N., Gorbach V. V. The forensic medical implications of the determination of the species composition of necrophilic dipterans. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza*. 2016. No 59 (5). P. 53–55. (In Russ.)
6. Prikhod'ko A. N., Lyabzina S. N., Popov V. L., Lavrukova O. S. Practices of using the data of forensic and entomological expertise for the determination of the presence of death in the investigation of murder. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2018. No 2. Available at: <http://www.science-education.ru/article/view?id=27550> (accessed 20.09.2018). (In Russ.)
7. Bygarski K., LeBlanc H. N. Decomposition and arthropod succession in Whitehorse, Yukon territory, Canada. *Journal of Forensic Sciences*. 2013. Vol. 58. No 2. P. 413–418.
8. Fuller M. E. The insect inhabitants of carrion a study in animal ecology. *Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research*. Australia, 1934. Vol. 82. P. 9–62.
9. Galal Lamia A. A. et al. An initial study on arthropod succession on exposed human tissues in assuit, Egypt. *Mansoura Journal Forensic Medicine and Clinical Toxicology*. 2009. Vol. XVII. No 1. P. 55–74.
10. Catts E. P., Goff M. L. Forensic entomology in criminal investigations. *Annual Review of Entomology*. 1992. Vol. 37. P. 253–272.
11. Goff M. L. Estimation of postmortem interval using arthropod development and successional patterns. *Forensic Science Review*. 1993. Vol. 5. P. 81–94.
12. Grassberger M., Frank C. Initial study of arthropod succession on pig carrion in a central European urban habitat. *Journal of Medical Entomology*. 2004. Vol. 41. P. 511–523.
13. Howden H. F. The species of Acoma Casey having a three-segmented antennal club (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*. 1958. No 90. P. 337–401.
14. Jiron L. F., Cortin V. M. Insect succession in the decomposition of a mammal in Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society*. 1981. Vol. 89. No 3. P. 158–165.
15. Lyu Z., Wan L., Yang Y., Tang R., Xu L. Z. A checklist of beetles (Insecta, Coleoptera) on pig carcasses in the suburban area of southwestern China: a preliminary study and its forensic relevance. *Journal of Forensic and Legal Medicine*. 2016. Vol. 41. P. 42–48.
16. Matuszewski S., Frątczak K., Konwerski S., Szafarowicz M. Effect of body mass and clothing on carrion entomofauna. *International Journal of Legal Medicine*. 2016. Vol. 130. P. 221–232.
17. Matuszewski S., Szafarowicz M., Jarmusz M. Insects colonising carcasses in open and forest habitats of Central Europe: search for indicators of corpse relocation. *Forensic Science International*. 2013. Vol. 231. P. 234–239.
18. Megnin J. P. La faune des cadavres: application de l'entomologie à la médecine légale: Encyclopédie Scientifique des Aides-Mémoires. Paris: Masson et Gauthiers-Villars, 1894. 224 p.
19. Payne J. A., King E. W. Insect succession and decomposition of pig carcasses in water. *Journal of Georgia Entomology Society*. 1972. No 7. P. 153–162.
20. Reed H. B. A study of dog carcass communities in Tennessee with special reference to the insects. *American Midland Naturalist*. 1958. Vol. 59. P. 213–245.

ГЕННАДИЙ ПРАНАСОВИЧ УРБАНАВИЧЮС
 кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории наземных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера, Федеральный исследовательский центр «Кольский научный центр РАН» (Апатиты, Российская Федерация)
g.urban@mail.ru

НАХОДКИ НОВЫХ, РЕДКИХ И ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК» (Мурманская область)*

Целью полевых работ в 2018 году было обследование ранее не посещаемых участков в центральной (на западном берегу оз. Каскамаярви) и северной (в долине р. Мениккайоки) частях заповедника «Пасвик». В результате обработки коллекций 2018 года было выявлено 10 видов и 3 рода (*Coenogonium*, *Echinothecium*, *Schaereria*), ранее неизвестных в лихенофлоре заповедника, в том числе: 8 видов лишайников (*Arthonia radiata*, *Bacidina phacodes*, *Chaenotheca laevigata*, *Coenogonium pineti*, *Gyalecta geoica*, *Lecidea leprariooides*, *Micarea incrassata*, *Schaereria cinereorufa*) и 2 вида лихенофильных грибов (*Echinothecium reticulatum* и *Muellerella lichenicola*). Род *Echinothecium* и вид *E. reticulatum* впервые обнаружены в Мурманской области. Шесть видов впервые выявлены в биогеографической провинции Печенгская Лапландия. Обнаружены новые местонахождения девяти крайне редких видов, известных ранее в заповеднике по единственным находкам. Для 5 охраняемых видов (*Arthonia vinoso-sa*, *Chaenotheca gracillima*, *Chaenotheca stemonea*, *Thelocarpon superellum*, *Verrucaria latebrosa*) выявлены новые места произрастания. Приводится аннотированный список этих видов с указанием точных местонахождений, местообитаний и субстратов.

Ключевые слова: лишайники, лихенофильные грибы, редкие виды, новые находки, заповедник «Пасвик», Мурманская область

ВВЕДЕНИЕ

Государственный природный заповедник «Пасвик», расположенный на крайнем северо-западе России, в Печенгском районе Мурманской области, в 300 км севернее Полярного круга, создан для сохранения одних из самых северных в мире коренных сосновых лесов и водно-болотных угодий мирового значения¹.

Общепризнано, что охрана редких и испытывающих какие-либо угрозы своему существованию видов лишайников возможна только при сохранении в естественном состоянии их мест обитания, при полном изъятии из любой хозяйственной деятельности. В существующей системе особо охраняемых природных территорий наиболее полно могут обеспечивать сохранность мест обитания государственные природные заповедники. В Мурманской области существуют три заповедника, из них наименьшую площадь – всего 147 кв. км – имеет заповедник «Пасвик», при этом на наземную часть приходится всего около 117 кв. км. Несмотря на малую площадь, на территории заповедника представлены почти все основные типы местообитаний, характерные для Мурманской области, за исключением приморских. Поэтому качественно проведенная инвентаризация состава лихенофлоры заповедника может в значительной мере отражать его репрезентативность на региональном уровне, а в зональном отношении – и на общероссийском [2].

С учетом представленных здесь новых находок лихенофлора заповедника «Пасвик» достигает 587 видов, что составляет около $\frac{3}{4}$ известного разнообразия лихенофлоры биогеографической провинции Печенгская Лапландия и более 45 % выявленного состава лихенофлоры Мурманской области. При этом что наземная площадь заповедника составляет менее 0,1 % площади всей Мурманской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Представленные материалы получены в результате полевых исследований, проведенных автором в 2018 году, особое внимание уделялось малоизученным местообитаниям на западном берегу оз. Каскамаярви у северо-восточных подножий горы Калкуя и ранее не посещаемым местам в левобережье р. Мениккайоки в северной части заповедника. Координаты фиксировались при помощи навигатора GARMIN GPSMap 62s в системе WGS84. Определение образцов проводилось стандартными методами в Лаборатории наземных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ КНЦ РАН (г. Апатиты). Образцы перечисленных ниже видов хранятся в гербарии ИППЭС КНЦ РАН – INEP. Номенклатура таксонов приведена в основном по каталогу лишайников и близких грибов Мурманской области [11] с некоторыми современными изменениями [7], [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате обработки коллекций выявлено 10 видов и 3 рода, ранее неизвестных в лихенофлоре заповедника «Пасвик», в том числе: 8 видов лишайников и 2 вида лихенофильных грибов. Один вид и род впервые обнаружены в Мурманской области. Шесть видов впервые выявлены в биогеографической провинции Печенгская Лапландия. Девять крайне редких видов, известных ранее по единственным находкам, обнаружены на территории заповедника во второй раз. Выявлены новые места произрастания 5 видов, охраняемых или нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области. В аннотированном списке для каждого вида указаны координаты, место сбора, субстрат, дата сбора. Приняты следующие сокращения и условные обозначения: * – лихенофильный гриб; Lps – *Lapponia petsamoënsis*.

Новые для лихенофлоры заповедника виды

Arthonia radiata (Pers.) Ach.: На стволе старой осины в осиннике на левом берегу р. Мениккайоки, вместе с *Arthonia mediella* Nyl., *Athallia pyracea* (Ach.) Arup et al., **Athelia arachnoidea* (Berk.) Jülich, *Catinaria neuschmidii* (Körb.) P. James; координаты: 69°22'23,1" с. ш., 29°51'24,5" в. д., 26.07.2018. Виды *Athallia pyracea* и *Athelia arachnoidea* ранее были известны в заповеднике по единственным находкам, сделанным в 2016 и 2017 годах [5].

Bacidina phacodes (Körb.) Vězda: На древесине бересового пня в березняке на левом берегу р. Мениккайоки, вместе с *Catinaria atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt; координаты: 69°22'42,5" с. ш., 29°53'02" в. д., 27.07.2018. Новый для Lps.

Chaenotheca laevigata Nádv.: 1) На основании ствола старой рябины на восточных отрогах горы Калкуя около Квадратного залива оз. Каскамаярви, вместе с такими редкими и охраняемыми видами, как *Arthonia vinosa*, *Chaenotheca gracillima* и *Ch. stemonea*; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. 2) На основании ствола старой бересовицы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°22'42,5" с. ш., 29°53'02" в. д., 27.07.2018. Новый для Lps. Внесен в Красную книгу Мурманской области (категория 4) [1]. Оценивается как индикаторный вид старовозрастных лесов².

Coenogonium pineti (Ach.) Lücking et Lumbsch: 1) На замшелом основании ствола старой бересовицы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°22'42,5" с. ш., 29°53'02" в. д., 27.07.2018. 2) На мхах на почве в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°23'00,9" с. ш., 29°53'36,3" в. д., 27.07.2018. Род *Coenogonium* Ehrenb. впервые обнаружен в лихенофлоре заповедника. Новый для Lps.

**Echinothecium reticulatum* Zopf: На талломе лишайника *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., произрастающего на замшелых скалах у северо-западного берега оз. Каскамаярви; координаты: 69°17'06,7" с. ш., 29°26'40,8" в. д., 27.07.2018. Род *Echinothecium* Zopf впервые обнаружен в лихенофлоре заповедника. Новый вид и род для лихенофлоры Мурманской области.

Gyalecta geoica (Wahlenb. ex Ach.) Ach.: На замшелых скалах на восточных отрогах горы Калкуя около Квадратного залива оз. Каскамаярви; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018.

Lecidea leprariooides Tønsberg: На древесине елового пня в старом заболоченном ельнике у юго-восточного подножия горы Калкуя; координаты: 69°16'36,7" с. ш., 29°24'08,4" в. д., 27.07.2018. Новый для Lps.

Micarea incrassata Hedl.: На замшелых скалах на восточных отрогах горы Калкуя около Квадратного залива оз. Каскамаярви; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018.

**Muellerella lichenicola* (Sommerf.: Fr.) D. Hawksw.: На апотециях лишайника *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., произрастающего на скалах с содержанием солей кальция на восточных отрогах горы Калкуя около Квадратного залива оз. Каскамаярви; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. Новый для Lps.

Schaereria cinereorufa (Schaer.) Th. Fr.: На прибрежных скалах на северо-западном берегу оз. Каскамаярви, вместе с *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. var. *pantherina* Ach.; координаты: 69°17'06,7" с. ш., 29°26'40,8" в. д., 27.07.2018. Род *Schaereria* Körb. впервые обнаружен в лихенофлоре заповедника. Новый для Lps.

Новые местонахождения редких видов

Bacidia igniarrii (Nyl.) Oxner: На древесине старого валежа сосны на берегу безымянного ручья, впадающего в оз. Каскамаярви, вместе с *Caloplaca caesiorufella*, *Micarea micrococca*; координаты: 69°16'35,3" с. ш., 29°23'25,3" в. д., 24.07.2018. Ранее вид был известен по единственной находке в южной части заповедника [6].

Biatora albohyalina (Nyl.) Bagl. et Carestia: На стволе старой бересовицы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°23'00,9" с. ш., 29°53'36,3" в. д., 27.07.2018. Ранее вид был известен по единственной находке в южной части заповедника [6].

Biatora vernalis (L.) Fr.: На стволе старой бересовицы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°23'00,9" с. ш., 29°53'36,3" в. д., 27.07.2018. Ранее в заповеднике вид был известен только по исторической находке на горе Калкуя [9].

Caloplaca caesiorufella (Nyl.) Zahlbr.: На древесине валежа сосны на берегу безымянного ручья, впадающего в оз. Каскамаярви, вместе с *Bacidia igniarrii*, *Micarea micrococca*; координаты: 69°16'35,3" с. ш., 29°23'25,3" в. д., 24.07.2018. Впервые этот редкий в заповеднике вид был обнаружен в 2015 году в долине ручья, вытекающего из северной оконечности оз. Каскамаярви [5].

Catinaria neuschmidii (Körb.) P. James: На стволе старой осины в осиннике на левом берегу р. Мениккайоки, вместе с *Arthonia mediella*, *A. radiata*, *Athallia pyracea*, **Athelia arachnoidea*; координаты: 69°22'23,1" с. ш., 29°51'24,5" в. д., 26.07.2018. Ранее в заповеднике вид был известен из единственного местонахождения в северной части [4].

Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth: На замшелых скалах с содержанием солей кальция на восточных отрогах горы Калкуя около Квадратного залива оз. Каскамаярви; вместе с *Parvoplaca tirolensis*; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. Ранее в заповеднике вид был известен из единственного местонахождения в северной части заповедника [3].

Micarea micrococca (Körb.) Gams ex Coppins: 1) На древесине валежа сосны на берегу безымянного ручья, впадающего в оз. Каскамаярви, вместе с *Bacidia igniarrii*, *Caloplaca caesiorufella*; координаты: 69°16'35,3" с. ш., 29°23'25,3" в. д., 24.07.2018. 2) На основании ствола старой бересовицы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°23'00,9" с. ш., 29°53'36,3" в. д., 27.07.2018. Впервые был обнаружен в ходе полевых исследований в 2017 году в смешанном лесу на северном склоне северо-восточного отрога

горы Калкупя [13]. Выявленные местонахождения на территории заповедника «Пасвик» являются самыми северными в пределах ареала вида. Ближайшие местонахождения этого вида расположены на океаническом побережье Норвегии в провинции Nordland [10].

Parvoplaca tiroliensis (Zahlbr.) Arup, Söchting et Frödén: На замшелых скалах с содержанием солей кальция на восточных отрогах горы Калкупя около Квадратного залива оз. Каскамаярви, вместе с *Megaspora verrucosa*; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. Первая и единственная находка была сделана в северной части заповедника в 2014 году [3].

Placynthium asperellum (Ach.) Trevis.: На скалах с высоким содержанием солей кальция на северо-западном берегу оз. Каскамаярви; координаты: 69°17'06,7" с. ш., 29°26'40,8" в. д., 27.07.2018. Ранее вид был известен из единственного местонахождения в южной части заповедника [12].

Новые местонахождения охраняемых видов и нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области

Arthonia vinosa Leight.: Категория 3 в Красной книге Мурманской обл. [1]. В 2018 году обнаружено три новых местонахождения: 1) На основании ствола старой рябины на восточных отрогах горы Калкупя около Квадратного залива оз. Каскамаярви, вместе с *Chaenotheca laevigata*, *Ch. gracillima* и *Ch. stemonea*; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. 2) На основании ствола старой березы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°22'42,5" с. ш., 29°53'02" в. д., 27.07.2018. 3) На основании ствола старой березы в березняке на левом берегу р. Мениккайоки; координаты: 69°23'00,9" с. ш., 29°53'36,3" в. д., 27.07.2018. Оценивается как индикаторный вид старовозрастных лесов³.

* Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118021490070-5.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Государственный природный заповедник «Пасвик» [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.pasvik51.ru/index.php/ru/> (дата обращения 10.08.2018).

² Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. СПб., 2009. 258 с.

³ Там же.

⁴ Там же.

⁵ Там же.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Красная книга Мурманской области. Кемерово: Азия-принт, 2014. 584 с.
2. Урбанович Ю. Г. Вклад заповедников в сохранение разнообразия лишайников Мурманской области // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской науч. конф. Тверь, 2017. С. 553–557.
3. Урбанович Ю. Г., Фадеева М. А. Новые для заповедника «Пасвик» (Мурманская область) виды лишайников и лихенофильных грибов // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 4. С. 117–121. DOI: 10.17076/bg26.
4. Урбанович Ю. Г., Фадеева М. А. Новые находки для лихенофлоры заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 3. С. 97–102. DOI: 10.17076/bg270.
5. Урбанович Ю. Г., Фадеева М. А. Находки новых и редких видов для лихенофлоры заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2018. № 3 (172). С. 104–110. DOI: 10.15393/uchz.art.2018.132.
6. Фадеева М. А., Дудорева Т. А., Урбанович Ю. Г., Ахти Т. Лишайники заповедника «Пасвик» (аннотированный список видов). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. 80 с.
7. Arup U., Söchting U., Frödén P. A new taxonomy of the family Teloschistaceae // Nordic Journal of Botany. 2013. Vol. 31. P. 16–83. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2013.00062.x.
8. Lücking R., Stuart B. L., Lumbsch H. T. Phylogenetic relationships of Gomphillaceae and Asterothriaceae: evidence from a combined Bayesian analysis of nuclear and mitochondrial sequences // Mycologia. 2004. Vol. 96. P. 283–294. DOI: 10.2307/3762064.
9. Räsänen V. Petsamon jälkäläkasvisto // Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fenniae “Vanamo”. 1943. Vol. 18. No 1. P. 1–110.

Chaenotheca gracillima (Vain.) Tibell: Категория 3 в Красной книге Мурманской обл. [1]. На основании ствола старой рябины на восточных отрогах горы Калкупя около Квадратного залива оз. Каскамаярви, вместе с *Arthonia vinosa*, *Chaenotheca laevigata* и *Ch. stemonea*; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. Оценивается как индикаторный вид старовозрастных лесов⁴.

Chaenotheca stemonea (Ach.) Müll. Arg.: Внесен в список таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области [1]. На основании ствола старой рябины на восточных отрогах горы Калкупя около Квадратного залива оз. Каскамаярви, вместе с *Arthonia vinosa*, *Chaenotheca gracillima* и *Ch. laevigata*, а также на мхах и растительных остатках вместе с *Ch. furfuracea* (L.) Tibell; координаты: 69°16'58,2" с. ш., 29°25'27" в. д., 25.07.2018. Оценивается как индикаторный вид старовозрастных лесов⁵.

Thelocarpon superellum Nyl.: Внесен в список таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области [1]. На древесине валежа сосны на берегу безымянного ручья, впадающего в оз. Каскамаярви; координаты: 69°16'35,3" с. ш., 29°23'25,3" в. д., 24.07.2018.

Verrucaria latebrosa Körb.: Внесен в список таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде Мурманской области [1]. На валунах в русле безымянного ручья, впадающего в оз. Каскамаярви, вместе с *Placynthium rosulans* (Th. Fr.) Zahlbr.; координаты: 69°16'35,3" с. ш., 29°23'25,3" в. д., 24.07.2018.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен администрации заповедника «Пасвик» и коллегам из Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН и Института леса КарНЦ РАН за помощь и содействие в проведении полевых исследований.

10. Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.
11. Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia // Norrlinia. 2008. Vol. 17. P. 1–80.
12. Urbanavichus G., Urbanavichene I. New records and noteworthy lichens and lichenicolous fungi from Pasvik Reserve, Murmansk Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2017. Fasc. 54. P. 31–36. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.06>.
13. Urbanavichus G., Urbanavichene I. New records of lichens and allied fungi from Lapponia petsamoënsis, Murmansk Region, Russia // Folia Cryptogamica Estonica. 2018. Fasc. 55. P. 1–5. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.01>.

Urbanavichus G. P., Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences
(Apatity, Russian Federation)

NEW RECORDS OF RARE AND THREATENED SPECIES IN THE LICHEN FLORA OF PASVIK RESERVE (Murmansk Region)*

The main goal of the field expedition in 2018 was to study the lichen diversity of the old-aged forests in the central and northern parts of the Pasvik Reserve. According to the materials, collected in 2018, ten species and three genera (*Coenogonium*, *Echinothecium* and *Schaereria*) are reported as new to the Pasvik Reserve, including eight lichenized species (*Arthonia radiata*, *Bacidina phacodes*, *Chaenotheca laevigata*, *Coenogonium pineti*, *Gyalecta geoica*, *Lecidea leprariooides*, *Micarea incrassata*, and *Schaereria cinereorufa*) and two lichenicolous fungi (*Echinothecium reticulatum* and *Muellerella lichenicola*). Six species are new to the biogeographic province of Lapponia petsamoënsis. In addition, nine rarely collected species (*Bacidia igniarii*, *Biatora albohyalina*, *Biatora vernalis*, *Caloplaca caesiolorufella*, *Catinaria neuschmidii*, *Megaspora verrucosa*, *Micarea micrococcia*, *Parvoplaca tiroliensis* and *Placynthium asperellum*) are reported. Detailed characteristics of their localities and notes on some species are given. New localities for five species from the Red Data Books of the Murmansk Region (*Arthonia vinosa*, *Chaenotheca gracillima*, *Chaenotheca stemonea*, *Thelocarpon superellum* and *Verrucaria latebrosa*) are reported.

Key words: lichens, lichenicolous fungi, new records, rare species, Pasvik Reserve, Murmansk Region

ACKNOWLEDGMENTS

I am grateful to the administration of the Pasvik State Nature Reserve for organizing the expedition and to my colleagues from the Kola Science Centre and the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (RAS) for their assistance with the expedition.

* The work was carried as part of the State Research Program of the RAS Kola Science Centre (project No AAAA-A18-118021490070-5).

REFERENCES

1. Red data book of the Murmansk Region. Kemerovo, Aziya-Print Publ., 2014. 584 p. (In Russ.).
2. Urbanavichus G. P. Contribution of reserves to the conservation of lichen diversity in the Murmansk Region. *Vklad zapovednoy sistemy v sokhranenie bioraznoobraziya i ustoychivoe razvitiye: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii*. Tver, 2017. P. 553–557. (In Russ.).
3. Urbanavichus G. P., Fadeeva M. A. Lichens and lichenicolous fungi new for the Pasvik Reserve (Murmansk Region). *Proceedings of KarRC RAS*. 2015. No 4. P. 117–121. DOI: [10.17076/bg26](https://doi.org/10.17076/bg26). (In Russ.).
4. Urbanavichus G. P., Fadeeva M. A. New findings in the lichen flora of the Pasvik Strict Nature reserve (Murmansk Region). *Proceedings of KarRC RAS*. 2016. No 3. P. 97–102. DOI: [10.17076/bg270](https://doi.org/10.17076/bg270). (In Russ.).
5. Urbanavichus G. P., Fadeeva M. A. New records for the lichen flora of Pasvik Reserve (Murmansk Region). *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2018. No 3 (172). P. 104–110. DOI: [10.15393/uchz.art.2018.132](https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.132). (In Russ.).
6. Fadeeva M. A., Dudoreva T. A., Urbanavichus G. P., Ahti T. Lichens of the Pasvik Strict Nature Reserve (annotated checklist). Apatity, 2011. 80 p. (In Russ.).
7. Arup U., Søchting U., Frödén P. A new taxonomy of the family Teloschistaceae. *Nordic Journal of Botany*. 2013. Vol. 31. P. 16–83. DOI: [10.1111/j.1756-1051.2013.00062.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00062.x).
8. Lücking R., Stuart B. L., Lumbsch H. T. Phylogenetic relationships of Gomphillaceae and Asterothriaceae: evidence from a combined Bayesian analysis of nuclear and mitochondrial sequences. *Mycologia*. 2004. Vol. 96. P. 283–294. DOI: [10.2307/3762064](https://doi.org/10.2307/3762064).
9. Räsänen V. Petsamon jälkäläkasvisto. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fenniae "Vanamo"*. 1943. Vol. 18. No 1. P. 1–110.
10. Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.
11. Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. *Norrlinia*. 2008. Vol. 17. P. 1–80.
12. Urbanavichus G., Urbanavichene I. New records and noteworthy lichens and lichenicolous fungi from Pasvik Reserve, Murmansk Region, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2017. Fasc. 54. P. 31–36. DOI: [10.12697/fce.2017.54.06](https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.06).
13. Urbanavichus G., Urbanavichene I. New records of lichens and allied fungi from Lapponia petsamoënsis, Murmansk Region, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*. 2018. Fasc. 55. P. 1–5. DOI: <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.01>.

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ФИЛИМОНОВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Elena.Filimonova@urfu.ru

МАРГАРИТА АЛЕКСАНДРОВНА ГЛАЗЫРИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
Margarita.Glazyrina@urfu.ru

НАТАЛИЯ ВАЛЕНТИНОВНА ЛУКИНА

кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
natalia.lukina@urfu.ru

ЕВГЕНИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ РАКОВ

старший преподаватель департамента наук о Земле и космосе Института естественных наук и математики, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
evgeniy-rakov@mail.ru

MALAXIS MONOPHYLLUS* (L.) SW. НА ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТВАЛАХ СРЕДНЕГО УРАЛА И В ЕСТЕСТВЕННОМ МЕСТООБИТАНИИ

Заселение антропогенных местообитаний (в том числе нарушенных промышленностью земель) орхидными (Orchidaceae Juss.) в последние годы отмечается в зарубежной и отечественной литературе многими авторами. Одним из таких видов является *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., внесенный в Красные книги 35 регионов России и охраняемый во многих европейских странах. Изучение популяций редких видов в антропогенных местообитаниях имеет большое значение, особенно в условиях продолжающегося снижения их численности в природной среде. Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также морфологических параметров особей *M. monophyllos*, произрастающих на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала (золоотвал Нижнетуринской государственной районной электростанции, золоотвал Верхнетагильской государственной районной электростанции, дамба гидроотвода Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота) и в естественном лесном сообществе (лесопарк «Юго-западный», г. Екатеринбург). Проведенные исследования показали, что во всех изученных местообитаниях распределение особей *M. monophyllos* в пространстве является групповым. Ценопопуляции являются нормальными, полночленными. На золоотвалах Нижнетуринской и Верхнетагильской ГРЭС ценопопуляции *M. monophyllos* – генеративно-ориентированные, молодые зреющие; на дамбе гидроотвода и в лесопарке «Юго-западный» (г. Екатеринбург) – вегетативно-ориентированные, молодые. Выявлено, что особи *M. monophyllos* с промышленных отвалов по большинству биометрических показателей соответствуют размерам особей из естественных местообитаний и по сравнению с контролем достоверных различий не имеют. В антропогенных местообитаниях особи *M. monophyllos* характеризуются сниженным плодообразованием по сравнению с контролем.

Ключевые слова: *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., промышленные отвалы, ценопопуляция, фитоценоз, редкие виды, Orchidaceae

ВВЕДЕНИЕ

Одной из наиболее важных научно-практических задач, стоящих перед биологическим сообществом, является проблема сохранения видового разнообразия. Производственная, хозяйственная и рекреационная деятельность че-

ловека приводит к значительным изменениям растительного покрова на Земле. Следствием этого процесса является в том числе сокращение естественных ареалов редких видов, что влечет за собой уменьшение их численности, а порой и полное их уничтожение. С одной стороны,

деятельность человека приводит к изменениям условий среды обитания, а с другой – к созданию новых, вторичных местообитаний, которые, по крайней мере частично, служат альтернативой для некоторых видов, в том числе редчайших [18], [19].

В первую очередь нуждаются в охране виды растений, имеющие спорадическое распространение, представленные малочисленными популяциями, приуроченные к определенным специфическим экологическим нишам, обладающие длительным циклом возобновления, низкой конкурентоспособностью в составе фитоценозов и др. Многие из этих признаков присущи представителям семейства Orchidaceae Juss. [6].

Заселение антропогенных местообитаний (в том числе нарушенных промышленностью земель) орхидными в последние годы отмечается в зарубежной и отечественной литературе многими авторами [7], [15], [16], [21], [22].

Знания о свойствах этих вторичных популяций имеют большое значение, особенно в условиях продолжающегося снижения их численности в природных местообитаниях. Одним из таких видов является *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (подсемейство Epidendroideae Lindl.). Вид внесен в Красные книги 35 регионов России [2] и охраняется во многих европейских странах [13].

Целью данной работы является изучение пространственной и возрастной структур ценопопуляций *M. monophyllos* в местообитаниях нарушенных промышленностью земель Среднего Урала и в естественном растительном сообществе, а также изучение морфологических параметров особей данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

M. monophyllos – бореальный евразийский вид с голарктическим ареалом; гемикриптофит, поликарпик. Запасающие органы представлены наземным клубнем побегового происхождения (туберидием, фотосинтезирующей псевдобульбой) овальной формы, одетым влагалищем зеленого листа и низовыми чешуевидными и влагалищными листьями [2], [6: 45].

В естественных условиях вид предпочитает поляны во влажных лесах, сырьи луга, заросли кустарников, моховые болота [2]. Изредка встречается во многих районах лесной зоны Урала: от 62 °C. ш. (верховья Вычегды) до 53 °C. ш. (Башкирский заповедник) [6: 47].

M. monophyllos в конкурентном отношении слабый вид. Он предпочитает расти в условиях более или менее разреженного травостоя (общее проективное покрытие (ОПП) не более 60 %), избегая близкого соседства растений с крупными надземными частями. Чаще растет одиночными экземплярами или небольшими группами численностью не более 100 особей.

Наши исследования проводились на нарушенных промышленностью землях Среднего Урала. Район находится в умеренно-континентальной бореальной климатической зоне, характеризуется продолжительной холодной зимой и коротким, сравнительно теплым летом. Рельеф района низкогорный.

При обследовании флоры и растительности техногенных отвалов были обнаружены ценопопуляции *M. monophyllos* (табл. 1). Все ценопопуляции *M. monophyllos* находятся в формирующихся на отвалах лесных фитоценозах. Возраст растительных сообществ составляет 20–55 лет. Условия увлажнения соответствуют влажно-луровому режиму [11].

Таблица 1

Характеристика местообитаний *Malaxis monophyllos* на Среднем Урале

Местообитание	Субстрат	Возраст сообщества, лет	Ступень увлажнения [1]	Численность популяции	Сомкнутость крон, %	ОПП травянисто-кустарникового яруса, %
<i>Антропогенные</i>						
Золоотвал Верхнетагильской ГРЭС	Зола; зола с нанесением грунта	50	68,0	42	70–80	15–40
Гидроотвал глинистых пород Шуралено-Ягодного месторождения россыпного золота	Полигоны: седиментированные глины. Дамбы: глинистые породы вскрыши, запесоченные глины	30	68,5	38	60–70	30
Золоотвал Нижнетуринской ГРЭС	Зола	20–25	71,0	400	нет	30
<i>Естественное</i>						
Лесопарк «Юго-западный» (г. Екатеринбург)	Дерново-подзолистая почва	115–130	69,5	18	60	30

Основу древесного яруса формирующих распределенных сообществ составляют раннесукцессионные виды: *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth. К 30–40 годам появляется подрост

из позднесукцессионных видов: *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и подлесок из кустарников: *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., видов рода *Salix* [5].

В июле 2016 года были изучены ценопопуляции *M. monophyllos* на золоотвалах Нижнетуринской (НТГРЭС) и Верхнетагильской (ВТГРЭС) государственных районных электростанций и дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота. В качестве контроля была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* в естественном лесном сообществе – лесопарк «Юго-западный» (г. Екатеринбург).

Золоотвал НТГРЭС ($58^{\circ}41'1''$ с. ш., $60^{\circ}0'10''$ в. д.) расположен в 19 км от г. Нижняя Тура, его площадь составляет около 440 га. Золоотвал заливался пульпой с 1992 по 2015 год. После завершения работы каких-либо рекультивационных мероприятий на нем не проводилось. Золоотвал расположен на месте бывшего Богульского болота, его зарастание осуществляется за счет заноса семян из окружающих его со всех сторон сосновых лесов. Особенностью золоотвала являются сильная обводненность и минимальное антропогенное влияние на процесс самозаражания.

Агрехимический анализ золы показал, что в ней практически отсутствует азот, содержание подвижных фосфатов – высокое (до 30 мг/100 г золы), доступного калия – среднее (11,4 мг/100 г золы), реакция среды слабощелочная.

Золоотвал ВТГРЭС ($57^{\circ}20'21''$ с. ш., $59^{\circ}56'30''$ в. д.) расположен на окраине г. Верхний Тагил в горной котловине долины р. Тагил (речная сеть принадлежит бассейну р. Тобол), его площадь составляет 125 га, высота дамб – от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурого угля Челябинского угольного бассейна: Коркинского разреза и Калачевских шахт. Реакция среды «свежей» золы слабощелочная (рН = 8,5). Обеспеченность подвижными фосфатами достаточная, калием – низкая. По механическому составу зола представляет собой супесь: 60,84 % – физический песок ($>0,01$), 19,69 % – физическая глина ($<0,01$) [10: 49, 51]. Реакция среды субстрата на время проведения исследований – слабокислая, ближе к нейтральной (рН = 6,8).

Гидроотвал Шуралино-Ягодного месторождения золота ($57^{\circ}24'34''$ с. ш., $60^{\circ}10'28''$ в. д.) расположен в 2 км от села Шурала Невьянского городского округа, в бассейне верхнего течения р. Нейва. Общая площадь гидроотвала составляет более 100 га. Наруженные земли представляют собой сеть гидроналивных полигонов, заполненных седиментированными глинами, с подпорными дамбами из вскрышных пород. Реакция среды полигонов слабокислая (рН до 5,5), на внешней дамбе близка к нейтральной (рН = 6,5). Содержание азота и фосфора очень низкое, калия низкое [9: 239].

Лесопарк «Юго-западный» ($56^{\circ}46'25''$ с. ш., $60^{\circ}32'32''$ в. д.) – территория в юго-западной части г. Екатеринбурга. Преобладают чистые древостои *Pinus sylvestris* хорошего состояния. Средний возраст растений около 115–130 лет. Из кустарников высокое обилие имеют *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus* L. и *Juniperus communis* L. Лесопарк в основном используется как прогулочно-пешеходная зона [1].

Сбор фактического материала выполнен по общепринятым методикам. Обследование проводили детально-маршрутным методом. Для изучения пространственной и возрастной структур ценопопуляций *M. monophyllos* в исследуемых растительных сообществах случайным образом закладывали учетные площадки ($0,25 \text{ м}^2$): на золоотвале НТГРЭС – 34 площадки; на золоотвале ВТГРЭС – 39; на дамбе гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота – 45; в лесопарке «Юго-западном» – 30 площадок. Учитывалась плотность особей *M. monophyllos*.

Большая часть особей *M. monophyllos* была обследована в природных условиях. У генеративных особей измерялись: высота особи (см), длина соцветия (см), количество цветков в соцветии (шт.), длина нижнего листа (мм), ширина нижнего листа (мм), длина верхнего листа (мм), ширина верхнего листа (мм), диаметр клубня (мм).

Возрастное состояние определялось с помощью ключей [2]. Были определены индексы возрастности (Δ) [8], эффективности (ω) [3] и восстановления (I_B) [4] ценопопуляций.

Собранный материал обработан стандартными методами математической статистики. Для обработки полученных данных использовали программный пакет MS Office (Excel) и Statistica 6.0. Достоверность различий оценивали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 5\%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На золоотвале НТГРЭС ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₁) численностью около 400 особей впервые встречена в 2016 году в растительном сообществе, находящемся на начальном этапе формирования смешанного лесного фитоценоза, возраст сообщества около 20 лет. В сообществе преобладают *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Высота единичных особей деревьев достигает 3,5 м, сомкнутости крон еще не наблюдается. В подросте встречаются *Populus tremula* и *Betula pubescens* Ehrh. (sp-cop₁), *Abies sibirica* (sol-sp), *Picea obovata* (sol), *Pinus sibirica* (un), *Larix sibirica* (un). Кустарниковый ярус представлен 9 видами ив и единичными особями *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *Rubus idaeus*. ОПП яруса 35–40 %. Травяно-кустарничковый ярус занимает открытые участки между древесными растениями, его ОПП составляет в среднем 30 %, изменяясь от 10 до 50 %. Наиболее равномерным распределением и высоким обилием характеризуются такие виды, как *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (cop₃), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (sp gr), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (sol-sp), группами встречаются: *Trifolium pratense* L. (sp gr), *Equisetum arvense* L. (sp gr). Всего на участке произрастает 71 вид, принадлежащий 51 роду, 17 семействам.

Особо следует отметить повсеместное покрытие поверхности золы мохово-лишайниковым покровом, ОПП которого достигает местами 100 %.

Наибольшее распространение имеют мхи родов *Polium* и *Bryum*, крупные скопления образуют печеночники (*Marchantia polymorpha* L.) и лишайники родов *Peltigera* и *Cladonia*.

Плотность особей *M. monophyllos* в лесном фитоценозе на золоотвале НТГРЭС высокая, она изменяется от 1 до 63 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 8,2 шт./0,25 м²) (рис. 1). Ценопопуляция с такой же высокой численностью и плотностью особей отмечена Т. И. Варлыгиной, М. Г. Вахрамеевой и др. на берегу прудов – накопителей шлам-лигнина Байкальского целлюлозно-бумажного комбината [2: 334].



Рис. 1. *Malaxis monophyllos* на золоотвале НТГРЭС

На золоотвале ВТГРЭС первые единичные особи *M. monophyllos* были встречены в 1994 году в 23-летних лесных фитоценозах, в последующие годы численность вида постепенно увеличивалась. В 2016 году нами была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₂) численностью 42 особи в лесном фитоценозе, формирующемся на рекультивированном участке золы с полосным нанесением грунта. Возраст растительного сообщества около 45 лет. Древесный полог двухъярусный. Верхний ярус характеризуется высокой долей участия *Betula pendula* (cop₂), *Populus tremula* (cop₁–cop₂), *Pinus sylvestris* (cop₁–cop₂), встречается *Betula pubescens* (sol). Сомкнутость крон 70–80 %. Подрост представлен *Picea obovata* (cop₁–cop₂) и *Pinus sibirica* (sol), единичными особями *Abies sibirica* (un–sol) и *Larix sibirica* (un). Кустарниковый ярус сформирован видами рода *Salix*, а также *Sorbus aucuparia* (sol–sp) и *Padus avium* Mill. (sol). В травяно-кустарниковом ярусе (ОПП 15–20 %) преобладают *Fragaria vesca* L. (cop₁ gr–cop₂), *Amoria repens* (L.) C. Presl (cop₁ gr–cop₂), *Lathyrus pratensis* L. (cop₁), *Poa pratensis* L. (cop₁). Всего на участке произрастает 116 видов, принадлежащих 82 родам, 28 семействам.

Плотность особей *M. monophyllos* изменяется от 1 до 4 шт./0,25 м² (средняя плотность составила 0,6 шт./0,25 м²).

На гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота первые единичные особи *M. monophyllos* были обнаружены в 10–12-летних сложных растительных группировках, формирующихся на влажных полигонах. С течением времени число особей вида увеличилось. В 2016 году нами была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₃) численностью 38 особей, находящаяся на дамбе в лесном фитоценозе, возраст которого составил 30 лет. Древесный ярус представлен *Betula pendula* (cop₂–cop₃), *Populus tremula* (cop₁–cop₂), *Pinus sylvestris* (sp gr–cop₁), *Picea obovata* (sol), *Betula pubescens* (sol), *Alnus incana* (un–sol). Сомкнутость крон 60–70 %. В кустарниковом ярусе доминируют *Salix caprea* L. (sp–cop₁), *S. cinerea* L. (sp–cop₁), *S. myrsinifolia* Salisb. (sp–cop₁). ОПП травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 30 %, варьируя от 5 до 70 %. Ярус представлен *Lathyrus pratensis* (cop₁), *Tussilago farfara* L. (cop₁ gr), *Calamagrostis epigeios* (cop₁–cop₂), *Equisetum arvense* (sp gr), *Orthilia secunda* (L.) House (sp gr), *Pyrola rotundifolia* L. (sol gr–sp), *Fragaria vesca* L. (sol gr), *Vicia sepium* L. (sol gr–sp). Всего в сообществе встречено 80 видов, принадлежащих к 54 родам и 20 семействам.

Плотность особей *M. monophyllos* изменяется от 1 до 14 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,8 шт./0,25 м²).

В качестве контроля была изучена ценопопуляция *M. monophyllos* (ЦП₄) в лесном фитоценозе лесопарка «Юго-западный». Наблюдения за этой ценопопуляцией ведутся с 2009 года, численность ее в разные годы варьировала от 18 до 42 особей, в 2016 году число особей составило 38 шт. Из древесных видов в растительном сообществе доминирует *Pinus sylvestris* (cop₃), содоминантами являются *Betula pendula* (cop₁) и *Populus tremula* (cop₁). Сомкнутость крон составляет 60 %. Подлесок представлен *Rubus idaeus* (cop₁ gr), *Salix caprea* (sp), *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková (sol–sp), *Rosa acicularis* (sol gr), *Sorbus aucuparia* (sol). ОПП травяно-кустарничкового яруса в целом достигает 100 %, но в местах произрастания *M. monophyllos* варьирует от 30 до 40 %. Из кустарников в травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* L. (cop₁ gr–cop₂), *V. vitis-idaea* L. (cop₁), из трав – *Aegopodium podagraria* L. (cop₁–cop₂), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop₁–cop₂), *Poa pratensis* (cop₁), *Amoria repens* (sp gr), *Trifolium pratense* (sp gr), *Galium boreale* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp gr), *Adenophora liliifolia* (L.) A. DC. (sp), *Deschampsia cespitosa* (sp), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (sp). Всего встречено 84 вида из 71 рода и 32 семейств.

M. monophyllos встречается небольшими группами с обилием un gr–sol . Плотность особей в ЦП₃ изменяется от 1 до 9 шт./0,25 м² (средняя плотность – 0,8 шт./0,25 м²).

Сравнение видового состава исследованных растительных сообществ по коэффициенту сходства Жаккара (K_J) показало, что они имеют низкое сходство (K_J варьирует от 0,25 до 0,44), при этом более близкими по флоре оказались сообщества

золоотвала ВТГРЭС и дамбы гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения золота ($K_j = 0,44$). Наименьшее сходство выявлено при сравнении сообществ золоотвала НТГРЭС и лесопарка «Юго-западный» ($K_j = 0,25$).

Видовая насыщенность на учетных площадках в техногенных местообитаниях *M. monophyllos* составила: ЦП₁ – 4; ЦП₂ – 3,7; ЦП₃ – 6,4 вида/0,25 м²; в контроле – 11,2 вида/0,25 м². Среднее ПП на площадках с *M. monophyllos* – ЦП₁ – 40,0 %; ЦП₂ – 28,6 %; ЦП₃ – 25,0 %; в контроле – 87,0 %.

Исследования пространственной структуры показали, что все ЦП *M. monophyllos* имеют групповой тип распределения особей в растительных сообществах (отношение дисперсии к среднему числу особей на площадке составило соответственно 25,9; 1,8; 7,6 и 5,9). Групповое распределение характерно для данного вида и, по всей видимости, является приспособлением при опылении насекомыми [12], [17].

Жизненный цикл *M. monophyllos* занимает приблизительно 20 лет [2], в том числе подземная фаза между прорастанием и появлением первого надземного листа длится около 5 лет. Первое цветение происходит в среднем через 10–11 лет после прорастания и может повторяться до 4 сезонов. После периода цветения растение отмирает, не переходя в сенильное состояние.

При анализе ЦП *M. monophyllos* в исследованных местообитаниях были выделены следующие возрастные состояния особей: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v) и генеративные (g). В работе не учитывались ведущие подземный образ жизни проростки (протокорм). Выявлено, что все ЦП являются нормальными полночленными. Возрастной спектр ЦП₁ – одновершинный с пиком в g-состоянии; ЦП₂ – двухвершинный с пиком в im и g-состояниях; ЦП₃ – двухвершинный с равновеликими пиками в j и g-состояниях и ЦП₄ – одновершинный с пиком особей в v-состоянии (рис. 2).

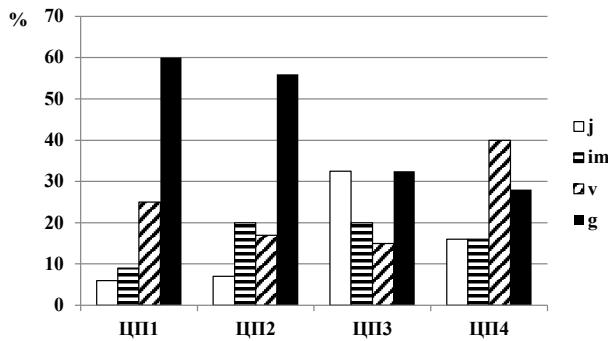


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Malaxis monophyllos*

Анализ индексов возрастности ($\Delta\text{ЦП}_1 = 0,33$; $\Delta\text{ЦП}_2 = 0,31$; $\Delta\text{ЦП}_3 = 0,19$; $\Delta\text{ЦП}_4 = 0,19$) и эффективности ($\omega\text{ЦП}_1 = 0,72$; $\omega\text{ЦП}_2 = 0,67$; $\omega\text{ЦП}_3 = 0,40$; $\omega\text{ЦП}_4 = 0,49$) показал, что ЦП *M. monophyllos* на золоотвалах являются зреющими, а на дамбе гидроотвала и в лесопарке «Юго-западный» – молодыми (рис. 3).



Рис. 3. Типы нормальных популяций, выделяемые критерием «дельта-омега»

Установлено, что индексы восстановления $J_{\text{в}}\text{ЦП}_1 (0,67)$ и $J_{\text{в}}\text{ЦП}_2 (0,78)$ примерно в 3 раза ниже $J_{\text{в}}\text{ЦП}_3 (2,07)$ и $J_{\text{в}}\text{ЦП}_4 (2,57)$.

Анализ биометрических параметров g-особей *M. monophyllos* показал, что высота растений с промышленных отвалов варьирует от 12 до 30 см и соответствует высоте особей из естественных местообитаний (табл. 2).

Размеры нижнего листа и диаметр псевдобульбы больше у особей *M. monophyllos*, произрастающих на золоотвале ВТГРЭС. Это может быть связано как с возрастом фитоценоза, так и с улучшением эдафических условий вследствие проведения рекультивационных работ. В антропогенных местообитаниях наблюдается тенденция влияния условий увлажнения на размеры псевдобульбы (см. табл. 1, 2).

Исследования показали, что количество развитых цветков у растений с промышленных отвалов выше, чем в естественном местообитании (лесопарк), что соответствует литературным данным [17]. И наоборот, число плодов в природной ценопопуляции выше, чем в антропогенных. Аналогичные результаты были получены при сравнительном изучении ценопопуляций *M. monophyllos* в естественных и антропогенных местообитаниях [17], а также при изучении других видов Orchidaceae [20].

Одним из возможных объяснений могут быть различия в эффективности опылителей в различных средах обитания. *M. monophyllos* является перекрестно-опыляемым растением. Опылители – различные мелкие насекомые, в том числе комары, поэтому завязывание плодов и продукция семян полностью зависит от опылителей [14], [23]. В исследованных нами антропогенных местообитаниях зооценозы могут быть еще недостаточно сформированы.

По данным Т. И. Варлыгиной, М. Г. Вахрамеевой, И. В. Татаренко [2: 336], процент завязывания плодов у *M. monophyllos* невысок (от 5 до 33 %) и в значительной степени зависит от погодно-климатических условий и в разные годы сильно варьирует в одном и том же фитоценозе. Наши исследования антропогенных и природных популяций *M. monophyllos* подтвердили эти результаты. Кроме того, в исследованных нами антропогенных популяциях процент завязывания плодов оказался значительно ниже, чем в естественной ценопопуляции (9,3 %; 6,6 %; 8,6 %; 34,1 % соответственно).

Таблица 2
Некоторые биометрические показатели генеративных особей *Malaxis monophyllos*

Морфологические показатели	Статистические показатели	Местообитания			
		Золоотвал НТГРЭС	Золоотвал ВТГРЭС	Дамба гидроотвала	Лесопарк «Юго-западный»
Высота особи, см	Xср. ± m	18,7 ± 0,7	19,8 ± 1,2	17,0 ± 0,9	17,1 ± 2,2
	lim	12,0–30,5	15,5–30,8	15,4–17,0	12,0–29,0
	Cv	24	24	10	34
Длина соцветия, см	Xср. ± m	9,3 ± 0,8	10,7 ± 1,2	9,4 ± 0,6	8,5 ± 1,1
	lim	5,3–15,5	6,0–18,5	8,4–10,5	6,5–14,0
	Cv	28	15	11	32
Число цветков, шт.	Xср. ± m	47,7 ± 3,0	60,2 ± 4,7	46,0 ± 7,6	38,0 ± 5,9
	lim	20–98	27–93	23–73	20–60
	Cv	40	29	40	38
Число плодов, шт.	Xср. ± m	4,0 ± 0,6	3,0 ± 1,2	3,6 ± 0,9	11,4 ± 2,3
	lim	4–5	1–5	2–5	5–18
	Cv	25	67	41	46
Длина нижнего листа, мм	Xср. ± m	53,2 ± 1,7	74,1 ± 2,8	58,8 ± 2,6	67,9 ± 9,5
	lim	34–82	50–105	40–70	30–100
	Cv	20	24	16	36
Ширина нижнего листа, мм	Xср. ± m	25,0 ± 0,7	34,4 ± 1,8	26,8 ± 1,4	25,3 ± 2,5
	lim	17–36	20–58	20–34	15–35
	Cv	19	24	18	26
Длина верхнего листа, мм	Xср. ± m	38,6 ± 3,5	44,7 ± 4,1	36,4 ± 4,6	—
	lim	8–75	15–85	10–50	—
	Cv	37	19	36	—
Ширина верхнего листа, мм	Xср. ± m	13,9 ± 1,3	16,1 ± 2,2	14,0 ± 2,0	—
	lim	4–25	3–38	6–25	—
	Cv	47	19	42	—
Диаметр псевдобульбы, мм	Xср. ± m	6,2 ± 0,2	12,1 ± 0,9	8,7 ± 0,8	9,6 ± 0,8
	lim	4–12	8–20	7–12	6–13
	Cv	24	32	22	22

Известно, что у *M. monophyllos* изредка встречается двулистная форма. Ранее было отмечено, что одна и та же особь в разные годы может образовывать то один, то два листа [2]. Наши исследования показали, что на промышленных отвалах чаще встречается двулистная форма (золоотвал ВТГРЭС – 84,2%; гидроотвал – 69,2%; золоотвал НТГРЭС – 63,4%; лесопарк – только одна особь была 2-листной). Кроме того, на золоотвале ВТГРЭС встречена одна 3-листная особь.

Исследования показали, что морфологические параметры g-особей имеют высокие коэффициенты вариации, что указывает на неоднородность особей этого возрастного состояния. Вероятно, это связано с тем, что *M. monophyllos* может непрерывно цветти в течение 3–4 лет, при этом число цветков в соцветии в разные годы различается, достигая максимального количества на 2-й год цветения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что *M. monophyllos* (редкий вид сем. Orchidaceae) поселяется в разреженном травяно-кустарниковом

ярусе лесных фитоценозов с доминированием *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, формирующихся на промышленных отвалах Среднего Урала. В антропогенных местообитаниях вид *M. monophyllos* способен образовывать ценопопуляции с достаточно высокой численностью и плотностью.

На всех изученных объектах распределение особей *Malaxis monophyllos* в пространстве является групповым. Все ценопопуляции – нормальные, полноценные. Ценопопуляции *M. monophyllos* на золоотвалах Нижнетуринской и Верхнетагильской ГРЭС – генеративно-ориентированные, молодые зреющие; ценопопуляции на дамбе гидроотвала и лесопарка «Юго-западный» (г. Екатеринбург) – вегетативно-ориентированные, молодые.

Выявлено, что особи *M. monophyllos* с промышленных отвалов по большинству биометрических показателей соответствуют размерам особей из естественных местообитаний и по сравнению с контролем достоверных различий не имеют. Особи *M. monophyllos* в антропогенных местообитаниях характеризуются сниженным плодообразованием.

Подходящие условия влажности, низкая конкуренция в созданных человеком местообитаниях способствуют произрастанию *M. monophyllos*, но в то же время делают ценопопуляции

данного вида неустойчивыми в долгосрочной перспективе, зависящими от дальнейшей трансформации фитоценозов и антропогенной деятельности.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 6.7696.2017/БЧ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н. П., Богоявленский Л. С., Смирнов С. Н. Лесопарки Екатеринбурга // Екатеринбург: Энциклопедия. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 320–322.
- Варлыгина Т. И., Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского государственного университета. 2013. Вып. 32. № 31. С. 160–171.
- Структурная организация лесных фитоценозов на промышленных отвалах Урала / Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина, Т. С. Чибrik // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 6. С. 220–224.
- Орхидные Урала: систематика, биология, охрана / С. А. Мамаев, М. С. Князев, П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
- Стрельникова Т. О., Манаков Ю. А. Особенности флоры отвалов угольных разрезов Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 44–57.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Филимонова Е. И., Уманова Н. Е., Рябухин Э. А. Начальные этапы формирования растительности на гидроотвалах Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Международного совещания. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 238–247.
- Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибrik, Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 268 с.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова и др. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. 368 с.
- Aguiar R., Ashworth L., Galletto L., Aizen M. A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis // Ecol. Letters. 2006. № 9. P. 968–980. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x.
- Bilz M., Kell S. P., Maxter N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
- Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherland: Schrijen-Lippertz, 2011. 440 p.
- Esfeld K., Hense I., Wesche K., Jakob S. S., Tischew S., Blatter F. R. Molecular data indicate multiple independent colonizations of former lignite mining areas in Eastern Germany by *Epipactis palustris* (Orchidaceae) // Biodivers. Conserv. 2008. № 17. P. 2441–2453. DOI: 10.1007/s10531-008-9391-7.
- Jakubaska A., Malicka M., Malicki M. New data on the apophytic occurrence of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz and *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritschin *Populus ×canadensis* plantation in Lower Silesia (south-western Poland) // Biodiv. Res. Conserv. 2006. Vol. 1. № 2. P. 95–97.
- Jermakowicz Ewita, Ostrowiecka Beata, Tałaj Izabela, Pliszko Artur & Kostro-Ambroziak Agata. Male and female reproductive success in natural and anthropogenic populations of *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Orchidaceae) // Biodiv. Res. Conserv. 2015. Vol. 39. № 1. P. 37–44. DOI: <https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0024>.
- Lundholm J. T., Richardson P. J. Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments // Journal of Applied Ecology. 2010. Vol. 47. № 5. P. 966–975.
- Nowak A., Nowak S. Anthropogenic habitats can shelter threatened plants // Nature Conservation: Concept and Practice. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2006. P. 107–115.
- Pellegrino G., Bellucci F. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae) // Bot. J. Lin. Soc. 2014. Vol. 176. № 3. P. 408–420. DOI: <https://doi.org/10.1111/bj.12204>.
- Schefferson R. P., Kull T., Tali K. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailing hills // Am. J. Bot. 2008. Vol. 95. № 2. P. 156–164. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156>.
- Scheffknecht S., Winkler M., Hübler K., Rosas M. M., Hietz P. Seedling establishment of epiphytic orchids in forests and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico // Journal of Tropical Ecology. 2010. Vol. 26. P. 93–102. DOI: 10.1017/S0266467409990332
- Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulski M. N. Orchids of Russia and Adjacent Countries: (within the borders of the former USSR). Ruggell: Gartner Verlag, 2008. 690 p.

Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Glazyrina M. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Lukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
 Rakov E. A., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

MALAXIS MONOPHYLLUS (L.) SW. IN INDUSTRIAL DUMPS AND NATURAL HABITATS IN THE MIDDLE URALS*

Colonization of anthropogenic habitats (including industrially disturbed lands) by orchids in the recent years has been noted in foreign and domestic literature by many authors. One such species is *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., introduced into the Red Books of 35 regions of Russia and protected in many European countries. Studying rare species populations in anthropogenic habitats is of

great importance, especially in the context of the continuing decline in their numbers in natural conditions. The purpose of this work is to study the spatial and age structure of the cenopopulations, as well as the morphological parameters of individuals of *M. monophyllum* (Orchidaceae Juss.), growing on the damaged lands of the Middle Urals (ash dump of Nizhneturinskaya state district power plant, ash dump of Verkhnetagilskaya state district power plant and sludge pond dam of Shuralino-Yagodnoye placer gold deposit), as well as in a natural forest community (Southwest Forest Park, Ekaterinburg). The conducted studies showed that in all studied habitats the space distribution of *M. monophyllum* individuals is a group process, with cenopopulations being normal and complete. *M. monophyllum* cenopopulations at the ash dumps of Nizhneturinskaya and Verkhnetagilskaya power plants are generative-oriented, young and maturing, while *M. monophyllum* cenopopulations of the studied sludge pond dam and the Southwest Forest Park (Ekaterinburg) are vegetative-oriented and young. It was revealed that individuals of *M. monophyllum* from the industrial dumps corresponded to the sizes of individuals from natural habitats by most biometric indicators and did not have reliable differences with controls. In anthropogenic habitats, *M. monophyllum* individuals are characterized by reduced fruit formation as compared with controls.

Key words: *Malaxis monophyllum* (L.) Sw., industrial dumps, cenopopulation, phytocenosis, rare species, Orchidaceae

* The work was carried out with the financial support from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation as part of Ural Federal University's state assignment No 6.7696.2017/BCH.

REFERENCES

1. Arkhipova N. P., Bogoyavlenskiy L. S., Smirnov S. N. Yekaterinburg forest parks. *Ekaterinburg: Entsiklopediya*. Ekaterinburg, 2002. P. 320–322. (In Russ.)
2. Varlygina T. I., Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V. Orchids of Russia (biology, ecology and protection). Moscow, 2014. 437 p. (In Russ.)
3. Zhivotovskiy L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001. Vol. 32. No 1. P. 3–7. (In Russ.)
4. Zhukova L. A., Polyanskaya T. A. Some approaches to the prediction of development prospects of coenopopulations of plants. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013. Issue 32. No 31. P. 160–171. (In Russ.)
5. Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Chibrik T. S. The structural organization of forest phytocoenosis on the industrial dumps in Urals. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2015. Vol. 17. No 6. P. 220–224. (In Russ.)
6. Mamaev S. A., Knyazev M. S., Kulikov P. V., Filippov E. G. Orchids of Urals: taxonomy, biology, conservation. Ekaterinburg, 2004. 124 p. (In Russ.)
7. Strel'nikova T. O., Manakov Yu. A. Features of coal mines dumps flora of Kemerovo Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2010. No 2 (10). P. 44–57. (In Russ.)
8. Uranov A. A. The age range of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshykh shkoly. Biol. nauki*. 1975. No 2. P. 7–34. (In Russ.)
9. Filimonova E. I., Umanova N. E., Ryabukhin E. A. Initial stages of vegetation formation at the hydro-scalls of the Shuralino-Berry deposit of alluvial gold. *Materialy Mezhdunarodnogo soveshchaniya "Biologicheskaya rekul'tivatsiya narushennykh zemel"*. Ekaterinburg, 1997. P. 238–247. (In Russ.)
10. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A. Ecological bases and experience of biological reclamation of industrially disturbed lands. Ekaterinburg, 2011. 268 p. (In Russ.)
11. Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants: monograph. L. A. Zhukova, Yu. A. Dorogova, N. V. Turmuhametova, M. N. Gavrilova, T. A. Polyanskaya. Yoshkar-Ola, 2010. 368 p. (In Russ.)
12. Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M. A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Letters*. 2006. № 9. P. 968–980. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x.
13. Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 2011. 131 p.
14. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherland, Schrijen-Lippertz, 2011. 440 p.
15. Esfeld K., Hensen I., Wesche K., Jakob S. S., Tischew S., Blatter F. R. Molecular data indicate multiple independent colonization of former lignite mining areas in Eastern Germany by *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Biodivers. Conserv.* 2008. No 17. P. 2441–2453.
16. Jakubaska A., Malicka M., Malicki M. New data on the apophytic occurrence of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz and *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch in *Populus ×canadensis* plantation in Lower Silesia (south-western Poland). *Biodiv. Res. Conserv.* 2006. Vol. 1. No 2. P. 95–97.
17. Jermakowicz E., Ostrowiecka B., Tałałaj I., Pliszko A., Kostro-Ambroziaik A. Male and female reproductive success in natural and anthropogenic populations of *Malaxis monophyllum* (L.) Sw. (Orchidaceae). *Biodiv. Res. Conserv.* 2015. Vol. 39. No 1. P. 37–44. DOI: <https://doi.org/10.1515/birc-2015-0024>.
18. Lundholm J. T., Richardson P. J. Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. *Journal of Applied Ecology*. 2010. Vol. 47. № 5. P. 966–975.
19. Nowak A., Nowak S. Anthropogenic habitats can shelter threatened plants. *Nature Conservation: Concept and Practice*. (D. Gafta & J. Akeroyd, Eds.). Berlin; Heidelberg; New York, Springer, 2006. P. 107–115.
20. Pellegrino G., Bellusci F. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae). *Bot. J. Lin. Soc.* 2014. Vol. 176. No 3. P. 408–420. DOI: <https://doi.org/10.1111/bj.12204>.
21. Schefferson R. P., Kull T., Tali K. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing Estonian mine tailing hills. *Am. J. Bot.* 2008. Vol. 95. No 2. P. 156–164. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.156>.
22. Scheffknecht S., Winkler M., Hülber K., Rosas M. M., Hietz P. Seedling establishment of epiphytic orchids in forests and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 2010. Vol. 26. P. 93–102. DOI: 10.1017/S0266467409990332
23. Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulski M. N. Orchids of Russia and Adjacent Countries: (within the borders of the former USSR). Ruggell, Gartner Verlag, 2008. 690 p.

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ ВАПИРОВ

доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
vapirov@petrsu.ru

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ВАПИРОВА

старший преподаватель кафедры общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
nadin@mechty.su

СВЕТЛANA ПАВЛОВНА НАСОНОВА

инженер базовой кафедры сквозных технологий и экономической безопасности, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
svetlana.1996.nasonova@mail.ru

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА, БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ И ЭЛЕМЕНТНЫЙ СТАТУС ПО МЕДИ ЖИТЕЛЕЙ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ

Рассмотрены особенности физико-химических свойств меди, которые определяют биологическую роль этого элемента в организме. Раскрыт метаболизм меди и ее биологическая роль. Обобщены современные данные по переносу меди внутри клетки Си-шаперонами. Проанализирован элементный статус по меди для жителей северных регионов России.

Ключевые слова: медь, биологическая роль, элементный статус, продукты питания

Физико-химические свойства меди, определяющие ее физиологическую роль в организме

Одной из важнейших физико-химических характеристик катиона меди, определяющих его физиологическую роль в организме, является наличие вакантных d-орбиталей, что относит этот ион к кислотам Льюиса. Это обуславливает способность ионов меди к процессам комплексообразования с участием различных лигандов.

Катионы меди Cu^{2+} и Cu^{1+} в соответствии с классификацией Пирсона относятся соответственно к промежуточным и мягким кислотам. Эти кислоты способны к образованию комплексов с мягкими и жесткими основаниями. В организме медь образует комплексные соединения с лигандами, содержащими серу, азот и кислород, это аминокислоты, белки, углеводы и другие лиганды. Процессы комплексообразования меди определяют ее биологическую доступность для организма, транспорт и активацию медьзависимых ферментов. Следует иметь в виду, что некоторые комплексные соединения меди настолькоочно прочно удерживают катион, что в составе таких комплексов она практически не всасывается в желудочно-кишечном тракте. Примером такого комплексного соединения является медный комплекс хлорофилла.

Биологическая функция меди определяется и ее переменной степенью окисления. Для меди характерны три степени окисления: +1, +2 и +3. В своей высшей степени окисления медь про-

являет очень сильно выраженные окислительные свойства. Существование $Cu(III)$ возможно только в сильнощелочной среде, поэтому такая форма меди в организме не присутствует. Основными формами меди, присутствующими в организме, являются катионы Cu^{2+} и Cu^{1+} . Значение стандартного электродного потенциала $\phi^{\circ}_{Cu^{2+}/Cu^{+}}$ равно +0,153 В. Это позволяет осуществлять взаимный переход этих ионов в обратимых процессах передачи электронов в организме. Например, в цитохромоксидазе в субъединицах II и I происходит передача электронов с участием меди, при этом осуществляется обратимый переход $Cu^{2+} \leftrightarrow Cu^{+}$.

Одним из критериев, определяющих биологическую доступность элементов, является растворимость соединений, находящихся в желудочно-кишечном тракте. В этом отношении следует иметь в виду, что реакция среды в различных отделах желудочно-кишечного тракта меняется, а в некоторых случаях и очень существенно, поэтому изменение растворимости с изменением pH может кардинально менять биологическую доступность и токсичность соединений меди. Нерастворимые в водных растворах сульфиды растворяются в кислой среде желудка, поэтому избыточное поступление в организм нерастворимых сульфидов может оказывать токсическое действие. С увеличением pH среды растворимость соединений меди уменьшается, что должно сказываться на биодоступности этого элемента.

Пути поступления меди в организм человека. Содержание меди в продуктах питания

В экологически благоприятных условиях основным источником меди для организма человека является пища. Следует отметить, что источников по содержанию меди в продуктах питания очень мало. В литературе приводятся очень противоречивые сведения, вплоть до того, что содержание меди в одном и том же продукте отличается не в разы, а на порядки. Поэтому изучение содержания меди в пищевых продуктах является актуальным, тем более что в настоящее время разработаны и апробированы методики таких измерений.

В соответствии с Методическими рекомендациями МР 2.3.1.2432-08, установленные уровни потребности в меди составляют 0,9–3,0 мг/сутки при физиологической потребности для взрослых 1,0 мг/сутки, для детей от 0,5 до 1,0 мг/сутки [4].

Для усвоения продуктов растительного происхождения требуется более интенсивная работа ферментативной системы. Медьсодержащие продукты животного происхождения, как правило, легче солюбилизируются.

К особым источникам меди следует отнести молоко. Это связано с тем, что молоко является основным продуктом питания при вскармливании младенцев. В первую очередь следует отметить, что биодоступность микроэлементов из молока чрезвычайно высока, особенно в раннем младенческом возрасте, независимо от абсолютных концентраций элементов. Материнское грудное молоко имеет самую высокую концентрацию меди среди молочных продуктов млекопитающих, потребляемых человеком, которая обычно варьируется от 0,25 до 0,60 мг/л (от 3,9 до 9,5 мкмоль/л). Для сравнения: концентрация меди в коровьем молоке в четыре–шесть раз ниже, чем в материнском. Распределение меди среди белковых фракций с разной молекулярной массой и среди липидов сильно различается. Доля связывания меди с различными компонентами человеческого и коровьего молока также отличается. Так, процент связывания меди с липидами, сывороткой и казеином для материнского и коровьего молока составляет 15, 56, 8 % и 2, 8, 44 % соответственно. Общая биодоступность меди из грудного молока человека оценивается в 24 %, коровьего – 18 %. В пожилом возрасте коровье молоко играет важную роль как более доступный источник меди для организма по сравнению с растительным белком [8].

Всасывание меди

Основные процессы всасывания меди происходят в желудке и тонкой кишке, слизистая оболочка которой содержит металлотионеин, образующий комплексные соединения с медью [2]. Поступающая с пищей медь импортируется в энтероцит. Поглощение ионов меди сопровождается восстановлением Cu(II) до Cu(I) одной

из металлоредуктаз плазматической мембранны. Вхождение меди в энтероцит происходит при участии транспортного белка Ctrl. Поступление меди в системный кровоток осуществляется белком-носителем АТР7А. Высвобождение меди из клетки является энергозатратным процессом, требующим значительного расхода аденоzinтрифосфата [5].

Концентрация меди в плазме возрастает в течение всей жизни. Этот процесс не связан с изменением эффективности всасывания меди в желудочно-кишечном тракте. Изменения концентрации меди в плазме крови объясняются снижением секреции желчи как одного из компонентов регуляции всасывания этого элемента.

Половые различия в содержании меди в плазме у людей присутствуют для всех возрастов, при этом более высокие значения концентрации меди наблюдаются у женщин по сравнению с мужчинами. К тому же разница в концентрации меди у женщин и мужчин особенно увеличивается в случае приема женщинами эстрогенов. До настоящего времени остается невыясненным вопрос о влиянии факторов желудочно-кишечного тракта на гендерные различия в показателях меди. Предполагается, что различия в концентрациях меди связаны с различными потребностями в этом эсенциальном элементе у мужчин и женщин.

На всасывание меди оказывает влияние кислотность среды. В кислой среде происходит освобождение меди из природных органических комплексов, что приводит к тому, что медь находится в диссоциированном состоянии и присутствует в виде катионов. Увеличение в кишечнике значения pH среды должно приводить к изменению состояния меди в растворе. Увеличение pH среды способствует переходу меди из состояния свободных катионов в связанную форму с гидроксидионами или образованию гидроксосолей, которые характеризуются низкими значениями растворимости. Все это должно приводить к уменьшению абсорбции с увеличением значения pH среды. Действительно в экспериментах, проведенных на крысах, было показано, что в подвздошной кишке и, в меньшей степени, в тощей кишке абсорбция меди зависит от значения pH.

Существенную роль на эффективность всасывания меди могут оказывать присутствующие в кишечнике компоненты пищи. При этом степень и роль воздействия определяются физико-химическими характеристиками отдельных компонентов. К ним могут быть отнесены аминокислоты, пептиды, растительные волокна и другие [8].

Cu-шапероны

Шапероны, выполняющие роль переносчика меди в клетке к белкам-мишеням, имеют очень сильное сродство к катионам Cu¹⁺. Константа диссоциации комплекса меди с белком-шапероном меньше 10⁻²⁰. В настоящее время идентифицированы следующие Cu-шапероны: Atx1, CCS, Cox17

и Cox11. Важно отметить, что медью зависимый белок снабжается медью своим специфическим Си-шапероном, и в пределах одной клетки Си-шаперон одного типа не может заменить Си-шаперон другого типа.

Шапероны Atx1 идентифицированы из различных филогенетических источников: человека, мыши, крысы, собаки, растений, прокариот. Эти шапероны связывают катионы меди и доставляют их к специфической мишени – Си-АТР-азе. У человека Си-шаперон hAtx1 переносит ионы меди к Си-АТР-азам – АТР7А и АТР7В, которые транспортируют их в аппарат Гольджи, где они включаются в церулоплазмин. Установлено, что степень окисления катиона меди в Atx1 равна +1.

Известно, что катион Cu(I) в водном растворе является неустойчивым и легко подвергается диспропорционированию или аутоокислению. Если же катион меди Cu(I) находится в составе комплекса с Atx1, то, как показывают экспериментальные данные, он является стабильным.

Си-шаперон CCS является переносчиком ионов меди к супероксиддисмутазе, катализирующей диспропорционирование супероксиданион-радикала. Си-шароны CCS идентифицированы у дрожжей (уCCS), человека (hCCS), растений и насекомых. Последними исследованиями показано, что функция CCS не ограничивается только переносом меди к СОД. Так, шаперон человека hCCS может принимать участие в фолдинге СОД. Подтверждением этому является тот факт, что ионы меди, добавленные к денатурированной

СОД1, не способны реактивировать этот фермент, в то время как в присутствии CCS указанный фермент восстанавливает свою активность.

Механизм включения катионов меди в цитохромоксидазу до настоящего времени не установлен, однако известно, что в доставке и внедрении ионов меди в фермент участвуют белки Cox17, Sco1, Sco2 и Cox11 [1].

Установлено, что Cox17 доставляет медь не непосредственно к ферменту цитохромоксидазе, а опосредованно через Sco1 и Sco2. Cox17 переносит медь на Sco1 и Sco2, которые уже непосредственно переносят ионы меди на фермент. Цитохромоксидаза содержит несколько кофакторов, среди которых три катиона меди, находящиеся в субъединицах 1 и 2. В С-концевом гидрофильном домене субъединицы 2 содержатся два иона меди, которые образуют биядерный центр Cu_A. Этот центр выступает в межмембранные пространства митохондрий. Третий катион меди локализован в субъединице 1 и образует там моноядерный центр Cu_B, который погружен во внутреннюю мембрану митохондрий. Белки Sco1 и Sco2 связывают Cu¹⁺ и внедряют его в биядерный центр Cu_A. Си-шаперон Cox11 связывает медь и участвует в сборке центра Cu_B – цитохромоксидазы [1,3].

Физиологическая роль меди

Медь осуществляет свою физиологическую роль посредством Си-зависимых ферментов. Некоторые из них представлены в табл. 1.

Таблица 1

Некоторые медью содержащие ферменты животных и человека [2], [5], [7]

Фермент	Характеристика фермента
Церулоплазмин (КФ 1.16.3.1)	Продуцируется печенью, содержит до 95 % меди плазмы. Участвует в окислении Fe ²⁺ до Fe ³⁺ . Вероятно, участвует в транспортировке меди на цитохромы и другие медьюсодержащие белки. Играет важную роль в регуляции биогенных аминов
Супероксиддисмутаза (КФ 1.15.1.1)	Катализирует дисмутацию супероксидных анион-радикалов. Предполагается, что идиопатические эпилептические припадки могут проявляться из-за снижения активности этого фермента
Тирозиназа (КФ 1.14.18.1)	Катализирует реакции, приводящие к образованию меланина. Мутация гена, кодирующего тирозиназу, приводит к развитию околоорбитального альбинизма
Дофамин-β-гидроксилаза (КФ 1.14.17.1)	Катализирует превращение дофамина в норадреналин. Дефицит дофамин-β-гидроксилазы относится к редким генетическим расстройствам с аутосомно-домinantным путем наследования
Диаминоксидаза	Участвует в инактивации гистамина и других физиологически активных аминов
Моноаминоксидаза	Участвует в обмене дофамина, норадреналина и адреналина, а также преобразовании серотонина в конечные метаболиты
Лизилоксидаза (КФ 1.4.3.4)	Инактивация фермента приводит к задержке и неадекватности образования эластина и коллагена
Аминоксидаза (КФ 1.4.3.6)	Участвует в транспорте лейкоцитов к месту воспаления, развитии ревматоидного артрита, псориаза, системного склероза, респираторных заболеваний, диабета и его сосудистых осложнений
Цитохром-С-оксидаза (КФ 1.9.3.1)	Превращает O ₂ в воду, что создает высокий протонный градиент, необходимый для синтеза АТФ
Оксидаза аскорбиновой кислоты (ЕС 1 J0.3.3)	Снижение активности ведет к уменьшению синтеза коллагена
Ацилтрансфераза холестерина (LCAT) (ЕС 7.3.1.43)	Образует большинство сложных эфиров холестерина и имеет важное значение для транспортировки холестерина прямо или косвенно в печень для катаболизма
Липаза липопротеинов (ЕС 3.1.1.34)	Предполагается, что высокий уровень холестерина в крови связан с дефицитом меди и вызван снижением активности этой липазы. Снижение активности липопротеиновой липазы может также отвечать за гипертриглицеридемию, наблюдавшуюся при дефиците меди

Об элементном статусе по меди жителей северных территорий

Обращает на себя внимание, что для жителей Республики Карелия характерны относительно высокие для Северо-Западного федерального округа значения меди в волосах. Встречаемость отклонений по меди от нормы у жителей Республики Карелия распределена следующим образом (табл. 2).

Таблица 2

Элементный статус по меди населения Республики Карелия по данным [6]

Элемент	Дети, 3–15 лет		Взрослые, 25–50 лет					
	девочки		мальчики		женщины		мужчины	
	Повышено	Понижено	Повышено	Понижено	Повышено	Понижено	Повышено	Понижено
Cu	10,82	39,04	10,84	42,84	18,44	33,12	11,86	30,44

Отметим, что факт повышенного содержания меди в волосах жителей Карелии пока остается без объяснения и требует некоторых уточнений. Возможно, это связано с тем, что многие исследования проведены в местах локального загрязнения медью окружающей среды, что могло привести как к избыточному поступлению этого элемента в организм, так и к загрязнению волос медью из атмосферы.

Что же касается ситуации медного статуса жителей Северо-Западного федерального округа, то здесь отмечается недостаток меди у детей от 3 до 15 лет на уровне 40 % обследованных и недостаток у взрослого населения в возрасте 25–50 лет на уровне 30 % [6].

Принимая во внимание важную физиологическую роль меди, можно сделать вывод об актуальности процессов обогащения продуктов питания медью для жителей северных регионов России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Маркосян К. А., Курганов Б. И. Си-шапероны – внутриклеточные переносчики ионов меди. Функция, структура и механизм действия // Биохимия. 2003. Т. 68. № 8. С. 1013–1025.
- Микроэлементозы человека: этиология, классификация, органопатология / А. П. Авцын и др. М.: Медицина, 1991. 496 с.
- Нельсон Д., Коук М. Основы биохимии Ленинджа: В 3 т. Т. 2: Биоэнергетика и метаболизм: Пер. с англ. 3-е изд., испр. М.: Лаборатория знаний, 2017. 636 с.
- Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации: МР 2.3.1.2432-08: утв. Гл. сан. врачом РФ 18.12.08: ввод в действие с 18.12.08. М.: ФГУП «ИнтерСЭН», 2008. 39 с.
- Парахонский А. П. Роль меди в организме и значение ее дисбаланса // Естественно-гуманитарные исследования. 2015. № 10 (4). С. 72–83.
- Элементный статус населения России. Ч. 3. Элементный статус населения Северо-Западного, Южного и Северо-Кавказского федеральных округов / Под. ред. А. В. Скального, М. Ф. Киселева. СПб.: Медиакнига «ЭЛБИ-СПб», 2012. 447 с.
- Wachnik A. The physiological role of copper and the problems of copper nutritional deficiency // Die Nahrung. 1988. Vol. 32. P. 755–765.
- Wapnir R. A. Copper absorption and bioavailability // The American journal of clinical nutrition. 1998. Vol. 67. P. 1054S–1060S.

Vapiro V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Vapirova N. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Nasonova S. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

REVIEW OF PHYSICAL AND CHEMICAL PROPERTIES, BIOLOGICAL ROLE AND ELEMENT STATUS OF COPPER IN THE INHABITANTS OF RUSSIA'S NORTHERN REGIONS

The article deals with specific physical and chemical properties of copper, which determine the biological role of this element in the human body. Copper metabolism and its biological role are revealed. Modern data on the transfer of copper inside cells by Cu-chaperones are generalized. The data on the elemental status of copper in the inhabitants of Russia's northern regions are analyzed. Key words: copper, biological role, elemental status, food products

REFERENCES

- Markossian K. A., Kurganov B. I. Copper chaperones, intracellular copper trafficking proteins. Function, structure, and mechanism of action. *Biokhimiya*. 2003. Vol. 68. No 8. P. 1013–1025. (In Russ.)
- Human microelementosis: etiology, classification, organopathology. Avtsyn A. P. i dr. Moscow, Meditsina Publ., 1991. 496 p. (In Russ.)
- Nelson D., Cox M. Lehninger principles of biochemistry. Vol. 2. Bioenergy and metabolism. Moscow, Laboratoriya Znanii Publ., 2017. 636 p. (In Russ.)
- Norms of physiological needs for energy and nutrients in different population groups of the Russian Federation: MR 2.3.1.2432-08 (effective from Dec. 18, 2008). Moscow, FGUP “InterSEN” Publ., 2008. 39 p. (In Russ.)
- Parakhonsky A. P. The role of copper in human body and the value of its imbalance. *Estestvenno-gumanitarnye issledovaniya*. 2015. № 10 (4). P. 72–83. (In Russ.)
- Element status of the Russian population. Part 3. Element status of the population of the Northwestern, Southern and North Caucasus Federal Districts. (A. V. Skal'nyi, M. F. Kiselev, Eds.). St. Petersburg, Mediakniga “ELBI-SPb” Publ., 2012. 447 p. (In Russ.)
- Wachnik A. The physiological role of copper and the problems of copper nutritional deficiency. *Die Nahrung*. 1988. Vol. 32. P. 755–765.
- Wapnir R. A. Copper absorption and bioavailability. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 1998. Vol. 67. P. 1054S–1060S.

Поступила в редакцию 01.10.2018

СТАНИСЛАВ СЕРГЕЕВИЧ РЯЗАНОВ

научный сотрудник лаборатории экологии почв, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Российская Федерация)

*RStanislav.soil@yandex.ru***ДМИТРИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ ИВАНОВ**

кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе, заведующий лабораторией биогеохимии, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Российская Федерация)

*water-1f@mail.ru***ВАЛЕНТИНА ИВАНОВНА КУЛАГИНА**

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологии почв, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ (Казань, Российская Федерация)

viksoil@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ И ПОДВИЖНОСТЬ МЕДИ, ХРОМА И НИКЕЛЯ В ГУМУСОВЫХ ГОРИЗОНТАХ ПОЧВ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Проведено геохимическое обследование и выполнена оценка уровня загрязнения гумусовых горизонтов естественных, пахотных и городских почв Республики Татарстан соединениями меди, хрома и никеля. С помощью метода регрессионных деревьев изучена структура зависимости содержания и подвижности тяжелых металлов от содержания органического вещества, физической глины, Fe, Mn и актуальной кислотности. Региональный фоновый уровень металлов в гумусовых горизонтах почв составляет: Cu – $16,4 \pm 7,8$ мг/кг, Cr – $23,3 \pm 12,7$ мг/кг, Ni – $29,8 \pm 18,8$ мг/кг. Зоны повышенного содержания Cu и Ni приурочены к Бугульминской и Восточно-Закамской климато-географическим зонам, Cr – к восточной части Предкамской, северо-западу Предволжской и Бугульминской зонам. Отмечено повышение валового содержания Cr в сельскохозяйственных почвах по сравнению с естественными почвами. Установлено значительное загрязнение медью почв в городах Альметьевск, Казань и Набережные Челны. Структура почвенно-геохимических связей Ni и Cu отличается незначительно – их концентрация зависит от содержания марганца, а подвижность ограничивается соединениями железа. Поведение и содержание в гумусовых горизонтах хрома определяется его сродством с соединениями железа.

Ключевые слова: тяжелые металлы, почвы, оценка загрязнения, Татарстан

ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение почв тяжелыми металлами – постоянно возрастающая угроза безопасности продуктов питания и, как следствие, здоровью животных и человека [26]. В современных условиях существуют два источника тяжелых металлов в почвах: естественный привнос в результате выветривания почвообразующих пород и антропогенные источники, такие как транспорт, промышленные предприятия, сельскохозяйственное использование земель [9], [12]. Антропогенными источниками хрома и меди служат объекты химической и металлургической промышленности, причем установлено, что 78 % использованного хрома в итоге поступает в окружающую среду [17]. Масштабы поступления хрома в окружающую среду оцениваются в $2630 * 10^3$ т/год [3]. Опасность никелевого загрязнения обуславливается нефтедобывающей специализацией юго-восточных районов Татарстана, поскольку данный металл является попутным поллютантом при добыче и переработке нефти [6].

Попадая в почву, тяжелые металлы закрепляются в верхнем почвенном слое гумусовыми веществами, глинистыми минералами и пр. [25]. Почвенно-геохимические зависимости, однако, могут быть нелинейными и включать взаимодействия высокого порядка, что усложняет применение статистических методов для выявления значимых моделей концентрации и поведения металлов в почвах [11]. Дополнительным эффектом накладывается антропогенный фактор почвообразования: сельскохозяйственная деятельность вследствие изменения почвенных свойств влияет на аккумуляцию и мобильность тяжелых металлов и вместе с тем является дополнительным их источником [2].

Цель работы – дать геохимическую оценку территории Республики Татарстан (РТ) в отношении фонового содержания и уровня загрязнения почв медью, хромом и никелем с учетом почвенно-геохимических взаимодействий в условиях различных типов землепользования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Область исследования

Исследование проводилось в пределах РТ, расположенной на территории Среднего Поволжья ($55^{\circ}20'36.1''$ N; $50^{\circ}47'31.7''$ E) на площади 67 847 кв. км. Климат региона умеренно континентальный с небольшими различиями в пределах отдельных климато-географических районов (рис. 1б). Средняя годовая температура воздуха составляет $2-3,1^{\circ}\text{C}$, годовая сумма осадков – 460–540 мм. Рельеф – возвышенная ступенчатая равнина, расчлененная густой сетью речных долин¹. Почвенный покров, согласно классификации 1977 года, представлен следующими типами: подзолистые (17 %), серые лесные (32,4 %), черноземы (39,7 %), дерново-карбонатные (3,1 %) [5]. В пределах республики выделяются несколько основных типов землепользования: земли сельскохозяйственного назначения (67 %), населенных пунктов (5,2 %), водного фонда (6,5 %), особо охраняемых территорий (0,5 %) и лесного фонда (18,0 %) [1].

Промышленный профиль республики определяют нефтегазохимический комплекс, машиностроительные предприятия, предприятия радио- и электроприборостроения. Главные промышленные центры республики – города Казань, Набережные Челны, Нижнекамск, Зеленодольск, Елабуга².

Почвенные данные

На территории РТ было исследовано 1170 точек (рис. 1а). В каждой точке отбиралась одна смешанная проба из поверхностного горизонта почв методом конверта: на пашне – из горизонта Апах, в естественных ландшафтах (лес, луг) – из горизонта A1, в урбанизированных ландшафтах – с глубины 0–20 см. В почвенных образцах по стандартным методикам определялись следующие показатели: гранулометрический состав, pH водной вытяжки, содержание гумуса по Тюрину. Для анализа содержания и подвижности тяжелых металлов (Cu, Cr и Ni) в работе использовались измерения двух почвенных вытяжек. Первая – экстракция с помощью ацетатно-аммонийного буферного раствора с pH 4,8³, которая позволяет оценить содержание подвижных форм тяжелых металлов. Вторая – экстракция 5-молярной азотной кислотой с кипячением, которая использовалась для оценки валового содержания Cu, Cr, Ni, а также Fe и Mn⁴. Стоит отметить, что при использовании данной вытяжки корректнее говорить о «псевдоваловом» содержании, поскольку доля извлекаемых металлов в зависимости от геохимических свойств элемента и характера органо-минеральной матрицы может составлять менее 75 % от их фактического содержания. Тем не менее использование данной вытяжки применяется природоохранными службами РФ при оценке уровня общего загрязнения почв и донных отложений,

что сохраняет актуальность полученных значений с практической точки зрения. Далее в работе эта форма металлов обозначается как «валовая».

Конечное определение металлов в растворе проводилось атомно-абсорбционным методом на приборе AAnalyst-400 «Perkin Elmer» (США).

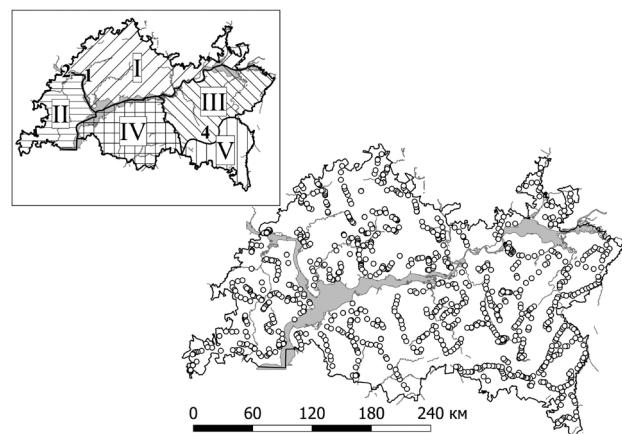


Рис. 1. Расположение точек отбора образцов и климато-географическое районирование РТ: I – Предкамье, II – Предволжье, III – Восточное Закамье, IV – Западное Закамье, V – Бугульминский р-н. Арабскими цифрами на карте обозначено расположение городов: 1 – Казань, 2 – Зеленодольск, 3 – Набережные Челны, 4 – Альметьевск

Тип землепользования (ТЗ) устанавливается в зависимости от места отбора почвенных образцов: с/х – почвы сельскохозяйственного использования, естественный – почвы, не используемые в с/х деятельности (целинные, луговые и лесные), урбанизированный – образцы отобраны на территории городов. Распределение образцов по почвенным типам и условиям землепользования представлено в табл. 1. Подзолистые (П), аллювиальные дерновые насыщенные (Адн) и аллювиальные луговые насыщенные (Алн) почвы представлены в основном естественным типом землепользования (см. табл. 1). Большинство черноземов (Ч), серых лесных (Л) и дерново-карбонатных почв (Дк) представлено пахотными горизонтами земель с/х назначения. Городские почвы объединены в тип урбаноземов (Урб).

Таблица 1
Количество образцов по типам землепользования

Типы почв	Типы землепользования		
	естествен- ный	с/х	урбаниз- рованный
Подзолистые	38	8	0
Серые лесные	155	367	0
Черноземы	31	217	0
Дерново-карб.	55	110	0
Аллюв. дерн. насыщ.	61	4	0
Аллюв. луг. насыщ.	29	7	0
Урбаноземы	0	0	74

Оценка регионального геохимического фона и оценка загрязнения

Оценка фонового уровня – необходимый этап в изучении загрязнения природных сред, включая почвы, тяжелыми металлами. Эта задача может вызывать определенные трудности, связанные с выбором значения, которое можно считать фоном. К тому же геохимический фоновый уровень является скорее диапазоном значений, а не неким абсолютным числом [13]. В нашей работе использовался статистический (непрямой) метод медианного абсолютного отклонения (median absolute deviation, MAD), устойчивый к нарушениям нормальности распределения значений [12]. В этом случае диапазон фоновых значений оценивается как $Me \pm 2MAD$ ($MAD = Me(|X_i - Me(X)|)$), где Me – медиана содержания элемента в почвах.

Для оценки степени загрязнения в работе использовался однофакторный коэффициент концентрации, который вычисляется как соотношение содержания элемента в почвенном образце (C_i , мг/кг) к фоновому уровню ($C_{i\phi}$, мг/кг) [18]:

$$Kk_i = C_i / C_{i\phi}. \quad (1)$$

Деревья регрессии

Количественная оценка влияния почвенных свойств на содержание и подвижность тяжелых металлов необходима как для задач мониторинга, так и экологического моделирования. В то же время подобный анализ значительно ограничен сложностью взаимодействий в почвенной системе [17]. Деревья регрессии хорошо подходят для моделирования сложных, в том числе нелинейных, взаимодействий между исследуемым параметром и независимыми переменными [15]. Результатом применения метода деревьев регрессии являются легко интерпретируемые модели, представляющие собой набор правил вида «если..., то...». Недостатком метода деревьев регрессии является то, что они обладают высоким параметром дисперсии, то есть существует множество реализаций дерева регрессии, дающих одинаковый результат, а добавление или удаление дополнительных данных способно коренным образом изменить структуру дерева [15].

Использованное ПО

Статистический анализ данных проводился с помощью пакета R [21]. Вариограммный анализ и пространственная интерполяция выполнены при помощи пакета «gstat» [19], метод деревьев регрессии – при помощи пакета «tree» [24]. Финальное оформление карт реализовано в геоинформационной системе QGIS [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Cu, Cr и Ni в почвах

В табл. 2 представлены основные статистические показатели свойств обследованных почв. Из-за выраженной кластеризованности в схеме

пробоотбора (особенно плотно точки отбора сгруппированы на территории городов (см. рис. 1)) для получения несмешанных оценок среднего, дисперсии и коэффициента вариации проведена полигональная декластеризация значений [14]. Распределение показателей не подчиняется закону нормального распределения, и для дальнейшего анализа использовались непараметрические критерии (см. табл. 2). Неоднородность почвенно-климатических условий территории отразилась на высоких значениях коэффициентов вариации почвенных параметров.

Таблица 2

Описательная статистика почвенных свойств

Показатели	min	max	Me	M	sd	Cv, %
Гумус (%)	0,2	16,2	5,5	5,4	2,75	50,1
Физ. глина (%)	3,4	73,6	41,3	41,2	13,32	30,8
pH водн.	4,8	8,8	7,0	7,0	0,75	10,2
Fe (мг/кг)	775	89830	17980	20312	9120	44,9
Mn (мг/кг)	49,8	3344,4	601,2	678,5	348	51,3
Cu вал. (мг/кг)	0,3	143,2	19,0	19,6	9,4	47,8
Cu подв. (мг/кг)	0,0	20,3	0,2	0,2	0,5	245,3
Cu подв. /Cu вал.	0,000	0,500	0,008	0,014	0,023	170,4
Cr вал. (мг/кг)	1,8	93,1	28,7	29,8	11,9	39,9
Cr подв. (мг/кг)	0,0	11,3	0,2	0,2	0,3	132,3
Cr подв. /Cr вал.	0,000	0,288	0,006	0,010	0,015	151,7
Ni вал. (мг/кг)	0,8	142,4	36,0	37,8	18,1	47,9
Ni подв. (мг/кг)	0,0	5,6	0,7	0,8	0,5	65,4
Ni подв. /Ni вал.	0,001	0,429	0,019	0,026	0,022	86,6

Примечание. min – минимальное значение выборки; max – максимальное значение; Me – медиана выборки; M – выборочное среднее; sd – стандартное отклонение; cv – коэффициент вариации.

Среднее содержание Cu в почвах Татарстана слабо отличается от общемировых оценок для почв – 20 мг/кг, по А. П. Виноградову, и 25 мг/кг, по данным Riemann и Caritat [4], [22]. Мировые оценки содержания в почвах Cr значительно превышают среднее содержание в почвах РТ: по данным Riemann и Caritat, кларк хрома в почвах составляет 80 мг/кг [22]; Виноградов дает оценку в 200 мг/кг, в более поздних работах эта цифра признана завышенной и приводится значение в 70 мг/кг [3], [4], [22]. Содержание Ni в почвах РТ совпадает с оценкой Виноградова (40 мг/кг) и несколько превышает кларк, приведенный у Riemann и Caritat (20 мг/кг) [4], [22].

Для оценки пространственного распределения концентраций рассматриваемых металлов в верхнем почвенном горизонте проведена интерполяция значений методом ординарного кrigинга с корректировкой сглаживающего эффекта [23].

Пространственная структура валового содержания меди, хрома и никеля описывается изотропными вариограммами с наличием регионального тренда. Параметры моделей вариограмм представлены в табл. 3.

Таблица 3
Параметры вариограмм для пространственной интерполяции

Элементы	Модели	Ошибки подгонки	Размах (км)	nugget	sill	nugget/sill
Cu	Sph	2,06E-07	270,9	0,45	6,60	0,06
Cr	Sph	7,24E-08	136,8	0,59	0,34	0,63
Ni	Lin	1,17E-07	201,3	0,27	0,67	0,29

Содержание меди обладает сильной пространственной зависимостью – соотношение наггет-к-порогу меньше 0,25 [10]. Содержание хрома и никеля обладает средней пространственной зависимостью (см. табл. 3). Высокая вариабельность на малых расстояниях (сильный наггет-эффект) объясняется малой плотностью точек отбора образцов – среднее расстояние между соседними точками составляет 1800 м. Итоговые карты пространственной вариабельности содержания Cu, Cr и Ni представлены на рис. 2.

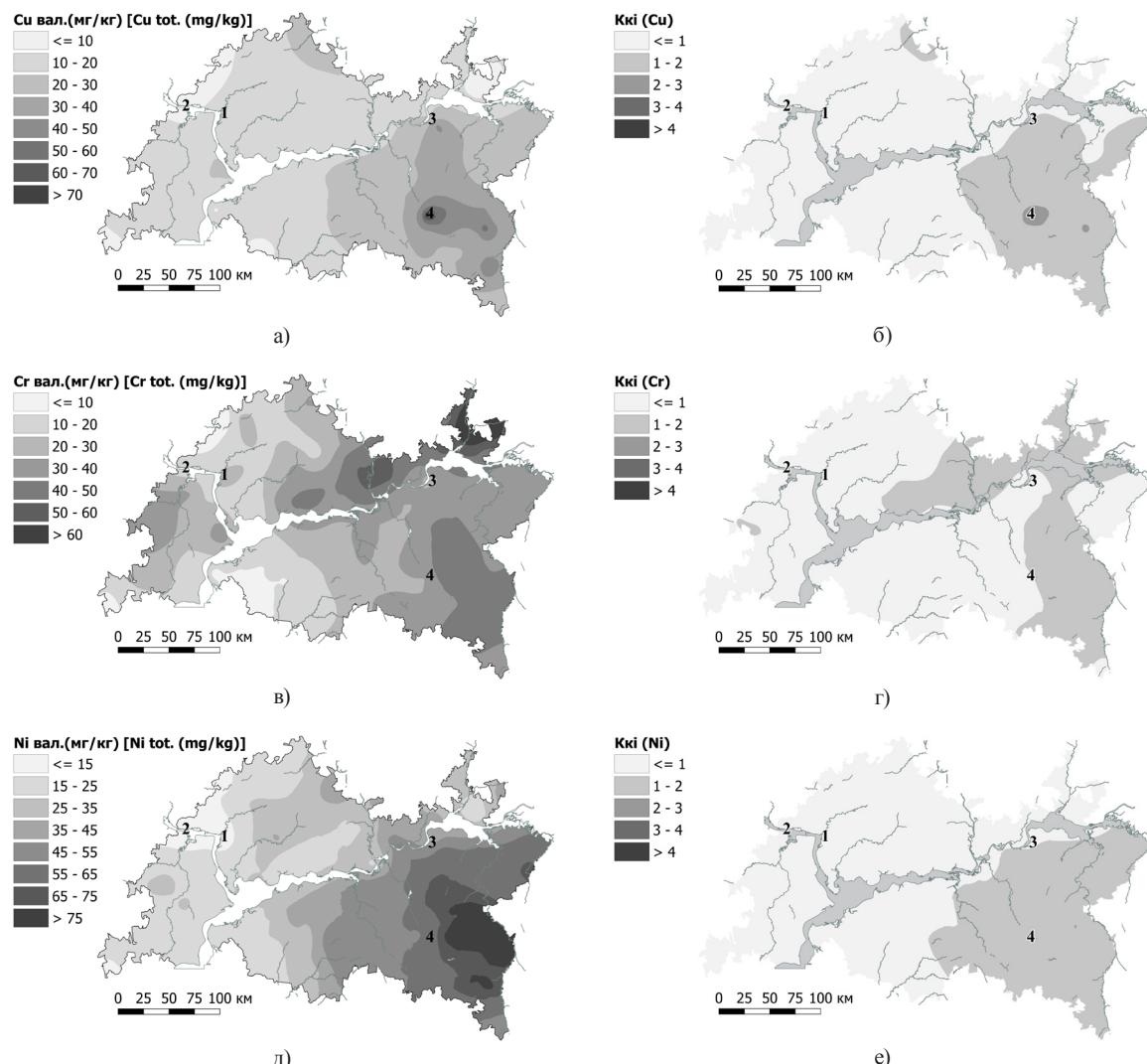


Рис. 2. Пространственное распределение валового содержания и коэффициента концентрации металлов (Кхи) в почвах РТ. Цифрами на карте обозначено расположение городов:
1 – Казань, 2 – Зеленодольск, 3 – Набережные Челны, 4 – Альметьевск

На территории РТ зона повышенного содержания Ni и Cu в почвах приурочена к Восточно-Закамской и Бугульминской климато-географическим зонам (рис. 2а, 2д). Области наибольшего содержания меди также совпадают с расположением крупных промышленных городов республики: Альметьевск и Набережные Челны. Распределение Cr более неоднородно, максимальные концентрации в гумусовых горизонтах наблюдаются для восточной части Предкамья, северо-запада Предволжья и Бугульминской климато-географической зоны (рис. 2в).

Будучи интегральным показателем условий окружающей среды, тип почвы определяет общее содержание и подвижность тяжелых металлов в почвах [7]. Непараметрический дисперсионный анализ по Краскелю – Уоллису показал наличие значимых различий между типами почв как по валовому содержанию, так и по коэффициенту подвижности всех рассматриваемых металлов (табл. 4).

Таблица 4
Содержание и подвижность Cu, Cr и Ni
по типам почв

Тип почвы	min	Ме	max	min	Ме	max
	Cu вал.			Cu подв./Cu вал.		
Подзолистые	0,3	8,1	17,9	0,004	0,025	0,500
Серые лесные	4,0	16,9	74,4	0,000	0,009	0,170
Черноземы	4,0	21,4	89,3	0,000	0,004	0,036
Дерново-карб.	5,3	24,0	123,8	0,000	0,006	0,051
Аллюв. дерн. насыщ.	0,6	15,6	40,0	0,003	0,020	0,228
Аллюв. луг. насыщ.	6,2	19,6	31,0	0,005	0,016	0,049
Урбаноземы	2,1	29,1	143,2	0,000	0,012	0,222
	Cr вал.			Cr подв./Cr вал.		
Подзолистые	1,8	19,6	61,6	0,001	0,012	0,270
Серые лесные	6,1	26,7	89,2	0,000	0,006	0,288
Черноземы	5,6	29,8	67,5	0,000	0,004	0,041
Дерново-карб.	8,0	34,9	93,1	0,000	0,006	0,052
Аллюв. дерн. насыщ.	4,9	23,8	53,3	0,000	0,009	0,077
Аллюв. луг. насыщ.	6,2	29,6	84,0	0,001	0,008	0,122
Урбаноземы	6,7	26,7	65,6	0,000	0,014	0,126
	Ni вал.			Ni подв./Ni вал.		
Подзолистые	2,0	16,7	37,3	0,001	0,045	0,259
Серые лесные	8,3	30,6	139,6	0,003	0,024	0,146
Черноземы	6,2	47,8	142,4	0,004	0,012	0,066
Дерново-карб.	11,8	51,0	131,4	0,002	0,013	0,130
Аллюв. дерн. насыщ.	3,8	31,5	77,3	0,002	0,025	0,143
Аллюв. луг. насыщ.	9,4	34,7	78,1	0,004	0,027	0,070
Урбаноземы	0,8	41,5	90,8	0,004	0,017	0,429

Валовое содержание Cu в гумусовых горизонтах возрастает в ряду почв $\Pi <<_{(p < 0,01)} \text{Адн} = =_{(p = 0,45)} \text{Л} =_{(p = 0,29)} \text{Алн} =_{(p = 0,45)} \text{Ч} <<_{(p < 0,01)} \text{Дк} = =_{(p = 0,45)} \text{Урб}$, где в скобках указан уровень значимости между соседними сравниваемыми типами согласно критерию Данна. Медь наименее подвижна в черноземах и дерново-карбонатных почвах: $\text{Ч} <<_{(p < 0,01)} \text{Дк} <<_{(p < 0,01)} \text{Л} =_{(p = 0,14)} \text{Урб} = =_{(p = 0,14)} \text{Алн} =_{(p = 0,67)} \text{Адн} =_{(p = 0,67)} \text{П}$.

Валовое содержание Cr слабо варьирует в зависимости от почвенного типа (см. табл. 4). Исключением является дерново-карбонатная почва, где наблюдается наибольшая концентрация хрома, значимо превышающая остальные типы почв ($p < 0,01$). Коэффициент подвижности Cr подв./Cr вал. также плавно изменяется от типа к типу с минимумом в черноземах ($\text{Ч} =_{(p = 0,06)} \text{Дк}$ и $\text{Ч} <<_{(p < 0,01)} \text{Л} =_{(p = 1,0)} \text{Алн}$) и максимумом в подзолистых и городских почвах ($\text{П} =_{(p = 1,0)} \text{Урб}$ и $\text{Алн} <<_{(p < 0,01)} \text{Урб}$).

Ряд типов почв, ранжированный по содержанию Ni, имеет вид: $\text{П} <<_{(p < 0,01)} \text{Л} =_{(p = 1,0)} \text{Адн} = =_{(p = 1,0)} \text{Алн} =_{(p = 1,0)} \text{Урб} <<_{(p < 0,01)} \text{Ч} <<_{(p < 0,01)} \text{Дк}$. Ряд почв, ранжированный по увеличению подвижности никеля, схож с рядом подвижности меди и имеет вид: $\text{Ч} <_{(p = 0,02)} \text{Дк} =_{(p = 0,06)} \text{Урб} <_{(p = 0,02)} \text{Л} =_{(p = 1,0)} \text{Адн} =_{(p = 1,0)} \text{Алн} =_{(p = 0,08)} \text{П}$.

Влияние сельскохозяйственной деятельности на содержание и подвижность меди в почвах практически не проявляется: значимые различия между гумусовыми горизонтами естественных почв и пахотными горизонтами сельскохозяйственных почв согласно критерию Уилкоксона наблюдается только для подзолистых почв ($W = 64$, $p = 0,01$) (рис. 3а).

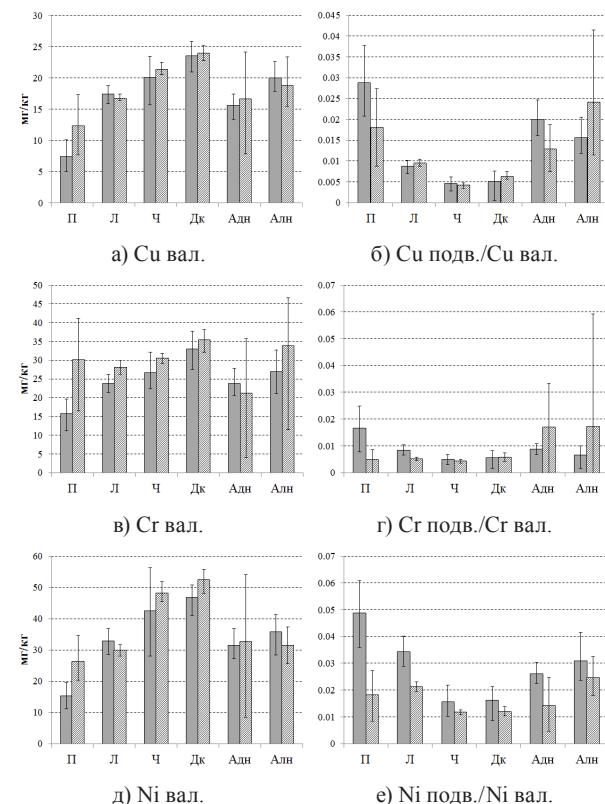


Рис. 3. Валовое содержание и подвижность Cu, Cr и Ni в почвах при различных типах землепользования: сплошной заливкой обозначен естественный ТЗ, штриховкой – с/х ТЗ. Усами на графиках обозначены 95 % доверительные интервалы

Содержание хрома выше при сельскохозяйственном использовании для подзолистых ($W = 60$, $p < 0,01$), серых лесных ($W = 20895$, $p < 0,01$), черноземов ($W = 2447$, $p = 0,01$) и дерново-карбонатных ($W = 2379$, $p = 0,03$) почв, что может быть свидетельством его привноса с основными и микроудобрениями (рис. 3в). Коэффициент подвижности хрома значимо снижается в результате сельскохозяйственной деятельности в подзолистых ($W = 241$, $p < 0,01$) и серых лесных ($W = 34154$, $p < 0,01$) почвах (рис. 3г).

Значимые различия между двумя типами землепользования по содержанию никеля в верхнем почвенном слое, как и в случае меди, характерны только для подзолистых почв ($W = 76$, $p = 0,03$) (рис. 3д). Снижение коэффициента подвижности никеля при активном сельскохозяйственном использовании наблюдается для большинства типов почв: подзолистые ($W = 251$, $p < 0,01$), серые

лесные ($W = 38628$, $p < 0,01$), чернозем ($W = 4189$, $p = 0,03$), дерново-карбонатные ($W = 3756$, $p = 0,01$) и аллювиальные дерновые насыщенные ($W = 202$, $p = 0,03$) почвы (рис. 3е).

Региональный геохимический фон и оценка загрязнения почв

Для расчета региональных фоновых уровней тяжелых металлов использованы образцы зональных типов почв (подзолистые, серые лесные, черноземы), не затронутых сельскохозяйственной деятельностью. Незональные типы почв (дерново-карбонатные, аллювиальные) исключены для устранения влияния аномальных зон, связанных с выходом карбонатных пород и привносом с аллювиальными отложениями.

Региональные фоновые уровни тяжелых металлов в почвах, рассчитанные по образцам гумусовых горизонтов, составляют: Cu – $16,4 \pm 7,8$ мг/кг, Cr – $23,3 \pm 12,7$ мг/кг, Ni – $29,8 \pm 18,8$ мг/кг.

На основе верхнего порога фоновых значений рассчитаны коэффициенты концентрации металлов в почвах, численные значения которых характеризуют тот или иной уровень загрязнения (см. рис. 2б, г, е). Большая часть территории РТ характеризуется как чистая – площадь территории с коэффициентом концентрации $K_{K_i} \leq 1$ занимает 71,5 % для меди, 71,4 % для хрома и 66,1 % в случае никеля. Область с коэффициентом концентрации $1 < K_{K_i} \leq 2$, характеризуемая как потенциально загрязненная, составляет 27,8, 28,6 и 33,9 % для Cu, Cr и Ni соответственно. Площадь территорий с $K_{K_i} > 2$ занимает менее 1 % для всех исследуемых металлов. Распределение значений K_{K_i} по типам землепользования (в процентах от количества проб) представлено в табл. 5.

Таблица 5

Распределение значений K_{K_i} по типам землепользования в %

Типы ЗП	$0 < P_i \leq 1$	$1 < P_i \leq 2$	$2 < P_i \leq 3$	$3 < P_i \leq 4$	$4 < P_i \leq 5$	$5 < P_i$
	Cu					
Все типы	75,6	22,5	1,1	0,5	0,2	0,2
естествен.	79,0	20,2	0,5	0,3	0,0	0,0
c/x	78,1	20,1	1,0	0,6	0,1	0,1
урбан.	38,6	53,0	4,8	1,2	1,2	1,2
Cr						
Все типы	73,8	25,8	0,4	0,0	0,0	0,0
естествен.	78,5	21,2	0,3	0,0	0,0	0,0
c/x	71,5	28,0	0,6	0,0	0,0	0,0
урбан.	72,3	27,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Ni						
Все типы	69,9	29,1	1,0	0,0	0,0	0,0
естествен.	74,8	24,4	0,8	0,0	0,0	0,0
c/x	68,0	30,8	1,3	0,0	0,0	0,0
урбан.	64,6	35,4	0,0	0,0	0,0	0,0

Схожие пропорции распределения значений коэффициента концентрации в естественных и сельскохозяйственных почвах подтверждает отсутствие значимого регионального антропогенного привноса рассматриваемых металлов, непосредственно связанного с сельскохозяйственной деятельностью. При относительно низких средних значениях коэффициентов концентрации меди в пробах урбанизированных, отобранных на территории городов Альметьевск ($K_{K_i}^{\max} = 5,92$; $K_{K_i} = 1,63$), Казань ($K_{K_i}^{\max} = 4,8$; $K_{K_i} = 1,21$) и Набережные Челны ($K_{K_i}^{\max} = 3,4$; $K_{K_i} = 1,12$), отдельные образцы показывают наличие значительного загрязнения, что указывает на локальный характер загрязнения.

В случае хрома и никеля коэффициент концентрации для городских почв не превышает 1,9 единицы.

Структура геохимических связей

Взаимодействие тяжелых металлов с почвенными компонентами имеет сложную структуру, на которую к тому же накладывается воздействие внешних факторов почвообразования, в том числе типа землепользования. С помощью метода деревьев регрессии была оценена структура почвенно-геохимических связей, определяющих содержание и подвижность тяжелых металлов в гумусовом горизонте почв рассматриваемой территории.

Валовое содержание меди в гумусовых горизонтах возрастает вместе с содержанием марганца и физической глины, причем гранулометрический состав играет более важную роль в нейтральных и кислых почвах (рис. 4а). Подвижность меди в первую очередь ограничивается содержанием соединений железа и гранулометрическим составом почвы: коэффициент подвижности нелинейно снижается, достигая минимума в легкосуглинистых и более тяжелых почвах (рис. 4б). Несмотря на подтверждение биофильности меди многими авторами, в почвах РТ не наблюдается значимой зависимости содержания и подвижности меди от содержания гумуса [7]. Ряд авторов отмечают противоречивость данных о влиянии почвообразовательных процессов на распределение меди и отсутствие четкой связи между количеством меди и содержанием в почве гумуса [8].

В гумусовых горизонтах хром проявляет сильное сродство с железом независимо от типа почвы. Аддитивно на валовое содержание хрома влияет содержание марганца и гранулометрический состав (рис. 4в). Коэффициент подвижности хрома снижается с увеличением содержания соединений железа и физической глины; органическое вещество играет минорную роль в закреплении хрома в верхних горизонтах (рис. 4г).

Структура геохимических связей никеля в почвах схожа с таковой для меди (рис. 4д).

Содержание никеля в гумусовых горизонтах повышается с увеличением содержания марганца. Никель, как и медь, проявляет сидерофильные свойства в гумусовых горизонтах – его подвиж-

ность падает с увеличением содержания железа. Также коэффициент подвижности никеля падает с увеличением актуальной кислотности и утяжелением гранулометрического состава (рис. 4е).

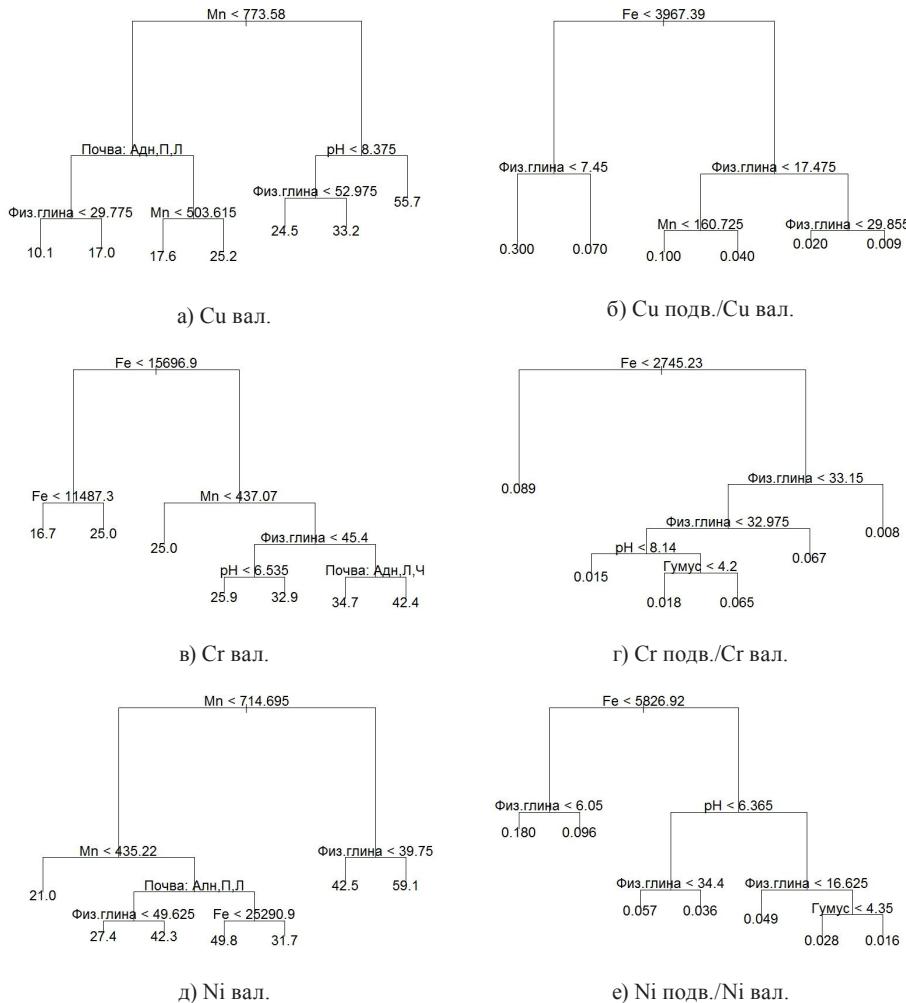


Рис. 4. Структура почвенно-геохимических взаимодействий тяжелых металлов

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенный покров естественных и измененных деятельностью человека сельскохозяйственных и урбанизированных территорий РТ в целом характеризуется фоновыми показателями содержания меди и никеля. Превышение их геохимического фона характерно для Восточно-Закамской и Бугульминской климато-географических зон. Для обоих металлов наблюдаются общие черты почвенно-геохимических связей в гумусовых горизонтах почв, где обнаруживается тесное сродство с соединениями марганца. В почвах промышленных центров республики отмечено значимое превышение валового содержания меди по сравнению с почвами природных территорий.

В отношении хрома обследованная территория также характеризуется как незагрязненная. Тем не менее наблюдается статистически значимое повышение содержания хрома в сельскохозяйственных почвах, что требует дополнительного анализа для выявления источников и объемов экзогенного поступления. Пространственное распределение хрома отличается большей неоднородностью – геохимические зоны повышенного содержания наблюдаются в восточной части Предкамья, на северо-западе Предволжья и в Бугульминской климато-географической зоне. В гумусовых горизонтах хром ведет себя преимущественно как сидерофил.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Атлас Республики Татарстан / Под ред. Г. В. Поздняка СПб.: ОАО «Иван Федоров», 2004. 216 с.

² Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2015 году / Министерство экологии и природных ресурсов Республики Татарстан; Под ред. Ф. С. Абдулганиева. Казань, 2015. 505 с.

³ Методика выполнения измерений массовой доли подвижных форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия, кобальта, хрома, марганца) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом: РД 52.18.289-90: утв. ГК СССР по гидрометеорологии. М., 1991.

⁴ Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом: РД 52.18.191-89: утв. ГК СССР по гидрометеорологии. М., 1990.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова А. Б., Бережная Н. А., Григорьян Б. Р., Иванов Д. В., Кулагина В. И. Красная книга почв Республики Татарстан / Под ред. Д. В. Иванова. Казань: Фолиант, 2012. 192 с.
2. Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб.: ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.
3. Водяницкий Ю. Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. М.: ГНУ Почвенный институт им. В. В. Докучаева РАСХН, 2008. 86 с.
4. Добровольский В. В. Основы биогеохимии. М.: ACADEMIA, 2003. 397 с.
5. Егоров В. В., Фридланд В. М., Иванова Е. Н., Розов Н. Н., Носин В. А., Фраев Т. А. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 221 с.
6. Кабата-Пендлас А., Пендлас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.
7. Кауричев И. С., Панов Н. П., Розов Н. Н., Стратонович М. В., Фокин А. Д. Почвоведение. М.: Агропромиздат, 1989. 719 с.
8. Химия тяжелых металлов, мышьяка и молибдена в почвах / Под ред. Н. Г. Зырина, Л. К. Садовниковой. М.: Изд-во МГУ, 1985. 208 с.
9. Albanese S., De Vivo B., Lima A., Cicchella D., Civitillo D., Cosenza A. Geochemical baseline and risk assessment of the Bagnoli brownfield site coastal sea sediments (Naples, Italy) // J. Geochem. Explor. 2010. № 105. P. 19–33. DOI: 10.1016/j.gexplo.2010.01.007.
10. Cambardella C., Moorman T., Novak J., Parkin T., Karlen D., Turco R., Konopka A. Field-Scale Variability of Soil Properties in Central Iowa Soils // Soil Sci. Soc. Am. J. 1994. № 58. P. 1501–1511. DOI: 10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x.
11. De'ath G., Fabricius K. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis // Ecology. 2000. № 81 (11). P. 3178–3192. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081.
12. Esmaeili A., Moore F., Keshavarzi B., Jafarzadeh N., Kermani M. A geochemical survey of heavy metals in agricultural and background soils of the Isfahan industrial zone, Iran // Catena. 2014. № 12. P. 88–98. DOI: 10.1016/j.catena.2014.05.003.
13. Hawkes H., Webb J. Geochemistry in mineral exploration. New York: Harper & Row, 1962. 415 p.
14. Isaaks E., Srivastava R. Applied Geostatistics. New York: Oxford University Press, 1989. 589 p.
15. James G., Witten D., Hastie T., Tibshirani R. An introduction to Statistical Learning with Applications in R. New York: Springer-Verlag, 2013. 440 p.
16. Johnson J., Schewel L., Graedel T. E. The contemporary anthropogenic chromium cycle // Environ. Sci. Technol. 2006. № 40. P. 7060–7069. DOI: 10.1021/es060061i.
17. Kheir R., Shomar B., Greve M., Greve M. On the quantitative relationships between environmental parameters and heavy metals pollution in Mediterranean soils using GIS regression-trees: The case study of Lebanon // J. Geochem. Explor. 2014. № 147. P. 250–259. DOI: 10.1016/j.gexplo.2014.05.015.
18. Li W., Zhang X., Wu B., Sun S., Chen Y., Pan W., Zhao D., Cheng S. A Comparative Analysis of Environmental Quality Assessment Methods for Heavy Metal-Contaminated Soils // Pedosphere. 2008. № 18 (3). P. 344–352. DOI: 10.1016/S1002-0160(08)60024-7.
19. Pebesma E. J. Multivariable geostatistics in S: the gstat package // Computers & Geosciences. 2004. № 30. P. 683–691. DOI: 10.1016/j.cageo.2004.03.012.
20. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation, 2016 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://qgis.osgeo.org> (дата обращения 28.12.2017).
21. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.R-project.org/> (дата обращения 28.12.2017).
22. Reimann C., De Caritat P. Chemical elements in the environment. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 398 p.
23. Rezaee H., Asghari O., Yamamoto J. K. On the reduction of the ordinary kriging smoothing effect // Journal of Mining & Environment. 2011. № 2 (2). P. 102–117. DOI: 10.22044/jme.2011.538.
24. Ripley B. tree: Classification and Regression Trees. R package version 1.0-37. 2016 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=tree> (дата обращения 28.12.2017).
25. Violante A., Cozzolino V., Peremolov L., Caporale A. G., Pigna M. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids in soil environments // J. Soil. Sci. Plant Nutr. 2010. № 10 (3). P. 268–292. DOI: 10.4067/s0718-95162010000100005.
26. Zhong B., Liang T., Wang L., Li K. Application of stochastic models and geostatistical analyses to study sources and spatial patterns of soil heavy metals in a metalliferous industrial district of China // Science of the Total Environment. 2014. № 490. P. 422–434. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2014.04.127.

Ryazanov S. S., Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Science (Kazan, Russian Federation)
Ivanov D. V., Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Science (Kazan, Russian Federation)
Kulagina V. I., Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Science (Kazan, Russian Federation)

CONTENT AND MOBILITY OF COPPER, CHROME AND NICKEL IN HUMUS HORIZONS OF SOILS IN THE REPUBLIC OF TATARSTAN

A geochemical survey and contamination levels assessment of humus horizons for different land use types (natural, agricultural and urban) was carried out in the territory of the Republic of Tatarstan. The regression trees method was used to evaluate the dependencies of heavy metals content and mobility on the content of organic matter, physical clay, Fe, Mn, and soil pH. The regional

background level of metals was estimated using the samples of natural zonal soils and amounted to 16.4 ± 7.8 mg/kg for Cu, 23.3 ± 12.7 mg/kg for Cr and 29.8 ± 18.8 mg/kg for Ni. The geochemical zones of elevated Ni and Cu content were observed in the eastern Zakamskaya and Bugulminskaya soil-climatic zones of the Republic of Tatarstan. Elevated Cr content was observed in the eastern part of the Predkamskaya, north-western part of the Predvolzhskaya and the Bugulminskaya soil-climatic zones. Cr content in agricultural soils was elevated comparing to natural soils. Significant copper pollution was observed in the soil samples collected in the cities of Kazan, Naberezhnye Chelny and Almeteyevsk. Copper and nickel showed similar structures of geochemical interactions. The total content of Cu and Ni increases with increasing Mn content. The mobility of Cu and Ni in the topsoil was controlled by Fe content. The content and mobility of Cr was determined by its siderophilic properties.

Key words: heavy metals, soils, contamination assessment, geoecology, Tatarstan

REFERENCES

- Aleksandrova A. B., Berejnaya N. A., Grigoryan B. R., Ivanov D. V., Kulagina V. I. The Red Book of Soils of the Republic of Tatarstan. Kazan, Foliant Publ., 2012. 192 p. (In Russ.)
- Alekseev Yu. V. Heavy metals in agrolandscape. St. Petersburg, PNPI RAS Publ., 2008. 216 p. (In Russ.)
- Vodyanitskiy Yu. N. Heavy metals and metalloids in soils. Moscow, RAAS Dokuchaev Soil Science Institute Publ., 2008. 86 p. (In Russ.)
- Dobrovolskiy V. V. Biogeochemistry basics. Moscow, ACADEMIA Publ., 2003. 397 p. (In Russ.)
- Egorov V. V., Fridland V. M., Ivanova E. N., Rozov N. N., Nosin V. A., Fraev T. A. Classification and diagnostics of the USSR soils. Moscow, Kolos Publ., 1977. 221 p. (In Russ.)
- Kabata-Pendias A., Pendias H. Microelements in soils and plants. Moscow, Mir Publ., 1989. 440 p. (In Russ.)
- Kaurichev I. S., Panov N. P., Rozov N. N., Stratovich M. V., Fokin A. D. Soil science. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 719 p. (In Russ.)
- Chemistry of heavy metals, arsenicum and molybdenum in soils (N. G. Zyrin, L. K. Sadovnikova, Eds.). Moscow, Moscow State University Publ., 1985. 208 p. (In Russ.)
- Albanese S., De Vivo B., Lima A., Cicchella D., Civitillo D., Cosenza A. Geochemical baseline and risk assessment of the Bagnoli brownfield site coastal sea sediments (Naples, Italy). *J. Geochem. Explor.* 2010. No 105. P. 19–33. DOI: 10.1016/j.gexplo.2010.01.007.
- Cambardella C., Moorman T., Novak J., Parkin T., Karlen D., Turco R., Konopka A. Field-Scale Variability of Soil Properties in Central Iowa Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1994. No 58. P. 1501–1511. DOI: 10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x.
- De'ath G., Fabricius K. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*. 2000. No 81 (11). P. 3178–3192. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081.
- Esmaeili A., Moore F., Keshavarzi B., Jafarzadeh N., Kermani M. A geochemical survey of heavy metals in agricultural and background soils of the Isfahan industrial zone, Iran. *Catena*. 2014. No 12. P. 88–98. DOI: 10.1016/j.catena.2014.05.003.
- Hawkes H., Webb J. Geochemistry in mineral exploration. New York, Harper & Row, 1962. 415 p.
- Isaaks E., Srivastava R. Applied Geostatistics. New York, Oxford University Press, 1989. 589 p.
- James G., Witten D., Hastie T., Tibshirani R. An introduction to Statistical Learning with Applications in R. New York, Springer-Verlag, 2013. 440 p.
- Johnson J., Schewel L., Graedel T. E. The contemporary anthropogenic chromium cycle. *Environ. Sci. Technol.* 2006. No 40. P. 7060–7069. DOI: 10.1021/es060061i.
- Kheir R., Shomar B., Greve M., Greve M. On the quantitative relationships between environmental parameters and heavy metals pollution in Mediterranean soils using GIS regression-trees: The case study of Lebanon. *J. Geochem. Explor.* 2014. No 147. P. 250–259. DOI: 10.1016/j.gexplo.2014.05.015.
- Li W., Zhang X., Wu B., Sun S., Chen Y., Pan W., Zhao D., Cheng S. A Comparative Analysis of Environmental Quality Assessment Methods for Heavy Metal-Contaminated Soils. *Pedosphere*. 2008. No 18 (3). P. 344–352. DOI: 10.1016/S1002-0160(08)60024-7.
- Pebesma E. J. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences*. 2004. No 30. P. 683–691. DOI: 10.1016/j.cageo.2004.03.012.
- QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation (2016). Available at: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 28.12.2017).
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2016). Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed 28.12.2017).
- Reimann C., De Caritat P. Chemical elements in the environment. Berlin, Springer-Verlag, 1998. 398 p.
- Rezaee H., Asghari O., Yamamoto J. K. On the reduction of the ordinary kriging smoothing effect. *Journal of Mining & Environment*. 2011. No 2 (2). P. 102–117. DOI: 10.22044/jme.2011.538.
- Ripley B. Tree: Classification and Regression Trees. R package version 1.0-37. (2016). Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=tree> (accessed 28.12.2017).
- Violante A., Cozzolino V., Peremolov L., Caporale A. G., Pigna M. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids in soil environments. *J. Soil. Sci. Plant Nutr.* 2010. No 10 (3). P. 268–292. DOI: 10.4067/s0718-95162010000100005.
- Zhong B., Liang T., Wang L., Li K. Application of stochastic models and geostatistical analyses to study sources and spatial patterns of soil heavy metals in a metalliferous industrial district of China. *Science of the Total Environment*. 2014. No 490. P. 422–434. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2014.04.127.

Поступила в редакцию 29.12.2017



26 июня 2018 года исполнилось 70 лет доктору биологических наук, профессору кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета Юрию Александровичу Шустову.

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ШУСТОВ

К 70-летию со дня рождения

Ю. А. Шустов внес вклад в накопление знаний по экологии лососевых рыб на севере европейской части России, а также их сохранение и охрану, разработку технологий искусственного воспроизводства. Являлся непосредственным участником научного обеспечения при организации национального парка «Паанаярви». Руководитель Научно-образовательного центра природоохранных и экологических проблем Севера Института рационального природопользования на Европейском Севере России. Под его руководством защищено пять кандидатских диссертаций. Автор более 200 работ.



9 июля 2018 года исполнилось 60 лет доктору биологических наук, профессору кафедры зоологии и экологии Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета, главному редактору научного электронного журнала «Принципы экологии», заслуженному деятелю науки Республики Карелия Андрею Викторовичу Коросову.

АНДРЕЙ ВИКТОРОВИЧ КОРОСОВ

К 60-летию со дня рождения

Область научных интересов: экология позвоночных животных – териология (рукокрылые, насекомоядные, грызуны), герпетология (рептилии, амфибии), экология островных популяций, аут-и популяционная экология, экологическая токсикология; методология и методы научных исследований – системный подход, математические методы в биологии (биометрия), компьютерные технологии в биологии (ГИС, ДЗ, GPS), имитационное моделирование биосистем. Под руководством А. В. Коросова защищено четыре кандидатских диссертации и осуществлено научное консультирование тремя докторскими диссертациями. Автор 176 публикаций. Член президиума Герпетологического общества им. А. М. Никольского.



23 августа 2018 года исполнилось 60 лет доктору химических наук, профессору, заведующему кафедрой общей химии Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета, члену редколлегии научного журнала «Ученые записки Петрозаводского государственного университета», заслуженному деятелю науки Республики Карелия Владимиру Васильевичу Вапирову.

ВЛАДИМИР ВАСИЛЬЕВИЧ ВАПИРОВ

К 60-летию со дня рождения

В. В. Вапиров – ученик академика Л. М. Литвиненко – основателя Института физико-органической химии Национальной академии наук Украины и всемирно известной школы по изучению механизмов органических реакций и гомогенному катализу. Область научных интересов ученого определяется двумя базовыми образованиями – химическим и фармацевтическим: химическая кинетика и термодинамика, механизмы химических реакций, особенности эндемических заболеваний в биогеохимических провинциях Северо-Запада России. Под его руководством защищено пять кандидатских диссертаций и осуществлено научное консультирование одной докторской диссертацией. Автор и соавтор более 120 научных публикаций, 2 авторских свидетельств и 5 учебных пособий.

Поздравляем юбиляров и желаем дальнейших профессиональных успехов!

■ 9–12 октября 2018 года в г. Рованиеми (Финляндия) прошел Второй Арктический конгресс по биоразнообразию*

Организаторами Конгресса выступили рабочая группа Арктического совета по сохранению арктической флоры и фауны (CAFF) и Министерство окружающей среды Финляндии. Работа Конгресса была очерчена следующими темами: изменение климата; экосистемное управление; актуализация биоразнообразия; решение проблем отдельных стрессоров в биоразнообразии; повышение уровня знаний и информированности общественности. Впервые Конгресс был создан в 2014 году в Норвегии (г. Трондхейм) для рассмотрения итогов общерегиональной оценки состояния и тенденций в области сохранения биоразнообразия Арктики. В 2018 году Второй Арктический конгресс собрал почти 500 участников из 25 стран, работали 55 параллельных секций. От Российской Федерации присутствовало 44 специалиста. Во время 4-дневной работы Конгресса были заслушаны как общие пленарные заседания, так и секционные. Основные темы пленарных заседаний:

9 октября – Пленарное заседание 1. Тема «Наши знания, наши действия: решение проблем сохранения биоразнообразия в меняющейся Арктике». В этот день заседание было проведено как диалог между четырьмя участниками, представлявшими как разные уровни научного сообщества, так и коренных жителей арктических регионов.

10 октября – Пленарное заседание 2. Тема «Арктика в глобальном контексте: Целевые показатели в области биоразнообразия, цели в области устойчивого развития и повестка дня ООН на период до 2020 года». На этом заседании Александр Шестаков (Секретариат Конвенции о биологическом разнообразии) подчеркнул необходимость разработки нового подхода к описанию разных уровней биоразнообразия. Также он заметил, что директивным органам и широкой общественности трудно понять далеко идущие последствия утраты биоразнообразия.

11 октября – Пленарное заседание 3. Тема «Встреча Министров по охране окружающей среды Арктического региона». В ходе дискуссии министры стран Арктического региона подчеркнули трансформационный характер целей в области устойчивого развития (SDGs), отметили необходимость того, чтобы устойчивое развитие перестало быть делом только министерств по охране окружающей среды.

Особое внимание стоит уделить секциям, организованным российскими участниками Конгресса, и тем, в которых российские специалисты принимали активное участие. В докладах российских ученых было отмечено, что в настоящее время существует прекрасная возможность для налаживания конструктивного и взаимовыгодного взаимодействия в Арктическом регионе, особенно в таких областях, как визуализация биотических показателей, совершенствование методов дистанционного зондирования, совместное использование инструментов наблюдения за биоразнообразием и создание сетей наблюдения за биоразнообразием. В докладах специалистов (Т. Минаева, И. Семенов, Л. Сергиенко, А. Чистяков) было заявлено, что риск для арктических прибрежных водно-болотных угодий увеличивается из-за изменения климата и промышленного развития, включая доставку, добывчу нефти, угля и связанным с этим развитием инфраструктуры. С докладом «Повторное открытие моржей в Печорском море» выступил А. Болтунов (ООО «Центр исследований и экспедиций морских млекопитающих»), он привел уникальные данные по распространению атлантического моржа в Печорском море. С 1956 года атлантический морж занесен в Красную книгу России как исчезающий таксон. Е. Сыроечковский (Министерство природных ресурсов и экологии) выступил с докладом «Международное сотрудничество в Арктике для сохранения мигрирующих птиц: успехи и трудности первых 4 лет работы», а М. Стишов (WWF России) – с сообщением «Нынешняя и будущая эффективность арктических ООПТ в России». Отличительная черта этих сообщений – прекрасное владение обширным фактическим материалом, точность прогнозных элементов в докладе. Общее заключение показывает, что текущая природоохранная эффективность арктических ООПТ в России достаточно высока, но при ожидаемом изменении климата может снизиться для нынешних охраняемых территорий. Л. А. Сергиенко (Петрозаводский государственный университет) (в соавторстве) представила доклад «Прибрежные экосистемы Российской Федерации – состояние информации и перспективы комплексного мониторинга», в котором дана оценка современного состояния береговой зоны Российской Федерации.

* Публикация подготовлена в рамках работы по гранту РФФИ (18-54-20001 – Норв_т) «Экологический мониторинг прибрежных экосистем Арктики: тестирование чувствительности к загрязнению нефтепродуктами (Arctic EcoSens)».

■ 24–28 сентября 2018 года в г. Петрозаводске состоялся VII Международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы»

Ставший уже традиционным VII Международный симпозиум «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», проходящий каждые четыре года начиная с 1994 года, был проведен на базе Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (ИБ КарНЦ РАН). Основной целью являлся обмен информацией между учеными разных стран по вопросам состояния популяций ресурсных видов животных, ситуации с охраной видов, имеющих охранный статус, влияния на биоценозы инвазивных видов, изменений в законодательстве и новых методах учета животных или обработки данных, а также результатам реализации международных проектов.

В работе симпозиума приняли участие 3 члена-корреспондента РАН, 20 докторов и 27 кандидатов наук, 18 зарубежных специалистов и 18 молодых ученых. Оргкомитет возглавил инициатор проведения симпозиумов – профессор, д. б. н. П. И. Данилов. Научное мероприятие объединило более 90 участников, представителей 42 научных, научно-производственных, образовательных учреждений РФ: Архангельская, Владимирская, Кировская, Мурманская, Новгородская, Ростовская, Рязанская, Тверская, Томская области, Республики Дагестан, Карелия и Коми, города Москва и Санкт-Петербург и зарубежных стран: Финляндия, Эстония, Литва, Польша, Сербия, а также государственных организаций сферы экологии, использования и сохранения природных ресурсов из России, Финляндии, Эстонии, Литвы, Польши, Словакии. Они выступили с 3 пленарными, 72 устными и 27 стендовыми докладами.

На открытии симпозиума с приветственными словами выступили врио председателя КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н. О. Н. Бахмет, научный руководитель биологического направления КарНЦ чл.-корр РАН, д. б. н. Н. Н. Немова, директор ИБ КарНЦ РАН, д. б. н. В. А. Илюха. Они подчеркнули важность мероприятия, его многолетнюю традицию и пожелали участникам плодотворной работы. П. И. Данилов рассказал собравшимся об истории его возникновения и проведения.

Пленарное заседание было открыто докладом профессора П. Хелле (Luke, Финляндия)

с многоуровневым анализом многолетних наблюдений за динамикой численности тетеревиных птиц Фенноскандии. Новые технологии в области сбора и анализа информации о распространении животных с помощью сети Интернет и новый проект «Атлас млекопитающих России», его задачи, возможности, первые результаты и трудности представил д. б. н. А. П. Савельев (ВНИИОЗ, г. Киров). Доклад о миграционных путях гусеобразных по Беломоро-Балтийскому пролетному пути и глобальных изменениях их численности был представлен д. б. н. А. В. Артемьевым (ИБ КарНЦ РАН, г. Петрозаводск).

Работа симпозиума была организована посредством проведения 8 устных секций, посвященных вопросам экологии, состоянию популяций и миграциям ресурсных видов птиц, особенностям экологии и охотничьих зверей и динамическим процессам в их популяциях, особенностям физиологии и заболеваний охотничьих животных, инвазивным видам и их роли в автохтонных системах, роли Зеленого пояса Фенноскандии в сохранении и восстановлении охотничьих животных Европейского Севера, актуальным проблемам мониторинга, управления и восстановления популяций охотничьих видов, молекулярным методам, используемым при изучении животных, а также численности и состоянию популяций дикого северного оленя. Затрагиваемые в докладах темы вызвали большой интерес ученых, отразив широкий спектр вопросов и подняв к обсуждению многие дискуссионные проблемы, более детальное обсуждение которых продолжилось на круглых столах «Крупные хищные млекопитающие: состояние популяций, роль в экосистемах», «Ресурсные виды птиц: использование и охрана», «Роль Зеленого пояса Фенноскандии как экологического коридора».

Особый интерес слушателей вызвал ряд докладов. Сообщения О. Мануйловой (Воронежский государственный заповедник) и R. Veeroja (Estonian Environment Agency) касались актуальной в России и за рубежом проблемы развития эпизоотии африканской чумы свиней среди диких кабанов. Недостаточно изученные механизмы функционирования системы «хищник – жертва» на примере периферийных популяций мелких млекопитающих были проанализированы в докладе чл.-корр. РАН Э. В. Ивантера (ПетрГУ). Неизменный интерес исследователей вызывает

проблема взаимодействия восстанавливающего свой ареал европейского и интродуцированного канадского бобров. Доклад по прогнозу развития ситуации с использованием синтеза математических моделей был сделан В. Г. Петросяном (ИПЭЭ РАН). Тревожный материал о высокой генетической предрасположенности копытных севера России к опасному прионному заболеванию – хроническому изнурению оленей был представлен М. В. Холодовой (ИПЭЭ РАН). Ряд докладов касался необходимости разработки новой редакции Красных книг различного уровня, новых методов наблюдения за животными и их учетов, в частности применения беспилотных летательных аппаратов.

Важно отметить высокий уровень исследований, проведенных молодыми учеными, они представляли свои доклады по темам, связанным с молекулярно-генетическими исследованиями росомахи, – D. Vujnáková и G. Lansink (University of Ouly, Финляндия), крупных хищников – K. Holmala (Luke, Финляндия), K. Susi (University of Tartu, Эстония), А. С. Кузнецова (ИБ КарНЦ РАН).

Помимо устных была проведена постерная секция, включавшая в себя 27 докладов с результатами исследований как российских, так и зарубежных ученых.

Материалы симпозиума будут опубликованы в специальных выпусках журнала «Вестник охотоведения». Тезисы докладов представлены в сборнике тезисов симпозиума, изданном до его начала.

Делегация участников симпозиума из Института природных ресурсов Финляндии (Luke) в лице профессора П. Хелле предложила провести следующий симпозиум на территории Финляндии в рамках одного из действующих проектов.

Работа симпозиума была поддержана Федеральным агентством научных организаций, Федеральным государственным бюджетным учреждением науки Федеральным исследовательским центром «Карельский научный центр Российской академии наук», компаниями «Аргуссофт» и «Восток-Запад», а также охотничьим хозяйством «Черные камни».

*A. E. Якимова,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории зоологии
Института биологии КарНЦ РАН*

*D. B. Панченко,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории зоологии
Института биологии КарНЦ РАН*

*C. A. Симонов,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории зоологии
Института биологии КарНЦ РАН*

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Ivanter E. V.

- THE EXPERIENCE OF ECOLOGICAL ANALYSIS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES IN SMALL MAMMALS. PART 2. SEASONAL AND AGE DYNAMICS AND INDIVIDUAL VARIABILITY OF INTERNAL FEATURES 7

Danilova T. A., Danilov L. G., Sinityna S. M.

- PROSPECTS OF USING ENTOMOPATHOGENIC NEMATODES AGAINST WIREWORMS ON POTATOES IN ORGANIC AGRICULTURE OF THE NORTHWEST REGION OF THE RUSSIAN FEDERATION 17

Evstratova L. P., Kuznetsova L. A., Nikolaeva E. V., Evstratov I. V.

- COMBINATION OF APICAL MERISTEM AND CLONAL SELECTION IN ORIGINAL POTATO SEED PRODUCTION 23

Ilmast N. V., Sterligova O. P., Milyanchuk N. P.

- BIOLOGICAL INDICATORS OF COREGONID FISH SPECIES IN LAKE TULOS (WESTERN KARELIA) 27

Kuchko T. Yu., Ilmast N. V., Kuchko Ya. A.

- PLANKTON COMMUNITIES OF LAKE OKHTA-NYARVI (NORTHWESTERN KARELIA) 33

Lesonen M. A., Shustov Yu. A., Onishchenko N. A., Mamontova O. V.

- FEATURES OF LAKE FISH FEEDING NEAR TROUT CAGES (THE CASE OF THE REPUBLIC OF KARELIA) 38

Muchnik E. E., Braslavskaya T. Yu., Tikhonova E. V.

- ADDITIONS TO LICHEN BIOTA OF SMOLENSK LAKELAND NATIONAL PARK (SMOLENSK REGION) 43

Novichonok E. V., Pridacha V. B., Nikolaeva N. N., Ivanova D. S., Sazonova T. A.

- KARELIAN BIRCH RESPONSIVENESS TO NITROGEN TREATMENT 48

Pinaevskaya E. A., Tarkhanov S. N., Pakhov A. S.

- DENDROCHRONOLOGICAL RESEARCH OF PINE GROWTH FORMS IN THE TERRITORY OF THE PINEZHSKIY RESERVE SECURITY ZONE 55

- Androsova V. I., Eglacheva A. V., Chernisheva T. N., Bakkal I. Yu.*
LICHENS OF DECIDUOUS TREES IN THE ARBORETUM OF PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY BOTANIC GARDEN 60
- Gorbacheva E. A.*
BIOASSAY FOR SEDIMENT POLLUTION ESTIMATION IN THE SOUTHERN AREAS OF THE BARENTS SEA 67
- Gudina A. G., Tyukavina O. N.*
INFLAMMABILITY OF THE VELSK FORESTRY IN THE ARKHANGELSK REGION 74
- Elkina N. A.*
POLLEN CALENDAR OF ALLERGENIC PLANTS IN PETROZAVODSK 78
- Lavrukova O. S., Prihod'ko A. N., Lyabzina S. N.*
DECOMPOSITION OF LARGE ANIMALS UNDER CONDITIONS OF NATURAL BIOCENOSSES IN NORTHERN EUROPEAN RUSSIA 83
- Urbanavichus G. P.*
NEW RECORDS OF RARE AND THREATENED SPECIES IN THE LICHEN FLORA OF PASVIK RESERVE (MURMANSK REGION) 89
- Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Lukina N. V., Rakov E. A.*
MALAXIS MONOPHYLLUS (L.) SW. IN INDUSTRIAL DUMPS AND NATURAL HABITATS IN THE MIDDLE URALS 93
- PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY**
- Vapirov V. V., Vapirova N. V., Nasonova S. P.*
REVIEW OF PHYSICAL AND CHEMICAL PROPERTIES, BIOLOGICAL ROLE AND ELEMENT STATUS OF COPPER IN THE INHABITANTS OF RUSSIA'S NORTHERN REGIONS 101
- Ryazanov S. S., Ivanov D. V., Kulagina V. I.*
CONTENT AND MOBILITY OF COPPER, CHROME AND NICKEL IN HUMUS HORIZONS OF SOILS IN THE REPUBLIC OF TATARSTAN 105
- Jubilations**
- To the 70th birthday anniversary of Yu. A. Shustov 114
To the 60th birthday anniversary of A. V. Korosov 114
To the 60th birthday anniversary of V. V. Vapirov 114
- Scientific information** 115